

УДК 591.551;598.112.23

СОЦИАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ САМЦАМИ И САМКАМИ У СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*DAREVSKIA BRAUNERI*, LACERTIDAE). 3. КОНКУРЕНЦИЯ САМОК И ЕЕ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ИНТЕРСЕКСУАЛЬНЫХ ДРУЖЕСТВЕННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ

© 2017 г. А. Ю. Целлариус^{1, *}, Е. Ю. Целлариус¹, Э. А. Галоян^{2, **}

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

² Зоологический музей Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 125009, Россия

*e-mail: ale5386@yandex.ru

**e-mail: edsmail@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.08.2015 г.

Дружественные интерсексуальные связи (А-отношения) у ящерицы Браунера характеризуются высоким уровнем пространственной ассоциации (частота посещения самцом зон комфорта самки) и высокой частотой встречаемости аффилиативного поведения как самца, так и самки. Территория каждого самца используется несколькими самками. Если у самца есть А-партнерша, повышение его аффилиативности и посещаемости зон комфорта по отношению к любой другой самке до гибели А-партнерши как правило не происходит. Одним из сдерживающих факторов является конкуренция между самками, которая выражается в монополизации зон комфорта и влиянии А-партнерши на поведение как самца, так и “самки-претендентки”. Формирование А-отношений возможно только в условиях высокой плотности населения, небольших размеров индивидуальных участков и продолжительного пребывания самок на открытом пространстве и, таким образом, социальные отношения определяются также экологическими условиями.

Ключевые слова: дружественные связи, конкуренция самок, социальная моногамия, моногиния, полиандрия, ящерицы, *Darevskia brauneri*

DOI: 10.7868/S0044513417040122

Дружественные отношения (Целлариус и др., 2016) характеризуются такими чертами, как пространственная ассоциация, игнорирование индивидуальной дистанции и специфические коммуникационные взаимодействия, протекающие с телесным соприкосновением вне сексуального, агонистического, ориентировочного или иерархического контекста (аффилиативное поведение). Взаимоотношения такого рода довольно широко распространены в гетеросексуальных парах у птиц и млекопитающих и обычно сопровождаются сексуальной связью, совместной заботой о потомстве, защитой самцом самки от посягательств других самцов, защитой общего для партнеров участка обитания (Kleiman, 1977; Wickler, Seibt, 1983; Гольцман, 1984; Gowaty, 1996; Ulrich, Christophe, 2003; и др.).

Рассматривая происхождение различных вариантов социо-сексуальных отношений, исследователи, как правило, сосредоточены на ультимативных факторах эволюции гендерных стратегий,

т.е. на связи этих стратегий с репродуктивным успехом партнеров, при этом основное внимание уделяется стратегиям, так сказать, утилитарным, таким как охрана ресурсов, монополизация половых партнеров, забота о потомстве и т.п. (Emlen, Oring, 1977; Davies, 1992; Gowaty, 1996; Mathews, 2002; Whiteman, Cote, 2003; Wong et al., 2008; и др.). Дружественные отношения самца и самки, как таковые, явно или неявно считаются чем-то вторичным, производным от взаимоотношений утилитарных, в первую очередь от совместной заботы о потомстве. Не исключено, однако, что в основе привязанности потомков к родителям лежит связь родителей друг с другом (Chapple, Keogh, 2006). Возможно, что появление дружественных взаимоотношений может предшествовать возникновению совместной заботы о потомстве. В пользу такого предположения свидетельствует существование элементов дружественных отношений между самцами и самками у ряда видов рептилий (Auffenberg, 1978; Panov, Zyкова, 1999; Bull, 2000; Chapple, 2003; Целлариус и др., 2016) и

амфибий (Gillette et al., 2000) в отсутствие как совместной заботы о потомстве, так и какой-либо другой совместной деятельности.

Есть основания считать, что у птиц и млекопитающих в основе длительных парных взаимоотношений самца и самки лежит положительная эмоциональная связь (Rothe, 1973; Carter et al., 1995; Ulrich, Christophe, 2003; Sun et al., 2014). При этом аффилиативное поведение можно рассматривать в качестве одного из основных факторов, обеспечивающих возникновение и устойчивость этой связи (Громов, 2009). Этот фактор, вероятно, обуславливает в том числе и устойчивую пространственную ассоциацию партнеров, что, кстати, является одним из основных условий совместной заботы о потомстве. Иными словами, в основе устойчивых парных взаимоотношений лежат дружественные связи партнеров.

Характер и формирование социальных взаимоотношений между самцом и самкой в той или иной степени коррелируют с взаимоотношениями интрасексуальными (Stamps, 1983; Гольцман, 1983; Nixon, 1987; Davies, 1992; Mathews, 2002; и др.). Предполагается, что наиболее значительно влияют три фактора: 1) конкуренция самцов за самку (mate guarding) в случае, когда доступные партнерши редки и приобретение партнерши требует высоких затрат (Davies, 1992); 2) конкуренция самок за ресурсы территории самца (Nixon, 1987; Mathews, 2002; Wong et al., 2008); 3) конкуренция самок за получаемые от самца преимущества: уход за потомством, питание, защита и т.п. (Davies, 1992; Gowaty, 1996; Wong et al., 2008). Перечисленные механизмы могут работать как совместно, так и по отдельности; соответственно предполагается, что пути и факторы возникновения сходных социо-сексуальных систем у разных таксономических групп могут быть различны (Davies, 1992; Ulrich, Christophe, 2003). Однако полевые исследования, касающиеся непосредственных механизмов формирования социо-сексуальных отношений немногочисленны, а предлагаемые гипотезы зачастую спорны.

Объектом нашего исследования были социальные взаимоотношения у ящерицы Браунера (*Darevskia brauneri* (Mehely 1909)). В наблюдавшемся поселении этого вида выявлены многолетние дружественные связи (А-отношения) между самцами и самками, при этом самцы всегда поддерживали А-отношения только с одной самкой (социальная моногиния), в то время как у самки такие отношения могли быть множественными (социальная полиандрия) (Целлариус и др., 2016). В настоящем сообщении мы рассмотрим материалы, касающиеся влияния на возникновение дружественной интерсексуальной связи у самца таких факторов, как уже существующие взаимоотношения с доступными самками, а также

взаимоотношения этих самок друг с другом. Поскольку устойчивые социальные связи у самок этого вида возникают только с территориальными самцами (Целлариус, Целлариус, 2006), то взаимоотношения самок с нетерриториальными самцами мы в данной работе не рассматриваем.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в 1997–2006 гг. в районе между Анапой и Новороссийском, в сомкнутом высокоствольном буково-грабовом лесу на дне ущелья на южном макросклоне хребта Навагир. Участок, на котором проводились наблюдения, располагался в месте разрыва лесного полога (место падения двух крупных деревьев) и имел около 30 м в поперечнике. Именно в такого рода “окнах” в данном биотопе концентрируются постоянные индивидуальные участки оседлых особей (Целлариус, Целлариус, 2001). В состав наблюдавшегося поселения входило в разные годы от 18 до 28 половозрелых особей скальной ящерицы Браунера, соотношение числа территориальных самцов к числу самок составляло приблизительно 1 : 2 (Целлариус и др., 2016).

Ящерицам, постоянно или временно обитавшим в пределах пробной площади, присваивался индивидуальный номер, на спине закреплялась миниатюрная индивидуальная цветная метка. В данной статье при упоминании номера конкретных особей самцам присваивается индекс М, самкам – F. Пробная площадь находилась под наблюдением 1–2 человек не менее часа, обычно же в течение 4–6 ч в день. Общая продолжительность наблюдений за весь период работ составила 1124 человек·часа. В статье использованы описания 1126 интерсексуальных контактов, в том числе 159 триадных (самец и две самки). Под индивидуальным участком особи мы подразумеваем область расположения точек регистрации этой особи, оконтуренную методом выпуклого многоугольника (Rose, 1982), а под территорией – область, в пределах которой конспецифик того же пола вызывает неритуализованную агрессию данной особи. Зоной комфорта (ЗК) мы называем область концентрации точек регистрации внутри индивидуального участка (Samuel, Green, 1988). Говоря о диаде, мы имеем в виду территориального самца и самку, которая имела хотя бы одну зону комфорта на территории этого самца.

В настоящем сообщении нами рассматриваются четыре основные характеристики социальных отношений самца и самки. Это аффилиативность членов диады (доля контактов, в которых наблюдается аффилиативное поведение, продолжительность лежания в обнимку (доля времени, которую ящерицы лежат в неподвижности, в телесном контакте, от всего времени, проводимого совместно в ЗК самки), посещаемость ЗК сам-

Таблица 1. Основные характеристики компактных индивидуальных участков самок и территориальных самцов скальной ящерицы Браунера

Характеристика участка	Самцы	Самки	$n_1 + n_2$	U	P
Общая площадь, м ²	186 (48–475)	161 (49–192)	19 + 16	106.0	<0.95
Охраняемая территория, м ²	49 (24–71)	1 (1–2)	16 + 17	0.0	0.99
Число зон комфорта	2 (1–4)	3 (1–4)	17 + 17	103.0	<0.95
Время пребывания в своих ЗК, %	37 (29–52)	64 (40–79)	6 + 5	2.5	0.95

ки самцом (доля точек регистрации самца в ЗК данной самки). Последняя характеристика служит показателем уровня пространственной ассоциации членов диады. Все доли выражаются в процентах. Количественные показатели рассчитывались для каждого года наблюдений отдельно и объем выборки, это в большинстве случаев не число реальных диад или особей, а число “диада · сезонов” или “особь · сезонов”.

Детальные описания объекта и района исследований, поведенческих комплексов, методов наблюдения и первичной обработки материалов приведены в Сообщениях 1 и 2 (Целлариус и др., 2016, 2016а).

Расчеты проводились в программе Excel, для вычисления статистических критериев и определения уровня достоверной вероятности использовались стандартные формулы и таблицы (Лакин, 1973; Сидоренко, 2001). Для характеристики выборок приводится медиана с указанием на *lim* (в скобках). Доли в ряде случаев приводятся с указанием на ошибку. В тексте и таблицах мы использовали следующие обозначения: H – критерий Крускала-Уоллиса, U – критерий Манна-Уитни, Φ^* – Φ -критерий Фишера, P – уровень достоверной вероятности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Конфигурация и взаиморасположение индивидуальных участков

Различия между размерами участков самцов и самок статистически незначимы (табл. 1). Число зон комфорта и у самцов, и у самок варьирует от 1 до 4, чаще 2–3, самки проводят в своих ЗК значительно большую часть периода активности, нежели самцы (табл. 1).

Участки всех территориальных самцов и большинства половозрелых самок компактны, т.е. точки регистрации особи образуют единое облако (хотя и неравномерной плотности), и максимальный поперечник участка если превышает по величине минимальный, то не более чем вдвое. У самок (но не у самцов) существовали также фрагментированные индивидуальные участки, которые состояли из 2–3 фрагментов, расположенных на расстоянии от 60 до 250 м друг от дру-

га. Эти фрагменты использовались в течение сезона активности поочередно. Из 32 самок, по которым собраны достаточно полные данные, фрагментированные ИУ были только у 5 особей (15.6%). Фрагменты, расположенные на территории наблюдавшегося поселения, существовали от 2 до 4 лет, и практически не отличались от компактных ИУ ни по размерам, ни по структуре. У нас недостаточно данных, позволяющих достоверно судить об общей площади фрагментированных индивидуальных участков, нам неизвестно также, может ли фрагментированный ИУ сменяться компактным и наоборот.

Индивидуальные участки территориальных самцов могут частично перекрываться, однако территории всегда разобщены или только соприкасаются (Целлариус, Целлариус, 2005, 2006). Индивидуальные участки самок перекрываются друг с другом гораздо шире, иногда полностью, при этом участок самки обычно “накрывает” территории двух–трех самцов (Целлариус и др., 2016). Зоны комфорта самки, как правило, расположены одновременно на территориях двух самцов, крайне редко на трех территориях или только на одной. Таким образом, к зонам комфорта самки в большинстве случаев имеют неограниченный доступ два самца. При этом, поскольку участки самок широко перекрываются, каждый самец имеет доступ к зонам комфорта 2–6 самок. Устойчивые ЗК самцов всегда, без исключений, формировались в ЗК самок (Целлариус, Целлариус, 2005), таких самок не бывало больше двух, чаще только одна.

Основные типы взаимоотношений самцов и самок

Нами выявлено три основных типа социальных отношений между самцом и самкой (Целлариус и др., 2016), дружественные (А-отношения), режестные (R-отношения) и неопределенные (N-отношения), различающиеся уровнем аффилиативности и пространственной ассоциации членов диады (табл. 2). Дружественные отношения всегда сохранялись до гибели одного из партнеров, N-отношения в половине случаев превращались в отношения другого типа, при R-отношениях наиболее вероятный исход – отказ самки

Таблица 2. Особенности поведения ящериц в диадах с социальными отношениями разного типа

Характеристика поведения	Тип социальных отношений			$n_1 + n_2 + n_3$	<i>H</i>	<i>P</i>
	A	N	R			
Посещаемость зон комфорта самки самцом	61 (49–78)	34 (14–46)	7 (0–15)	8 + 10 + 17	28.5	>0.99
Аффилиативность самца	53 (48–78)	29 (3–55)	7 (0–33)		19.7	>0.99
Аффилиативность самки	51 (38–70)	21 (0–33)	6 (0–21)		20.9	>0.99
Лежание в обнимку	56 (44–77)	16 (4–29)	2 (0–13)		25.1	0.99

от использования территории самца (Целлариус и др., 2016).

В случае наличия А-отношений, доступные зоны комфорта самки “накрыты” зонами комфорта ее А-партнера в 93.5% случаев ($n = 31$), т.е. почти всегда зоны комфорта самца формировались во всех ЗК его А-партнерши. Только дважды наблюдалась ситуация, когда одна из зон комфорта А-партнерши оставалась “свободной”. При N-отношениях доля “накрытых” зон комфорта всех N-партнерш составляла 35.0% ($n = 20$), при R-отношениях – 3.6% ($n = 28$).

Территориальные взаимоотношения самок

Зоны комфорта самок практически всегда разобщены, нами наблюдался только один случай совпадения ЗК (подробно на этом случае мы остановимся далее). Если принять в качестве показателя монополизации зоны комфорта долю точек регистрации ее владелицы в данной ЗК от общего числа точек регистрации здесь всех самок, то оказывается, что уровень монополизации наиболее высок у самок, имеющих А-связь с самцом – 0.77(0.54–0.88), тогда как у самок, состоящих с самцом только в R- и/или N-отношениях уровень монополизации составляет 0.4 (0.1–0.7) ($U = 5.5, n_1 + n_2 = 10 + 15, P > 0.99$).

Интрасексуальная агрессивность самок ниже, чем у территориальных самцов, но достаточно высока: в целом по выборке прямая агрессия наблюдалась в $58.3 \pm \pm 3.30\%$ контактов самок друг с другом ($n = 223$, контакты самок в присутствии самцов не рассматриваются). При этом агрессивность в зоне комфорта и в непосредственной близости от нее достоверно выше, чем на остальном пространстве индивидуального участка: 69.0 и 47.3% соответственно ($\varphi^* = 3.31, n_1 + n_2 = 113 + 110, P > 0.99$). В подавляющем большинстве случаев (82.1 \pm 4.35%, $n = 78$) инициатива агрессии принадлежала хозяйке данной зоны комфорта.

Таким образом, взаимоотношения самок имеют основные признаки взаимоотношений территориальных (Maher, Lott, 1995), хотя, в отличие от самцов своего вида, у них отсутствуют такие специфические формы территориального поведения, как заявочные демонстрации и патрулирова-

ние (Целлариус А., Целлариус Е., 2005). При этом, опять же в отличие от самцов, территория самки не является единым целым, а распадается на фрагменты – зоны комфорта.

Однако в одном случае мы наблюдали полное отсутствие каких либо признаков территориальности между самками. Две самки, F21 (1992 год рождения) и F29 (1993 г.), обе с фрагментированными индивидуальными участками, во время пребывания в июле в 1997–1998 гг. на территории M2/6, агрессии по отношению друг к другу не проявляли, и их зоны комфорта (по одной у каждой) совпадали. Зона комфорта M2/6 располагалась в этой объединенной ЗК самок, при этом конфликты самок в присутствии владельца территории также не наблюдались. У M2/6 с обеими самками сложились N-отношения и время от времени даже регистрировалось “лежание в обнимку” втроем. Агрессивность указанных самок в адрес других самок также была слабо выражена, хотя единичные случаи угрозы имели место.

Влияние социальной обстановки на пространственную ассоциацию

Как уже упоминалось выше, территория каждого самца используется несколькими самками одновременно, при этом самец посещает все (или почти все) ЗК самок, расположенные на его территории (Целлариус, Целлариус, 2005). Общее время, затрачиваемое самцом на пребывание в зонах комфорта самок, неизбежно ограничено. Поскольку зоны комфорта самок разобщены в пространстве, посещаемость ЗК каждой отдельно взятой самки должна в определенной степени зависеть от количества ЗК других самок на данной территории. Действительно, при появлении новой самки посещаемость зон комфорта остальных самок (или их части) достоверно снижается (табл. 3).

Следует отметить, что посещаемость зон комфорта А-партнерш менялась очень мало или не менялась вообще (табл. 3), т.е. посещение ЗК А-партнерш приоритетно. Весьма показательна в этом отношении ситуация в диадах M90/40 + F52/4 и M90/40 + F18/3 (табл. 3). Большую часть сезона самец поддерживал N-отношения с

Таблица 3. Изменение посещаемости самцом разных частей его территории после появления на территории зон комфорта новых самок

Самец	Районы на территории самца		Посещаемость		φ^*	P
			до	после		
M4, 1997–1998 гг.	Зоны комфорта некоторых самок	<i>F18/3</i>	–	26.8	–	–
		F12	52.8	49.2	1.62	0.89
		F-26	26.1	9.3	10.16	>0.99
		F23	9.0	2.7	6.27	>0.99
	Пространство за пределами ЗК указанных самок		12.2	12.0	0.16	0.13
M90/40, 2000–2002 гг.	Зоны комфорта некоторых самок	<i>F52/4</i>	–	78.1	–	–
		F18/3	43.3	7.1	13.74	>0.99
	Пространство за пределами ЗК указанных самок		56.7	14.8	21.23	>0.99
M2/6, 1997– 1998 гг.	Зоны комфорта некоторых самок	<i>F10</i>	–	35.8	–	–
		F-21	38.6	31.0	2.85	>0.99
		F5	23.1	11.3	5.69	>0.99
	Пространство за пределами ЗК указанных самок		38.2	21.9	6.44	>0.99
M11/20, 1998–2002	Зоны комфорта некоторых самок	<i>F5</i>	–	18.3	–	–
		F8/2	66.3	60.7	1.68	0.91
	Пространство за пределами ЗК указанных самок		33.7	20.9	4.16	>0.99

Вновь появившиеся самки выделены курсивом; А-партнерши – жирным шрифтом; появившаяся после длительного отсутствия А-партнерша – жирным курсивом.

Величины n_1 и n_2 от 290 до 1415.

F18/3, постоянно обитавшей на его территории. В разные годы у самца были 1–2 устойчивые зоны комфорта, совпадавшие с зонами комфорта F18/3. Одновременно самец поддерживал А-отношения с F52/4. У этой второй самки был фрагментированный индивидуальный участок, и на территории самца она появлялась ежегодно в июле, на срок 10–14 дней; собственно, только в этот период и поддерживались А-отношения между данными особями. В первый же день появления на территории самца F52/4, его ЗК в зонах комфорта F18/3 исчезали и возникала одна новая ЗК в зоне комфорта F52/4. Эта ЗК самца сохранялась несколько дней и после исчезновения F52/4 (Целлариус, Целлариус, 2005), после чего в 1–2 зонах комфорта F18/3 или снова возникали ЗК самца, или весь остаток этого сезона устойчивые ЗК у самца вообще отсутствовали.

Таким образом, посещаемость ЗК самки зависит от размера “гарема” самца, от сравнительной привлекательности членов “гарема” и от наличия/отсутствия у самца А-отношений с одной из самок гарема, т.е. посещаемость находится под

влиянием внешних по отношению к диаде социальных факторов. Исключение составляет посещаемость зон комфорта А-партнерши, которая во всех ситуациях остается практически одинаковой.

Влияние внешних социальных связей на аффилиативность

Нам удалось получить данные, достаточные для анализа поведения самца (M4), его А-партнерши (F12) и “самки-претендентки” (F18/3) в ходе контактов участников “треугольника” в 1997–1998 гг. В диаде M4 + F12 (А-отношения), аффилиативность самца по отношению к А-партнерше в присутствии любых других самок оставалась практически неизменной (табл. 4). В то же время аффилиативность в отношении F18/3 (“претендентка”, на тот момент N-партнерша) при контактах в присутствии А-партнерши была существенно ниже, чем при парных контактах. У А-партнерши в присутствии других самок аффилиативность заметно повышалась, тогда как у “претендентки” в присутствии F12 – снижалась

Таблица 4. Влияние на аффилиативность А и N-партнеров присутствия другой самки. Диады М4 + F12 (А-отношения) и М4 + F18/3 (N-отношения)

Характеристики поведения	Тип контакта		$n_1 + n_2$	ϕ^*	P
	парный	триадный			
Взаимодействия А-партнеров в присутствии любой другой самки					
Аффилиативность самца по отношению к А-партнерше	50.0	45.5	166 + 33	0.47	0.36
Аффилиативность самки по отношению к А-партнеру	48.2	66.7		1.97	0.95
Взаимодействия N-партнеров в присутствии А-партнерши самца					
Аффилиативность самца по отношению к N-партнерше	22.9	5.3	48 + 19	1.97	0.95
Аффилиативность самки по отношению к N-партнеру	25.0	5.3		2.15	0.96

(табл. 4). Данных для статистического анализа по другим диадам недостаточно, но во всех случаях А-связи, в триадных контактах с участием А-партнерши наблюдатели отмечали повышение “напористости” А-партнерши и “стеснительность” самца и “претендентки”.

Взаимодействия самок в присутствии самцов

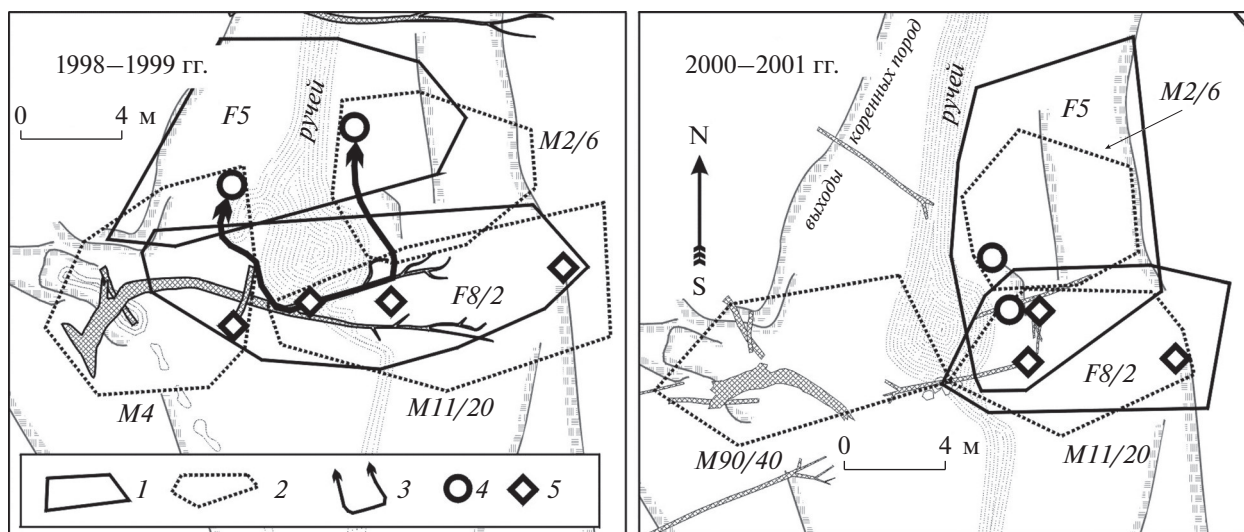
Нами наблюдалось 159 контактов с участием одновременно двух самок (14.1% от всех наблюдавшихся интерсексуальных контактов). Взаимодействия самок в таких триадных контактах представляют большой интерес для понимания сути отношений между особями. Если ранжировать самок по их взаимоотношению с самцами в порядке: 1) А-связь; 2) N-связь; 3) R-связь или отсутствие устойчивых отношений (“бродячие” самки), то обнаруживается следующее. Во-первых, весьма обычна ситуация, когда в ходе триадного контакта самка старшего ранга отгоняет “младшую” на расстояние до полуметра, после чего возвращается к самцу и несколько раз энергично переползает через него. Это может повторяться несколько раз подряд в течение одного контакта. Подобное поведение зарегистрировано в 31 триадном контакте (19.5%). Во-вторых, достаточно часто (13 случаев, 8.2% всех триадных контактов) у отдельных самок 3 ранга (не у всех) наблюдалось следующее поведение: медленно приблизившись к “старшей” самке, лежащей на дистанции 15 – 20 см от самца, “младшая” осторожно ложится между ними, что вызывает описанную выше реакцию “старшей”. Подобного “вклинивания” со стороны “старшей” самки не наблюдалось, равно как и попыток “младшей” отогнать “старшую”. Старшинство, как правило, определяется не возрастом и/или размером, а именно взаимоотношениями самки с самцом.

Так, например, в 1999 г., став А-партнершей М4, F18/3 начала отгонять от него F5 (R-связь), будучи при этом существенно мельче и младше ее. Интересно отметить еще один момент. В период отсутствия А-партнерши самца (откладка яиц, длительные экскурсии) младшие самки начинают активно использовать ЗК А-партнерши, даже те самки, в зонах комфорта которых существуют ЗК самца, и в том числе и в тот период, когда их собственные ЗК освещены солнцем. При этом, как правило, ЗК А-партнерши не отличаются от ЗК младших самок ни по защитным условиям, ни по кормовым, ни по степени удаленности от центра территории самца.

Сценарии формирования дружественных отношений

От начала до конца формирования А-отношений мы наблюдали в семи диадах, еще в одной дело явно шло к возникновению А-отношений, но самка погибла до того, как они сложились окончательно. Всего наблюдалось три сценария формирования А-отношений.

1. *По инициативе самца, незамедлительное развитие*, 5 диад (62.5%). Во всех случаях А-отношения с какой-либо из “старших” самок у самца отсутствовало. В первые же дни после возникновения диады аффилиативность самца поднималась выше 40 и далее оставалась на этом уровне до конца существования диады. Посещаемость ЗК самки самцом также поднималась до уровня около 50 или выше в 1-й месяц существования диады. В этот же месяц, одновременно с формированием зон комфорта самки, в них формировались зоны комфорта самца. Аффилиативность самки в течение первых 1–2-х месяцев не превышала 10 и только затем начинала медленно увеличиваться, соответственно увеличивалась продолжительность



Расположение границ индивидуальных участков и зон комфорта самок F5 и F8/2 относительно территорий некоторых самцов: 1 – индивидуальные участки самок, 2 – территории самцов, 3 – маршрут перехода F5 между своими зонами комфорта, 4 – зоны комфорта F5, 5 – зоны комфорта F8/2 (A-партнерша самца M11/20).

“лежания в обнимку”. Таким образом, возникали N-отношения с низкой аффилиативностью самки (соответственно, с малой продолжительностью “лежания в обнимку”) и с высокой посещаемостью зон комфорта самки самцом (см. рис. 4, Целлариус и др., 2016). Окончательно дружественные отношения складывались только на второй или третий сезон существования диады.

2. По инициативе самца, отложенное развитие, 2 диады (25%). В обоих случаях на момент образования диады у самца уже существовали устойчивые A-отношения с другой самкой. С “новенькими” самками сложились в одном случае N-, в другом R-отношения. Развитие A-отношений началось только после гибели старой A-партнерши, на третий сезон существования диад. Аффилиативность самца и посещаемость самцом зон комфорта самки после гибели A-партнерши резко повышалась, сразу вслед за этим начиналось быстрое повышение аффилиативности самки и продолжительности “лежания в обнимку”, и в течение одного, двух месяцев возникали ярко выраженные A-отношения.

3. По инициативе самки, 1 диада (12.5%). Как свидетельствует развитие событий в диаде M11/20 + F5, формирование A-отношений возможно и по инициативе самки. Контакты F5 с M11/20 начались в начале 1998 г., ящерицы контактировали во время переходов F5 через территорию M11/20, зоны комфорта F5 на территории M11/20 отсутствовали (рисунок). Аффилиативность и самца, и самки в 1998–2000 гг. была невысока (см. табл. 3, Целлариус и др., 2016а). В 2000 г. зона комфорта F5 на западном берегу ручья исчезла, вместо нее в начале 2001г. на территории M11/20 у самки воз-

никла новая ЗК (рисунок) и одновременно резко повысилась аффилиативность этой самки (до 52.9). С этого момента начала расти аффилиативность самца, уже через два месяца она достигла 52.4, при этом продолжительность лежания в обнимку увеличилась с нуля в начале 2001 г. до 69. Однако посещаемость зон комфорта F5 не поднялась выше 18.3 (Целлариус и др., 2016а). В результате сложились отношения, которые не попадают ни в одну из трех выделенных категорий (см. рис. 4, Целлариус и др., 2016). Начиная с середины июня 2001 г. (начало брачного периода; в этом году M11/20 и F5 впервые спаривались), самка активно искала контактов с владельцем территории и настойчиво проникала в зоны комфорта A-партнерши самца F8/2 (A-отношения существовали с 1998 г.), несмотря на агрессию последней. Это единственный случай, когда во время конфликта самок наблюдались ритуализованные схватки, аналогичные пограничным схваткам самцов. Ситуация не изменилась и в начале сезона 2002 г. Дальнейшее развитие событий, к сожалению, наблюдать не удалось, поскольку обе самки погибли в ходе катастрофического ливневого паводка в конце июня 2002 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Триггером, запускающим процесс формирования дружественных отношений самца и самки, является социальная привлекательность самки для самца, каковая отражается в высоком уровне аффилиативности последнего. От аффилиативности самца зависит аффилиативность самки, так же с аффилиативностью самца тесно коррелирует и уровень пространственной ассоциации диады

(Целлариус и др., 2016, 2016а). Однако, возникновение устойчивой дружественной связи возможно только при определенных социальных условиях, внешних по отношению к диаде. Как свидетельствуют материалы, приведенные в настоящем сообщении, наличие у самца А-связи способно блокировать повышение его аффилиативности к другой самке даже в случае ее высокой потенциальной привлекательности. Эта тенденция очевидно может быть преодолена в случае спонтанно высокой частоты аффилиативных инициатив “самки-претендентки” (диада M11/20 + F5), но случаи подобного рода редки и, к тому же, далеко не всегда аффилиативная “навязчивость” самки приводит к повышению аффилиативности самца (Целлариус и др., 2016а). Одним из механизмов блокировки аффилиативности можно гипотетически представить иерархические взаимоотношения самок. Как свидетельствуют данные о взаимодействиях самок в присутствии самца, наличие А-отношений придает самке высокий социальный ранг. Подавление некоторых форм поведения подчиненной особи в присутствии доминирующей достаточно широко распространено (Гольцман, 1983). Однако, остается непонятным, что же блокирует повышение аффилиативности самца.

В такой же, если не в большей степени, это относится к пространственной ассоциации. Во всех наблюдавшихся случаях, даже если аффилиативность самца в отношении “самки-претендентки” достигала достаточно высокого уровня, посещаемость зон комфорта А-партнерши оставалась высокой, а “самки-претендентки” – сравнительно низкой. Это наблюдалось даже в том случае, когда взаимная аффилиативность самца и “самки-претендентки” очень высока (диада M11/20 + F5). Понятно, что проникновению “претендентки” в зоны комфорта самца, т.е. в места, где он проводит большую часть периода активности, препятствует агрессия А-партнерши (зоны комфорта А-партнеров совпадают). Но что препятствует самцу повысить посещаемость зон комфорта “претендентки”? Ответить на этот вопрос на основании имеющихся данных мы не в состоянии. Мы можем только констатировать, что существует устойчивая привязанность самца к зонам комфорта А-партнерши.

Тем не менее, наши данные позволяют сделать некоторые предварительные выводы. Интрасексуальные взаимодействия самок в присутствии самца и влияние А-партнерши на аффилиативность самца в отношении других самок в большинстве случаев сдерживают рост взаимной аффилиативности самца и “самки-претендентки”. Монополизация самками своих зон комфорта, в сочетании с устойчивой привязанностью самца к зонам комфорта А-партнерши, препятствуют возникновению пространственной интеграции

самца одновременно с несколькими самками. Очевидно, одним из существенных факторов, регламентирующих формирование дружественных отношений, является конкуренция между самками. Вероятно, именно конкуренцией между самками в значительной степени объясняется и моногинность дружественных связей у самцов.

Таким образом, наши материалы отчасти согласуются с предположением, что одним из факторов формирования социальной моногамии может являться конкуренция между самками (Nixon, 1987; Wong et al., 2008). Следует заметить, что взаимный антагонизм самок не является жестким правилом, нами наблюдался случай его отсутствия и, соответственно, совпадения зон комфорта самок. В такой ситуации самец, вероятно, вполне может устанавливать дружественные отношения с несколькими самками одновременно (см. раздел “Территориальные взаимоотношения самок”).

Известно, что система социальных взаимоотношений (в частности, переход от территориальности к иерархии и обратно) может в сильной степени зависеть от экологических условий (Carpenter, 1967; Brattstrom, 1974; Stamps, 1977; Польшова, 1990; Tsellarius et al., 1997; и др.). В нашем случае экологические условия определяют саму возможность возникновения дружественных связей. Для “подтягивания” аффилиативности самки к уровню аффилиативности самца необходимы регулярные контакты самца и самки на протяжении достаточно длительного времени (Целлариус и др., 2016а). На начальном этапе формирования взаимоотношений самка стремится избегать контактов с малознакомым самцом вне зависимости от его поведения и, если у самца нет возможности “навязать” контакты самке, А-отношения не формируются. Это значит, что условиями формирования дружественных отношений являются, в частности: а) высокая плотность населения; в) сравнительно небольшие индивидуальные участки с хорошим обзором, что позволяет самцу визуально контролировать всю или большую часть своей территории; с) недостаточно высокие температуры среды на протяжении большей части периода активности. В случае несоблюдения последнего условия самки, не нуждаясь в баскинге, ведут скрытный образ жизни, имеют возможность избегать контактов с самцами и, как свидетельствуют наши наблюдения в биотопах с высокими температурами (Галоян, Целлариус, 2006), успешно эту возможность реализуют. Кроме того, вся система интерсексуальных взаимоотношений завязана на стратегии выбора социального партнера, каковые, в свою очередь, по-видимому, связаны со стратегией поиска (Целлариус и др., 2016а). Стратегии поиска и выбора искомого объекта пластичны и зависят от обилия и пространственного размещения ресурса

(Нееу, Pianka, 1981; Целлариус и др., 1983; Real, 1987; Михеев, 2006; и др.), что касается и стратегии поиска партнера (Baird et al., 2003), и выбора участка обитания (Stamps et al., 2005).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны А.С. Опаеву и А.В. Чабовскому за советы и замечания по рукописи, Б.Д. Васильеву, И.С. Даревскому, Е.Н. Панову, Г.В. Полюновой, Н.Б. Ананьевой, Л.Ю. Зыковой, Ю.Г. Меньшикову, Л.М. Мухаметову, Е.Н. Романовой, В.А. Черлину и сотрудникам Утришской биостанции за участие в обсуждении результатов обработки материала и помощь в организации полевых работ.

Спонсорская помощь полевому отряду была оказана руководителем ТОО “Бином” ныне покойным Ю.И. Ивановым.

Работа выполнена при финансовой 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

- Галоян Э.А., Целлариус Е.Ю., 2006. Структура индивидуального участка и особенности поведения самцов скальной ящерицы в щебнистой дубраве хребта Навагир // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 308–316.
- Гольцман М.Е., 1983. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники, Зоология позвоночных. Т. 12. С. 71–150.
- Гольцман М.Е., 1984. Социальное доминирование и социальная стимуляция: частные проблемы и общие подходы // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пушино: Наука. С. 108–143.
- Громов В.С., 2009. Родительский вклад самцов и эволюция социальности у грызунов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й научной конференции 9–12 ноября 2009, Черногоровка. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 34.
- Лакин Г.Ф., 1973. Биометрия. М.: Высшая Школа. 343 с.
- Михеев В.Н., 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука. 191 с.
- Полюнова Г.В., 1990. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц // Журнал общей биологии. Т. 51. № 3. С. 338–352.
- 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 // Зоол. журн. 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., Музыченко И.В., Целлариус Н.Б., 1983. Факторы, определяющие состав рациона ящериц в пустынях Средней Азии // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол. Т. 88. Вып. 3. С. 44–50.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., Галоян Э.А., 2016. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Lacertidae). 1. Дружественная моногиния самцов и полиандрия самок // Зоологический журнал. Т. 95. Вып. 7. С. 848–859.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., Галоян Э.А., 2016а. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Lacertidae). 2. Поиск постоянного участка обитания, критерии выбора социального партнера и факторы дружественной интеграции диад // Зоологический журнал. Т. 95. Вып. 9. С. 1–12.
- 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.
- Baird T.A., Timanus D.K., Sloan C.L., 2003. Intra- and intersexual variation in sexual behavior: effects of ontogeny, phenotype, resources, and season // Lizard social behaviour (Fox S.F., McCoy J.K., Baird T.A., eds). Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press. P. 7–46.
- Brattstrom B.H., 1974. The evolution of reptilian social behavior // Amer. Zoologist. V. 14. № 1. P. 35–49.
- Bull C.M., 2000. Monogamy in lizards // Behavioral Processes. V. 51. № 1–3. P. 7–20.
- Carpenter C.C., 1967. Aggression and social structure in Iguanid lizards // Lizard ecology: A Symposium. Columbia: Univ. of Missouri Press. P. 87–105.
- 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.
- Chapple D. G., Keogh J. S., 2006. Group Structure and Stability in Social Aggregations of White's Skink, *Egernia whitii* // Ethology. V. 112. P. 247–257.
- Davies N.B., 1992. Mating system // Behavioural ecology (Krebs J.R., Davies N.B., eds). 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.

- 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.
- Hixon M.A., 1987. Territory area as a determinant of mating systems // *American Zoologist*. V. 27. № 2. P. 229–247.
- Huey R.B., Pianka E.R., 1981. Ecological consequences of foraging mode // *Ecology*. V. 62. № 4. P. 991–999.
- Kleiman D., 1977. Monogamy in Mammals // *The Quarterly Review of Biology*. V. 52. P. 39–69.
- 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.
- 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.
- 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.
- Real L., 1987. Objective benefit versus subjective perception in the theory of risk-sensitive foraging // *American Naturalist*. V. 130. № 3. P. 399–411.
- Rothe, H., 1973. Beobachtungen zur Geburt beim Weissbischelaffen (*Callithrix jacchus* Erxleben, 1777) // *Folia Primatologica*. V. 19. № 4. S. 257–285.
- 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.
- Stamps J.A., 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards // *Biology of the Reptilia*. V.7. New York – London: Academic Press. P. 265–334.
- Stamps J.A., 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality // *Lizard Ecology* (Huey R.B., Pianka E.R. and Schoener T.W., eds). Harvard University Press. P.196–204
- Stamps J.A., Krishnan V.V., Reid M.L., 2005. Search costs and habitat selection by dispersers // *Ecology*. V. 86. № 2. P. 510–518.
- 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.
- Tsellarius A.Yu., Tsellarius E.Yu., Men'shikov Yu.G., 1997. Notes on the diet and foraging of *Varanus griseus* // *Russian Journal of Herpetology*. V. 4. № 2. P. 170–181.
- Ulrich H.R., Christophe B., 2003. Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals. Cambridge University Press. 267 p.
- Whiteman E. A., Cote I. M., 2003. Social monogamy in the cleaning goby *Elacatinus evelynae*: ecological constraints or net benefit? // *Animal Behaviour*. V. 66. № 2. P. 281–291.
- Wickler W., Seibt U., 1983. Monogamy: an ambiguous concept // *Mate Choice*. Cambridge University Press. P. 33–50.
- Wong M.Y.L., Munday P.L., Buston P.M., Jones G.P., 2008. Monogamy when there is potential for polygyny: tests of multiple hypotheses in a group-living fish // *Behavioral Ecology*. V. 19. № 2. P. 353–361.

SOCIAL RELATIONSHIPS BETWEEN MALES AND FEMALES IN ROCK LIZARD *DAREVSKIA BRAUNERI* (LACERTIDAE). 3. COMPETITION BETWEEN FEMALES AND ITS RULE IN FORMATION OF INTERSEXUAL FRIENDLY RELATIONSHIPS

A. Yu. Tsellarius^{a, *}, E. Yu. Tsellarius^a, E. A. Galoyan^{b, **}

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

^b Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow 125009, Russia

*e-mail: ale5386@yandex.ru

**e-mail: edsmail@yandex.ru

Friendly intersexual relationships in Braueri lizard are characterized by high levels of spatial association (frequency of male attendance female's comfort areas, *ZA*) and by high frequency of affiliative behaviour both male (*Am*) and female (*Af*). Territory of each male is used by several females simultaneously. If a male has A-partner, *Am* and *ZA* do not increase on relation to any other female up to death of A-partner. Among main causes of male monogyny are monopolisation by females their comfort areas and A-female's moderation of affiliative behaviour of male and "females-claimants", i.e., monogyny is a result of competition between females to a considerable extent. Initiation of A-interrelation is possible in only conditions of high population density, small home ranges and long-continued stay of females in open sites. Thus, social relationships are also determined with ecological conditions.

Keywords: friendly interrelations forming, competition of females, social monogyny, polyandry, lizards, *Darevskia braueri*