

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

2. ПОИСК ПОСТОЯННОГО УЧАСТКА ОБИТАНИЯ, КРИТЕРИИ ВЫБОРА СОЦИАЛЬНОГО ПАРТНЕРА И ФАКТОРЫ ДРУЖЕСТВЕННОЙ ИНТЕГРАЦИИ ДИАД

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

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

²Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва 125009, Россия

e-mail: ale5386@yandex.ru

e-mail: edsmail@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.08.2015 г.

Между самцами и самками ящерицы Браунера существуют многолетние интерсексуальные дружественные связи, характеризующиеся высоким уровнем пространственной ассоциации и высокой частотой аффилиативного поведения партнеров (сообщение 1). В сообщении 2 рассматриваются изменения частоты аффилиативного поведения самцов (*Am*) и самок (*Af*) с момента появления самки на территории самца, а также условия перехода ящериц к устойчивой оседлости. *Am* стабилизируется в первые дни после возникновения диады и далее, как правило, сохраняется неизменной, что заставляет предполагать, что критерием выбора социального партнера у самца в большинстве случаев являются некие особенности внешности самки. *Af* на начальном этапе всегда низка, затем постепенно “подтягивается” до уровня *Am*. Главным условием устойчивой оседлости самки является высокая *Am* самца, на территории которого оказываются ее зоны комфорта. Т.о. критерием выбора социального партнера у самки является поведение самца; высокий уровень *Am* является триггером, запускающим формирование дружественных отношений. Достоверная связь между социальными и сексуальными взаимоотношениями отсутствует. Судя по реакциям самки на сексуальное поведение самца, его сексуальная активность является скорее фактором социальной дезинтеграции. Структура затрат на поиск социального партнера у самцов и самок различна, и с этими различиями хорошо согласуются различия в стратегии выбора партнера. Социальные стратегии хорошо интерпретируются в терминах теории оптимального кормодобывания.

Ключевые слова: дружественные связи, аффилиативное поведение, выбор социального партнера, поиск партнера, ящерицы, *Darevskia brauneri*

DOI: 10.7868/S0044513416090105

Одна из важнейших составляющих *mating*-стратегии — это выбор партнера, т.е. оценка тех или иных его качеств (критерии выбора) и последующее поведение, направленное на “завладение” привлекательным партнером. В случае, когда потенциальные партнеры рассредоточены в пространстве, весьма существенное значение приобретает еще одна составляющая — поиск особи противоположного пола, удовлетворяющей определенным критериям. Существуют, с одной стороны, хорошо разработанная теоретическая база, объясняющая формирование *mating*-стратегий в целом и различия этих стратегий у представителей разного пола (Trivers, 1972; Emlen, Oring, 1977), с другой — множество полевых и экспериментальных исследований, посвященных тестированию и конкретизации данных те-

оретических представлений (Tokarz, 1995; Martin, Lopez, 2000; Bleay, Sinervo, 2007; Kelso, Martins, 2008; Lancaster et al., 2009; и др.).

Значительная часть исследований в этой области посвящена выявлению критериев выбора партнера, преимущественно критериев морфологических и значительно реже — поведенческих. Крайне редки исследования, в которых рассматривается поиск партнера, хотя стратегии поиска и выбора должны быть тесно взаимосвязаны (Emlen, 1966; Real, 1990; Stamps et al., 2005). При этом подавляющее большинство исследований касается сексуальных, а не социальных отношений и в большинстве же случаев изучается выбор партнера самками, поскольку основой стратегии самцов считается максимизация числа партнерш (Trivers, 1972), что предполагает низкую избира-

тельность. В то же время альтернативные *mating*-стратегии изучаются почти исключительно у самцов, хотя есть основания полагать, что самки более пластичны, чем самцы (Stews, 1998).

У скальной ящерицы Браунера (*Darevskia brauneri* (Mehely 1909)) обнаружены устойчивые интерсексуальные дружественные связи (А-отношения), для которых характерна, как со стороны самца, так и со стороны самки, высокая частота проявлений аффилиативного поведения, т.е. реализации специфических поведенческих ансамблей, включающих телесное соприкосновение и не имеющих ни сексуального, ни агонистического контекста (Целлариус А. и др., 2016). Уровень аффилиативности животного по отношению к разным особям противоположного пола различен и может рассматриваться как показатель социальной привлекательности этих особей. В рамках данного сообщения, говоря о социальном партнере, мы имеем в виду именно особь с высокой социальной (аффилиативной) привлекательностью. В настоящем сообщении рассматриваются, во-первых, изменения социального поведения на протяжении существования диад, что позволяет сделать выводы о критериях выбора социального партнера у данного вида. Во-вторых, взаимосвязи между некоторыми формами социального и сексуального поведения самцов и самок ящерицы Браунера, и в-третьих – сценарии перехода ящериц к устойчивой оседлости, каковая является условием долговременной пространственной ассоциации самцов и самок.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в 1997–2006 гг. на южном макросклоне хребта Навагир в районе между Анапой и Новороссийском в сомкнутом высокоствольном лесу. Участок, на котором проводились наблюдения, располагался в месте разрыва лесного полога, имел около 30 м в поперечнике и в его пределах обитало в разные годы от 18 до 28 половозрелых особей скальной ящерицы Браунера. В статье ящерицы обозначены под присвоенными им номерами, самцам присваивается индекс М, самкам – F. Возраст ящериц определялся по ампутированной последней фаланге одного из пальцев скелетохронологическим методом, по линиям склеивания, формирующимся в период зимовок (Смирин, 1974; Целлариус Е., Целлариус А., 2002).

Во время визуальных наблюдений за индивидуально мечеными особями наносилась на карту-схему траектория перемещения особи, места и продолжительность остановок, характер активности, места, продолжительность и характеристика контактов с сородичами. Общая продолжительность визуальных наблюдений за весь период работ составила 1124 человек·часа, видеосъемки 28 часов. В 2001–2002 гг. в конце июня–начале

июля проводилось изучение бюджета времени у 6 территориальных самцов и 5 взрослых оседлых самок. Общая продолжительность хронометража составила 9 часов 7 минут.

Под индивидуальным участком (ИУ) мы подразумеваем область размещения всех точек регистрации особи, оконтуренную методом выпуклого многоугольника (Rose, 1982), а под территорией – область, в пределах которой конспецифик того же пола вызывает неритуализованную агрессию данной особи. Зона комфорта (ЗК) мы называем область концентрации точек регистрации внутри ИУ (Samuel, Green, 1988). Обеспеченность территории ресурсами (качество территории) оценивалась глазомерно по 6-балльной шкале (0–5), при оценке учитывался комплекс основных биологически значимых экологических характеристик: возможности для баскинга, обилие убежищ, кормовые условия.

В случае безвозвратного исчезновения особи из района наблюдений мы имели возможность с достаточно высокой степенью вероятности определить причины исчезновения (Целлариус А., Целлариус Е., 2009). Наблюдалось два варианта исчезновения. В одном случае ящерица начинала совершать длительные экскурсии за пределы ИУ, одновременно начинали “размываться” зоны комфорта, затем ящерица начинала периодически исчезать на срок от 1 до 3 суток и затем исчезала окончательно. Данные изменения развивались в течение от 10 дней до 1.5 месяцев, часть особей после исчезновения регистрировалась и далее, иногда далеко за пределами первоначального места обитания. Второй вариант – внезапное исчезновение особи. Ни одна особь, исчезнувшая внезапно, в дальнейшем не регистрировалась (Целлариус А., Целлариус Е., 2009). В случае внезапного исчезновения мы предполагаем гибель особи, а в случае исчезновения после “подготовки” – ее переселение.

Говоря о диаде, мы имеем в виду территориального самца и самку, которая имела хотя бы одну зону комфорта на территории этого самца. Под аффилиативностью самца (*Am*) или самки (*Af*) мы подразумеваем долю контактов (в %), в ходе которых регистрировалось аффилиативное поведение. Сексуальная активность самца, это доля контактов (в %), в которых зарегистрированы попытки предкопуляционной стимуляции, от общего числа контактов членов диады, наблюдавшихся в брачный период. Посещаемость самкой территории самца (ПТ), это доля (в %) точек регистрации самки на территории самца от общего числа точек регистрации данной самки.

Детальные описания района исследований, методов наблюдения и первичной обработки материалов приведены в сообщении 1.

Расчеты проводились в программе Excel, для вычисления статистических критериев и определения уровня доверительной вероятности ис-

Таблица 1. Частота различных вариантов многолетних изменений аффилиативности членов диад*

Изменения аффилиативности	Число диад	%	Устойчивая аффилиативность, %		ϕ^*	P
			самцов	самок		
Отсутствуют	2	11.8	82.4	11.8	4.59	>0.99
Только самцов	0	0.0				
Только самок	12	70.6				
Обоих членов диады	3	17.6				

* Диады находились под наблюдением с момента их возникновения и существовали не менее двух лет.

пользовались стандартные формулы и таблицы (Лакин, 1973; Сидоренко, 2001). Для характеристики выборок приводится медиана с указанием на lim (в скобках). В тексте и таблицах мы использовали следующие обозначения: U – критерий Манна-Уитни, ϕ^* – ϕ -критерий Фишера, $r_{\text{сп}}$ – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, k – число степеней свободы, P – уровень доверительной вероятности. При ранжировании варианты значения округлялись до целых.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменения аффилиативности на протяжении существования диады

Говоря об изменениях величины аффилиативности особи, следует напомнить, что в данном случае аффилиативность – это доля контактов, в которых особь проявляет соответствующее поведение, а не частота А-реакций особи на А-поведение сородича. Реакция может быть самой различной, от режектной до ответного А-поведения или моторная реакция вообще может отсутствовать – ящерица продолжает текущую рутинную активность, не обращая внимания на поведение со-контактанта. Следует учитывать также, что когда мы описываем разные типы развития событий, речь идет не об универсальных закономерностях, а о классификации реально наблюдавшихся сценариев.

Самцы. Ни в одном случае не удалось выявить достоверность различий между аффилиативностью самца (Am), рассчитанной для первого месяца существования диады, и для остатка первого сезона. В то же время Am в разных диадах уже в первый сезон оказывается различна ($\chi^2 = 29.12$, $k = 8$, $P > 0.999$), она может быть как очень низкой, так и весьма высокой. Аналогично выглядит картина при сравнении первого и второго годов существования диад. После второго года Am либо оставалась неизменной до конца существования диады, либо резко повышалась на 3–4 год. Т.о. наблюдалось три сценария изменения Am :

1. Величина Am оставалась низкой весь срок существования диады.
2. В течение первых дней Am резко повышалась и далее оставалась неизменной.

3. События развивались по первому или второму сценарию, затем Am повышалась и стабилизировалась на более высоком уровне, т.е. наблюдалось два эпизода стабилизации Am с интервалом в 3–4 года.

Наиболее часто наблюдалась устойчивая Am (1-й и 2-й сценарии, табл. 1).

Самки. Во всех наблюдавшихся случаях формирования диад, в течение первых 2–5 недель у самок преобладали режектные реакции на самцов, аффилиативность (Af) была низкой или вообще отсутствовала. Если повышение Af начиналось, то в большинстве случаев оно становилось заметным не раньше, чем на второй месяц существования диады. В целом, у самок можно выделить 4 сценария изменений аффилиативности:

1. Величина Af оставалась низкой все время существования диады.

2. Не ранее чем через месяц после возникновения диады Af начинала медленно расти, рост прекращался только на следующий сезон или даже через сезон после начала повышения, после чего Af стабилизировалась на более или менее высоком уровне (рис. 1).

3. В течение нескольких лет события развивались по 1-му сценарию, затем Af скачкообразно повышалась и стабилизировалась на более высоком уровне.

4. В течение 1–3 месяцев Af была низкой. Затем происходило очень резкое повышение Af на срок от 3 до 7 дней, после чего Af быстро возвращалась на низкий уровень и оставалась на нем до конца существования диады.

Главным отличием изменений аффилиативности самок, по сравнению с самцами, является то, что повышение Af если начинается, то после достаточно длительного знакомства с самцом. В большинстве случаев повышение происходит медленно и Af стабилизируется только на 2-й или 3-й сезон существования диады (рис. 1). Устойчивая аффилиативность, сформировавшаяся на самом первом этапе существования диады и сохраняющаяся до ее распада, это всегда, без исключений, низкая аффилиативность (сценарий 1). Такие диады обычно не существуют более года (подробнее далее). Кроме того, если у самцов изменение аффилиативности – это всегда ее устой-

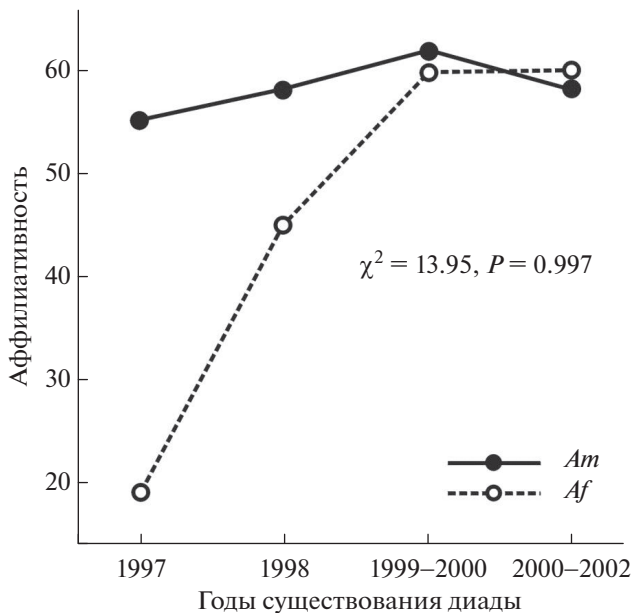


Рис. 1. Изменения аффилиативности самца (*Am*) и самки (*Af*) на протяжении существования диады M11/20 + F8/2.

чивое повышение, то у самок наблюдалось повышение *Af* с последующим понижением. В целом, устойчивая *Af* встречается сравнительно редко (табл. 1).

Связь между аффилиативностью самца и самки

Устойчивое повышение аффилиативности самки (*Af*), за единственным исключением (см. ниже), происходило на фоне высокой или средней аффилиативности самца (*Am*) (табл. 2). При низкой *Am* устойчивого повышения *Af*, как правило, не наблюдалось, и она оставалась на низком уровне (сценарий 1). В целом по выборке корреляция между *Am* и *Af* высока, ($r_{sp} = 0.82$, $n = 35$, $P > 0.99$). Учитывая, что *Am* формируется, как правило, в первые дни существования диады, а рост *Af* если начинается, то не ранее второго месяца, следует предположить, что *Af* зависит от *Am*, а не наоборот. Иными словами, при высокой аффилиативности самца *Af* начинает “подтягивать-

Таблица 2. Аффилиативность самцов (*Am*), соответствующая разным сценариям изменения аффилиативности самок (*Af*)

Сценарии изменения <i>Af</i>	<i>Am</i>	<i>n</i>	<i>U</i>	<i>P</i>
1, 4. Стабильно низкая или повышается, а затем понижается	7 (4–39)	13	4.0	0.99
2, 3. Повышается и остается высокой	50 (18–60)	6		

ся” до уровня *Am* (рис. 1). Только в двух диадах из девятнадцати наблюдалась иная картина. В диаде M2/6 + F10 аффилиативность самки оставалась низкой, несмотря на сравнительно высокую *Am* (38.9, табл. 4). В диаде M11/20 + F5 имело место быстрое спонтанное повышение *Af* (сценарий 3) с последующим повышением *Am* (табл. 3). Эти случаи мы обсудим далее. Что касается неустойчивых кратковременных повышений *Af* (сценарий 4), то они наблюдались только у субадультных самок в адрес самцов с низкой аффилиативностью, часто по отношению к двум – трем соседствующим самцам поочередно. Достоверного изменения *Am* при этом не происходило.

Аффилиативная избирательность

Самцы. Социальная привлекательность одной и той же самки для разных самцов может быть неодинакова (табл. 4). Коль скоро аффилиативность самки обычно зависит от таковой самца, уровень избирательности самцов можно оценить по частоте возникновения дружественных отношений (А-отношений), т.е. отношений с взаимно высокой аффилиативностью. В силу продолжительности А-отношений, в каждый момент времени в них вовлечена значительная часть устойчиво оседлых особей (Целлариус А. и др., 2016), однако само их возникновение происходит сравнительно редко. Из 23 диад, которые находились под наблюдением с первой недели существования, А-отношения возникли только в пяти (13.0%). Если рассматривать отдельных особей, то, например, у самца M2/6 на протяжении семи лет (1997–2003 гг.) А-отношения с какой-либо самкой не возникли, хотя за весь этот период у него был доступ к 11 оседлым самкам; у самца M16 после гибели его А-партнерши в течение двух лет не было А-связи, хотя он имел доступ к 5 самкам.

Самки. Как следует из данных, приведенном в предыдущем разделе, в большинстве случаев *Af* зависит от *Am*, но не наоборот. Это позволяет предполагать, что основным критерием выбора социального партнера у самки является высокая *Am*, т.е. выбор самки предопределен выбором самца. Такова преобладающая тенденция. Однако у самок по-видимому существует также выбор, не связанный с аффилиативностью самца, и не обязательно реализующийся в устойчивом повышении *Af* – условно говоря, потенциальная избирательность. О существовании такой избирательности свидетельствуют спонтанные повышения *Af* (сценарии 3 и 4) в условиях низкой аффилиативности самца. Так, F23 регулярно контактировала с пятью самцами (рис. 2) с одинаково низкой *Am* (0–4). Аффилиативность самки повышалась в адрес только трех из них (M4, M2/6 и M11/20), при этом “отвергнутые” самцы (рис. 2) были более доступны, чем два из трех “избранных” (M2/6 и M11/20), индивидуальные участки которых рас-

Таблица 3. Изменения аффилиативности партнеров в диаде M11/20 + F5

Пол и статистики	Период наблюдений		
	1998–2000	начало 2001	конец 2001
Аффилиативность самца (<i>Am</i>)	11.4	17.6	52.4
Аффилиативность самки (<i>Af</i>)	20.0	52.9	61.9
<i>n</i>	35	17	21
φ^*	1.00	2.22	0.62
<i>P</i>	0.68	0.97	0.47

полагались на другом берегу ручья, где у F23 не было зон комфорта (рис. 2). В другом случае, при спонтанном повышении аффилиативности F5 в адрес M11/20 (табл. 3), для F5 были одинаково доступны два самца, M11/20 и M2/6, при этом аффилиативность “избранного” M11/20 была даже ниже, чем “отвергнутого” M2/6 (11.4 и 28.8 соответственно; $\varphi^* = 2.03$; $P = 0.96$).

Кроме того, возможно, в отдельных случаях рост *Af* может блокироваться высокой сексуально-ориентировочной активностью самца. В этом отношении показательно развитие взаимоотношений в диаде M2/6 + F10, возникшей в конце мая 1998 г., в которой на протяжении всех трех месяцев ее существования была необычно высока частота сексуально-ориентировочного поведения самца по отношению к данной самке – 44.4%, тогда как в целом, исключая контакты с F10, эта величина у M2/6 не отличалась от таковой у других самцов и составляла 22.7% ($n_1 + n_2 = 18 + 97$, $\varphi^* = 1.82$, $P = 0.93$). Хотя аффилиативность самца также была высока (38.9), однако заметного повышения *Af* в этой диаде не происходило, самка сторонилась самца и в конце сезона перекочевала на территорию самца M27 и в дальнейшем на территории M2/6 вообще не появлялась. Т.о. критерием социального выбора самки может являться не только аффилиативность, но и частота сексуально-ориентировочной активности самца.

Связь между социальной и сексуальной привлекательностью

Сексуальная активность самца по отношению к самке не обнаруживает достоверной связи ни с аффилиативностью самца ($r_{sp} = 0.27$), ни с таковой самки ($r_{sp} = 0.20$), ни с посещаемостью самцом мест с наиболее высокой вероятностью обнаружения самки ($r_{sp} = 0.20$). Сексуальная активность самца может быть нулевой при любом типе социальных отношений (Целлариус А. и др., 2016).

Какого-либо поведения самки, направленного на достижение спаривания, у ящерицы Браунера не выявлено, однако сексуальную привлекательность самца можно попытаться оценить по частоте режектного поведения самки. Реакция самок на сексуально-ориентировочное поведение самца режектна в большинстве случаев, причем раз-

Таблица 4. Различия аффилиативности самцов (*Am*) по отношению к одной и той же самке в первые два года существования диад

Самка	Самцы	<i>Am</i>	<i>n</i>	φ^*	<i>P</i>
F10	M2/6	38.9	18	2.93	0.99
	M4	6.8	44		
F8/2	M11/20	58.2	55	2.78	0.99
	M4	22.2	18		
F18/3	M4	20.6	68	2.63	0.99
	M90/40	3.3	30		

личия уровня режектности при дружественных отношениях (74% R-реакций, $n = 19$) и при R-отношениях (88%; $n = 49$) невелики и статистически незначимы ($\varphi^* = 1.34$; $P < 0.85$). Реакция самки на начальную стадию предкопуляционной стимуляции режектна в 100% случаев при любом типе отношений и любом сценарии стимуляции, и как правило включает элементы агрессивного поведения, с той лишь разницей, что при дружественных отношениях самка сопротивляется менее энергично.

Выбор места жительства и пространственная интеграция диад

Как указано в разделе, посвященном методам исследования, по особенностям поведения особи в период, предшествующий ее безвозвратному исчезновению, мы можем с высокой степенью достоверности определить, что является его причиной – гибель или переселение за пределы района наблюдений (Целлариус А., Целлариус Е., 2009). Оказалось, что время существования индивидуальных участков (ИУ), причиной исчезновения которых являлось переселение, существенно меньше, чем тех, владельцы которых погибли (табл. 5). Таким образом, ИУ можно подразделить, в некоторой степени условно, на временные, которые исчезли в результате переселения, и постоянные, существовавшие свыше двух лет и исчезнувшие в результате гибели их владельцев. Соответственно, мы можем говорить о временно и устойчиво оседлых особях.

Возраст, в котором ящерицы Браунера переходят от бродяжничества к временной оседлости, в

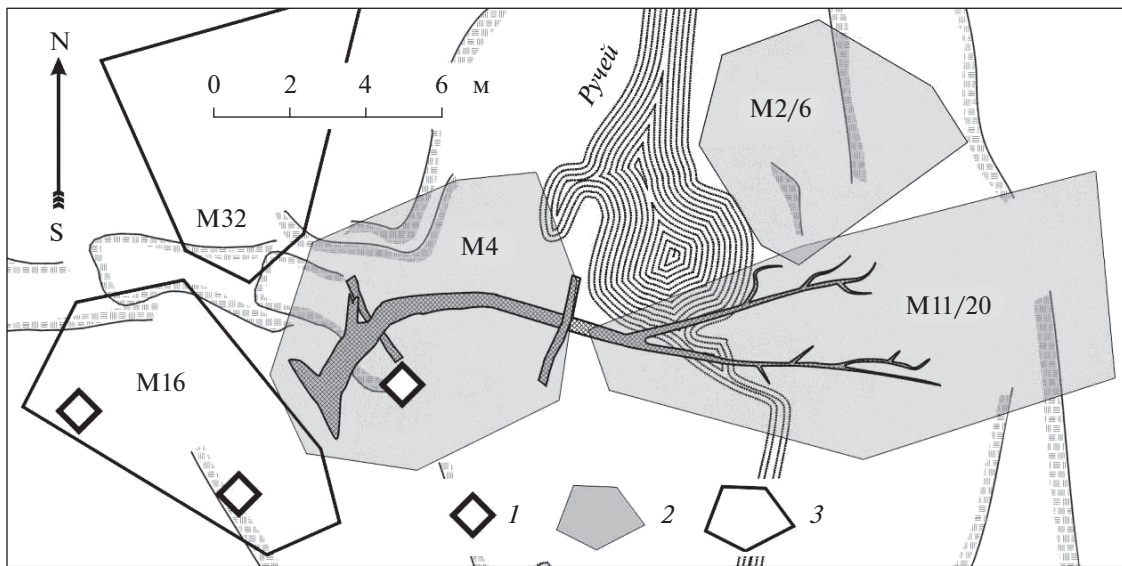


Рис. 2. Взаиморасположение зон комфорта самки F23 и территорий самцов, которые она посещала: 1 – зоны комфорта самки; 2 – территории самцов, по отношению к которым проявлялись спонтанные повышения аффилиативности самки; 3 – территория самцов, по отношению к которым аффилиативность оставалась низкой.

целом совпадает с возрастом достижения половой зрелости, различия между самцами и самками не достоверны. Переход к постоянной оседлости у самцов происходит в большинстве случаев раньше, чем у самок (табл. 6), различия статистически значимы ($U = 9.0$, $P = 0.99$). Ядром формирования охраняемого пространства (территории) у самца во всех наблюдавшихся случаях являлась свободная, т.е. расположенная вне уже существующих территорий, зона комфорта самки (Целлариус А., Целлариус Е., 2006). Формирование постоянного ИУ и территории могло происходить либо одновременно (нетерриториальный самец “находил” доступную ЗК самки), либо спустя некоторое время после основания ИУ, когда в его пределах появлялась свободная ЗК самки. Границы территории на протяжении всей оставшейся жизни самца менялись незначительно (рис. 3). Взаимоотношения с самкой, вокруг ЗК которой возникала территория, могли быть любыми, последующее исчезновение этой самки (что случилось неоднократно) не влияло на существование уже возникшей территории.

Экологическое качество пространства, занимаемого поселением, в среднем было довольно низким (табл. 7), однако качество различных его частей заметно отличалось, соответственно отличалось и экологическое качество территорий. При этом качество территории на протяжении жизни самца могло меняться (табл. 7) в результате изменения формы крон, оползней, переноса листовой подстилки, камней и валежника ливневыми потоками и т.п. Таким образом, выбор постоянного места жительства у самца происходит на раннем этапе онтогенетической траектории, вы-

бор оказывается связан со случайным стечением обстоятельств, а качество территории в дальнейшем определяется независимыми от самца процессами.

В отличие от самцов, возраст самок на момент образования постоянных участков существенно больше, чем в случаях образования участков временных (табл. 6). Самка, достигнув половой зрелости, очевидно начинает стремиться к устойчивой оседлости, но перед тем, как окончательно осесть, один или несколько раз меняет локализацию индивидуального участка, при этом никогда не наблюдалось повторных попыток оседания на одном и том же месте. Во всех наблюдавшихся случаях перехода самки к устойчивой оседлости, через некоторое время у нее возникала дружественная связь с одним или двумя самцами, на территориях которых располагались ее зоны комфорта. В то же время ни у одной из временно оседлых самок такой связи не обнаружено.

Для самки, впервые появившейся в поселении или посещающей его эпизодически, на короткое время (в табл. 8 обозначены как “случайные” самки), привлекательность территории самца определяется в первую очередь экологической обстановкой, а не особенностями поведения ее владельца (табл. 8). Если же самка задерживается в поселении и формирует на тех или иных территориях зоны комфорта, то в первый год имеет место связь как между посещаемостью территории (ПТ) и ее качеством, так и между ПТ и аффилиативностью владельца территории (Am). На второй год существования диад и позже корреляция между ПТ и качеством территории исчезает, а связь между ПТ и Am остается высокой (табл. 8). Фактически,

Таблица 5. Продолжительность существования (в сезонах) индивидуальных участков* с разной причиной исчезновения владельцев

Пол владельцев индивидуальных участков	Причина исчезновения		$n_1 + n_2$	U	P
	переселение	гибель			
Самки	1 (1–2)	5 (1–7)	10 + 6	7.0	0.99
Самцы	1 (1–2)	8 (5–10)	3 + 6	0.0	0.95

* Использованы данные только по тем участкам, которые наблюдались с момента возникновения до момента исчезновения.

Таблица 6. Возраст (число зимовок) самцов и самок к моменту формирования временных и постоянных индивидуальных участков

Пол владельцев индивидуальных участков	Возраст на момент формирования ИУ		$n_1 + n_2$	U	P
	временных	постоянных			
Самки	3 (2–6)	5 (2–7)	10 + 8	17.0	0.95
Самцы	2 (2–2)	3 (2–4)	3 + 7	4.5	<0.95

происходит следующее: если социальная привлекательность самки (уровень Am) для владельца территории оказывается низкой, то посещаемость этой территории снижается, а если высокой – то сохраняется или повышается, вне зависимости от качества территории. Важно иметь в виду, что высокая аффилиативность самца является условием перехода самки к устойчивой оседлости, но это не значит, что устойчивые зоны комфорта не могут возникать на территориях самцов с низкой аффилиативностью. Обычно самка использует одновременно несколько территорий (Целлариус А. и др., 2016), просто на тер-

риториях с низкой Am владельцев она проводит существенно меньше времени.

Необходимо отметить также, что формирование диад, т.е. формирование устойчивых зон комфорта самок на территории самцов, происходит только во внебрачный период (рис. 4), когда суммарная частота сексуального и сексуально-ориентировочного поведения самцов намного ниже, чем в период брачный (Целлариус А. и др., 2016). Вероятно, высокая сексуальная активность самца может снижать посещаемость его территории самкой вне зависимости от его аффилиативности

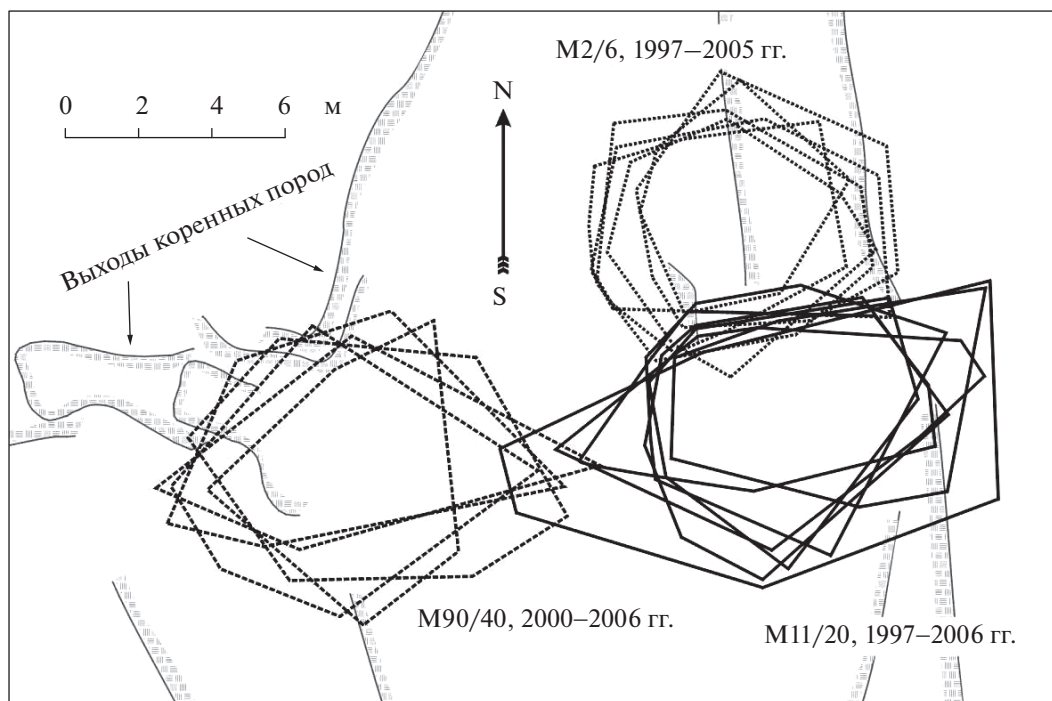
**Рис. 3.** Изменение границ территорий в течение жизни самцов (представлена только часть особей).

Таблица 7. Территориальные самцы центральной части поселения, качество их территорий и число самок, имеющих зоны комфорта на территории самца в разные периоды наблюдений

Условное название места, где расположена территория	Период наблюдений					
	1997–1998 гг.			2001–2002 гг.		
	владелец территории	качество территории	число самок	владелец территории	качество территории	число самок
Утренний склон*	M16	2	4–2	M22/07	2	2
Скала*	M32	4	3–2	M17	5	7
Корч*	M4	5	6	M90/40	2	3–2
Обрыв*	M27	3	3–?	M108	1	?
Замшелые камни	M11/20	1	1	M11/20	4	3
Курган	M2/6	3	5	M2/6	4	4
Вечерний склон	M13/07	3	4	M13/07	3	2
Южный склон**	–	2	0	M119	2	2
Тропа**	–	0	0	M28	2	?
Всего территорий		7			9	
Средний балл качества		2.6			2.8	

Примечания. Оценка качества территории приводится в баллах по шестибальной шкале.

“?” – нет точных данных.

* Территории, сменившие владельца в результате гибели предыдущего.

** До 2000 г. эти места не входили в состав территории какого-либо самца.

Таблица 8. Ранговая корреляция между посещаемостью территории самкой (*ПТ*), качеством территории и аффилиативностью ее владельца (*Am*) на разных этапах существования диады

Корреляция	“Случайные” самки ($n = 21$)		Устойчивые диады, период существования			
			первый год ($n = 17$)		второй год и позже ($n = 9$)	
	r_{sp}	P	r_{sp}	P	r_{sp}	P
ПТ и качество	0.60	0.99	0.52	0.95	0.01	<0.50
ПТ и <i>Am</i>	0.11	<0.50	0.70	0.99	0.70	0.95

(см. также раздел “Аффилиативная избирательность”).

Бюджет времени самцов и самок

Время, затраченное на перемещения, у самцов приблизительно вдвое больше, чем у самок (табл. 9). Различия между самцами и самками заключаются не только в уровне подвижности, но и в ее структуре. Основная доля двигательной активности у самцов приходится на патрулирование территории (специфическое по моторике перемещение самца, которое сопровождается ольфакторным мечением и включает краткие остановки с заявочными демонстрациями; Целлариус А., Целлариус Е., 2005) и на социальные взаимодействия, тогда как у самок двигательная активность связана в первую очередь с интенсивным поиском корма (табл. 9).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как свидетельствуют наши данные, у скальных ящериц Браунера выбор социального парт-

нера не случаен, при этом критерии выбора партнера у самцов и самок различны. Аффилиативность самца (*Am*) в большинстве случаев формировалась “с первого взгляда”, на фоне всегда одинакового у всех самок поведения в начальный период существования диады. При этом аффилиативность самца практически одинакова в брачный и внебрачный периоды, и высокая *Am* не обязательно сочетается с наличием сексуальной связи (Целлариус А. и др., 2016). Таким образом, следует полагать, что аффилиативная (социальная) привлекательность самки не связана ни с ее рецептивностью, ни с ее поведенческими характеристиками. Очевидно, при выборе партнерши самец реагирует в первую очередь на “внешность” самки, т.е. на особенности ее окраски, пропорции, моторику или какие-либо внешние проявления общего физиологического состояния. То, что одна и та же самка может обладать разной привлекательностью для разных самцов, свидетельствует, что один и тот же комплекс внешних признаков по-разному оценивается разными самцами, иными словами, критерии выбора у разных самцов разные.

Аффилиативность самки (A_f) определяется в первую очередь аффилиативностью самца, т.е. главным критерием выбора социального партнера является его поведение, и, в отличие от самцов, критерий выбора одинаков у всех самок. Привлекательность для самок ящериц “дружелюбных” самцов описана также у *Sceloporus graciosus* (Kelso, Martins, 2008). Сравнительно большая продолжительность периода, в течение которого формируется отношение самки к самцу, обусловлена, вероятно, как раз тем, что оценка частоты проявления тех или иных форм поведения самца требует достаточно длительного времени (Wachtmeister, Enquist, 1999). В целом, реализуемая избирательность у самок, в отличие от самцов, низка.

Повышение A_f до уровня A_m требует времени и регулярных контактов с самцом, следовательно, устойчивая оседлость партнеров является не просто свойством дружественной диады, но и необходимым условием ее возникновения. Переход самки к устойчивой оседлости и посещаемость территории самца также связаны с величиной A_m . Т.о. в наблюдавшемся поселении ящериц Браунера триггером, запускающим формирование дружественных отношений, является социальная привлекательность самки для самца, каковая выражается в его высокой аффилиативности.

Довольно широко распространена точка зрения, что многолетние социальные связи между самцами и самками обусловлены в значительной степени репродуктивными, в том числе сексуальными стратегиями (Emlen, Oring, 1977; Gowaty, Buschhaus, 1998; Ulrich, Christophe, 2003; и др.). Однако в данном случае корреляция между сексуальной и социальной привлекательностью самки отсутствует, наличие многолетней дружественной связи вообще не обязательно сочетается с сексуальной связью.

Кроме того, согласно нашим данным, во-первых, реакция самки на сексуальное и сексуально-ориентировочное поведение самца в подавляющем большинстве случаев режктна при любом типе взаимоотношений (см. “Связь между социальной и сексуальной привлекательностью”). Во-

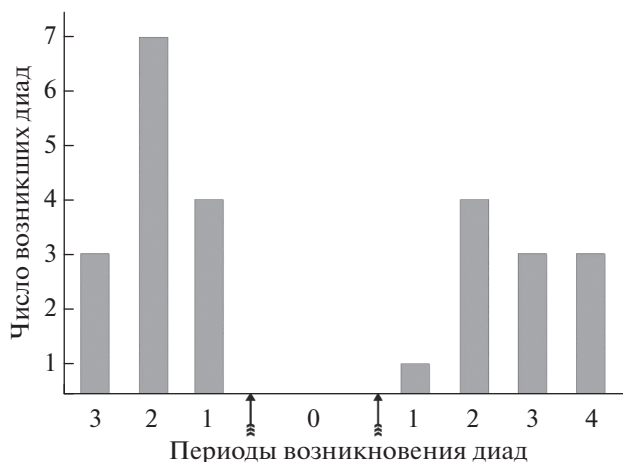


Рис. 4. Частота возникновения новых диад в разные периоды сезона активности ($n = 23$). Обозначения на оси абсцисс (слева направо): 3–1 – декады до начала брачного периода; 0 – брачный период; 1–4 – декады после конца периода; стрелками указаны начало и конец брачного периода.

вторых, в брачный период, когда частота реализации сексуального и сексуально-ориентировочного поведения самцов намного выше, чем в период внебрачный (Целлариус А. и др., 2016), диады (с любым типом взаимоотношений) вообще не образуются (рис. 4). В-третьих, повышение аффилиативности самки может, вероятно, блокироваться высоким уровнем сексуально-ориентировочного поведения самца (см. “Аффилиативная избирательность”). Все это заставляет предполагать, что сексуальная активность самца скорее препятствует формированию дружественных отношений и способствует распаду диад, т.е. является фактором социальной дезинтеграции.

Рассматривая наблюдавшиеся пути формирования взаимоотношений следует, однако, учитывать существование “потенциальной” избирательности самок и тот факт, что аффилиативная настойчивость самки способна повысить ее привлекательность для самца (диада M11/20 + F5,

Таблица 9. Доля времени, затрачиваемая территориальными самцами и оседлыми самками на разные формы двигательной активности

Тип активности*	Доля времени (%), затраченного		U	P
	самцами ($n = 6$)	самками ($n = 5$)		
Патрулирование	16 (14–28)	0 (0–0)	0.0	0.99
Интрасексуальные конфликты	3 (1–4)	0 (0–1)	0.0	0.99
Интерсексуальные контакты	6 (4–12)	2 (1–5)	2.0	0.99
Охота (intensive foraging)	4 (3–4)	10 (4–26)	1.5	0.99
Прочее	3 (2–7)	6 (2–9)	8.0	<0.6
Общее время подвижности	34 (28–47)	18 (8–37)	5.0	0.95

* При подсчете из категории двигательной активности исключались ориентировочные реакции и демонстрации угрозы, не связанные с перемещениями, броски на добычу, перемещения на дистанцию менее 20 см в ходе баскинга и ряд других кратковременных эпизодов двигательной активности.

табл. 3). Это позволяет предполагать, что описанные стратегии выбора партнера, и, соответственно, преобладающая модель интеграции диад, могут быть факультативны (*sensu*, Zamudio, Sinervo, 2003), т.е. зависеть, в частности, от текущих социальных и экологических условий. С этим предположением хорошо согласуется обнаруженное согласие стратегий выбора со структурой затрат на формирование дружественных отношений у самцов и самок (см. далее).

У самца активный поиск практически отсутствует, он выбирает социальную партнершу из числа самок, периодически оседающих на его территории. В то же время, возникновение А-отношений с самкой определяется в первую очередь территориальностью, у нетерриториальных самцов такие связи отсутствуют в силу недоступности для них зон комфорта самок (Целлариус А., Целлариус Е., 2006). Территориальный самец затрачивает значительное время на патрулирование, территориальные конфликты и интерсексуальные контакты (табл. 9). Таким образом, основные затраты самца приходятся не на поиск объекта, а на его привлечение и удержание.

Самка активно ищет участок с благоприятными условиями, при этом основным условием перехода к устойчивой оседлости является высокая аффилиативность (*Am*) владельца территории. Поскольку высокая *Am* в этом случае неизбежно ведет к возникновению А-отношений, можно сказать, что самка фактически ищет условия, в которых возможно формирование А-отношений с самцом. На поиск затрачивается более двух лет (табл. 6), самка формирует поочередно несколько временных индивидуальных участков, при этом никогда не предпринимает повторных попыток к оседанию в одном и том же месте. Подобная стратегия поиска участка обитания самками вероятно типична для многих видов ящериц (Evans, 1951). Затраты самки на поддержание аффилиативной связи с самцом сравнительно невелики (табл. 9), т.е. основные затраты приходятся на поиск объекта.

Стратегия поиска партнера у самок в терминах теории оптимального кормодобывания относится к категории *searcher*, а стратегия самцов к категории *pursuer* (Emlen, 1966; MacArthur, Pianka, 1966). Стратегия *pursuer* в условиях обилия потенциальных "жертв" дает возможность формирования высокой избирательности (MacArthur, Pianka, 1966), что и наблюдается в нашем случае у самцов. Стратегия *searcher* в условиях пятнистой среды, в сочетании с последовательным посещением пятен (поселений), практически без повторов, редкость доступных объектов и большое время поиска — это как раз те обстоятельства, которые ведут *searcher*'а к выбору первого же подходящего варианта (Stamps et al., 2005), что и наблюдается у самок. Поскольку данные стратегии в значительной степени определяются коли-

чеством и пространственным размещением ресурса, можно ожидать в других экологических условиях иные стратегии поиска, другие пути дружественной интеграции диад или отсутствие такой интеграции вообще.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко признательны А.С. Опаеву, Н.А. Формозову и А.В. Чабовскому за советы и замечания, сделанные во время нашей работы над рукописью, Н.Б. Ананьевой, Б.Д. Васильеву, И.С. Даревскому, Л.Ю. Зыковой, Ю.Г. Меньшикову, Л.М. Мухаметову, Е.Н. Панову, Г.В. Полиновой, Е.Н. Романовой, В.А. Черлину и сотрудникам Утришской биостанции РАН за участие в обсуждении результатов обработки материала и помощь в организации полевых работ. 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 РНФ (14-50-00029, тема АААА-А16-116021660077-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лакин Г.Ф., 1973. Биометрия. М.: Высшая Школа. 343 с.
- Сидоренко Е.В., 2001. Методы математической обработки в психологии. СПб.: Речь. 350 с.
- Смирин Э.М., 1974. Перспективы определения возраста у рептилий по слоям костей // Зоологический журнал. Т. 53. Вып. 1. С. 111–117.
- 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 А.Ю., Целлариус Е.Ю., Галоян Э.А., 2016. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia braueri* (Lacertidae). 1. Дружественная моногиния самцов и полиандрия самок // Зоологический журнал. Т. 95. Вып. 7. С. 1–12.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 2002. Возрастные изменения и возможное значение сигнальной окраски у самцов скальной ящерицы с хребта Навагир // Зоологический журнал. Т. 81. Вып. 8. С. 970–977.
- Bleay C., Sinervo B., 2007. Discrete genetic variation in mate choice and a condition-dependent preference function in the side-blotched lizard: implications for the formation and maintenance of coadapted gene complexes // Behavioral Ecology. V. 18. № 2. P. 318–323.

- Crews D.*, 1998. On the organization on individual differences in sexual behaviour // *American Zoologist*. V. 38. № 1. P. 118–132.
- Emlen J.M.*, 1966. The role of time and energy in food preference // *American Naturalist*. V. 100. № 916. P. 611–617.
- 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.*, 1951. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata* // *American museum novitates*. № 1493. P. 1–26.
- Gowaty P.A., Buschhaus N.*, 1998. Ultimate causation of aggressive and forced copulation in birds: Female resistance, the CODE hypothesis, and social monogamy // *American Zoologist*. V. 38. № 1. P. 207–225.
- Kelso E.C., Martins E.P.*, 2008. Effects of two courtship display components on female reproductive behaviour and physiology in the sagebrush lizard // *Animal Behaviour*. V. 75. № 2. P. 639–646.
- Lancaster L.T., Hipsley Ch.A., Sinervo B.*, 2009. Female choice for optimal combinations of multiple male display traits increases offspring survival // *Behavioral Ecology*. V. 20. № 5. P. 993–999.
- MacArthur R.H., Pianka E.R.*, 1966. On optimal use of a patchy environment // *American Naturalist*. V. 100. № 916. P. 603–609.
- Martin J., Lopez P.*, 2000. Chemoreception, symmetry and mate choice in lizards // *Proceedings of the Royal Society of London B*. V. 267. P. 1265–1269.
- Real L.*, 1990. Search theory and mate choice. 1. Models of single sex determination // *American Naturalist*. V. 136. № 3. P. 376–404.
- 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., Krishnan V.V., Reid M.L.*, 2005. Search costs and habitat selection by dispersers // *Ecology*. V. 86. № 2. P. 510–518.
- Tokarz R.R.*, 1995. Mate choice in lizards: a review // *Herpetological Monographs*. V. 9. P. 17–40.
- Trivers R.L.*, 1972. Parental investment and sexual selection // *Sexual Selection and the Descent of Man* (*B. Campbell*, ed.). Chicago: Aldine. P. 136–179.
- Ulrich H.R., Christophe B.*, 2003. Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals. Cambridge: Cambridge University Press. 267 p.
- Wachtmeister C.-A., Enquist M.*, 1999. The evolution of female coyness: trading time for information // *Ethology*. V. 105. № 4. P. 983–992.
- Zamudio K.R., Sinervo B.*, 2003. Ecological and social contexts for the evolution of alternative mating strategies // *Lizard social behaviour* (*Fox S.F., McCoy J.K., Baird T.A.*, eds). Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press. P. 83–106.

SOCIAL RELATIONSHIPS BETWEEN MALES AND FEMALES IN THE ROCK LIZARD (*DAREVSKIA BRAUNERI*, LACERTIDAE). 2. SEARCHING FOR A PLACE OF STABLE RESIDENCE, CRITERIA FOR THE CHOICE OF A SOCIAL PARTNER AND FACTORS OF A FRIENDLY INTEGRATION OF DYADS

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*Zoological Museum, Moscow State University, Moscow 125009, Russia*

e-mail: edsmail@yandex.ru

There exist long-term intersexual friendly relationships between males and females of Brauner's lizard that are characterized by high levels of spatial association and affiliative behavior of partners (see report 1). In this article, alternations in the frequency of affiliative behavior in males (*Am*) and females (*Af*) after the first appearance of a female on the male's territory are considered, as well as conditions for the transition of the lizard to a stable residency (SR). *Am* becomes stable during a few-day initial period and does not change later. This suggests that criteria of the male's choice are some peculiarities of the female's exterior. In the initial period, *Af* is always low, but if *Am* is high, it gradually rises up to the level of *Am*. The main condition of the female's SR is high *Am* of the owner of the territory in which the female's comfort areas come to be. Thus, social partner choice in the female is based on the male's behavior, and a high *Am* is a trigger which starts up the formation of friendly interrelations. A significant correlation between social and sexual interrelations is absent. As we can judge by the female's reactions to sexual behavior of the male, its sexual activity is rather a factor of social disintegration. Social strategies are well interpreted in terms of the optimal foraging theory.

Keywords: friendly interrelations, affiliative behavior, social partner choice, search for partner, gender social strategies, lizards, *Darevskia brauneri*