

**СОЦИАЛЬНАЯ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ ПАРТНЕРШИ
КАК ОСНОВА ВОЗНИКНОВЕНИЯ МНОГОЛЕТНЕЙ СЕКСУАЛЬНОЙ СВЯЗИ
МЕЖДУ САМЦОМ И САМКОЙ У СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ
DAREVSKIA BRAUNERI (REPTILIA, SAURIA)**

А. Ю. Целлариус¹, Е. Ю. Целлариус¹, Э. А. Галоян²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: ale5386@yandex.ru*

² *Зоологический музей Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова
Россия, 125009, Москва, Большая Никитская, 2
E-mail: edsmail@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.09.2016 г.

При переходе самки к устойчивой оседлости ядром формирования ее постоянного участка обитания всегда становилась территория самца с высокой частотой affiliативного поведения в отношении этой самки. Поскольку частота А-поведения самца формируется в первые дни существования диады и не зависит от поведения самки, следует заключить, что в основе многолетней связи лежит выбор самца, а не самки, причем выбор социальный, а не сексуальный. Уровень affiliативности и сексуальная активность самца по отношению к самке не коррелируют друг с другом. Affiliативность и сексуальная активность самца по отношению к разным самкам различны, так же как различно отношение разных самцов к одной и той же самке. Таким образом, вероятность того, что самка станет постоянной сексуальной партнершей данного самца, определяется одновременно двумя условиями: самка должна быть как социально привлекательной (что обеспечивает устойчивую оседлость самки), так и сексуально привлекательной. Иными словами, самка, чтобы стать постоянной сексуальной партнершей самца, должна пройти «двойной фильтр».

Ключевые слова: многолетняя сексуальная связь, социальное поведение, оседлость, выбор партнера, ящерицы, *Darevskia brauneri*.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-151-160

ВВЕДЕНИЕ

Изучение путей и непосредственных механизмов формирования долговременных сексуальных связей представляет интерес как с точки зрения понимания эволюции гендерных социо-сексуальных стратегий, так и с точки зрения управления численностью популяций. Очевидно, что такие связи имеют биологический смысл в случае низкой доступности сексуальных партнеров, которая предполагает высокие затраты времени и/или энергии на их приобретение. Низкая доступность может определяться или просто низкой плотностью населения, или острой конкуренцией за партнера, или высокой избирательностью животных, т. е. факторы, благоприятствующие возникновению многолетних сексуальных связей, могут иметь как экологическую, так и социальную природу. У птиц и млекопитающих многолетняя сексуальная связь обычно сопровождается устойчивой положительной социальной связью. Под положительной социальной связью в данном случае подразумеваются взаимоотношения, для которых характерны, в частности, две особенности: а) высокий уровень пространственной ассоциации

партнеров; б) высокая частота так называемого affiliативного поведения, протекающего с телесным контактом вне контекста поведения сексуального, агонистического или ориентировочного (Громов, 2009; Gillette et al., 2000; Ulrich, Christophe, 2003). Что касается сексуальной связи, то в рамках данной статьи ее признаком считается только наличие сексуального поведения в чистом виде: предкопуляционный приминг с последующим коитусом.

Устойчивые персонализированные социо-сексуальные отношения между самцом и самкой считаются характерными для птиц и, отчасти, для млекопитающих, причем возникновение таких отношений связывается с совместной заботой о потомстве (Ulrich, Christophe, 2003). Однако подобные взаимоотношения известны и у третьей группы высших позвоночных, у рептилий, в частности у ящериц, у которых забота о потомстве отсутствует, при этом такие взаимоотношения зарегистрированы в условиях высокой плотности населения (Панов, Зыкова, 1993; Chapple, 2003; Tsel-larius E., Tsel-larius A., 2005). При этом поведение особей свидетельствует о наличии не только сексуальной, но и устойчивой социальной связи в

вышеприведенном значении (Целлариус А. и др., 2016 а; Panov, Zyкова, 1999; Tsellarius E., Tsellarius A., 2005). Для многих видов ящериц известна также ассортативность спаривания (Tokarz, 1995; Olsson, Shine, 1998; Bleay, Sinervo, 2007), что предполагает наличие сексуальной избирательности. Изучение видов этой группы представляет несомненный теоретический интерес, в том числе и в силу их филогенетического положения. Кроме того, ящерицы вообще являются перспективным модельным объектом исследований социо-сексуальных стратегий, поскольку крайне удобны в качестве объекта полевых наблюдений (Fox et al., 2003). Однако опубликованные данные о непосредственных механизмах формирования долговременных социо-сексуальных связей у ящериц нам не известны.

В настоящей статье приводятся данные о формировании долговременных сексуальных связей у скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Mehely, 1909), полученные в результате многолетних наблюдений за индивидуально мечеными особями. В рамках настоящей статьи в центре нашего внимания будут находиться возникновение пространственной ассоциации диад (устойчивое перекрывание индивидуальных участков) и взаимосвязь между пространственной ассоциацией и социальным и сексуальным поведением особей. Поскольку долговременные связи между самками и нетерриториальными самцами не возникают в силу недоступности для последних основных зон активности самок (Целлариус А., Целлариус Е., 2006), мы будем рассматривать взаимоотношения самок только с территориальными самцами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Darevskia brauneri – дневная, преимущественно наземная насекомоядная ящерица, населяющая зону широколиственных лесов на западе Северного Кавказа (Даревский, 1967). Длина тела половозрелых особей составляет 61–76 мм, самцы крупнее самок. Половой зрелости достигают после второй зимовки. Средняя продолжительность жизни особей, доживших до половой зрелости, около 10 лет, зарегистрированный максимум 16 лет (Целлариус А., Целлариус Е., 2009). В районе исследований взрослые особи выходят с зимовки в начале апреля, уход на зимовку происходит с середины сентября по середину октября. Спаривание наблюдалось в июне, откладка яиц в июле, появление молодняка в августе. В кладке 4 – 6 яиц (Даревский, 1967), у

всех наблюдавшихся самок была только одна кладка в год.

Исследования проводились в районе между Анапой и Новороссийском, на южном макросклоне хребта Навагир, на дне одной из узких долин, пересекающих макросклон. Дно долины покрыто высокоствольным сомкнутым лесом из граба (*Carpinus betulus*) с участием бука (*Fagus orientalis*), ясеня (*Fraxinus excelsior*) и липы (*Tilia* sp.). Постоянное население встречается здесь преимущественно в «окнах», образовавшихся в месте падения 1 – 2 крупных деревьев (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Материалы, легшие в основу данной статьи, были получены в результате наблюдений в одном из таких «окон», расположенном на дне ущелья с протекавшим здесь небольшим ручьем. Общая площадь участка наблюдений около 2000 м², здесь в разные годы обитало от 18 до 28 оседлых и временно оседлых особей. Далее мы будем называть это скопление ящериц поселением.

В статье нами рассматривается, в частности, экологическое качество территорий самцов. Качество территории оценивалось глазомерно по 6-балльной шкале (0 – 5 баллов). В первую очередь принимались во внимание четыре характеристики.

1. *Возможности для баскинга.* Пятно солнечного света, проникающего в разрыв лесного полога, существовало приблизительно с 9.30 до 18 часов и, естественно, перемещалось по пространству поселения с запада на восток. Продолжительность освещения территории прямым солнечным светом и величина освещенной площади связаны в первую очередь с конфигурацией крон, с расположением территории относительно траектории перемещения пятна, с крутизной и экспозицией склона, на котором территория расположена. Оценивая возможности для баскинга, мы глазомерно определяли одновременно и продолжительность освещения, и величину освещенной площади. Кроме того, на оценку влияли такие обстоятельства, как освещенность мест расположения убежищ и укрытий, а также время и характер освещения соседних территорий и взаимоотношения с их владельцами. От последнего зависит возможность нагреться вне своей территории, каковая может быть весьма важна, особенно в утреннее время (Целлариус А., Целлариус Е., 2005, 2006).

2. *Наличие убежищ.* Убежища – это места, используемые ящерицам для ночевки или для длительного пребывания в дождливую погоду. В

порядке предпочтения: глубокие щели в выходах коренных пород, дупла и трещины в поваленных деревьях, полости под отдельными валунами или в горах крупных камней (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). При оценке учитывалось число потенциальных убежищ, их качество с точки зрения ящерицы и равномерность или неравномерность их размещения по территории. Наилучшие условия – несколько кластеров убежищ первых двух типов, расположенные на участках, освещенных солнцем в разные периоды времени активности.

3. *Наличие укрытий.* В узком смысле укрытия – это места, которые можно использовать только для укрытия от внезапной опасности: полости в россыпях мелких камней, полости под выступающими корнями, скопления сухих веток и т.п. (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Однако при оценке в качестве укрытий рассматриваются также и убежища, поскольку они могут использоваться ящерицей аналогичным образом. Наилучшие условия: расстояние от любой точки территории до ближайшего укрытия не превышает одного метра.

4. *Кормовые условия.* Основным кормом данного вида ящериц на пробной площади были летающие насекомые размером 5 – 15 мм, в первую очередь представители отрядов Diptera и Lepidoptera. Также ящерицы регулярно добывают на мелководных участках ручья бокоплавов (Amphipoda). Все эти три группы членистоногих концентрируются по берегам ручья, мухи – также на влажной теневой стороне поваленных стволов и невысоких глинистых обрывов. Именно в этих местах наблюдается активный поиск корма ящерицами, в первую очередь самками. Кормовые условия оценивались по площади указанных микробиотопов и их размещению относительно укрытий и освещенных участков.

Работы проводились с 1997 по 2006 год, в период с конца апреля по конец сентября, в течение 1 – 5 месяцев ежегодно. Мечение ящериц производилось одновременно двумя способами. Пожизненный идентификационный номер закреплялся путем ампутации дистальных фаланг 1 – 3 пальцев по определенной схеме. Кроме того, на спине ящерицы в области холки закреплялись 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 (Целлариус А., Цел-

лариус Е., 2009). В статье при упоминании конкретных особей самцам присваивается индекс *M*, самкам – *F*. Всего за период наблюдений было помечено 211 особей. Ампутированные фаланги использовались для определения возраста ящериц скелетохронологическим методом (Целлариус Е., Целлариус А., 2002).

Пространство поселения почти во все дни, когда погода допускала активность ящериц, находилось под наблюдением 1-2 человек не менее часа, обычно в течение 4 – 6 часов. В ходе наблюдения наносилась на карту-схему траектория перемещения особи, места и продолжительность остановок, места контактов с сородичами. Обязательно отмечалось наличие определенных поведенческих комплексов, реализуемых в ходе контакта (см. «Социальное и сексуальное поведение»). Для большей точности и емкости записи широко использовалась пиктография. В ограниченном объеме использовалась видеосъемка. Общая продолжительность наблюдений за весь период работ составила более тысячи часов. В статье использованы детальные описания около тысячи интересексуальных контактов. Контактom 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 метра.

При выявлении конфигурации индивидуального пространства животного основным понятием является «точка регистрации особи» (Rose, 1982). Под точкой регистрации в рамках данной работы мы подразумеваем, во-первых, пересечение ящерицей квадрата, являющегося ячейкой сетки, наложенной на карту-схему. Размер ячейки составлял 0.25×0.25 см в масштабе схемы. Во-вторых, место нахождения ящерицы в неподвижности вне убежища в течение приблизительно одной минуты. Остановки менее минуты не рассматривались. На практике точность фиксации начала и конца времени неподвижности составляет, приблизительно, $\pm 20 - 30$ 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, охвотенную методом выпукло-

го многоугольника (Rose, 1982). В расчет не принимались перемещения и остановки в ходе экскурсий (*sensu*, Madison, 1985), каковые хорошо отличаются по поведению от локальных перемещений. 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) неритуализованная агрессия данной особи.

Нас интересовали в первую очередь диадные взаимоотношения (каждая особь при этом могла быть членом нескольких диад). В статье использованы данные по диадам, существовавшим от полутора месяцев до 9 лет, всего 24 диады. В состав наблюдавшихся диад входило 9 самцов и 22 самки.

Оценивая взаимоотношения особей, мы будем использовать четыре основных показателя: 1) посещаемость самкой территории самца (TA), $TA = (r_f / R_f) \cdot 100$, где R_f – общее число точек регистрации самки за некий период, r_f – число точек регистрации на территории самца за тот же период; 2) аффилиативность самца, $Am = (n_a / N) \cdot 100$, где n_a – число контактов в которых зарегистрировано аффилиативное поведение самца, N – общее число контактов членов данной диады; 3) аффилиативность самки (Af) рассчитывалась аналогичным образом, но в числителе число контактов, в которых регистрировалось А-поведение самки; 4) сексуальная активность самца, $SX = (n_s / N_s) \cdot 100$, где n_s – число контактов, в которых наблюдалось сексуальное поведение самца, N_s – общее число контактов за брачный период. Брачным периодом мы называем период от первой до последней попытки предкопуляционного приминга, длительность этого периода различалась в разные годы и составляла от 12 до 20 дней. Фактически величина Am по отношению к конкретной самке является показателем социальной привлекательности этой самки для самца, а величина Af – показателем социальной привлекательности самца для самки. Аналогично величина сексуальной активности самца (SX) отражает сексуальную привлекательность самки. Описание соответствующих поведенческих комплексов см. в разделе «Социальное и сексуальное поведение».

Расчеты проводились в программе Excel, для вычисления статистических критериев и определения уровня доверительной вероятности использовались общепринятые формулы и таблицы (Лакин, 1973; Сидоренко, 2001). Посколь-

ку выборки, как правило, невелики и тип распределения неизвестен, мы использовали в первую очередь непараметрические критерии и, соответственно, для характеристики выборок приводится медиана с указанием на предельные значения – Me (*min – max*). В тексте и таблицах мы использовали следующие обозначения: U – критерий Манна – Уитни, φ^* – φ -критерий Фишера, r_{sp} – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, P – уровень доверительной вероятности. 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 «диад-сезонов» или «особь-сезонов».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Социальное и сексуальное поведение.

Взаимодействия разнополых особей ящериц Браунера далеко не всегда имеют сексуальную мотивацию, даже в сезон размножения. В частности, нами выделен поведенческий комплекс (комплекс дружественной коммуникации или аффилиативное поведение), который регистрируется приблизительно с одинаковой частотой на протяжении всего сезона активности (Целлариус А. и др., 2016 а). Ящерица наползает на партнера или переползает через него, обычно это сопровождается слабым друмингом (Carpenter, Ferguson, 1977) – ящерица как бы слегка похлопывает партнера лапами. Самка при наползании может наносить легкий укус в голову или шею самца. Контакты, в которых наблюдалось А-поведение самца и/или самки, часто заканчивались длительным «лежанием в обнимку». При этом одна ящерица лежит на другой или ящерицы лежат бок о бок и одна или обе особи кладут голову или лапу на спину партнера. Аффилиативное поведение (далее А-поведение) наблюдалось как у самцов, так и у самок, только в интересексуальных контактах и всегда вне сексуального или агонистического контекста.

Как уже было упомянуто, в рамках настоящей статьи под сексуальным поведением мы подразумеваем предкопуляционный приминг и собственно спаривание. Активное поведение, направленное на достижение и завершение коитуса, свойственно почти исключительно самцу. Самка обычно более или менее энергично сопротивляется примингу, в то же время каких-

либо специфических особенностей поведения, направленных на привлечение самца или облегчение копуляции, нами не зарегистрировано, за исключением выгибания хвоста вверх при введении самцом гемипениса. Выгибание хвоста наблюдается во всех без исключения случаях спаривания, вне зависимости от сценария спаривания и взаимоотношений с самцом, и носит явно рефлекторный характер. Таким образом, сексуальное поведение в данном случае – это поведение самца, роль самки пассивна.

Сексуальное поведение в своей типичной интенсивности (*sensu*, Mottis, 1957) включает следующие этапы. 1. *Захват самки*. Самец захватывает самку пастью за кончик хвоста или наползает на нее сзади и берет сверху за шею (при наползании, в отличие от А-поведения, передняя часть тела самца приподнята, шея изогнута вниз, самец касается спины самки кончиком морды и ощупывает ее языком). Самка при этом обычно начинает или продолжает двигаться, самец двигается вместе с ней и сразу, или в несколько перехватов, берет ее пастью в области крестца. 2. *«Массаж»*. Самец энергично «жуёт» крестец самки, одновременно царапает передней лапой основание хвоста сверху. 3. *Копуляция*. Самец перехватывает самку за бедро, подгибает под нее заднюю часть тела и вводит гемипенис. Коитус продолжается от 2 до 10 – 15 минут, иногда сопровождается подобием фрикции (самец «качает» самку), на всем протяжении коитуса самец удерживает самку за бедро.

Основные черты использования пространства. На определенном этапе своей онтогенетической траектории самцы ящерицы Браунера начинают проявлять территориальное поведение, и в пределах их индивидуальных участков возникает пространство, охраняемое от сородичей своего пола – территория (*sensu* Burt, 1943). Самки этого вида нетерриториальны, в том смысле, что устойчивых и достаточно обширных охраняемых пространств у них нет.

Индивидуальные участки всех территориальных самцов и большинства половозрелых самок компактны – точки регистрации особи образуют единое «облако», поперечник «сгущений» внутри «облака» больше или лишь ненамного меньше расстояния между «сгущениями». Площадь участков составляет 186 (48 – 475) м² у самцов и 161 (49 – 192) у самок, различия статистически незначимы ($U = 106.0$, $n_m + n_f = 19+16$, $P < 0.95$). Площадь территорий самцов составляла 49 (24 – 71) м², т.е. приблизительно 26% ин-

дивидуального участка. Участки самцов и самок широко перекрываются, как между особями одного пола, так и между разнополыми, однако территории самцов, как и следует ожидать, всегда либо разобщены, либо только соприкасаются. Территория каждого самца входила в состав широко перекрывающихся индивидуальных участков нескольких самок, медиана числа самок, регулярно посещавших территорию отдельно взятого самца, составляла 3.5 (2 – 7) особей. Одновременно участок каждой самки покрывал территории двух, иногда трех самцов (Целлариус А., Целлариус Е., 2005, 2006).

Границы территории самца могли год от года несколько меняться, но географический центр территории оставался практически неизменным до гибели самца (Целлариус А. и др., 2016 б). Индивидуальные участки самок также могли сохранять свою локализацию на протяжении многих лет, но могли и смещаться, причем смещение почти всегда происходило скачкообразно, на расстояние большее, чем поперечник участка, при этом участок обычно «уходил» за границы поселения. Таким образом, пространственная структура поселения выглядела как стабильная мозаика территорий самцов, покрытая сравнительно неустойчивым «многослойным покровом» из участков самок.

Переход самцов и самок к устойчивой оседлости. Самец ящерицы Браунера имеет неограниченный доступ к самке только в пределах своей территории (Целлариус А., Целлариус Е., 2005, 2006) и, как показывают наблюдения, подавляющее большинство контактов самца и самки, завершающихся спариванием, происходят в пределах собственной территории самца. Таким образом, устойчивая многолетняя оседлость особей является необходимым условием долговременной сексуальной связи самца и самки.

Как самцы, так и самки, до наступления половой зрелости ведут, условно говоря, бродячий образ жизни (Целлариус А. и др., 2008). У самцов формирование компактных индивидуальных участков и переход к устойчивой оседлости происходит после 2 – 4 зимовок, хотя начало проявления территориального поведения и формирование территории могут происходить несколько позже. Достоверно связать возникновение устойчивых участков самцов, а впоследствии и территорий, с какими-либо экологическими особенностями избранного пространства не удается. Фактически, самец просто занимает имеющееся или появившееся в результате гибели

одного из старых самцов-резидентов свободное место (Целлариус А., Целлариус Е., 2006). При этом качество территории самца на протяжении его жизни может меняться (табл. 1) в результате изменения конфигурации крон деревьев (и, соответственно, освещенности), переноса камней, бревен и подстилки ливневыми паводками, оползней и тому подобных явлений, иногда в масштабах индивидуального участка катастрофических.

Таблица 1
Изменения экологического качества различных урочищ в центральной части поселения (оценка по 6-балльной шкале)

Название урочища	Период	
	1997 – 1998 гг.	2001 – 2002 гг.
Утренний склон	2	2
Скала	4	5
Корч	5	2
Обрыв	3	1
Замшелые камни	1	4
Курган	3	4
Вечерний склон	3	3
Южный склон	2	2
Тропа	0	2
Средний балл качества	2.6	2.8

У самок начало формирования компактных индивидуальных участков наблюдалось приблизительно в том же возрасте, что и у самцов, но, в отличие от последних, на первом этапе эти участки не были постоянными, большинство существовало не более одного сезона. По особенностям поведения и физического состояния ящерицы в период, предшествующий ее безвозвратному исчезновению, мы можем с высокой степенью достоверности определить, что является причиной исчезновения – гибель или переселение за пределы района наблюдений (Целлариус А., Целлариус Е., 2009). Оказалось, что время существования индивидуальных участков, причиной исчезновения которых являлось переселение самок, существенно меньше, чем тех, владелицы которых погибли, в первом случае $Me = 1 (1-2)$, во втором – $5 (1-7)$ сезонов ($U = 7.0, n_1 + n_2 = 10 + 6, P = 0.99$). Таким образом, участки самок можно подразделить на временные, которые исчезли в результате переселения, и постоянные, исчезнувшие в результате гибели их владелиц. Соответственно, мы можем говорить о временно и устойчиво оседлых особях. Возраст временно оседлых самок составлял 3.0 (1 – 6) зимовок ($n = 29$), а устойчиво оседлых – 5.5 (2 – 10) зимовок ($n = 32$), различия значимы ($U = 152.5, P = 0.99$). Иными словами, самка, достигнув половой зрелости, начинает стремиться к ус-

тойчивой оседлости, но перед тем, как окончательно осесть, один или несколько раз меняет локализацию индивидуального участка. Из всего вышеизложенного следует, что, поскольку базовым условием многолетней сексуальной связи самца и самки является устойчивое перекрытие территории самца и индивидуального участка самки, в основе возникновения такой связи лежит выбор самкой пространства для формирования постоянного места жительства.

Выбор самкой постоянного места обитания. В случаях, когда на территории самца возникал временный участок самки, аффилиативность владельца территории по отношению к этой самке была как правило ниже, чем в случае возникновения участка постоянного. Сексуальная привлекательность самки в обоих случаях в среднем оказалась одинаковой (табл. 2).

Таблица 2
Величина социальной (Am) и сексуальной (SX) привлекательности самок с временными и постоянными индивидуальными участками (указана медиана, в скобках lim)

Отношение самца к самке	Тип индивидуального участка самки		$n_1 + n_2$	U	P
	временный	постоянный			
Am	7 (0–39)	47 (4–57)	12+10	15.0	0.99
SX	15 (0–36)	16 (0–33)		48.5	< 0.7

Экологические условия в разных «урочищах» пробной площади сильно отличались, разброс мог составлять от 0 до 5 баллов (см. табл. 1). Соответственно различалось и качество территорий самцов, обитавших в разных «урочищах». Для самки, недавно появившейся в поселении или посещающей его время от времени, на срок несколько дней, привлекательность территории самца определялась в первую очередь экологической обстановкой на этой территории, а не особенностями поведения ее владельца (рис. 1). Если самка задерживается в поселении, то корреляция между TA и аффилиативностью самца (Am) повышается, а между TA и качеством территории начинает снижаться (см. рис. 1). Данные изменения корреляции между качеством территории, ее посещаемостью самкой и аффилиативностью самца отражают, по сути, процесс выбора самкой места постоянного проживания. Если аффилиативность самца оказывалась низка, самка обычно исчезала с его территории. В случае высокой Am самка оставалась, независимо от экологических условий и их изменения. В то же время какой-либо достоверной связи посещаемости территории самца с уровнем его сексуальной активности не обнаружено. Однако

учитывая что подавляющее большинство индивидуальных участков, как временных, так и постоянных, возникало во внебрачный период (Галоян, 2011) и что реакция самки на попытки предкопуляционного приминга всегда в той или иной степени негативна, можно предположить, что на начальном этапе формирования участка высокая сексуальная активность самца может служить препятствием для перехода самки к устойчивой оседлости (Целлариус А. и др., 2016 б).

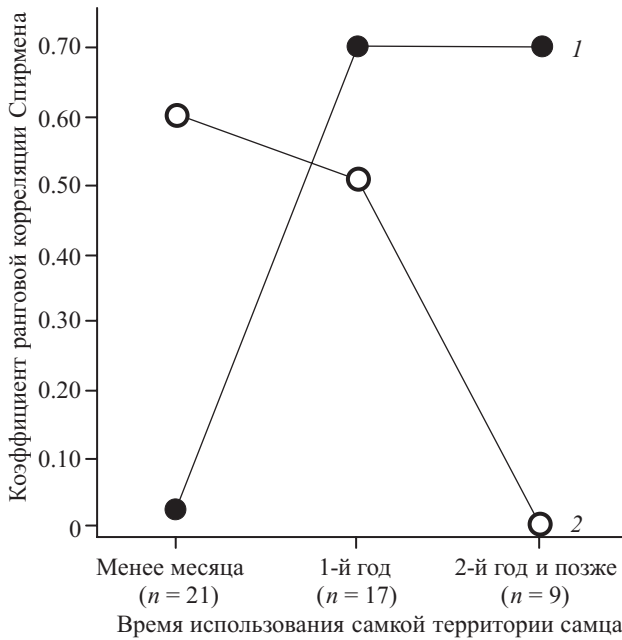


Рис. 1. Величина корреляции между посещаемостью самкой территории самца и аффилиативностью владельца территории (1) и между посещаемостью территории и ее качеством (2) при разной продолжительности использования самкой территории самца

Выбор партнера и факторы формирования многолетней связи. Аффилиативность самца формируется в первые же дни знакомства – *Am* в первый месяц знакомства в подавляющем большинстве случаев не отличается достоверно от таковой за весь последующий срок существования взаимоотношений (Целлариус А. и др., 2016 б). Иначе обстоит дело у самок: *Af* в первый месяц знакомства всегда низка или вообще равна 0. Повышение *Af* если начинается, то лишь на 2-й, 3-й месяц и только при условии высокой аффилиативности самца (Целлариус А. и др., 2016 б). Если аффилиативность самца низка, то низкой остается и аффилиативность самки. Иными словами, аффилиативность самки «подтягивается» к таковой самца и стабилизируется только на второй, третий сезон знакомства (рис. 2). Случаи, когда аффилиативность самца высока, а аффилиативность самки

остается низкой, нами не наблюдались. В целом по выборке ранговая корреляция между *Af* и *Am* весьма высока, $r_{sp} = 0.82$ ($n = 35, P > 0.99$).

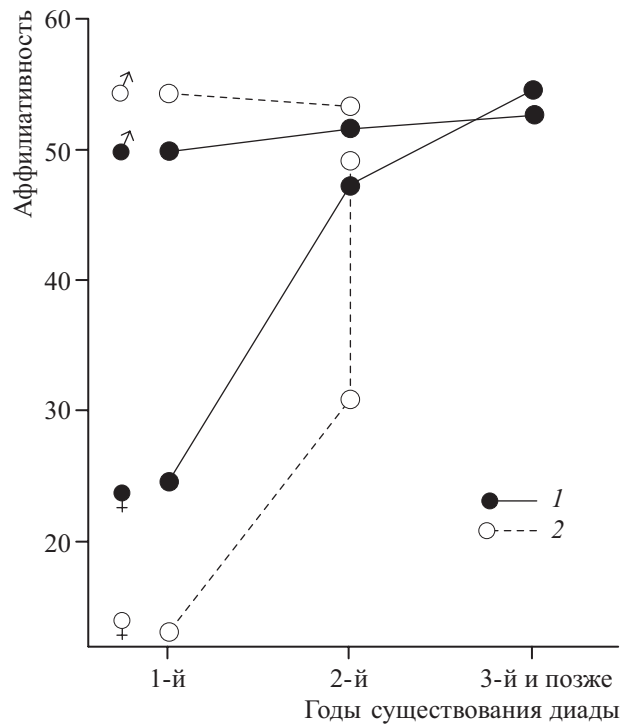


Рис. 2. Изменения аффилиативности самки и самца в диадах с изначально высокой аффилиативностью самца: 1 – диада M11/20+F8/2, 2 – диада M16+F12

Таким образом, ядром формирования постоянного участка самки является территория самца, аффилиативность которого по отношению к данной самке высока. Поскольку привязанность самца к территории в наблюдавшемся поселении была пожизненна, то возникновение постоянного индивидуального участка самки на территории самца равнозначно возникновению многолетней связи с этим самцом. Таким образом, триггером, запускающим формирование многолетней связи, является социальная привлекательность самки для самца, каковая привлекательность выражается в высокой частоте аффилиативного поведения самца по отношению к самке. Поскольку аффилиативность самки всегда «подтягивается» к аффилиативности самца, то многолетняя связь, с точки зрения социальных отношений, – это неизбежно дружественная связь, т. е. социальная связь с высокой взаимной аффилиативностью.

Сексуальная активность самца (*SX*), так же как и аффилиативность, быстро формируется на первом этапе существования диады и далее остается неизменной: различия между *SX* в первый брачный сезон и все последующие статистически незначимы. При этом сексуальная и социальная

привлекательность самки для самца не взаимосвязаны, достоверная корреляция между этими показателями отсутствует ($r_{sp} = 0.27, n = 22, P < 0.6$). Сексуальная привлекательность как временно оседлых, так и устойчиво оседлых самок могла быть нулевой. Среди временно оседлых самок доля особей с $SX = 0$ составляла 25.0%, среди устойчиво оседлых – 10.0%, различия статистически незначимы ($\varphi^* = 0.94, P = 0.65$). Иными словами, многолетняя связь может основываться только на дружественных контактах в отсутствие сексуальных взаимоотношений.

Одна и та же самка для разных самцов может обладать разной привлекательностью, как социальной, так и сексуальной (табл. 3). Как уже упоминалось, специфических особенностей поведения самки, направленных на привлечение самца или облегчение копуляции, нами не зарегистрировано, за исключением выгибания самкой хвоста вверх при введении самцом гемипениса, каковое наблюдается во всех без исключения случаях спаривания, вне зависимости от сценария спаривания и взаимоотношений с самцом, и носит явно рефлекторный характер. Таким образом, наличие или отсутствие спаривания является результатом избирательности самца, роль самки пассивна.

Таблица 3

Примеры различия социальной и сексуальной привлекательности самки для разных самцов

Пол		Привлекательность	n	φ^*	P
Самка	Самцы				
Социальная (Am)					
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	69	2.63	0.99
	M90/40	3.3	30		
Сексуальная (SX)					
F5	M2/6	19.2	52	1.65	0.90
	M4	5.3	19		
F10	M4	15.9	44	2.74	0.99
	M16	0.0	15		
F18/3	M4	29.0	69	1.72	0.92
	M90/40	13.8	30		

Таким образом, у самок критерием выбора постоянного сексуального партнера является его поведение, причем не сексуальное, а социальное – возникновение многолетней связи обусловлено высокой аффилиативностью самца. Очевидно, что именно это определяет длительность процесса формирования дружественных отношений: для оценки частоты тех или иных форм поведения партнера

самке требуется время (Wachtmeister, Enquist, 1999). Учитывая, что отношение самца к самке формируется в первые дни знакомства, притом на фоне практически одинакового в этот период поведения самок, следует предположить, что самец ориентируется на некие внешние черты морфологии или внешние проявления общего физиологического состояния самки. Критерии выбора партнерши у самцов индивидуальны, и при этом социальные и сексуальные критерии различны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши материалы приводят к достаточно неожиданным заключениям.

1. В формировании многолетних сексуальных взаимоотношений у скальной ящерицы социальные отношения первичны. Возникновение долговременной сексуальной связи определяется социальными (дружественными) отношениями, и постоянство сексуальной связи является фактически эпифеноменом постоянства связи дружественной.

2. Поскольку аффилиативность самца формируется, условно говоря «с первого взгляда», а самка выбирает постоянное место жительства, ориентируясь на аффилиативное поведение самца, то оказывается, что в основе формирования многолетней сексуальной связи лежит выбор самца, а не самки.

3. Критерии социальной и сексуальной привлекательности самки для самца различны. Вероятность того, что самка станет постоянной сексуальной партнершей самца, определяется одновременно двумя условиями: самка должна быть социально привлекательной (что обеспечивает устойчивую оседлость самки и в итоге регулярность контактов) и быть сексуально привлекательной. Иными словами, самка, чтобы стать постоянной сексуальной партнершей самца, должна пройти «двойной фильтр». При этом критерии выбора неодинаковы у разных самцов, в силу чего упомянутый «фильтр» у каждого самца индивидуален.

Учитывая «двойной фильтр» (фактически высокую избирательность самца), вероятность возникновения многолетней сексуальной связи относительно невысока и, соответственно, постоянный сексуальный партнер – сравнительно редко встречающийся «ресурс» как для самки, так и для самца. Интересно отметить, что дефицит партнеров – один из факторов, которые могут вести к формированию устойчивых моногамных отношений (Ulrich, Christophe, 2003), и что у скальной ящерицы Браунера наблюдается отчетливая тенденция к социальной моногамии (Tsellarius E., Tsellarius A., 2005).

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» ныне покойным Ю. И. Ивановым.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-63064, 05-04-49468 и 15-04-03987) и Российского научного фонда (проект № 14-50-00029, тема АААА-А16-116021660077-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галоян Э. А., 2011. Роль социальных отношений в формировании пространственной структуры поселений бисексуальных и партеногенетических видов скальных ящериц : дис. ... канд. биол. наук. М. 143 с.
- Громов В. С. 2009. Родительский вклад самцов и эволюция социальности у грызунов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы 2-й науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 34.
- Даревский И. С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 214 с.
- Лакин Г. Ф. 1973. Биометрия. М. : Высш. шк. 343 с.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. 1993. Социальная организация и демография кавказской агамы *Stellio caucasicus* (Squamata, Agamidae) // Зоол. журн. Т. 72, вып. 6. С. 74 – 93.
- 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 // Зоол. журн. 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 // Зоол. журн. Т. 85, вып. 1. С. 73 – 83.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. 2009. Продолжительность жизни и факторы смертности у скальной ящерицы *Darevskia brauneri* по данным многолетних наблюдений на хребте Навагир // Зоол. журн. Т. 88, вып. 10. С. 1276 – 1280.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2008. Взаимоотношения взрослых и ювенильных особей скальной ящерицы *Darevskia brauneri* с хребта Навагир // Современная герпетология. Т. 8, вып. 2. С. 170 – 186.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2016 а. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Lacertidae). 1. Дружественная моногиния самцов и полиандрия самок // Зоол. журн. Т. 95, вып. 7. С. 848 – 859.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., Галоян Э. А. 2016 б. Социальные взаимоотношения самцов и самок скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Lacertidae). 2. Поиск постоянного участка обитания, критерии выбора социального партнера и факторы дружественной интеграции диад // Зоол. журн. Т. 95, вып. 9. С. 1343 – 1353.
- Целлариус Е. Ю., Целлариус А. Ю. 2002. Возрастные изменения и возможное значение сигнальной окраски у самцов скальной ящерицы с хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 81, вып. 8. С. 970 – 977.
- 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 // Behav. Ecol. Vol. 18, № 2. P. 318 – 323.
- Burt W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammology. Vol. 24, № 3. P. 346 – 352.
- Carpenter C. C., Ferguson G. W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles // Biology of the Reptilia / ed. C. Gans. New York : Academ. Press. Vol. 7. P. 335 – 554.
- 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. Vol. 17. P. 145 – 180.
- Dodd C. K. 1993. The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* // J. Herpetology. Vol. 27, № 2. P. 209 – 213.
- Fox S. F., McCoy J. K., Baird T. A. 2003. The evolutionary study of social behavior and the role of lizards as model organisms // Lizard social behaviour / eds. S. F. Fox, J. K. McCoy, T. A. Baird. Baltimore ; London : The Johns Hopkins University Press. P. XI – XIV.
- Gillette J. R., Jaeger R. G., Peterson M. G. 2000. Social monogamy in a territorial salamander // Animal Behaviour. Vol. 59, № 6. P. 1241 – 1250.
- Madison D. M. 1985. Activity rhythms and spacing // Biology of New World Microtus / ed. R. H. Tama-

rin / American Society of Mammalogists. Special Publication № 8. P. 373 – 419.

Morris D. 1957. «Typical Intensity» and its Relation to the Problem of Ritualisation // Behaviour. Vol. 11, № 1. P. 1 – 12.

Olsson M., Shine R. 1998. Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus* // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol. 43. P. 359 – 363.

Panov E. N., Zykova L. Yu. 1999. Social behavior and communication in Rock Agama *Laudakia caucasica* // Russ. J. Herpetology. Vol. 6, № 3. P. 215 – 230.

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 // J. Herpetology. Vol. 16, № 2. P. 353 – 369.

Tokarz R. R. 1995. Mate choice in lizards : a review // Herpetological Monographs. Vol. 9. P. 17 – 40.

Tsellarius E. Yu., Tsellarius A. Yu. 2005. Interrelations between sexes in *Lacerta saxicola* // Proceedings of 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica / Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. St. Petersburg ; Moscow. P. 226 – 229.

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. Vol. 105, № 4. P. 983 – 992.

**FEMALE'S SOCIAL ATTRACTIVENESS AS THE BASIS
OF ARISING HER LONG-TERM SEXUAL CONNECTION WITH A MALE
IN THE ROCK LIZARD *DAREVSKIA BRAUNERI* (REPTILIA, SAURIA)**

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

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prospect, Moscow 119071, Russia
E-mail: ale5386@yandex.ru*

*² Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University
2 Bol'shaya Nikitskaya Str., Moscow 125009, Russia
E-mail: edsmail@yandex.ru*

When a female goes over to the settled way of life, the territory of a male with a high frequency of affiliative behavior (A-behavior) with respect to this female always becomes the formation centre of the female's permanent home range. As the frequency of the male's A-behavior becomes stably high (or low) in the first days of existence of a dyad and does not depend on the female's behavior, it can be concluded that the choice of the male, rather than that of the female, underlies any long-term male – female connection, and it is just social choice rather than sexual one. The male's sexual and affiliative activities in response to his female do not correlate with each other. The affiliativity and sexual activity of the male towards several females are unequal, and the attitudes of several males to the same female are usually unequal as well. Therefore, the probability of a female becoming a permanent sexual partner of the male is determined by two circumstances simultaneously: this female must be both socially attractive (which provides her stable residence) and sexually attractive. In other words, any female must pass a «double filter» to become a permanent sexual partner of a male.

Key words: long-term sexual connections, social behavior, non-migratory status, male's choice, lizards, *Darevskia brauneri*.