

СИГНАЛЬНАЯ РОЛЬ ОКРАСКИ САМЦОВ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*Lacerta saxicola*) С ХРЕБТА НАВАГИР: ИЗМЕНЕНИЕ ЗНАЧЕНИЯ СИГНАЛА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Е. Ю. Целлариус, А. Ю. Целлариус

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

THE SIGNALLING ROLE OF A COLORATION OF *Lacerta saxicola* MALES OF THE NAVAGIR MOUNTAIN RIDGE: THE ALTERATION OF MEANING OF SIGNAL DEPENDING ON ECOLOGICAL CONDITIONS

E. Yu. Tsellarius, A. Yu. Tsellarius

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

It is discovered that green colour of the back of adult male is determined with the time of exposing to sun. In beech-hornbeam forest (shady habitat), not all the males have green coloration and coloration of a male is an unambiguous sign of his territorial status. Coloration is one of the main communicative signals, which regulate lizards behaviour during both male-female and male-male interactions. The result of this regulation is the stable long-term system of interrelations, which provides: a) different access to habitat resources and mate in the males of different statuses; b) free mate choice in females; c) reduction of frequency and intensity of aggressive conflicts between the members of society. In oak forest (sunlight habitat), all adult males have green coloration which has only one meaning — it serves for identification of conspecific sex. An access of males of different status to resources and mate is weakly differentiated and in great extent depends on a chance. Frequency and intensity of aggressive conflicts are great. These interactions are very important for formation of social structure there.

Окраска у многих видов ящериц несет информацию о социальном статусе особи и является одним из важнейших средств коммуникации. Таким образом, сигнальная окраска, наряду с другими коммуникационными сигналами, лежит в основе механизма формирования и поддержания стабильности социальной организации. Логично предположить, что изменения социальной структуры должны сопровождаться адекватными изменениями или самого сигнала, или реакции на него, или изменением относительного количества носителей сигнала. Давно известно, что у ящериц в связи с изменением экологических условий могут меняться как социальная организация (Stamps, 1977; Полынова, 1990; Tsellarius et al., 1995; Stone, Baird, 2002), так и сигнальная окраска (Cooper, Greenberg 1992; Olsson, Silverin, 1997). Однако вопрос сопряженности изменений системы социальных отношений и системы сигналов остается до сих пор практически неизученным. Вопрос

этот тем более интересен, что изменения социальной организации и окраски могут запускаться независимо и механизмами разной природы.

Материал и методика. Исследования велись в 1997—2006 гг. в широколиственных лесах верхней части южного макросклона хребта Навагир, приблизительно в 20 км к юго-востоку от Анапы. Изучались система социальных отношений и социальное поведение скальных ящериц в двух естественных поселениях: а) в сомкнутом буково-грабовом лесу на дне ущелья; б) в дубраве на склоне южной экспозиции. В этих поселениях производился отлов ящериц, пойманные животные измерялись, метились индивидуальной цветовой меткой, и у них ампутировалась дистальные фаланги 1—3 пальцев, которые использовались для определения возраста ящериц скелетохронологическим методом. Отловленные ящерицы выпускались в месте поимки и за ними велись длительные визуальные наблюдения. Детальное описание района исследований, методики наблюдений и обработки материала описаны нами ранее (Целлариус, Целлариус, 2001, 2002, 2005, 2006). Всего помечено более 300 особей, общая продолжительность наблюдений составляет около 700 часов.

Результаты и обсуждение.

Общие черты окраски скальной ящерицы в районе исследований.

У всех самок, независимо от возраста и социального статуса, фон спины коричневый разных оттенков, низ тела светлый, с зеленоватым или желтоватым оттенком, сезонные изменения окраски отсутствуют. У неполовозрелых самцов окраска аналогична окраске самок. Самцы во всех биотопах достигают половой зрелости на втором году жизни. У половозрелых самцов во внебрачный период низ тела как у самок, но в период спаривания приобретает насыщенный желтый цвет. Цвет спины у половозрелых самцов сразу после выхода с зимовок (в первой половине апреля) коричневый, как у самок. Часть половозрелых самцов сохраняет коричневую окраску на протяжении всего года (бурые самцы). У другой части через 10—12 дней спина начинает зеленеть и к концу апреля — началу мая зеленый цвет достигает максимальной насыщенности. Во второй половине августа окраска начинает бледнеть и полностью исчезает в начале сентября. Период рецептивности самок в районе исследований приурочен к июню и длится около 20 дней (Целлариус, Целлариус, 2001). Таким образом, зеленая окраска спины не может быть отнесена к категории «брачной окраски» в точном смысле этого слова и несет иное значение (Целлариус, Целлариус, 2002). В настоящем сообщении мы рассмотрим именно окраску спины самцов.

Окраска как признак территориального статуса. На дне ущелья поселения ящериц приурочены к «окнам» в сомкнутом пологе и здесь, при избытке пищи и убежищ, лимитирующим фактором являются возможности для баскинга (Целлариус, Целлариус, 2001). По способу использования пространства и взаимоотношениям с особями своего пола взрослые оседлые самцы делятся на две основные группы: территориальные (а-резиденты) и

нетерриториальные (γ -резиденты). А-резиденты обладают неперекрывающимися компактными территориями, в границах которых они проявляют агрессию в адрес всех других особей своего пола. Каждая территория перекрывается индивидуальными участками 2—5 самок, к которым а-самцы имеют свободный доступ. Индивидуальные участки γ -резидентов «накрывают» территории нескольких а-резидентов и широко перекрываются друг с другом. Все γ -резиденты не проявляют агрессии в адрес других особей, но в пределах территорий а-резидентов подвергаются агрессии их хозяев и ведут себя здесь весьма скрытно (Целлариус, Целлариус, 2002, 2006). Доступ γ -резидентов к самкам ограничен. Все а-резиденты имеют зеленую окраску, все γ -резиденты — бурю.

В дубраве на склоне в силу разреженности крон возможности для баскинга не ограничены, корма достаточно, а лимитирующим фактором являются убежища (Целлариус, Целлариус, 2001). В этом биотопе также есть как территориальные, так и нетерриториальные самцы. Самки ведут скрытный образ жизни, и доступность самок для самцов любого статуса сравнительно низка (Галоян, Целлариус, 2006). Все половозрелые самцы в этом биотопе имеют зеленую окраску независимо от статуса.

Приобретение зеленой окраски самцами. В дубраве, где ящерицы в силу разреженности крон весь период активности не имеют недостатка в солнечном свете, все самцы приобретают зеленую окраску на втором году жизни (рис. 1б), сразу после достижения половой зрелости, независимо от территориального статуса. В тенистом буково-грабовом лесу на дне ущелья зеленая окраска приобретается на 3—5 году жизни (рис. 1а), и приобретение окраски сопряжено с приобретением территории и формированием территориального поведения. Это происходит после того, как самец получает доступ к продолжительным контактам с самкой в результате гибели одного из а-резидентов или в результате возникновения нового центра активности самки за пределами существующих охраняемых территорий (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2006). Самки обладают для самцов высокой привлекательностью в течение всего сезона активности (Целлариус, Целлариус, 2005), и при этом активность самок вследствие низких температур среды на дне ущелья всегда локализована в местах, освещаемых прямым солнечным светом (Целлариус, 2005). Самцы, имеющие доступ к самкам, большую часть времени держатся рядом с ними (Целлариус, Целлариус, 2005) и, тем самым, большую часть периода активности находятся под воздействием прямых солнечных лучей. Нетерриториальные самцы, не имеющие доступа к самкам, избегают открытых мест, освещенных солнцем, опасаясь агрессии со стороны а-резидентов (Целлариус, Целлариус, 2005). Большую часть периода активности они проводят в тени или в местах, освещенным рассеянным солнечным светом.

Из вышеизложенного следует, что появление зеленой окраски не связано ни с достижением определенного возраста или размера, ни с наступ-

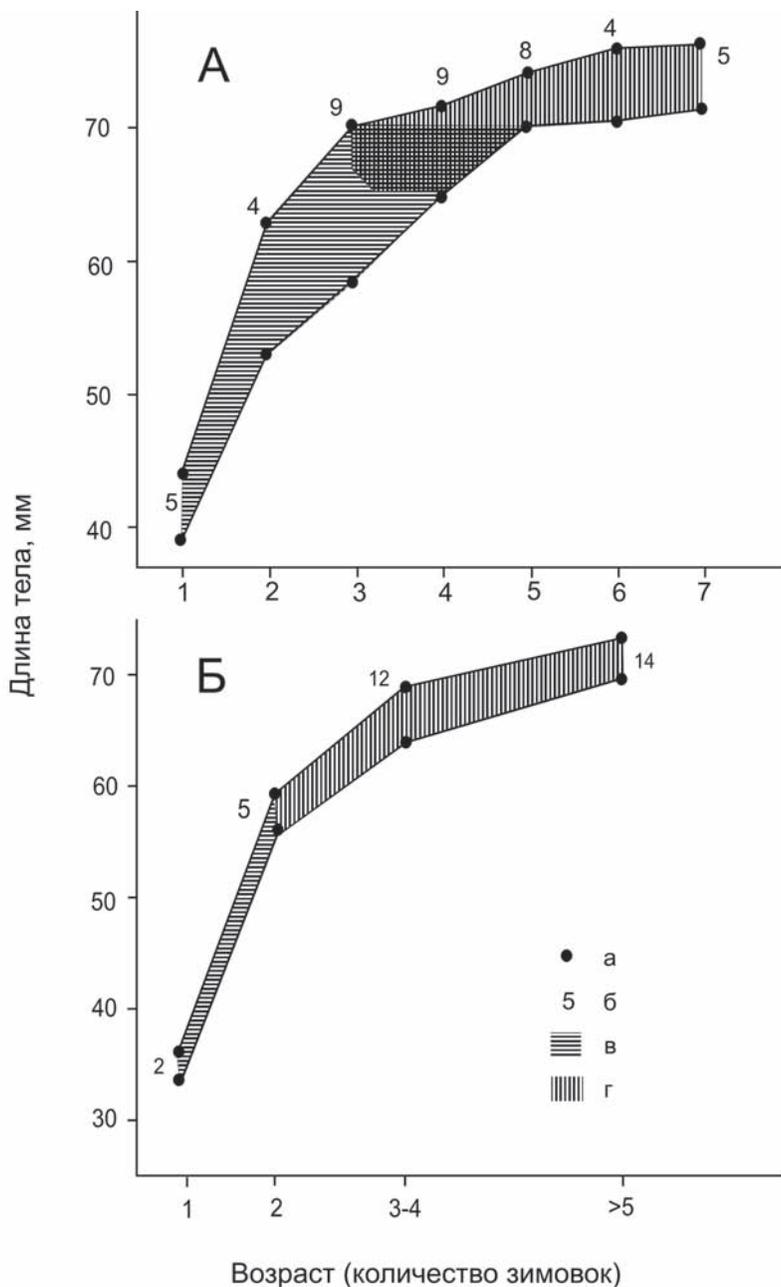


Рис. 1. Изменение окраски и размеров тела самцов с возрастом на дне ущелья (А) и в дубраве на склоне (Б): а – максимальные и минимальные размеры тела; б – величина выборки; в – бурая окраска; г – зеленая окраска.

лением половой зрелости, ни с социальным статусом особи. Очевидно, что зеленая окраска появляется только после достижения половой зрелости, но при этом непосредственным фактором, вызывающим ее появление, служит длительное пребывание под воздействием прямого солнечного света.

Реакция сородичей на окраску самца и система взаимоотношений.

В буково-грабовом лесу агрессивная реакция территориальных самцов наиболее высока в адрес зеленых экскурсантов из-за пределов поселения, существенно ниже в адрес нетерриториальных (бурых) самцов, как местных, так и пришлых, и еще ниже в адрес непосредственных территориальных соседей (Целлариус, 2005). Прямые агрессивные контакты сравнительно редки, оседлые члены поселения практически не имеют травм.

Самки в этом биотопе вынуждены весь период активности находиться на поверхности, так как температуры среды здесь сравнительно низки и самки постоянно нуждаются в баскинге (Целлариус, Целлариус, 2001). В результате самки потенциально доступны самцам весь период активности (пришлые самки постоянно подвергаются сексуальным домогательствам). Однако если самка регулярно вступает в контакт с самцом и при этом реализует специфические формы поведения, поведенческие реакции самца постепенно меняются, и у самки появляется возможность блокировать попытки спаривания с его стороны (Целлариус, 2005; Целлариус, Целлариус, 2006). Такого рода «дружественные» отношения сохраняют устойчивость в течение нескольких лет (Целлариус, Целлариус, 2005, 2006). Когда самка «приручает» нескольких а-резидентов, она получает ряд преимуществ: свободу передвижения по территориям этих самцов; защиту с их стороны от посягательств со стороны γ -резидентов и экскурсантов из-за пределов поселения; свободу выбора полового партнера. При этом в число партнеров могут входить не только «прирученные» владельцы территорий, но и любые другие особи (Целлариус, 2005). Очевидно, что все эти преимущества самка получает только в том случае, когда она строит «дружественные» отношения именно с а-резидентами, т. е. самцами, проявляющими агрессию в адрес других самцов. На дне ущелья такие и только такие самцы несут зеленую окраску. Как показали наблюдения, самки только при контакте с зелеными самцами реализуют указанные формы поведения и только с зелеными самцами формируют и поддерживают «дружественные» отношения (Целлариус, Целлариус, 2002; Целлариус, 2005). Следует отметить, что существование «дружественных» отношений регламентирует не только систему интерсексуальных взаимодействий. Взаимодействия а-резидентов друг с другом также определяются «семейным» статусом контактантов (Целлариус, Целлариус, 2006).

В дубраве на склоне агрессивная реакция а-резидентов в адрес самцов любого статуса одинакова и в среднем выше, чем на дне ущелья. Большая часть контактов самцов носит характер прямых агрессивных столкнове-

ний. Число особей с травмами существенно выше, чем в предыдущем биотопе.

Температуры среды в дубраве достаточно высоки (Целлариус, Целлариус, 2001), и у самок отсутствует потребность в длительном баскинге. Самки ведут здесь скрытный образ жизни и малодоступны для самцов. «Дружественные» связи самок с самцами в этом биотопе, как правило, не формируются (Галоян, Целлариус, 2006). Интерсексуальные контакты не носят систематического характера, спаривание, по сравнению с предыдущим биотопом, более часто протекает по насильственному сценарию.

Заключение. В буково-грабовом лесу зеленая окраска самцов является одним из основных коммуникационных сигналов и регламентирует поведение ящериц как при контактах самцов и самок, так и при контактах самцов между собой. Результатом регламентации поведения является устойчивая система долговременных отношений, обеспечивающая: а) дифференцированный доступ самцов разного статуса к ресурсам и спариванию; б) свободу выбора полового партнера самками; в) снижение частоты и интенсивности прямых агонистических столкновений между членами социума.

В дубравах на склоне зеленая окраска, по-видимому, имеет единственное значение — служит для распознавания пола сородича. Доступ самцов разного статуса к ресурсам и спариванию в этом биотопе слабо дифференцирован и в значительной степени зависит от случайного стечения обстоятельств. Свобода выбора полового партнера самками существенно ограничена. Частота и интенсивность агрессивных взаимодействий значительно выше, чем в предыдущем биотопе и именно взаимодействия такого рода играют ведущую роль в формировании системы социальных отношений.

Таким образом, зеленая окраска самцов, как средство коммуникации, оказывается широко функциональной в одних экологических условиях и узко или нефункциональной в других. Вероятно, именно те условия, в которых наиболее полно проявляется функция сигналов, и следует считать условиями формирования специфического для данного вида социального поведения. Из этого следует, в частности, что только на основе данных о социальной организации во всем спектре условий обитания вида можно строить гипотезы об эволюции и адаптивности его поведенческих стратегий.

Исследования проведены при поддержке РФФИ (05-04-49568).

Галоян Э. А., Целлариус Е. Ю., 2006. Структура индивидуального участка и особенности поведения самцов скальной ящерицы в щебнистой дубраве // Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН (в печати).

Польнова Г. В., 1990. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц // Журнал общей биологии. Т. 51. № 3. С. 338—352.

- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю.*, 2001. Динамика пространственной структуры популяции скальной ящерицы в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. ж. Т. 80. № 7. С. 1—8.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю.*, 2002. Возрастные изменения и возможное значение сигнальной окраски у самцов скальной ящерицы с хребта Навагир // Зоол. ж. Т. 81. № 8. С. 970—977.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю.*, 2005. Формирование и защита индивидуального пространства самцов скальной ящерицы. Сообщение 1: Индивидуальный участок // Зоол. журн. Т. 84. № 9. С. 1123—1135.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю.*, 2006. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 2: территория и территориальные отношения // Зоол. ж. Т. 86. № 1. С. 73—83.
- Целлариус Е. Ю.*, 2005. Пространственно-этологическая структура популяционных парцелл у скальной ящерицы. Дис. ... канд. биол. наук. С-Пб.: Зоологический институт РАН.
- Целлариус Е. Ю., Целлариус А. Ю.*, 2006. Изменения поведенческого репертуара при реагировании на особей противоположного пола у скальной ящерицы с хребта Навагир // Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН (в печати).
- Cooper W. E., Greenberg N.*, 1992. Reptilian coloration and behavior // *Biology of the Reptilia*. V. 18. Univ. Chicago Press. P. 298—422.
- Olsson M., Silverin B.*, 1997. Effects of growth rate on variation in breeding coloration in male Sand Lizard (*Lacerta agilis*: Sauria) // *Copeia*. № 2. P. 456—460.
- Stamps J. A.*, 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards // *Biology of the Reptilia*. V. 7. Academic Press. P. 265—334.
- Stone P. A., Baird T. A.*, 2002. Estimating lizard home range: the Rose model revisited // *J. Herpetology*. V. 36. № 3. P. 427—436.
- Tsellarius A. Yu., Men'shikov Yu. G., Tsellarius E. Yu.*, 1995. Spacing pattern and reproduction in *Varanus griseus* of Western Kyzylkum // *Russian J. Herpetology*. V. 2. № 2. P. 153—165.