

УДК 598.112

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ВОЗМОЖНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СИГНАЛЬНОЙ ОКРАСКИ У САМЦОВ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *LACERTA SAXICOLA* (SAURIA, REPTILIA) С ХРЕБТА НАВАГИР

© 2002 г. Е. Ю. Целлариус¹, А. Ю. Целлариус²

¹Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

²Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071

Поступила в редакцию 20.06.2001 г.

Зеленую окраску самцы приобретают на третьем–шестом году жизни. Зеленые особи оседлы и территориальны, среди бурых есть как кочующие, так и оседлые, но территориального поведения у них не отмечено. Самцы, приобретшие зеленую окраску на третий год, имели с рождения небольшой и равномерный прирост. Те, которые приобрели такую окраску позже, имели интенсивный прирост на первом году и замедленный в последующие. Бурая окраска не избавляет самцов от агрессии территориальных особей. Размер участка, его качество и уровень экспансии соседей не связаны с интенсивностью зеленой окраски хозяина участка. Половая зрелость у самцов наступает независимо от окраски на третьем году жизни. Чаще всего самка инициирует контакт при встрече с ярко-зеленым самцом, существенно реже при встрече с бледно-зеленым и никогда при встрече с бурым. Плотность населения самок на участках ярко-зеленых самцов почти в 4 раза выше, чем на участках бледно-зеленых.

Яркая окраска самцов многих видов ящериц имеет, несомненно, сигнальное значение, иначе объяснить ее существование невозможно. Однако, хотя значение сигнальной окраски обсуждается давно (Noble, Bradley, 1933), до сих пор единого мнения по этому вопросу нет (Cooper, Greenberg, 1992), что особенно касается представителей семейства Lacertidae. Традиционный взгляд на окраску, как на опознавательный признак, позволяющий идентифицировать сородича и полового партнера, не всегда удовлетворительно объясняет существующее положение. У ряда видов, самцам которых свойственна сигнальная окраска, существуют популяции, в которых такая окраска наблюдается только у небольшой части половозрелых самцов или не проявляется вообще (Даревский, 1967; Яблоков, 1976). Как репродуктивное поведение, так и агрессия далеко не всегда происходят с учетом окраски партнера/соперника (Noble, Bradley, 1933). Попытки интерпретировать некоторые сигнальные позы и движения ящериц как “демонстрацию окраски” убедительны, как правило, только ad hoc, в целом же вызывают серьезные сомнения, поскольку у видов с яркой окраской и у видов, лишенных таковой, наблюдаются весьма сходные поведенческие демонстрации (Carpenter, Ferguson, 1977). В то же время есть данные, свидетельствующие о том, что чем интенсивней сигнальная окраска самца, тем выше его социальный успех (Olsson, Silverin, 1997). Не вполне ясна и взаимосвязь окраски, возраста и физического состояния особи. Известно, что, с одной сто-

роны, появление сигнальной окраски связано с достижением определенного возраста, с другой – выраженность этой окраски определяется индивидуальной скоростью роста особи (Olsson, Silverin, 1997).

Объектом нашего исследования служила скальная ящерица (*Lacerta saxicola* Eversmann 1834). Исследования проводились в районе между Анапой и Новороссийском, на южном макросклоне хребта Навагир. Макросклон рассечен узкими долинами, дно которых покрыто сомкнутым буково-грабовым лесом. На склонах и водоразделах преобладают различные типы дубрав и вторичные леса из грабника. На дне долин оседлое обитание скальных ящериц отмечено, в основном, в разрывах лесного полога, в “окнах”, обычно имеющих поперечник до 20 м. По кормовым, защитным и температурным условиям “окна” являются самым благоприятным биотопом скальной ящерицы в районе исследований (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Материал для настоящей статьи собран в одном из таких “окон”, на участке площадью около 400 м², который в дальнейшем мы будем называть полигоном. Исследования велись в 1997–1998 гг. в период с начала апреля по начало сентября и в 2000 г. в июне.

Весной 1997 г. все ящерицы в пределах полигона были отловлены и помечены. Отлов регулярно производили и в дальнейшем, при появлении немеченых особей. Каждую пойманную ящерицу измеряли, и на ее спине закрепляли индивидуальную цветную метку (бусины диаметром 2 мм, десяти

цветов, в сочетании не более двух). Кроме того, у ящерицы ампутировали последнюю фалангу одного или нескольких пальцев по определенной схеме, что позволяло распознать животное при утере цветовой метки. Все меченые ящерицы, постоянно обитавшие на полигоне, получали клички, которые либо отражали индивидуальные особенности животного, либо, чаще, служили мнемоническим обозначением цветовой метки (например, желтая-желтая – ЖЖ – Жужу). Всего в пределах полигона помечено 107 особей, из них 34 – самцы. Пространство полигона практически во все дни, когда погода допускала активность ящериц, находилось под наблюдением 1–2 человек в течение по меньшей мере 1 ч, обычно 4–6 ч. Наблюдения вели при помощи бинокля, в ходе наблюдений описывали и наносили на карту-схему перемещения ящериц, их контакты с сородичами, особенности поведения. Общая продолжительность наблюдений составила более 350 ч. Кроме того, периодически обследовали в поисках меченых животных окружающую полигон зону радиусом около 50 м.

При обработке материалов наблюдений мы накладывали на карту-схему полигона сетку с размером квадрата 0.5×0.5 м в масштабе схемы. Совокупность квадратов, посещенных ящерицей за период наблюдений, мы называем индивидуальным участком особи. На схеме (рис. 1) индивидуальные участки оконтурены методом выпуклого многоугольника и их площадь больше реальной. Трассы экскурсий, т.е. разовых дальних выходов за пределы обычного района активности, в состав индивидуального участка не включались. Каждые два пересечения границ квадрата траекторией ящерицы (вход–выход) считались за одну точку регистрации ящерицы в этом квадрате. Отношение числа всех точек регистрации определенной категории ящериц в пределах какого-либо индивидуального участка к числу точек регистрации хозяина этого участка мы называем давлением на участок.

Ампутированные фаланги пальцев использовали для определения возраста ящериц по годовым слоям роста кости (Мина, Клевезаль, 1979; Смирна, 1974). Фаланги декальцинировали, обезвоживали и заливали в парафин по стандартной методике. Срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха. Возраст определен у 24 самцов.

Следует иметь в виду, что часть меченых особей наблюдалась на протяжении ряда лет и, естественно, при описании поведения и окраски эти особи попадали одновременно в несколько возрастных категорий. В результате объем выборки в каждом конкретном случае может не совпадать с общим числом меченых животных. Приводя средние величины, мы указываем также величину стандартного отклонения, а не ошибку средней.

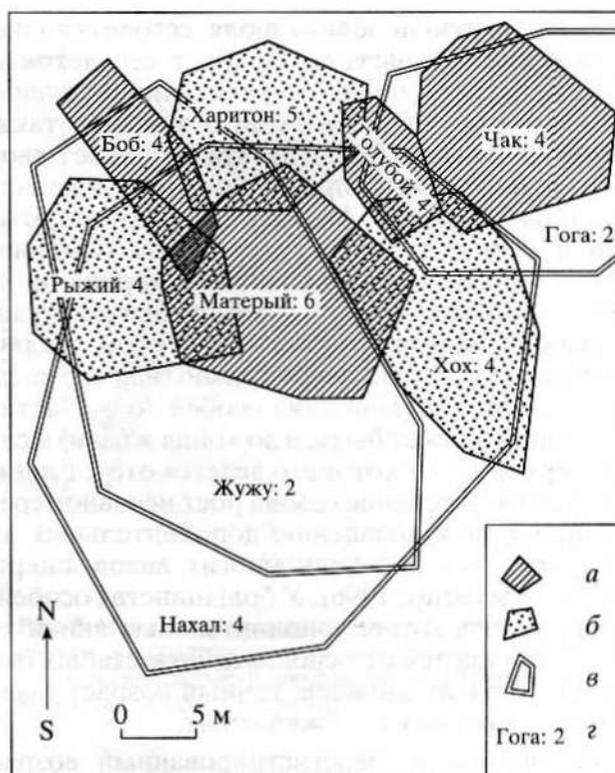


Рис. 1. Схема взаиморасположения на полигоне индивидуальных участков оседлых самцов в 1997 г.: а – участки ярко-зеленых а-резидентов, б – то же бледно-зеленых, в – участки оседлых б-резидентов, г – кличка и возраст хозяина участка.

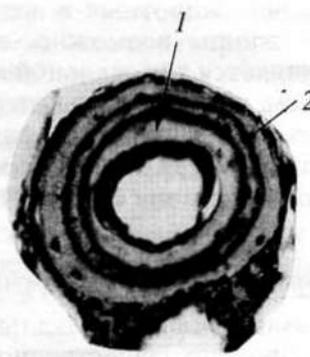


Рис. 2. Поперечный срез фаланги пальца годовалого самца. Год рождения 1996, ампутация произведена 18 июля 1997 г.: 1 – эмбриональная кость, 2 – ювенильное кольцо.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определение возраста и продолжительность жизни

Эмбриональная костная ткань у скальной ящерицы отличается низкой плотностью (интенсивностью окрашивания) (рис. 2). Первая линия склеивания формируется на границе эмбриональной и постнатальной кости и всегда очень отчетлива. Откладка яиц в районе исследований прихо-

дится на вторую половину июля, сеголетки появляются в конце августа. Прирост сеголеток до ухода на первую зимовку невелик, линия склеивания, формирующаяся в первую зимовку, также весьма отчетлива. В результате возникает двойное, очень резкое и хорошо заметное "ювенильное кольцо" (рис. 2). Аналогичная картина отмечена и у других видов рода *Lacerta* (Смирина, 1974; Орлова, Смирина, 1983; Смирина и др. 1984). Резорбция периостальной ткани и замещение ее эндостальной охватывает, в основном, эмбриональную кость, ювенильное кольцо (или его часть) сохраняется у большинства особей до 6–7-летнего возраста (может быть, и до конца жизни) и служит маркером, от которого ведется отсчет линий склеивания. В течение сезона рост неравномерен, что приводит к появлению дополнительных линий, что характерно для многих видов ящериц (Smirina, Tsellarius, 1996). У большинства особей в первые 3 года жизни дополнительные линии хорошо отличаются от основных, но у старых самцов выделить их сложнее, точный возраст удается определить не у всех животных.

Максимальный зарегистрированный возраст самцов составляет 7 лет. В 2000 г. из 11 территориальных самцов-резидентов, обитавших на нашем полигоне, 5 (45%) имели возраст 7 лет, 1 (9%) – 6 лет, 3 (27%) – 5 лет. Возраст двух самцов неизвестен. Следует отметить, что у всех этих самцов пальцы были ампутированы в 1997–1998 гг., когда им было 2–4 года, т.е. их возраст определен точно. Отсутствие животных в возрасте старше 7 лет связано, вполне возможно, не с тем, что этот возраст является для скальной ящерицы предельным, а с тем, что "окно", в котором проводились наблюдения, возникло как раз около семи лет назад и только тогда здесь появились условия для постоянного обитания скальной ящерицы.

Связь окраски и поведения

Окраска разных подвидов скальной ящерицы различается довольно существенно (Даревский, 1967; Банников и др., 1977). По мнению И.С. Даревского (устное сообщение), ящерицы с хребта Навагир относятся к подвиду *L. s. darevskii Szczerbak* 1962. Однако окраска данной формы существенно отличается от окраски указанного подвида. Вопрос о подвиговой принадлежности скальных ящериц данного региона нуждается в специальном изучении.

В районе исследований отчетливый половой диморфизм у скальной ящерицы выражен в окраске брюха и спины. Интенсивно-желтая окраска брюха отмечена у самцов только в течение брачного периода. По нашим данным, окраска спины и окраска брюха имеют принципиально разное сигнальное значение. В нашей работе мы будем рассматривать только цвет спины – главный элемент

окраски, отличающийся у самок и взрослых самцов на протяжении большей части года. У самок фон верха тела коричневый, различных оттенков, изредка изжелта-зеленоватый на всем протяжении спины. Окраска самцов бывает трех типов. Спина может быть такого же цвета, как у самок (в дальнейшем мы будем называть таких самцов бурыми), может иметь отчетливый бледно-зеленый цвет, часто с красноватым отливом, наиболее выраженный в районе лопаток (бледно-зеленые), может быть яркой, салатно- или изумрудно-зеленой на всем протяжении спины, от затылка до основания хвоста (ярко-зеленые). Хотя между этими вариантами окраски существуют переходы, но в июне–июле подавляющее большинство самцов можно без колебаний отнести к той или иной из трех упомянутых цветовых категорий.

У ярко-зеленых и бледно-зеленых самцов окраска меняется в течение периода активности, который в районе исследований продолжается с середины апреля до середины–конца сентября. После выхода с зимовок спина у всех самцов бурая. В конце апреля спина начинает зеленеть и в первой декаде мая окраска достигает максимальной насыщенности. Во второй половине августа окраска начинает бледнеть и исчезает в начале сентября. У бурых самцов окраска спины в течение сезона не меняется. Изменения окраски не связаны с периодом размножения или связаны с ним лишь косвенно. Период спаривания в районе исследований начинается в первой декаде июня и оканчивается в последних числах этого месяца, т.е. сигнальная окраска появляется за две–три недели до начала периода спаривания и исчезает через полтора месяца после его окончания.

По характеру использования пространства и взаимоотношениям с особями своего пола самцы распадаются на две четкие группы, которые мы будем называть а-резидентами и б-резидентами.

А-резидент – это самец, из года в год придерживающийся одного компактного участка, площадью в среднем $75.2 \pm 34.16 \text{ м}^2$ ($n = 12$), использующий одни и те же убежища и места баскинга. Время от времени а-резиденты совершают непродолжительные, обычно не более получаса, экскурсии за пределы индивидуального участка. Во время экскурсии резидент может удаляться от центра своего участка на расстояние до 50 м, случаются такие экскурсии около 15–20 раз за сезон. Участки а-резидентов разобщены (рис. 1), в пределах своего участка они реагируют на всех других самцов агрессивно и всегда побеждают в столкновениях. Средняя дистанция агрессивного реагирования у а-резидентов составляет $1.6 \pm 1.05 \text{ м}$ ($n = 56$).

Все без исключения а-резиденты имели бледно-зеленую или ярко-зеленую окраску. Уровень агрессивности (частота агрессивных реакций и

дистанция реагирования) а-резидентов яркой и бледной окраски на нашем материале неотличим. Необходимо отметить, что агрессивность а-резидентов меняется по сезонам аналогично изменению окраски. Сразу после выхода с зимовки и до начала появления сигнальной окраски агрессивность низка или вообще отсутствует. Затем в течение двух-трех дней агрессивность достигает максимума и сохраняется на таком уровне около трех месяцев. В середине августа агрессивность начинает постепенно снижаться до полного исчезновения в сентябре. Интересно, что у самок, характер окраски которых практически не меняется, агрессивность начинает проявляться сразу после выхода с зимовки и остается высокой до сентября. Однако в целом агрессивность выражена намного слабее. Дистанция агрессивного реагирования самок в центре индивидуального участка в среднем 0.2 ± 0.18 м ($n = 136$).

Б-резиденты – это самцы, обитающие на участках а-резидентов и не проявляющие территориального поведения. Среди них встречаются особи, которые широко бродят по площади в несколько гектаров, но большинство, как и а-резиденты, придерживается из года в год определенного участка. Однако размеры участков оседлых б-резидентов достоверно больше ($t = 2.94$), чем у а-резидентов, в среднем 118.6 ± 24.11 м² ($n = 5$). Кроме того, у них слабо выражена привязанность к определенным убежищам и местам баскинга. Каждый участок оседлого б-резидента “накрывает” несколько участков а-резидентов и широко перекрывается с участками других б-резидентов (рис. 1). Б-резиденты активно стараются избегать контактов с а-резидентами и ретируются при малейшей угрозе со стороны последних. Агрессивности по отношению к а-резидентам б-резиденты не проявляют никогда. Избегают они и контактов друг с другом, случаи взаимной агрессии редки и ограничиваются, как правило, демонстрацией угрозы. Все без исключения б-резиденты были бурыми.

Таким образом, сигнальная окраска и территориальное поведение сопутствуют друг другу. В то же время связи окраски с репродуктивным поведением не наблюдается. В размножении принимают участие как бурые, так и зеленые самцы. Ни поисковое поведение, ни репертуар ухаживания у тех и других не различаются. Однако успех ухаживания различается существенно. У а-резидентов ухаживание, коль скоро оно дошло до стадии, когда самец пытается взять самку пастью за бок или основание хвоста, завершается спариванием почти в 100% случаев (32 из 34 наблюдавшихся). У б-резидентов успех ухаживания составляет только 16% (3 из 19). Различия связаны не с сопротивлением самки, а с тем, что ухаживание б-резидента обычно прерывается агрессией а-ре-

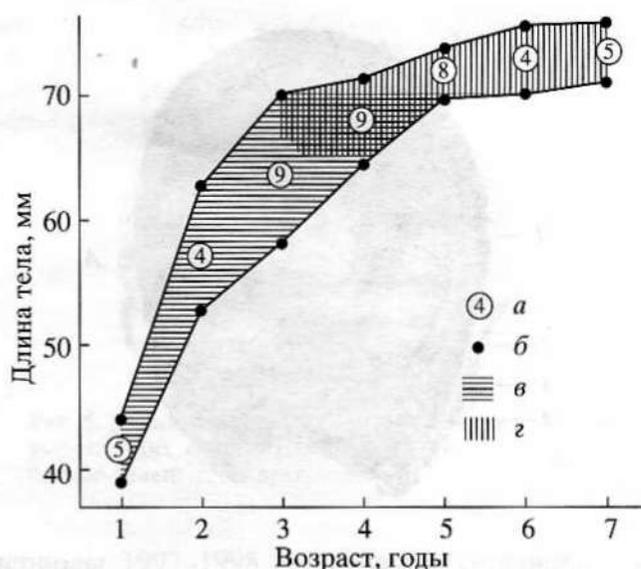


Рис. 3. Изменение размеров и окраски самцов с возрастом: а – средняя длина тела и величина выборки, б – максимальные и минимальные размеры тела, в – бурые самцы, г – зеленые.

зидента, на территории которого разворачиваются события.

Изменения окраски и поведения с возрастом

Взаимосвязь возраста, размеров тела и окраски не вызывает сомнений (рис. 3). Соответственно, с возрастом меняются поведение и социальный статус самца. Это подтверждается и данными многолетних наблюдений за мечеными особями. Онтогенетическая траектория самца включает, как минимум, три этапа: бурый оседлый б-резидент, бледно-зеленый а-резидент, ярко-зеленый а-резидент. Является ли состояние “бродячий б-резидент” самым первым этапом (и тогда всех этапов четыре) или из этой категории самец прямо переходит в состояние “а-резидент”, или возможны оба варианта – не установлено.

Однако, хотя последовательность этих этапов, по-видимому, одинакова у всех самцов, но скорость их прохождения различна у разных особей. В “буром состоянии” животные пребывали 2–5 лет. Крайние варианты представляют собой самцы Голубой и Нахал. Первый в 1997 г. имел ярко-зеленую окраску, длину тела 66 мм и возраст 4 года (рис. 4А); он обладал собственным участком (рис. 1), который сохранял и в 2000 г. Таким образом, бледно-зеленую окраску и статус а-резидента этот самец приобрел, вероятно, в трехлетнем возрасте. Нахал, также наблюдавшийся с весны 1997 г., в 1998 г. при размере тела 70 мм и возрасте 5 лет сохранял бурую окраску и оставался в статусе б-резидента. Только в 2000 г., в возрасте 7 лет и при размере тела 72 мм он приобрел зеленую окраску и собственный участок. Продолжи-

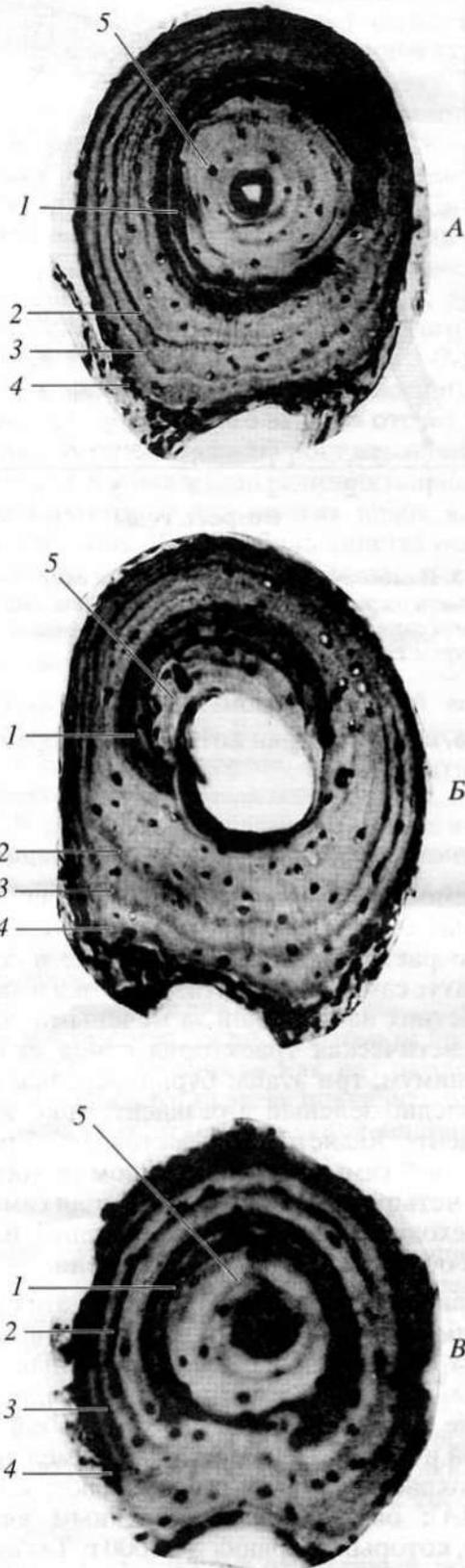


Рис. 4. Поперечные срезы фаланг пальцев четырехлетних самцов (год рождения 1993). А – бурый самец (Нахал), ампутация произведена 22 июня 1997 г., Б – бледно-зеленый (Хох), 11 июня 1997 г., В – ярко-зеленый (Голубой), 5 июня 1997 г.: 1 – ювенильное кольцо, 2–4 линии склеивания второй, третьей и четвертой зимовок соответственно, 5 – эндостальная кость.

тельность пребывания в “бледно-зеленом состоянии” также различна, от одного года до трех лет. Мы не исключаем возможности того, что отдельные самцы могут до конца жизни сохранять бурую окраску и оставаться в статусе б-резидентов.

Половой зрелости самцы достигают в возрасте двух лет, во всяком случае именно в этом возрасте они начинают предпринимать попытки к спариванию, причем у крупных особей, с длиной тела более 60 мм, эти попытки бывают успешными. В возрасте трех лет уже все самцы принимают участие в размножении. Принципиальных изменений репродуктивного поведения, как такового, с возрастом не отмечено. Не отмечено и различий в уровне сексуальной активности. В возрасте 3 года и старше и бурые, и зеленые самцы в брачный период пытаются начать ухаживание за любой встреченной самкой.

Зависимость окраски от физических и социальных факторов

У прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) размер и яркость зеленой “эмблемы” наиболее велики у животных, которые имеют крупный размер и рост которых, в то же время, замедлен, и основные энергетические траты направлены не на дальнейшее увеличение размеров тела, а на активность, при этом самцы с более крупной и яркой “эмблемой” достигают большего социального успеха (Olsson, Silverin, 1997). У скальной ящерицы ситуация складывается иначе.

Считается, что скорость роста отражается на относительной ширине годовых слоев костной ткани (Смирин и др., 1984) и что медленно и равномерно растущие особи достигают меньшего размера, но живут дольше (Smirina, Tselarius, 1996). Мы располагаем данными о приросте и времени приобретения сигнальной окраски для шести самцов. Три из них в четырехлетнем возрасте имели ярко-зеленую окраску и равномерный на протяжении предшествующих лет жизни рост (рис. 4В). Три других в этом же возрасте имели окраску бурую или бледно-зеленую, и для них отмечен интенсивный прирост в первый год жизни и замедленный в последующие (рис. 4А, 4Б). Различия в характере прироста этих двух категорий (рис. 5) достоверны, $\chi^2 = 17.8$. Абсолютные размеры всех четырехлетних самцов бурой и зеленой окраски неразличимы, в среднем 67.3 ± 1.71 мм ($n = 4$) и 67.8 ± 1.92 мм ($n = 5$) соответственно. Логично предположить, что бурые самцы при рождении были более мелкими. Складывается впечатление, что возраст, в котором у самца появляется сигнальная окраска, определяется не скоростью роста и абсолютным размером в момент ее появления, а скоростью роста самца в первый год его жизни и его размерами при появлении на свет. Не исключено, что решающее зна-

чение имеет место откладки яиц самкой. Известно, что размер тела и скорость роста в первый год жизни сильно зависят от условий инкубации (Overall, 1994).

Хотя самки и молодняк скальной ящерицы не территориальны, но это не значит, что они не социальные. Среди этой категории ящериц складывается иерархическая система отношений (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Иерархический ранг молодой ящерицы, вполне возможно, связан и с ее размерами, и с относительной скоростью ее роста. Неполовозрелые самцы, обладающие крупными размерами и расходующие основную часть поступающей с пищей энергии не на рост, а на активность, получают более высокий ранг. Известно, что высокий социальный статус сильно и положительно влияет на физическое состояние ящерицы (John-Alder et al., 1996), что само по себе может сказываться на ее онтогенетической траектории. При наступлении половой зрелости высокоранговые особи могут приобретать зеленую окраску и собственный участок раньше, чем низкоранговые.

Вероятное значение сигнальной окраски

У скальной ящерицы окраска, несомненно, жестко связана с территориальным поведением. Но говорить о ее опознавательном значении во взаимоотношениях самцов у нас нет никаких оснований. Самцы прекрасно различают друг друга вне зависимости от наличия или отсутствия зеленой окраски. Бурая окраска не предохраняет б-резидентов от агрессии а-резидентов; и бурые, и зеленые самцы в пределах средней дистанции реагируют на участке а-резидента подвергаются нападению хозяина практически в 100% случаев, тогда как бурые самки не подвергаются нападению никогда. Средняя дистанция реагирования а-резидентов на бурых и зеленых самцов статистически неразличима.

Предполагается, что наличие зеленой окраски свидетельствует о зрелости и силе самца, что помогает самцу-оппоненту принять решение о целесообразности вступить в конфликт (Olsson, Silverin, 1997) и, тем самым, предохраняет носителя окраски от "лишних" нападений. Однако в нашем случае такое значение сигнальной окраски маловероятно. У скальной ящерицы бурые самцы не проявляют территориального поведения и во всех случаях конфликт инициируется зеленым а-резидентом. При столкновении двух а-резидентов инициатива всегда принадлежит тому, который находится на своей территории, какова бы ни была его окраска и окраска соперника. Исход столкновения между а-резидентами с разной интенсивностью окраски всегда зависит от места конфликта, на своей территории а-резидент побеждает всегда, независимо от окраски. В брачные

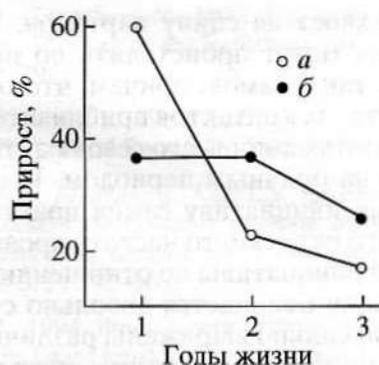


Рис. 5. Динамика прироста в первые годы жизни четырехлетних самцов разной окраски: а — бурые и бледно-зеленые, б — ярко-зеленые.

периоды 1997–1998 гг. давление соперников на участки бледно-зеленых самцов (Рыжий и Хох) было больше и составило 770/1975 или 0.39, тогда как давление на участки ярко-зеленых самцов (Матерый и Голубой) составило 504/2014 или 0.25. Различия статистически достоверны ($t = 6.75$), однако в абсолютном выражении крайне незначительны и объясняются, скорее всего, случайными причинами. Участки наблюдавшихся ярко-зеленых самцов были прикрыты от вторжения кочевников и экскурсантов с одной своей стороны физической преградой (ручьем), а с противоположной — участками других самцов, тогда как участки бледно-зеленых самцов были расположены на периферии "окна". Однако центральное или периферическое расположение не связано с окраской (рис. 1). Совершенно определенно не связаны с интенсивностью окраски размеры участка, кормовые и защитные условия, возможности для баскинга. Вообще, элемент случайности в распределении участков между самцами играет очень существенную роль (Целлариус Е., Целлариус А., 2001).

Таким образом, интенсивность окраски резидента не приводит к снижению частоты столкновений, не повышает его конкурентоспособность в территориальных конфликтах, не способствует приобретению большей или лучшей территории, так что остается неясным, какую пользу из сигнальной окраски может извлекать сам ее носитель.

Но если в территориальных взаимоотношениях между самцами интенсивность окраски не дает преимуществ ее носителю, то во взаимоотношениях с самками ее значение несомненно. При встречах разнополовых животных события могут разворачиваться по двум сценариям (переходные, сложные и сомнительные ситуации мы из рассмотрения исключаем). В одном случае самка избегает прямого контакта — сторонится, убегает или, в брачный период, принимает позу отказа от спаривания. В другом случае животные приходят в прямое соприкосновение, переползают друг через друга, подолгу лежат рядом, положив лапу,

голову или хвост на спину партнера. Контакты второго рода могут происходить по инициативе как самцов, так и самок, причем, что очень важно, частота таких контактов приблизительно одинакова на протяжении всего сезона активности, а не ограничена брачным периодом. И если реакция самки на инициативу самца практически не зависит от его окраски, то частота проявления ею собственной инициативы по отношению к самцам разной окраски отличается довольно существенно. Особенно сильно выражены различия у молодых самок. Двухлетние неполовозрелые (или, во всяком случае, не спаривающиеся) самки иницируют контакт при встрече с ярко-зелеными самцами в $42 \pm 3.5\%$ случаев ($n = 195$), при встрече с бледно-зелеными в $24 \pm 4.5\%$ ($n = 89$), при встрече с бурными самцами инициатива самки не отмечена ($n = 102$). К оседлости большинство самок переходит, по нашим наблюдениям, только на третьем году жизни и тогда же они начинают спариваться. До этого они или бродят по обширной территории, или регулярно, несколько раз за сезон, меняют участок обитания. Очень вероятно, что при выборе постоянного места обитания молодые самки руководствуются в определенной степени окраской хозяина территории. Это косвенно подтверждается и различиями в плотности населения оседлых самок на участках самцов разной окраски. Мы располагаем полными данными по участкам двух ярко-зеленых (Матерый и Голубой) и двух бледно-зеленых (Рыжий и Хох) самцов (рис. 1). На участках ярко-зеленых самцов давление оседлых самок в брачные периоды 1997–1998 гг. составляло 4590/2014 или 2.3, у бледно-зеленых – 1092/1975 или 0.6. Различия достоверны, $t = 31.7$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в наблюдавшемся поселении скальной ящерицы существующая связь между территориальностью (агрессивностью) и сигнальной окраской нефункциональна. В основе территориального поведения самцов может лежать, в частности, необходимость в защите исключительного “права на спаривание” с совместно обитающими самками (Martins, 1994). Большая или меньшая интенсивность окраски на успех этой защиты не влияет. В то же время от интенсивности сигнальной окраски зависит, вероятно, привлекательность самца для самок и, в конечном итоге, число самок, обитающих на его участке, и его репродуктивный успех.

Если бы при этом была обнаружена связь между интенсивностью окраски и качеством индивидуального участка, картина получила бы, кажется, простой и ясный биологический смысл. Следует, однако, иметь в виду, что пойкилотермные животные толерантны к весьма широкому спектру экологических условий (Regal, 1983). Кроме того, взросление молодняка происходит за

пределами материнского индивидуального участка (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Яйца все наблюдавшиеся самки также откладывали за пределами района повседневной активности, что, судя по косвенным данным, характерно не только для ящериц подрода *Archaeolacerta* (Даревский, 1967), но и для многих видов из самых различных групп (Heatwole, Taylor, 1987). Требования к температурному режиму, кормовым и защитным условиям у молодых и взрослых особей большинства видов ящериц не совпадают (Heatwole, Taylor, 1987). Т.е. качество родительского участка не имеет решающего значения для выживания молодняка. В то же время яркая окраска самца свидетельствует о его физической и социальной состоятельности в целом и, следовательно, о его высоком качестве как производителя.

Впрочем, наблюдавшиеся нами взаимосвязи не обязательно имеют универсальный характер. Социальное поведение и структура социальных отношений у скальной ящерицы сильно зависят от размеров индивидуальных участков, которые, в свою очередь, связаны с кормовыми и защитными условиями (Целлариус А., Целлариус Е., 2001а). Не исключено, что в менее благоприятных условиях обитания обнаружится связь качества участка с интенсивностью окраски резидентов. Вполне вероятно, что в таких условиях сигнальная окраска может нести и функцию распознавания статуса и ранга при контактах самцов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работы по изготовлению препаратов кости проводились на кафедре зоологии позвоночных С.-Петербургского государственного университета. Авторы рады случаю выразить глубокую признательность профессору В.Г. Борхвардту и сотрудникам кафедры Н. Балеевой и Е. Малашичеву. Мы благодарны также сотрудникам Утришского дельфинария за помощь в организации полевых работ и Э.М. Смириной за консультации. Часть снаряжения и оборудования была любезно предоставлена Н.Б. Ананьевой (Зоологический институт РАН), В.А. Черлиным (АО “Биопрепарат”) и Е.Н. Романовой (ТОО “Бином”). В 1998 г. бескорыстная финансовая поддержка была оказана нам руководством ТОО “Бином” – Е.Н. Романовой, Ю.Г. Меньшиковым и покойным Ю.И. Ивановым.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (99-04-48130, 00-04-63052 и 01-04-63064).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко И.Г., Рустамов А.К., Шербак Н.Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.

- Даревский И.С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. 214 с.
- Мина М.В., Клезеваль Г.А., 1970. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи соврем. биол. Т. 70. № 3(6). С. 341–352.
- Орлова В.Ф., Смирин Э.М., 1983. Определение возраста *Lacerta derjugini* в природных популяциях // Биол. науки. № 9. С. 53–57.
- Смирин Э.М., 1974. Перспективы определения возраста у рептилий по слоям костей // Зоол. журн. Т. 53. Вып. 1. С. 111–117.
- Смирин Э.М., Макаров А.Н., Орлова В.Ф., 1984. Об определении возраста и некоторых особенностях роста луговой ящерицы на Кавказе / Вид и его продуктивность в ареале. № 5. С. 36–37.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2001. Динамика пространственной структуры популяции скальной ящерицы в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 7. С. 856–863. – 2001а. Индивидуальный участок и территория у скальной ящерицы / Вопр. герпетологии (Материалы первого съезда Герпетол. общества им. А.М. Никольского). Москва–Пушино: Изд. МГУ. С. 318–321.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 2001. Наследование территории у самцов скальной ящерицы / Вопр. герпетологии (Материалы первого съезда Герпетол. общества им. А.М. Никольского). Москва–Пушино: Изд. МГУ. С. 321–323.
- Яблоков А.В. (ред.), 1976. Прыткая ящерица. М.: Наука. 376 с.
- Carpenter C.C., Ferguson G.W., 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles / *Biology of the Reptilia*. V. 7. N. Y.: Academ. Press. P. 335–554.
- Cooper W.E., Greenberg N., 1992. Reptilian coloration and behavior / *Biology of the Reptilia*. Univ. Chicago Press. V. 18. P. 298–422.
- Heatwole H., Taylor J., 1987. Ecology of reptiles. Australia: Surrey Beatty and Sons PTY Limited. P. 1–325.
- John-Alder H.B., McMann S., Katz L.S., Gross A., Barton D.S., 1996. Social modulation of exercise endurance in a lizard (*Sceloporus undulatus*) // *Physiological Zoology*. V. 69. № 3. P. 547–567.
- Martins E.P., 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of the lizard territoriality / Eds. Vitt L.J., Pianka E.R. *Lizard Ecology*. Princeton University Press. P. 117–144 (библиография с. 335–387 общая для всего тома).
- Noble G.K., Bradley H.T., 1933. The mating behavior of lizards; its bearing on the theory of sexual selection // *Ann. New York Acad. Sci.* V. 35. P. 25–100.
- 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.
- Overall K.L., 1994. Lizard egg environments / Eds. Vitt L.J., Pianka E.R., *Lizard Ecology*. Princeton University Press. P. 51–72 (библиография с. 335–387 общая для всего тома).
- Regal J.P., 1983. The adaptive zone and behavior of lizards / Eds. Huey R.B., Pianka E.R., Schoener T.W. *Lizard Ecology*. Harvard University Press. P. 105–118 (библиография с. 439–443 общая для всего тома).
- Smirina E.M., Tsellarius A.Yu., 1996. Aging, longevity and growth of the Desert monitor lizard // *Russian J. Herpetology*. V. 3. № 2. P. 130–142.

AGE CHANGES AND PROBABLE IMPORTANCE OF SIGNAL COLORATION IN *LACERTA SAXICOLA* (SAURIA, REPTILIA) MALES FROM THE NAVAGIR RIDGE

E. Yu. Tsellarius¹, A. Yu. Tsellarius²

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg 199034, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

A group of marked lizards was observed for three years in natural conditions. In every marked individual, the last phalanx was amputated, and its age was determined by the bone layers. All males come to maturity in the 3d year of life independently of their coloration. Different males become green in the 3d, 4th, 5th or 6th year of life. All green males were settled and displayed a territorial behavior. The territorial behavior in brown males was never recorded. The males, which gained green coloration in the 3d year, had small and regular increment. The males gained green color in the 4th year or later had a greater increment in the 1st year of life and small growth in the future. The absence of green coloration does not prevent brown males from aggression of green individuals. The size and quality of home range and the degree of pressure of conspecifics are not related to the brightness of coloration of possessor of home ranges. However, females in encounters with bright-green males take initiative in contacts much more frequently, than in those with light-green ones. In contacts with brown males, the initiative of females was never observed. In home ranges of bright-green males, the density of females' population was 4 times as high as in home ranges of light-green males.