

Ниже мы приводим перечень поведенческих актов и конструкций, которые могут рассматриваться наблюдателем в качестве потенциальных сигнальных средств либо бесспорно являются таковыми.

9.1.1.1. Уровень ЭДА

Под этой рубрикой мы рассматриваем 10 элементарных двигательных актов, среди которых некоторые (1.1, 1.5, 1.8) определяют базовый характер сигнальных поз и телодвижений, а все остальные служат как бы добавочными элементами и могут быть названы "модификаторами" (см. 9.1.2).

1.1. Однократное приподнимание передней части туловища за счет разгибания передних лап. Амплитуда подъема не превышает обычно 10—15°. Движение корпуса может сопровождаться незначительным (до 10°) приподниманием головы (ЭДА 1.2). Вслед за ЭДА 1.1 нередко следует однократное опускание туловища (ЭДА 1.3) за счет сгибания передних лап.

Описанные движения представляют собой стандартный компонент повседневной активности. Комбинация 1.1+1.3 очень часто (хотя и не всегда) сопровождает остановку ящерицы после очередной перебежки — в том числе и тогда, когда последняя завершается поимкой добычи. Эти реакции наблюдаются у особей всех половозрастных групп, включая и недавно родившихся сеголеток, но наиболее часто — у взрослых самцов. Многократное повторение конструкции 1.1+1.3 (временами +1.2), воспроизводимой с сильно варьирующей амплитудой, перерастает в характерную конструкцию II уровня ("кивания" — см ниже, 2.1).

1.4. Опускание гиоида, меняющее контур головы за счет появления у основания нижней челюсти небольшой выпуклости (рис. 9.1 а; вкладка VIII).

1.5. Поворот сидящей ящерицы на месте вокруг вертикальной оси с трением анальной области и живота о субстрат. Движение может служить функции нанесения на субстрат запаха голокриновых желез (брюшной мозоли и анальных пор). Акция может быть, в принципе, оптическим сигналом и одновременно генератором ольфакторного сигнала с протяженным во времени действием. Иногда описанное поведение сопровождается короткими судорожными движениями задних лап (1.6). ЭДА типа 1.6 может рассматриваться как составная часть более сложных локомоторных конструкций II уровня (таких, как 2.6, см. ниже).

1.7. Мимолетное судорожное приподнимание передних лап при "ползании на брюхе" (см. ниже, 2.5). Движение выглядит как рудимент помахивания в воздухе передними лапами, характерного для ящериц родов *Acanthodactylus*, *Eremias* и *Lacerta*. Составной частью ансамбля 2.5 могут быть также упомянутые выше ЭДА 1.6.

1.8. Трение щекой о субстрат. При этом агама поворачивает голову на 90° от носительно обычного горизонтального положения, "заваливаясь" всем туловищем на бок и плотно прижав боковую часть головы к субстрату, протаскивает ее вперед (рис. 9.1 г; вкладка XVII, 2,5). При высоком возбуждении ящерица по очереди трется о субстрат одной, и сразу же — второй щекой. Во время брачных игр (см. 9.3) самка может коротко потираться щекой о голову самца (рис.

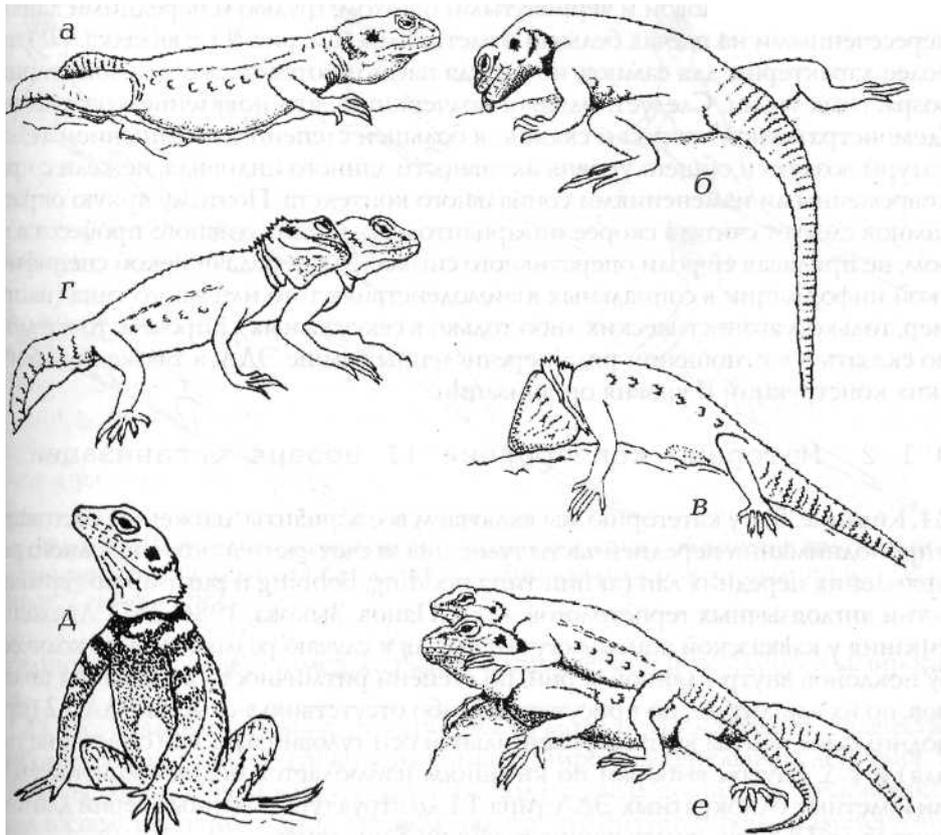


Рис. 9.1. Некоторые элементы сигнального и социального поведения какавказской агамы, *a* — опускание гиоида; *б* — ощупывание субстрата языком; *в* — потирание щекой о субстрат; *г* — самка потирает щекой о голову самца; *д* — поза саморекламиривания самца; *е* — момент ухаживания самки (сверху) за самцом (Из: Panov, Zyukova, 1999)

9.1 *в*). Очевидно, подобно *акции* 1.5, здесь перед нами полимодальный визуально-ольфакторный (а в последнем случае — также и тактильный) сигнал.

1.9. Прикосновение языком к субстрату при легком нагибании головы рис. 9.1 *б*). Этот акт приема ольфакторной информации может, в принципе, иметь побочную функцию оптического коммуникативного сигнала.

1.10. Влияние хвостом в латеральной плоскости. Наблюдается как компонент повседневного поведения сеголеток во время охоты (при появлении в поле зрения ящерицы потенциальной жертвы), а также в качестве элемента конструкций II уровня в социальных контекстах (см. ниже, 2.5).

К числу элементарных сигналов-модификаторов, возможно, следует отнести также окраску покровов тела, которая может претерпевать быстрые изменения во времени. Переходы от монотонной песочно-бурой окраски криптического типа к более дифференцированной (подчеркивающей контраст между

светло-песочной головой и черноватыми брюхом, грудью и передними лапами, пересеченными на плечах белыми отметинами, (см. рис. 9.1^A; вкладка VII) наиболее характерны для самцов, но иногда наблюдаются также у самок старших возрастных групп. Следует, однако, подчеркнуть, что появление контрастной, "демонстративной" окраски связано в большей степени с повышением температуры воздуха и общего уровня активности данного индивида, нежели с кратковременными изменениями социального контекста. Поэтому яркую окраску самцов следует считать скорее инвариантом коммуникативного процесса в целом, не придавая ей роли оперативного сигнала для передачи некоей специфической информации в социальных взаимодействиях того или иного типа (например, только в агонистических либо только в сексуальных). Впрочем, то же можно сказать и в отношении ряда перечисленных выше ЭДА, а также поведенческих конструкций II уровня организации.

9.1.2. Моторные конструкции II уровня организации

2.1. Кивание. В эту категорию мы включаем все варианты движений, состоящих в приподнимании передней части туловища за счет частичного или полного распрямления передних лап (акции типа nodding, bobbing и push-up по терминологии англоязычных герпетологов — см. Панов, Зыкова, 1986: 237). Движения кивания у кавказской агамы могут от случая к случаю различаться по количеству поклонов внутри данной серии, по степени ритмичности следования поклонов, по их амплитуде, по присутствию либо отсутствию у самцов ЭДА. 1.2 (приподнимание головы выше горизонтальной оси туловища) и 1.4 (опускание гиоида) и т. д. Внутри выборки по киваниям наблюдается полный континуум от мимолетных однократных ЭДА типа 1.1 до структурированных серий длительностью до 18.5 сек., включающих в себя по 8 поклонов.

Хотя кивания можно наблюдать у особей всех половозрастных классов, стандартной компонентой поведения они оказываются преимущественно у половозрелых самцов. Анализ исследованной нами выборки по 17 сериям киваний у 9 самцов из двух популяций показал, что при всем разнообразии движений внутри каждой данной серии все они имеют одну общую особенность видоспецифического характера: замедленные приподнимания передней части туловища при разгибании передних лап чередуются с резкими его опусканиями. ЭДА-модификатор 1.2 (приподнимание головы) с известным постоянством присутствует в сериях киваний только у самцов популяции Большого Балхана.

При сравнении последовательностей кивания, воспроизводимых одной и той же особью, выявлена весьма незначительная вариабельность их временных характеристик. При этом длительность пауз между поднятием и опусканием передней части туловища варьирует в несколько большей степени, чем длительность самих этих движений. Продолжительность движения "вверх" обычно в три-пять раз больше по сравнению с движением "вниз". Временные характеристики киваний разных особей разнятся в большей степени, чем серии, воспроизводимые каждым данным индивидом.

Типичная последовательность движений самцов при кивании показана на рис. 9.2. Из него следует, что серия обычно завершается полным распрямлением

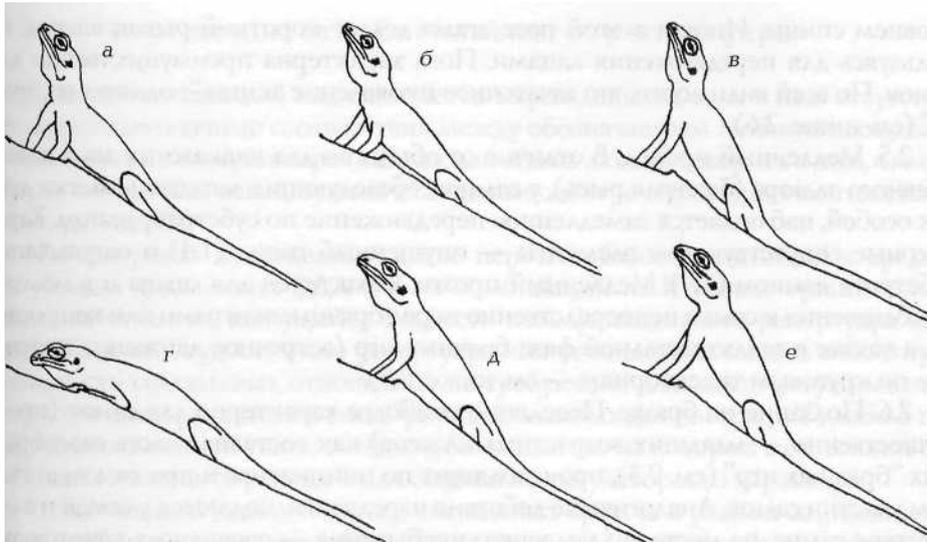


Рис. 9.2. Шесть последовательных поз самца кавказской агамы в ходе одного законченного акта киваний. Движения сопровождаются опусканием гиоида (Из: Panov, Zykova, 1999)

передних лап, после чего самец застывает в характерной позе саморекламирования.

2.2. Позу саморекламирования (рис. 9.1 д) можно рассматривать в качестве наиболее стандартного оптического сигнала широкоэмиттерного действия. В ней самец обычно пребывает на своих наблюдательных постах, располагающихся на господствующих точках рельефа, так что его силуэт хорошо заметен отовсюду в пределах занимаемой им территории.

Поскольку использование наблюдательных постов приурочено к периодам высокой инсоляции, самец, как правило, сохраняет в это время окраску контрастного типа, хотя из этого правила возможны и исключения. Самки во время пребывания на своих наблюдательных постах также нередко сидят полувертикально, в положении, сходном с позой саморекламирования самцов. Однако самку наблюдатель узнает по силуэту, характерной особенностью которого является сравнительно небольшая голова.

Трудно сказать, обладают ли агамы способностью различать силуэты самцов и самок по относительному размеру головы тех и других. Дополнительным признаком для такой дискриминации может быть, в принципе, более частое использование самцами реакции киваний при появлении в их поле зрения других особей.

2.3. Поза угрозы наблюдается только у самцов. В этой позе самец принимает боковую стойку по отношению к противнику, приподнявшись на всех четырех лапах и слегка опустив голову. В таком положении самец медленно пятится назад. Коль скоро прямые столкновения между самцами у кавказских агам крайне редки, эту позу мы наблюдали лишь дважды за все годы исследований.

2.4. Распластанная поза. Ящерица лежит на брюхе, распластав лапы в стороны. Голова прижата подбородочной областью к субстрату, не возвышаясь над

уровнем спины. Иногда в этой позе агама делает короткий рывок вперед, не пользуясь для передвижения лапами. Поза характерна преимущественно для самок. По всей видимости, это зачаточное проявление акции "ползание на брюхе" (см. ниже, 2.6).

2.5. Медленный проход. В отличие от обычного для кавказских агам повседневного аллюра (быстрая рысь), у самцов, обследующих запаховые метки других особей, наблюдается замедленное передвижение по субстрату шагом. Характерные сопутствующие элементы — опущенный гиоид (1.4) и ощупывание субстрата языком (1.9). Медленный проход характерен для самца и в момент приближения к самке непосредственно перед брачными играми или копуляцией, а также в заключительной фазе брачных игр (встречное движение партнеров по круговым траекториям — см. ниже, 9.3).

2.6. Ползание на брюхе. Поведение наиболее характерно для самок (преимущественно — младших возрастных классов) как составная часть своеобразных "брачных игр" (см. 9.3), происходящих по инициативе и при самом активном участии самок. Аналогичные действия изредка наблюдаются у самок и в отсутствие самца, на месте его недавнего пребывания — очевидно, в качестве реакции самки на сохранившиеся здесь после ухода самца ольфакторные стимулы. Ползание на брюхе слагается из коротких бросков вперед за счет судорожных движений широко расставленных лап, лежащих на субстрате (ЭДА 1.6, 1.7). Эти акции могут сопровождаться нерегулярными ЭДА 1.10 (виляние хвостом) и интенсивными потираниями щек о субстрат (ЭДА 1.8). Траектория ползания представляет собой ряд эллипсов либо окружностей, которые при постоянных сменах направлений передвижения самки слагаются в неправильные восьмерки.

2.7. Ползание самки по самцу. Этот комплекс действий, который будет подробно рассмотрен ниже, при описании социо-сексуальных взаимодействий, можно рассматривать как самостоятельный тактильный сигнал, но, по существу, он является функциональным продолжением предыдущего комплекса действий 2.6, персонально адресованным конкретному социальному партнеру.

9.1.3. Ансамбли III уровня организации

Большинство из перечисленных здесь конструкций II уровня организации могут воспроизводиться индивидом в виде автономных акций, вне связи с другими конструкциями из приведенного списка. Однако в ходе социальных взаимодействий правилом является объединение тех или иных конструкций в ансамбли III уровня организации, структура которых более или менее предсказуема. Например, характерный комплекс поведения самки в момент ухода за самцом обычно включает в себя чередование вышеописанных конструкций 2.5, 2.6 и 2.7 с менее регулярным использованием в начале и (или) в конце взаимодействия комплекса 2.1.

Этот и другие ансамбли III уровня организации удобнее рассматривать при описании конкретных типов социальных взаимодействий, что и будет сделано ниже.

9.1 – 4 – Вырожденность сигнального репертуара

В семиотике сигнальный код называется вырожденным, если в нем отсутствуют парно-однозначные соответствия между обозначаемым и обозначающим. В применении к коммуникации кавказской агамы можно говорить о том, что одни и те же сигналы используются в широком спектре социальных контекстов и взаимодействий.

Рассматривая приведенный выше перечень базовых сигнальных средств (10 условно выделенных ЭДА и 7 их комбинаций на II уровне организации), нельзя не отметить кажущейся бедности коммуникативного репертуара кавказской агамы. Скучность этого репертуара может свидетельствовать либо о примитивности социальных отношений, не требующих для своего регулирования широкого спектра сигналов типа "ритуализованных демонстраций", либо о полифункциональности таких сигналов, большинство из которых в состоянии обслуживать несколько разных задач социально-регуляторного характера.

Использование одних и тех же сигнальных средств в разных социальных и коммуникативных контекстах склоняет нас в пользу второго предположения. При этом важно подчеркнуть, что существование в демах кавказской агамы дифференцированной, устойчивой, персонализированной социальной структуры обеспечивается, помимо "сигналов-демонстраций", также множеством иных коммуникативных средств, генерируемых повседневным поведением особей. Эти "неритуализованные" сигналы вносят весьма существенный вклад в поддержание согласованности действий членов данного дема, в сохранение необходимой социальной предсказуемости, а следовательно, и определенной устойчивости сложившихся социальных отношений.

9.2. Персонализация пространства
и территориальное поведение

Величина индивидуальных участков обитания кавказских агам сильно варьирует в зависимости от характера занимаемых ими местообитаний, а также от пола и возраста их собственников. Максимальных размеров достигают участки взрослых самцов-производителей, причем площадь участков тем меньше, чем более расчленен ландшафт и чем он богаче растительностью (Панов, Зыкова, 1985; Panov, Zyкова, 1995 *a*; см. вкладки XIII, XXI, XXII, XXIII и рис. 5.1). Участки обитания самок, как правило, значительно уступают в размерах участкам самцов. Именно это позволяет нескольким самкам сосуществовать, почти не интерферируя друг с другом, на участке, находящемся в единоличном владении данного территориального самца. Минимальны участки обитания годовиков, которые обычно большую часть времени проводят в радиусе 3—5 м от своего постоянного убежища.

У особей всех половозрастных групп внутри участка обитания можно выделить постоянно утилизируемую центральную зону и периферию, используемую лишь эпизодически. Соседствующие друг с другом участки обитания особей данной половозрастной категории обычно перекрываются своими периферийными зонами, так что район перекрывания может использоваться поочередно

каждым из соседей. Именно здесь они и вступают время от времени в контакты агонистического характера. При прочих равных условиях, чем крупнее участки обитания соседей, конкурирующих из-за пространства, тем менее четко выражены линии пограничного раздела и тем шире область перекрытия периферийных зон. Понятно, что в этих условиях вероятность встречи между потенциальными конкурентами и, следовательно, — агонистических контактов, должна быть много ниже, чем при малых размерах соседствующих индивидуальных участков с их узкими периферийными зонами. Очевидно, следствием этой закономерности является то обстоятельство, что в слабо расчлененных, относительно бедных ресурсами местообитаниях индивиды каждой половозрастной категории могут изредка удлинять свои обычные маршруты, оказываясь при этом даже в центральных зонах участков своих соседей.

Все сказанное свидетельствует о том, что регламентация пространственных отношений в данном случае не отличается той жесткостью, которая обнаруживается у строго территориальных видов агамовых ящериц (таких, например, как степная агама *Trapelus sanguinolenta* — см. Зыкова, Панов, 1986; Панов, Зыкова, 1986). Соответственно, у кавказских агам практически отсутствует дифференцированный репертуар собственно агрессивного поведения. Рассредоточение особей в пространстве поддерживается преимущественно за счет взаимного избегания друг друга взрослыми самцами и взрослыми самками в случае двустороннего визуального контакта, а также, по всей видимости, средствами химической сигнализации, проводниками которой служат ольфакторные метки, оставляемые владельцем участка по всей его площади и, преимущественно, — в местах максимальной активности (в районе своего постоянного убежища, на наблюдательных постах и т. д.).

Лишь в качестве подсобного, хотя и весьма действенного способа охраны участка используется прямая угроза. Это, обычно, стремительный бег по направлению к пришельцу, осуществляемый средствами повседневной локомоции (быстрая рысь). Наиболее стандартный ответ на эту акцию — бегство оппонента и возвращение его в пределы собственного участка. Эскалация конфликта с переходом его в прямое противостояние, столкновение и драку возможна лишь в исключительно редких случаях. Конкретизируем обрисованную общую картину в применении к трем категориям индивидов, наиболее контрастно различающимся по характеру социального поведения, — именно, к взрослым территориальным самцам, взрослым самкам и неполовозрелым особям на первом и втором годах жизни.

9.2.1. Пространственные взаимоотношения самцов

В протоколах наших наблюдений описано 24 случая пребывания самцов в зонах перекрытия их участков с участками самцов-соседей и поочередного использования двумя (в одном случае — тремя) разными самцами одного и того же наблюдательного поста В 9 из этих ситуаций самцы-конкуренты пребывали в визуальном контакте. При этом в 4 случаях ни один из оппонентов не проявлял открытой враждебности к потенциальному сопернику; в двух случаях мы наблюдали признаки антагонизма (нерешительное сближение с пришельцем либо угрожаю-

щая пробежка по направлению к нему); в одном случае более активный из конкурентов погнался за соперником, который спасся бегством; и, наконец, в трех эпизодах оба участника встречи были настроены воинственно.

В первом из этих трех случаев один из конфликтующих самцов медленно приближался к противнику, проделывая движения кивания (2.1), в то время как тот столь же медленно отступал боком в угрожающей позе 2.3. Во втором эпизоде один из самцов пытался сблизиться с самкой другого на границе их участков. Партнер самки напал на соперника; в мимолетном столкновении один из конфликтующих самцов был опрокинут на спину, но продолжения драки не последовало и самцы сразу же ретировались в свои владения. В третьем эпизоде самец-вторженец подбежал к хозяину участка, схватил его за загривок и попытался копулировать с ним; тот вырвался и укусил агрессора, после чего оба самца приняли угрожающую позу 2.3 и, медленно пятясь боком, покинули место схватки.

О частоте территориальных взаимодействий между самцами можно судить по следующим результатам наблюдений в плотной популяции долины р. Айдеринки (западный Копетдаг), где средняя площадь участков обитания самцов составляет 94 м². Малый размер участков позволяет их владельцам большую часть времени находиться во взаимной видимости. На протяжении 15 час в период высокой социальной активности (8—15 мая 1981 г.) мы прослеживали поведение одного определенного самца, чей участок граничил с участками трех других самцов. За это время он один раз изгнал из своих владений самца-соседа, пытавшегося сблизиться с самкой хозяина (короткое прямое столкновение), один раз отогнал конкурента от своей границы и 4 раза заходил на участки соседей (дважды игнорируя робкие попытки владельцев изгнать его и дважды ретируясь к себе при сближении с ним хозяев этих участков). Таким образом, в данном плотном поселении частота территориальных взаимодействий может быть оценена, по грубым подсчетам, как 0.4 взаимодействия в час.

В разреженных популяциях картина выглядит совершенно иначе. Например, в экспериментальной красноводской популяции, где средняя величина участков обитания самцов составляет 140 ± 15.8 м² и где они зачастую разделены обширными нейтральными зонами, мы за 10 лет наблюдений вообще не отметили прямых территориальных столкновений самцов. У кавказских агам самец не патрулирует периметр своего участка, так что соседи могут вторгаться в его пределы в момент отсутствия хозяина в данном секторе. При этом пришелец проникает иногда глубоко в чужие владения, вплоть до их центральной зоны. В подобных случаях прямые наблюдения подтверждают идею о существовании ольфакторного сигнального поля, регулирующего пространственные взаимоотношения самцов. Попав в центральную зону чужого участка, самец-пришелец сразу же обнаруживает многочисленные здесь запаховые метки хозяина. Пришелец движется в замедленном темпе, опустив гиоид (1.4), время от времени прикасаясь языком к субстрату (1.9), и вслед за этим несколько раз подряд трет щекой о грунт (1.8). Обследовав таким образом местность, пришелец возвращается к себе. Следы его пребывания на чужом участке обнаруживает хозяин, когда он впоследствии посещает место, где побывал нарушитель границы. Явную реакцию такого рода мы наблюдали спустя два часа после ухода пришель-

ца (Красноводск, 21 мая 1989 г.). Самец № 56, появившись в 12.00 в том секторе своего участка, где в 10.00 побывал его сосед (самец № 61), начал усиленно обследовать грунт, прикасаясь к нему языком, а затем повторил путь прищельца и вышел на наблюдательный пост самца № 61, расположенный на периферии участка последнего. Следует добавить, что и при непосредственных территориальных контактах самец, изгнавший нарушителя границы, во многих случаях при пересечении его следа ощупывает субстрат языком. Обнаружение присутствия другой особи по ее следам и повторение пройденного ею маршрута являются нормой и во многих других ситуациях.

9.2.2. Пространственные отношения самок

Пространственные отношения самок в целом соответствуют тому, что было сказано о самцах, с той разницей, что центральная зона участка обитания, регулярно утилизируемая самкой, заметно меньше по площади и ограничивается ближайшими окрестностями ее постоянного убежища. При этом, однако, самка (подобно тому, как это описано для самцов) эпизодически выходит за пределы этой центральной зоны, зачастую оказываясь на участке другой самки-соседки. Если хозяйка данного участка обнаруживает появление прищельцы, она почти неизменно изгоняет последнюю, совершая стремительную пробежку по направлению к ней. В отсутствие хозяйки прищельца может использовать ее наблюдательный пост и даже ее излюбленные убежища. Систематические наблюдения за перемещениями взрослой самки № 1 (возраст примерно 4 года) в урочище Дарохбейт в Восточном Копетдаге (15 апреля — 17 мая 1994 г.) показали, что они происходили главным образом в радиусе 10—15 м от места ее постоянной ночевки. Она лишь трижды удлиняла свои маршруты, выходя на 10—20 м за пределы постоянного района своего пребывания. Дважды в этих случаях ее изгоняла со своего наблюдательного поста взрослая самка № 3 (возраст около 5 лет), относившаяся к той же семейной группе. В 1995 г., после исчезновения самца — хозяина территории, самка № 1 сместила район активности примерно на 20 м в сторону от своего прошлогоднего участка.

Территориальный антагонизм является нормой во взаимоотношениях половозрелых самок близкого возраста. К молодым самкам заметно меньших размеров (в возрасте около двух лет) взрослые самки значительно более терпимы. Взрослая и молодая самки, относящиеся к одной семейной группе, нередко могут подолгу находиться неподалеку друг от друга, даже в пределах дистанции порядка 2 м, часто на одном и том же камне в районе их общей ночевки. Большую часть времени открытый антагонизм между ними не выражен, хотя при этом молодая самка не гарантирована от внезапной неспровоцированной враждебной акции со стороны взрослой соседки. В подобных случаях несомненным является факт использования общего участка обитания двумя или более самками. На том же участке зачастую обитают несколько годовалых агам, каждая из которых придерживается собственной излюбленной зоны. Эти годовалые особи эпизодически подвергаются кратковременным погоням со стороны самца-хозяина участка и взрослых самок, что, однако, не заставляет молодняк сменить постоянное место своего пребывания.

Будучи в целом индифферентными к присутствию полувзрослых особей своего вида, взрослые самки в некоторых определенных обстоятельствах систематически третируют их. Это происходит в местах локального увеличения численности насекомых (например, муравьев или термитов), где та или иная самка временно удерживает за собой кормовую территорию площадью в несколько квадратных метров. В подобных случаях хозяйка данной кормовой площадки неизменно изгоняет полувзрослых агам, пытающихся кормиться здесь же, совершая стремительные угрожающие пробежки в сторону конкурентов.

9.2 – 3. Пространственные отношения между особями-первогодками

Судя по имеющимся данным, пространственные отношения между особями данной категории целиком сводятся к только что описанной конкуренции из-за кормовых участков. Территориальность первогодков удается наблюдать только осенью, в первые месяцы после появления новорожденных агам, когда возможно пребывание нескольких таких особей (быть может, из одного и того же выводка) на ограниченном участке местности.

В отличие от агам старших возрастных групп, первогодки кормятся почти исключительно насекомыми. В местах, благоприятных для охоты, каждый из первогодков абонирует площадку радиусом в 2—3 м, на которую не допускает других агам-сеголеток. Рубежи таких кормовых территорий соблюдаются очень строго, и вторжение соседа-конкурента сразу же пресекается стремительной пробежкой хозяина в сторону нарушителя границы. Возможны, однако, случаи почти полного перекрытия подобных кормовых участков. В такой ситуации устанавливаются стабильные отношения доминирования-подчинения: особь-доминант неизменно пытается изгнать конкурента при сокращении дистанции между ними, оттесняя его на периферию совместного кормового участка (Панов, Зыкова, 1985).

В заключение этого раздела следует напомнить, что описанная пространственная структура поселений кавказских агам удерживается лишь в теплое время года. С приближением осенних похолоданий, еще в жаркие дни начала октября, агама начинают мигрировать к местам коллективных зимовок. В совместных убежищах проводят зиму особи всех половозрастных категорий, так что в этот период неизбежно исчезает не только всякий территориальный антагонизм, но и условия для сохранения минимальных индивидуальных дистанций — в том числе, между половозрелыми, как разнополыми, так и однополыми особями.

9.3. Социо-сексуальные отношения

Для кавказских агам нормой являются многолетние персонализированные отношения между разнополыми особями, принадлежащими к данной моногамной или, чаще, полигинной семейной группе. Тесные контакты между разнополыми членами семейной группы поддерживаются не только в период размножения, но и в другие сезоны года, включая, вероятно, и время зимовки

(описан один такой случай). Долговременная согласованность в поведении самца и самок его группы поддерживается двумя важными интегрирующими факторами. Это, во-первых, совместные ночевки самца и самки и, во-вторых, своеобразные церемонии ухаживания самки за самцом.

9.3.1. Совместные ночевки

В период максимума социальной и сексуальной активности (апрель — май) самец постоянно ночует в общем убежище со своей единственной самкой (в многоамных семейных группах) или с одной из них ("фавориткой"), если группа полигинна. В последнем случае это, как правило, самая крупная самка в группе, с которой самец сосуществует на своем участке более одного года (максимально, по нашим данным, до 5 лет). Не исключено, что самец может временно отказываться от ночевки с данной самкой и ночевать в собственном индивидуальном убежище или в убежище другой самки своей группы (по аналогии с данными по самцам близкого вида — хорасанской агамы *L. erythrogastra*; см. Панов, Зыкова, 1996). Не представляет редкости случай, когда одни и те же пустоты используются для ночевки самцом и двумя самками, одна из которых заметно мельче другой и находится на пороге половозрелости (возраст около 2 лет). При этом, однако, не известно, как именно размещаются особи внутри убежища, которое может быть достаточно обширным, чтобы позволить самкам не контактировать друг с другом непосредственно.

В типичном случае парной ночевки поведение партнеров в момент выхода из убежища с наступлением утра указывает на существование тесных персональных связей между самцом и самкой. Выход из убежища происходит более или менее синхронно (хотя и не обязательно одновременно). Покинув убежище, агамы значительное время (до часа и более) остаются у его входа, принимая солнечные ванны. При этом они зачастую лежат, соприкасаясь друг с другом, то есть какое-либо стремление сохранить некую индивидуальную дистанцию бесспорно отсутствует (вкладка XV, 1, 2). В случае, когда ночевочное убежище делят с самцом две разновозрастные самки, их поведение в момент выхода создает впечатление о более тесных персональных связях с самцом старшей из самок. Выход младшей с ночевки менее синхронизирован с выходом самца, и держится она несколько особняком от лежащих в непосредственной близости друг от друга самца и старшей самки. Вечером, с окончанием периода активности, самец и старшая самка подчас уходят в ночевочное убежище синхронно, хотя это и не является неременным правилом.

9.3.2. Церемонии ухаживания

На протяжении дня поведение совместно ночующих самца и самки, в общем, мало согласовано. Они покидают место ночевки, как правило, разновременно и направляются на кормежку по собственным маршрутам. Однако началу кормовой активности нередко предшествует уже упоминавшаяся церемония ухаживания самки за самцом, которая в деталях будет описана ниже. В случае присутствия на месте выхода с ночевки младшей самки она также ухажива-

ет за самцом, но лишь после того, как старшая самка окажется на расстоянии не менее 4—5 м от самца (в противном случае возможно нападение старшей самки на младшую). Аналогичные церемонии ухаживания в дальнейшем можно наблюдать в течение всего дня, причем в них поочередно могут принимать участие все самки семейной группы, включая и тех, которые не связаны с самцом совместной ночевкой.

9 3.3. Распределение церемоний ухаживания во времени и в пространстве

Поскольку персонализированные отношения между разнополюсными членами группы поддерживаются на протяжении всего периода активности агам, указанные церемонии можно наблюдать с ранней весны до осени, вплоть до ухода ящериц на зимовку. Наиболее раннее наблюдение относится к 14 апреля, самое позднее — к 4 октября. Всего за период исследований описано 58 случаев ухаживания самок за конспецифическими самцами плюс 4 эпизода аналогичных церемониальных контактов самки кавказской агамы с самцом хорасанской агамы *L. crythrogastera* (см. Панов, Зыкова, 1996).

По ходу дня церемонии распределяются сравнительно равномерно, со слабой тенденцией к двухвершинностиTM: 41% от общего числа этих взаимодействий отмечен между 7.40 и полуднем, 26% — между 12.00 и 15.00, и 33% — от 15.00 до 18.15. Для 36 случаев удалось установить конкретный социальный контекст наблюдавшихся взаимодействий. Из них восемь имели место непосредственно после выхода партнеров с ночевки, один — перед уходом самца и самки в общее ночевочное убежище, и 27 — в иных ситуациях. Среди последних мы условно выделяем три следующие категории: 1. Посещение самцом определенного "места свиданий" в пределах участка обитания данной самки (16 эпизодов); 2. Посещение самкой самца на его излюбленном наблюдательном посту (3 эпизода); 3. Более или менее случайная встреча самца с самкой во время обследования им территории семейной группы (8 эпизодов). Остановимся подробнее на характеристике каждой из обозначенных ситуаций.

Говоря о "местах свиданий", мы имеем в виду излюбленные данной самкой возвышенные точки (крупные валуны, скальные выступы и т.д.), где она чаще всего проводит жаркие часы дня, принимая солнечные ванны (баскинг) и обозревая окрестности. Такой пункт может располагаться как в непосредственной близости от постоянного (ночевочного) убежища самки, так и в удалении от него. Самец регулярно посещает эти пункты во время инспектирования своей территории — как в случае присутствия в них самки, так и в ее отсутствие. В момент появления самца на "камне свиданий" самка обычно отбегает в сторону, а если самец активно пытается сблизиться с ней, прячется от него в ближайшей расщелине или в своем постоянном убежище. Если самец не преследует самку, оставаясь при этом на "камне свиданий", она несколько минут спустя возвращается к нему, после чего начинается церемония ухаживания.

В ситуациях ухаживания самки за самцом на его излюбленном наблюдательном посту инициатива взаимодействия целиком принадлежит самке, которая в момент готовности к контакту сама посещает партнера в хорошо извест-

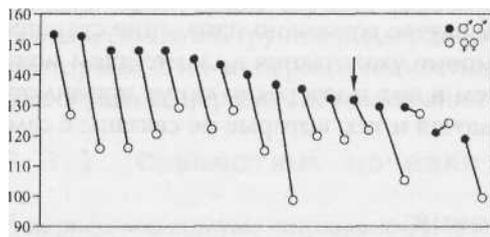


Рис. 9.3. Длина тела (SV, мм) партнёров по взаимодействиям ухаживания самки за самцом. Стрелкой показана смешанная пара (самец с фенотипом *L. erythrogastra*, самка *L. caucasica*), у которой в разные дни были зарегистрированы 4 церемонии ухаживания (Из: Panov, Zykova, 1999)

данному самцу, составляет 15 мин (два случая). Таков же минимальный интервал между ухаживаниями двух разных самок за одним и тем же самцом (один случай). В целом же церемонии ухаживания — это события сравнительно редкие, разделенные, как правило, интервалами в несколько часов.

9.3.4 — Церемония ухаживания и динамика социо-сексуального поведения самок

В церемониях ухаживания могут принимать участие самки разного возраста, начиная с двухлетнего, когда они еще не вступили в пору половозрелости. Длина тела наиболее юной из самок, для которой зарегистрировано такое поведение, составляла 97 мм. На рис. 9.3 показаны относительные размеры самцов и самок, принимавших участие в 23 церемониях ухаживания. В момент ухаживания самка может находиться в самых разных физиологических состояниях. Половая мотивация может быть весьма высокой (ухаживание непосредственно после копуляции 18 мая 1982 г. в урочище Пархай, западный Копетдаг) либо практически отсутствует (церемонии в конце сентября — начале октября, перед уходом на зимовку). Важно заметить, что в мае за самцами чаще ухаживают молодые, скорее всего неполовозрелые самки (двух- и трехлетнего возраста), а самки старших половых групп, как правило, активно избегают всяческих контактов с самцами. Эти наблюдения могут свидетельствовать о том, что старшие самки уже оплодотворены в начале весны и именно в силу этого не склонны к каким-либо социо-сексуальным взаимодействиям. Однако 25—27 мая 1994 г. мы наблюдали в красноводской популяции три эпизода ухаживания за самцом со стороны самки, занятой большую часть времени выкапыванием полости — как мы полагаем, для откладки яиц. Отсутствие видимой связи между предполагаемым уровнем половой мотивации и частотой церемоний ухаживания наводит на мысль, что эти взаимодействия направлены, главным образом, на ус-

ной ей точке территории. Сходная картина наблюдается в ходе инспектирования самцом территории семейной группы: обнаружив при отсутствии самца, самка перестает кормиться и, когда он в очередной раз задерживается на каком-либо валуне для осмотра местности,

сближается с ним, вовлекая его в церемониальное взаимодействие. В такой ситуации церемония выгля-

дит как акт приветствия самца со стороны самки, обитающей в данном секторе его территории.

Минимальный промежуток между двумя церемониями, адресуемыми одной и той же самкой

тановление и поддержание устойчивых персональных связей между разно-полыми членами семейной группы.

Очевидно, самка начинает регулярно ухаживать за неким определенным самцом после того, как окончательно выберет местоположение своего участка обитания (подробнее см. Панов, Зыкова, 1993, Panov, Zyкова, 1995). До этого возможны церемониальные контакты самки с двумя или более самцами — хозяевами соседствующих территорий. Так, в красноводской популяции самка № 114 (длина тела 100 мм, возраст менее 2 лет) 6 мая 1989 г. ухаживала за территориальным самцом № 3 (возраст не менее 10 лет), а спустя неделю, 14 мая, — за его соседом, пятилетним самцом № 61. Как показали наблюдения за самцом, пойманным в одной популяции и позже (в мае 1995 г.) интродуцированным в другую, он проявил абсолютную терпимость к молодой (вероятно, полуторагодовой) самке, которая обнаружила его присутствие на своем участке обитания и начала интенсивно ухаживать за ним спустя полчаса после того, как самец был выпущен нами в этом месте. Полное отсутствие антагонизма со стороны самца к незнакомой ему самке свидетельствует о том, что начальная фаза установления персональных связей между самцом и самкой проходит без каких-либо эксцессов.

9 3.5. Организация парных взаимодействий в церемониях ухаживания

Церемонии ухаживания лишены строгой стереотипности. Поэтому каждое такое взаимодействие уникально по целому ряду параметров (длительность всей церемонии и отдельных ее фаз, присутствие или отсутствие тех или иных акций в поведении того либо другого партнера и т. д.). Продолжительность ухаживания от момента сближения самки с самцом до ухода одного из партнеров варьирует от 30 сек до 8 мин. В ходе взаимодействия фазы прямого телесного контакта (2.7, "ползание самки по самцу") разделены паузами, во время которых самка проделывает движения "ползания на брюхе" (2.6) подле самца или отбегает в сторону и остается неактивной в позе типа 2.2 (саморекламирование) или, чаще, в распластанной позе (2.5).

Взаимодействие может включать в себя от 1 до 5 фаз прямого контакта длительностью от 30 сек до 3 мин, разделенных паузами с аналогичным разбросом временных характеристик (5 сек — 3.5 мин). Взаимодействия можно подразделить на зачаточные (самка ползает на брюхе неподалеку от самца, не входя в телесный контакт с ним), незаконченные (короткие, включающие в себя 1—2 фазы прямого контакта) и завершенные, состоящие из 3—4 таких фаз. Важнейшим компонентом завершенных церемоний служит обычно серия согласованных круговых проходов самца и самки, в ходе которых партнеры многократно проползают друг по другу (вкладка XVII). Однако такой парный танец может отсутствовать даже в длительных взаимодействиях, состоящих из 4 фаз.

В тех случаях, когда парные круговые проходы включены во взаимодействие, они следуют обычно после первой (реже — после второй) фазы прямого телесного контакта. Иногда в конце парного танца самец пытается схватить самку за загривок (как это происходит при копуляции), и в этом случае самка обыч-

но активно уходит от взаимодействия, стремительно отбегая в сторону. При попытке самца настигнуть самку она скрывается в ближайшем убежище, где самец обычно уже не пытается преследовать ее. В норме, однако, самец первым прерывает церемонию ухаживания, стараясь покинуть место взаимодействия. Самка обычно преследует его, стремясь возобновить прямой телесный контакт. После окончательного ухода самца самка нередко проделывает в последнем пункте его пребывания серию движения ползания на брюхе (2.7).

Все сказанное ранее показывает, что в церемониях ухаживания главная инициатива принадлежит самке. В преддверии очередной церемонии, если самец сам пытается сблизиться с самкой вплотную, проявляя при этом торопливость и настойчивость, самка, как правило, не подпускает его к себе. В том случае, если самец не повторяет попыток к сближению и не покидает при этом своего наблюдательного поста или "места свиданий", самка спустя несколько минут сама возвращается к нему и начинает церемонию ухаживания.

9.3.6. Использование сигнальных средств в церемонии ухаживания

Центральным, наиболее постоянным компонентом рассматриваемых взаимодействий является комплекс 2.7, условно обозначенный как "ползание самки по самцу". Это обозначение, однако, не охватывает всего разнообразия действий самки, относящихся к данному комплексу. В тех взаимодействиях, где последний представлен в полной форме, ухаживание обычно начинается с того, что самка, проделав непосредственно подле самца серию ползаний на брюхе (2.6), многократно пытается пролезть под самцом. При этом она заходит с разных сторон. Подползая к самцу сзади, самка стремится пролезть под корнем его хвоста, так что ее морда на короткое время оказывается плотно прижатой к анальной области самца. При подходе сбоку наблюдается успешная либо безуспешная попытка пролезть под брюхом самца и вылезти между его передними (из-под головы) либо задними лапами (в области клоаки). Обходя самца спереди, самка проползает вплотную под его головой, с усилием стремясь пролезть под грудь самца и выползти между его лапами. В промежутках между этими действиями, осуществляемыми самкой в быстром темпе и чрезвычайно эмоционально, она залезает на самца, двигаясь по его корпусу либо вперед, в сторону головы, либо назад, к основанию хвоста.

В завершение всего происходящего самка замирает, лежа на спине самца, головой к его голове, либо останавливается сбоку от него, опираясь на задние лапы и обхватив передними шею самца. В таком положении оба партнера могут оставаться в полной неподвижности довольно долго, до 2 мин и более. Иногда в этой ситуации самец начинает медленно двигаться, и тогда самка "едет на нем верхом". В одном случае самец проделал резкий прыжок на соседний камень, непроизвольно сбросив с себя лежавшую на нем самку. По окончании очередного тура описанных телесных контактов, партнеры нередко лежат в распластанных позах (2.5) вплотную друг к другу.

Как и в паузах между этапами контактных взаимодействий, при ползании на брюхе (2.6), а также в ходе самих этих взаимодействий самка может время

от времени проделывать движения потирания щекой — но, на этот раз, не о субстрат, а о покровы головы самца. Это обстоятельство свидетельствует в пользу ранее высказанного предположения, что описанные акции самки играют роль полимодальных тактильно-ольфакторных сигналов. Изредка приходится наблюдать, как по окончании церемонии ухаживания, с уходом самца, самка прикасается языком к субстрату (1.9).

Целостный комплекс поведения самки, включающий в себя ползание на брюхе, замирание в распластанной позе (2.6, 2.5), виляние хвостом (1.10) и потирание щеками о субстрат (1.8), можно рассматривать и в качестве источника оптических стимулов, адресуемых самцу. К этой же категории сигналов уместно отнести также движения кивания (1.1+1.3,2.1). Выполнение этих последних акций не носит в данном случае сколько-нибудь регулярного характера: лишь в отдельных случаях самка проделывает движения кивания перед началом взаимодействия и (или) во время продолжительных пауз между последовательными турами телесных контактов. Движения кивания (2.1), подчас при опущенном гиоиде (1.4), иногда наблюдаются у самки во время ее пребывания в традиционном "месте свиданий" в моменты отсутствия здесь самца либо при его появлении в сфере видимости самки.

Репертуар сигнальных акций самца во время церемоний ухаживания выглядит более бедным, поскольку самцу принадлежит, в целом, пассивная роль, и он большую часть времени пребывает в состоянии двигательной инактивности. Исключение составляет парный круговой танец партнеров, во время которого движения самца в общем не отличаются от движений самки при ползании на брюхе (2.6). Самицы время от времени проделывают движения кивания (1.1+1.3, 2.1), далеко не столь интенсивные, как те, что наблюдаются во время пребывания самца на наблюдательном посту.

Движения кивания могут иметь место на любой стадии развития взаимодействия типа ухаживания — от момента обнаружения партнерами друг друга до конечной фазы, когда самец покидает место взаимодействия. Однако кивания самца не выглядят необходимым, стандартным структурным компонентом в общей схеме организации взаимодействия. Столь же нерегулярны по ходу ухаживания такие *акции* самца, как одиночные прикосновения языком к субстрату (1.9). Лишь в одном случае в церемонии ухаживания самец неоднократно терся щеками о субстрат (1.8). Показательно, что эта церемония сопутствовала первому знакомству интродуцированного самца с местной полуторагодовой самкой и проходила при высоком эмоциональном накале в поведении обоих партнеров.

9 - 3 . 7 . Копуляция

Этот тип взаимодействий приходится наблюдать на удивление редко. За весь период исследований удалось документировать всего две успешные, по всей видимости, копуляции, одну насильственную и два сомнительных случая (самке, как кажется, удалось воспрепятствовать коитусу). Судя по этим наблюдениям, копуляции обычно не предшествуют какие-либо специальные церемонии. Находясь в непосредственной близости от самки, самец просто хватается ее челю-

стями за загривок и удерживает в течение нескольких секунд, успевая за это время ввести гемипенис в клоаку самки. В момент коитуса самка оказывается лежащей на боку, так что обе лапы с одной стороны ее тела не имеют опоры. Это, в частности, не позволяет самке, подвергшейся насилию со стороны чужого самца, вырваться. Противодействуя самцу, самка переворачивается на спину, но самец даже в таком положении удерживает ее мертвой хваткой. В наблюдавшемся нами случае самка с массой 78.5 г протащила самца весом 81 г под углом вверх по гладкому каменистому склону на расстояние порядка 3—4 м, но так и не была отпущена им.

Лишь в одном из наблюдавшихся случаев отмечено более или менее дифференцированное сигнальное поведение партнеров до и после копуляции. В описываемой ситуации (западный Копетдаг, 18 мая 1982 г.) партнеры перед спариванием некоторое время находились на расстоянии около полутора метров друг от друга на одном камне. Самец при этом демонстрировал кивки (2.1), а во время перемещений неоднократно прикасался языком к субстрату (1.9). Самец схватил самку за загривок в тот момент, когда она подошла к нему вплотную. Сразу же светлая окраска его головы приобрела красноватый оттенок. Отпустив самку после акта копуляции, самец отскочил в сторону и проделал серию кивков (2.1). Самка, которая в этот момент мгновенно приобрела черты "самцовой" окраски (почернение груди и передних лап, посветление головы), воспроизвела серию кивков (2.1), подбежала к самцу сзади и легла на него. В последующие несколько минут самка дважды совершила рядом с самцом серии круговых перемещений по типу "ползания на брюхе" (2.6). В промежутках между этими акциями она трижды проделывала движения кивания (2.1). Самец покинул место взаимодействия, сопровождая свой уход кивками (2.1).

Об известной спонтанности акта копуляции свидетельствует вышеописанный случай насильственной копуляции самца с самкой, не относившейся к его семейной группе, а также наблюдавшаяся нами попытка самца копулировать с другим самцом. В обеих ситуациях пассивный партнер был пойман активным в ходе коротких стремительных погонь, исключавших какие-либо ритуальные демонстрации в преддверии спаривания. Вероятно, именно по такому типу осуществляется большая часть копуляций между персонально знакомыми разнополыми членами данной семейной группы.

9.4. Некоторые общие замечания

В сравнительно немногих исследованиях, посвященных описанию коммуникации у агамовых ящериц, внимание сосредоточено на анализе оптической сигнализации. Этот подход базируется на устойчивом убеждении, что эти животные, как и представители других семейств дневных ящериц, при территориальных и сексуальных взаимодействиях используют преимущественно оптический канал связи (Madison, 1976).

Вопреки этой точке зрения, приведенные выше данные свидетельствуют о чрезвычайно важной роли двух других каналов связи (химического и тактильного) в поддержании устойчивой социальной структуры в популяциях кавказской агамы. При этом целый ряд сигнальных средств, которые на первый взгляд

представляются чисто оптическими, в действительности могут рассматриваться как полимодальные, транслирующие информацию двух (оптическую и химическую) или трех (оптическую, химическую и тактильную) модальностей. В поселении агам складывается, по всей видимости, химическое сигнальное поле, которое обеспечивает поддержание стабильной территориальной структуры и предсказуемость пространственных отношений между членами данной семейной группы. В то же время регулярные тактильные контакты между разнополыми особями, включающие в себя, вероятно, также обмен химическими стимулами, служат установлению и сохранению устойчивых персональных связей внутри семейной группы.

Разумеется, обрисованная здесь общая картина нуждается в дальнейших исследованиях с применением экспериментальных методов для выяснения конкретных механизмов химической коммуникации. Целый ряд вопросов пока остаются открытыми. В частности, не выяснена функция такой формы поведения, как "трение щекой" о субстрат либо о поверхность тела полового партнера. Акции такого типа ("jaws rubbing", "chin rubbing", "chin wipping") были описаны ранее у ряда игуановых ящериц (Berry, 1974; Burghardt, 1977; Simon et al., 1981) и неизменно рассматривались как гипотетический компонент химической коммуникации. Этому движению приписывали функцию мечения субстрата. Однако специальные гистологические исследования не позволили обнаружить в области челюстей у игуановой ящерицы *Sceloporus jarrovi* и у агамовых ящериц каких-либо желез, которые могли бы быть использованы для химического мечения (Simon et al., 1981; Ananjeva et al., 1991).

Таким образом, остается предположить, что трение щекой у кавказской агамы может использоваться не как способ маркирования, а как средство приема химических сигналов, оставляемых, вероятно, секретом брюшных и анальных голокриновых желез. В этом отношении показательно, что у кавказской агамы, как и у ряда других видов рода *Laudakia*, в области челюстей обнаружена максимальная плотность рецепторов — до 6—9 на одну чешую (Ananjeva et al., 1991). Функция этих рецепторов окончательно не выяснена. И хотя в цитированной работе предполагается, что они осуществляют механо- и, быть может, терморцепцию, их участие в хеморцепции не может быть исключено полностью.

Что касается оптической сигнализации, то здесь не вполне выясненной остается функция киваний. Как было показано, у кавказской агамы наиболее продолжительные и сложно структурированные конструкции киваний наблюдаются в отсутствие социальных партнеров и скоррелированы во времени с периодическими повышениями двигательной активности (см. также Панов, Зыкова, 1986:237—239).

Напрашивается вывод, что кивки не несут какой-либо конкретной информации в ходе межиндивидуальных взаимодействий. В этом отношении показательно, что в напряженных социальных контекстах (в преддверии контакта между половыми партнерами и в ходе самих этих взаимодействий) вместо четко структурированных последовательностей обычно приходится видеть короткие "оборванные" серии незаконченного характера. Обычно присутствуют лишь от одного до трех спаренных движений "вверх-вниз", а если последовательность

длиннее, она может прерваться в любой фазе. Это легко объяснить, предположив, что самец поглощен тем, чтобы не упустить самку при ее перемещениях, так что, начавшись, серия кивков то и дело прерывается короткими перебежками самца.

Аналогичные сведения приводит Хансекир (Hunsaker 1962) в своем исследовании сигнального поведения у нескольких близкородственных видов колючих игуан рода *Sceloporus*. У них только те кивания, которые наблюдаются во время повседневной активности (например, сразу после поимки добычи и ее поедания), имеют видоспецифический характер, тогда как при взаимодействиях с самками самцы всех изученных видов воспроизводят кивки идентичной структуры. Об отсутствии ситуационной специфичности в форме кивков у других видов ящериц упоминают и другие исследователи (см., например, Bells, 1987; Mashida, Arima, 1989).

Принимая во внимание факты подобного рода, некоторые исследователи были склонны поставить под сомнение коммуникативную функцию киваний. Предполагалось, что кивания есть всего лишь побочный эффект общего возбуждения особи, выполняющие также функцию аккомодации зрения при сканировании местности (Noble, Bradley, 1933: 237—239; Torr, Shine, 1994). Этому предположению отчасти противоречит факт высокой стереотипности киваний, воспроизводимых длинными сериями (хотя функцию аккомодации зрения могут, вероятно, выполнять ЭДА типа 1.1, 1.2 и 1.3). К этому следует добавить, что у гималайской агамы *L. himalayana* мы ни разу не наблюдали даже одиночных кивков типа перечисленных ЭДА. Последнее обстоятельство также ставит под сомнение аккомодационную функцию подобных движений.

В пользу коммуникативной роли последних говорит тот факт, что у двух близкородственных форм агамид, принадлежащих комплексу *L. stellio*, кивки самцов при их взаимодействиях с самками резко отличаются от тех, что наблюдаются в качестве периодических спонтанных *акций* в иных ситуациях (см. 1.9, а также Panov, Zyкова, 1997).

Мы склоняемся к выводу, что у кавказской агамы, как и у ряда других изученных нами видов агамид (*L. eryihrogastra*, *Trapelus sanguinolentus*), движения кивания могут рассматриваться как широковещательный коммуникативный сигнал полифункциональной природы, в чем-то подобный извещающей песне птиц. Подобно ей, он высоко стереотипен и воспроизводится спонтанно при возрастании общего уровня возбуждения.

Из книги: Е.Н. Панов, Л.Ю. Зыкова «Горные агамы Евразии», М.: «Лазурь», 2003. Гл. 5: «Кавказская агама: социальное поведение и коммуникация». С. 202-220.