

УДК 598.112.3 : 591.52

**ЗАМЕТКИ О ПОВЕДЕНИИ СТЕПНОЙ АГАМЫ
(*AGAMA SANGUINOLENTA*)**

**1. ОБЩИЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ, ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИИ И СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ**

Л. Ю. ЗЫКОВА, Е. Н. ПАНОВ

С помощью индивидуального мечения и длительного визуального слежения за животными исследовали пространственную структуру популяции и социальное поведение степных агам в восточном Прикаспии и западном Копетдаге. Самцы строго территориальны, их индивидуальные участки не перекрываются или слабо перекрываются. Участки обитания самок широко перекрываются. Территория одного самца может перекрывать до трех участков самок, а участок самки иногда может накладываться на территории двух самцов. Не исключена возможность длительных персональных связей между самцом и самкой (квазимоногамия). В начале репродуктивного сезона самец большую часть времени проводит на периферии территории, патрулируя ее границы, и почти не посещает центральную часть своего участка. Самка в течение дня кормится на площади 1—14 м², используя в разные дни соседние или же значительно удаленные друг от друга зоны своего участка обитания. Рассматриваются общая и суточная активность особей и ее изменения на начальных стадиях репродуктивного цикла. Анализируется характер взаимоотношений между особями одного и разного полов. В питании степных агам в период наблюдений преобладали растительные корма.

Целый ряд особенностей биологии ящериц делает их исключительно удобным объектом в исследованиях эволюционной и популяционной экологии (Даревский, 1970). В частности, многие виды семейства Agamidae характеризуются дневной активностью и высокой плотностью популяции, что позволяет гораздо более широко применять методы длительных визуальных наблюдений за индивидуально опознаваемыми особями, чем это делается в настоящее время. Изучение способов использования пространства особями разного пола и возраста, а также питания ящериц путем непосредственных наблюдений в природе несомненно должно дополнить наши сведения, полученные традиционными, косвенными методами (повторные отловы меченых особей, исследование содержимого желудков и т. д.).

Хотя степная агама — один из фоновых видов аридных регионов СССР, ее биологии посвящено лишь несколько специальных публикаций (Семенов, 1977; Полынова, 1979; Утеминов, Кошанов, 1981). Ряд сведений содержится в обзорных сводках (Костин, 1956; Богданов, 1965; Банников и др., 1977; Шаммаков, 1981). В задачу настоящей работы входило более детальное рассмотрение тех аспектов биологии степной агамы, которые лишь бегло затронуты в этих публикациях. Речь идет о различиях в характере активности и в способах использования пространства самцами и самками, об изменении активности и окраски в зависимости от экологических (в частности, температурных) и социальных факторов, о коммуникативной роли некоторых моторных реакций (таких, как «кивание») и изменений в окраске особей и т. д.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились 25.IV—27.V 1980 близ западного побережья залива Кара-Богаз-Гол и 11—25.V 1982 в урочище Пархай в окрестностях пос. Кара-Кала (западный Копетдаг). Общее время наблюдений — около 70 ч. Большинство особей, находившихся под наблюдением, были индивидуально помечены родамином (всего 15 ♂♂ и 11 ♀♀). Основная часть наблюдений проведена над самцом (34,5 ч) и самкой (22,5 ч), индивидуальные участки которых почти полностью совпадали. Наблюдения за этими особями велись одновременно двумя наблюдателями, каждый из которых наносил маршруты прослеживаемой им ящерицы на заранее заготовленные бланки с планом местности. В момент контактов самца и самки наблюдатели фиксировали происходящее параллельно. В некоторые дни удавалось проследить все маршруты животных (и соответственно все их взаимодействия) с момента выхода ящериц из ночевочных убежищ до полного окончания их активности. В этих случаях наблюдения на следующий день вновь начинались с места ночевки животных. Все наблюдения проводились с помощью 12-кратных биноклей и записывались на диктофон. Рисунки сделаны по фотографиям.

Данные по изменениям температуры частично получены авторами статьи, а частично базируются на материалах метеостанции в пос. Кара-Богаз-Гол.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На побережье залива Кара-Богаз-Гол места обитания степных агам представляют собой закрепленные пески с кустарниками и участки глинистой пустыни. Ровные участки со степенью растительного покрытия до 60% чередуются с грядами барханов, в разной степени заросших гребенщиком, низкорослым саксаулом и астрагалом. Индивидуальные участки самца и самки, находившихся под постоянным наблюдением, занимали выровненную территорию, со всех сторон окруженную барханными грядами, на которых располагались наблюдательные посты самца. Места обитания агам в урочище Пархай описаны в другой работе (Панов, Зыкова, 1985).

Сезонная и суточная активность агам. В начале наших наблюдений (конец апреля — начало мая) агамы были малоактивны, так что в некоторые дни мы не регистрировали ни одной встречи. С 25.IV по 11.V удалось поймать и пометить только трех самок. Самец № 13, впоследствии находившийся под постоянным наблюдением, в этот период не уходил более, чем на несколько метров от своей (постоянной в то время) норы и при появлении наблюдателя сразу же убегал в убежище.

Известно, что степные агамы становятся активными при температуре на почве не ниже 25° (Богданов, 1956). В 1-й декаде мая дневная температура на почве составляла в 14 ч 24,2°, при температуре воздуха в это время 15,8°. Агамы стали заметно более активными с 12 мая, когда температуры воздуха и почвы заметно возросли (рис. 1). Средние температуры воздуха в середине дня (14 ч) во 2-й и 3-й декадах мая были соответственно 21,2 и 22,5°, а почвы — 38,3 и 40,9°. При эпизодических падениях температуры (например, до 24,6°) на почве 16.V некоторые особи вообще не выходили из дневных укрытий.

С 13 по 26 мая наиболее раннее появление агам после ночевки отмечено в 9 ч 10 мин, а в другие дни — от 9 ч 20 мин до 11 ч 00 мин. Как видно из рис. 1, в 9 ч утра температура воздуха в эти дни колебалась от 17° до 25°, а температура почвы — от 30° до 38°. После выхода с ночевки некоторые особи остаются неактивными до 40 мин, тогда как другие сразу же начинают питаться (самки) или патрулировать границы тер-

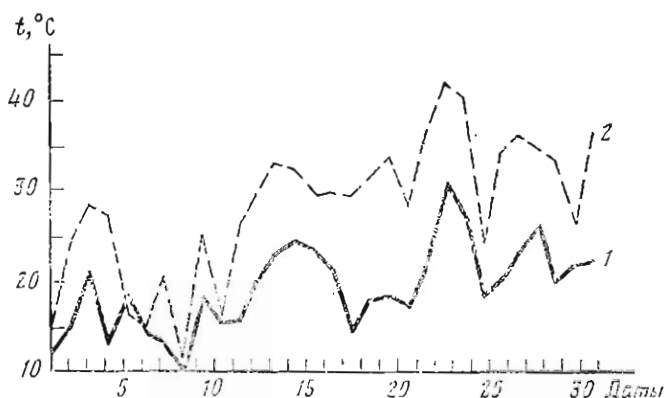


Рис. 1. Температура в 9 ч в мае 1980 г. по данным метеостанции пос. Кара-Богаз-Гол: 1 — температура воздуха; 2 — температура на почве. Встречено животных: 3.V — 1 ♀; 12.V — 1 ♀; 1 ♂; 13.V — 2 ♀♀; 2 ♂♂; 14.V — 1 ♂; 15.V — 1 ♀; 16.V — 1 ♂; 17.V — 1 ♂; 19.V — 2 ♀♀, 1 ♂; 20.V — 2 ♀♀, 2 ♂♂; 21.V — 2 ♂♂; 22.V — 3 ♂♂; 26.V — 1 ♂

ритории (самцы). Пик активности приходится на 11—16 ч. Основные социальные взаимодействия (территориальные конфликты, копуляции и т. д.) зарегистрированы в промежуток от 11 ч 40 мин до 14 ч 50 мин, один случай длительной драки самца с подсаженным на его территорию соперником имел место в 16 ч 15 мин — 16 ч 55 мин (20 мая).

Максимальное число самцов, контролирующих свои территории с наблюдательных постов (вершины кустов, коряг и т. д.), в жаркие дни отмечается между 13 ч 30 мин и 15 ч. Позже активность их становится ниже, а после 17 ч происходит ее резкий спад. Слежение за отдельными особями на протяжении всего дня показывает, что самцы и самки после 17 ч подолгу остаются неактивными, лежа по часу и более на наиболее прогреваемых солнцем участках песка. В это время они обычно полностью или частично утрачивают дневную яркую окраску. Уход на ночевку совершается после такого вечернего периода покоя в результате однократной перебежки в ночевочное убежище. Оно располагается или рядом с местом этого вечернего отдыха или в нескольких десятках метров (до 30 м) от него. Уход на ночевку мы наблюдали у одного самца в 19 ч 50 мин (20.V), а у самки в 20 ч 00 мин (13.V) и в 19 ч 30 мин (22.V). В эти дни температура воздуха в 18 ч 00 мин составляла соответственно 19,6, 22,7 и 23,9°, а температура почвы — 25,3, 24,5 и 27,6°. Вероятно, время ухода на ночевку (а возможно, отчасти и выхода с нее) диктуется не только температурой, но и условиями освещения.

Наши наблюдения за степными агамами в другом районе (Сюнт-Хасардагский заповедник, Кара-Кала, урочище Пархай, 11—25.V 1982), проведенные уже по окончании их репродуктивного сезона, показывают, что в это время температурный оптимум агам сдвигается в сторону более высоких температур. Находившийся под длительным наблюдением самец не выходил из ночного убежища ранее 11 ч, когда температура воздуха достигла 30°, а почвы — 34,5° (15.V). Этот самец не совершал патрульных обходов территории, а большую часть времени проводил на камне, под которым ночевал. Самец оставался на солнце всю жаркую часть дня, когда температура воздуха достигала 33—36°, а почвы — 38—42° (Панов, Зыкова, 1985).

Пространственная структура популяции. На рис. 2 показаны места повторных встреч меченых самцов и самок. Можно видеть, что большинство особей, для которых зарегистрировано достаточное число встреч, привязано к постоянным индивидуальным участкам.

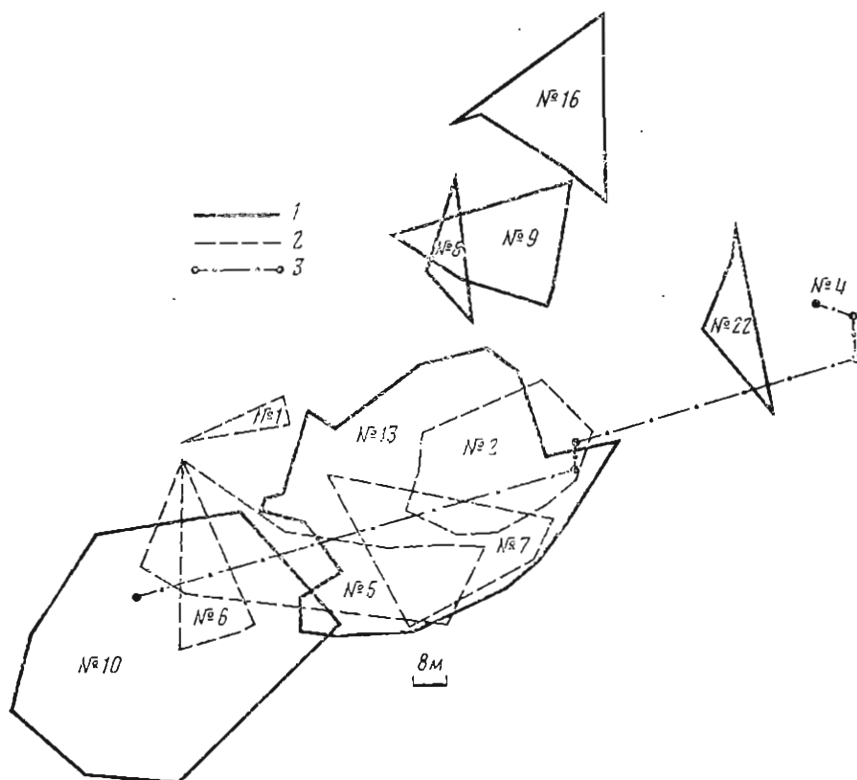


Рис. 2. Размещение территорий самцов (1) и участков обитания самок (2) степных агам; 3 — маршрут самца № 4

Для оценки величины последних наиболее надежны данные по особям, находившимся под непрерывным наблюдением. Среди них самец № 13 имеет постоянный участок площадью 2700 м² с максимальным расстоянием между крайними точками 95 м. Лишь однажды отмечен далекий выход (на 45 м) за пределы этого участка. Самец покинул его 17 мая в 15 ч 40 мин и вернулся в 16 ч 25 мин того же дня, быстро покрыв все расстояние всего лишь тремя перебежками.

Оконтуренный по 13 точкам встреч участок самца № 10 близок по площади к постоянному участку самца № 13. Меньшие оценки размеров участков других самцов объясняются, несомненно, малым числом их повторных встреч. Этим же, вероятно, объясняется наличие многих «пустых» зон на плане (рис. 2). Однако несомненно существование свободных угодий, не занятых самцами агам (например, область между постоянными участками самцов № 13 и 22).

Большинство индивидуальных участков самцов не перекрывается, так как их границы активно охраняются (см. ниже), т. е. эти участки являются территориями в строгом смысле слова. Однако повторные встречи двух и даже трех самцов возможны в одной и той же точке (например, самцы № 8, 9 и 12 — рис. 2). Это может быть связано как с частичным перекрыванием краевых зон соседних территорий (участки самцов № 13 и 10), так и с выходами самцов за пределы постоянного участка.

Кроме того, некоторые самцы, вероятно, не привязаны постоянно к какой-либо определенной местности. Так, самец № 4 на протяжении всего периода наблюдений медленно перемещался в одном и том же направлении и пересек при этом территории самцов № 10, 13 и 22. Расстояния между местами его встреч 12, 21 и 22 мая составляют соответ-

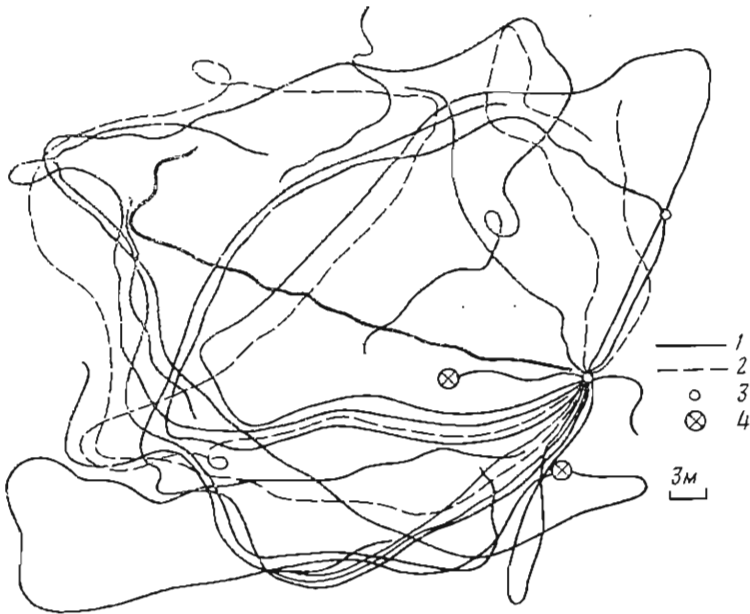


Рис. 3. Маршруты самца № 13: 1 — 13, 17, 18, 20, 21 и 26 мая; 2 — 23 мая; 3 — основные наблюдательные посты самца; 4 — места его копуляций с самкой № 2

ственно 120 и 88 м, а общая длина пройденного за это время маршрута — 208 м.

Индивидуальные участки самок (например, самки № 2, находившейся под постоянным наблюдением) заметно и достоверно меньше участков самцов. Участок самки № 7, встреченной 9 раз, по площади сходен с участком самки № 2, но имеет иную конфигурацию, с максимальным расстоянием между крайними точками 88 м. Максимальное расстояние между крайними точками встреч одной и той же самки (№ 15) — 112 м.

Участки самок, в отличие от участков самцов, широко перекрываются. Как видно из рис. 2, мозаика участков самок в целом независима от мозаики территорий самцов. Территория одного самца может перекрывать до трех участков самок, а участок самки накладывается иногда на две (возможно и более) территории самцов. Участки некоторых самок (например, № 2 и 7) находятся целиком в пределах территории одного самца.

Возможны эпизодические выходы самок за пределы их постоянных участков (например, встреча самки № 20 на территории самца № 13).

Характер использования местности самцами и самками. Способы использования площади индивидуальных участков принципиально различны у самцов и у самок, по крайней мере в первую половину лета. Ежедневные наблюдения за самцом № 13 показали, что в период дневной активности он перемещается преимущественно по периметру своей территории (рис. 3), что связано, вероятно, с необходимостью патрулирования и охраны ее границ. Переходы вдоль границы перемежаются с остановками длительностью от нескольких секунд до 40 мин, во время которых самец взбирается на куст или на другие возвышения. У каждого самца есть и постоянные наблюдательные посты, также расположенные по периметру территории или неподалеку от ее границы. Самец № 13 имел два таких поста, где он проводил значительную часть времени (рис. 3). Эти посты почти неизменно посещаются им при любом протяженном обходе границ территории. На-

ходясь здесь, самец контролирует как окрестности своего участка, так и его внутренние зоны, где возможно появление самки. Редкие заходы самца в центральные части его территории наблюдаются обычно в случаях взаимодействия с самкой (или самцом).

Периметр территории самца № 13 составлял около 260 м. Патрулируя границу, самец не всегда совершает ее полный круговой обход. Нередко направление движения внезапно меняется на обратное. Однако в жаркую погоду, когда самец наиболее активен, он за день может совершить несколько полных обходов границы участка. В одном случае самец полностью обошел границу за 99 мин (с остановками). Скорость движения, учитывая многочисленные остановки, может быть совершенно различной. Так, расстояние 43 м бывает пройдено за 90 мин, а 70 м — за 30—41 мин. В дни наиболее длительных наблюдений самец № 13 прошел расстояние 380 м за 7 ч 35 мин и 430 м — за 6 ч 15 мин. В целом от выхода с ночевки до ухода на ночлег самец проходит в среднем около полукилометра, т. е. примерно две длины периметра территории. При появлении чужого самца на противоположном краю территории самец пересекает ее напрямик с большой скоростью, покрывая 90 м за 1—2 мин. В момент преследования самки самец также изменяет своим стандартным маршрутам, передвигаясь с очень высокой скоростью.

Кормится самец лишь попутно, во время обхода границ территории. Специальных маршрутов, связанных с поисками корма, мы не наблюдали ни разу. Места ночевки непостоянны. Спит самец или на песке под сухими ветками или в норах.

Наблюдения за самкой № 2 и анализ повторных встреч других самок показывают, что они в разные дни используют разные, сравнительно небольшие зоны своего участка, причем зоны, используемые в соседние даты, могут быть значительно удалены друг от друга. Иными словами, здесь не всегда имеет место последовательный переход из одной зоны в ближайшую к ней, а вместо этого — непредсказуемый выбор самкой следующего места своего пребывания (рис. 4).

В течение дня самка № 2 проходила не более 20—60 м, причем этот маршрут в действительности покрывает весьма небольшую площадь. 14 мая в течение 2 ч 40 мин эта самка держалась в пределах 1 м², а 22 мая на протяжении всего дня (9 ч 10 мин — 19 ч 30 мин) — на площади 14 м². В эту последнюю дату самка, закончив кормежку, пробежала еще 21 м к месту ночлега. Значительную часть дневного времени самка остается неактивной: она спит на песке или на нижних ветвях кустов. В остальное время самка питается, причем преимущественно растительными кормами, для отыскания которых не требуется больших перемещений. Насекомых самка ловит, как правило, подстерегая их (см. ниже).

В теплые ночи самка ночует на песке под сухими ветками, причем места ночевки могут располагаться как неподалеку друг от друга (в 5 м), так и в совершенно разных точках участка обитания. Исчезновение самки из-под наблюдений при ухудшении погоды могут свидетельствовать о том, что это время она проводит в постоянной норе или во временных подземных убежищах.

Взаимоотношения между особями одного пола. Взаимоотношения между самцами обычно носят антагонистический характер. Во время патрулирования границ территории самец иногда вступает в конфликты со своими соседями. Самец № 13 21 и 26 мая изгонял самца № 10 из двух разных пунктов, где их территории соприкасались или частично налегали друг на друга. В обоих случаях самец № 10 реагировал на попытку сближения с ним самца № 13, убегая в глубь своей территории. В одном из этих эпизодов самец № 13 после ухода самца № 10 на короткое время занял его наблюдательный пост.

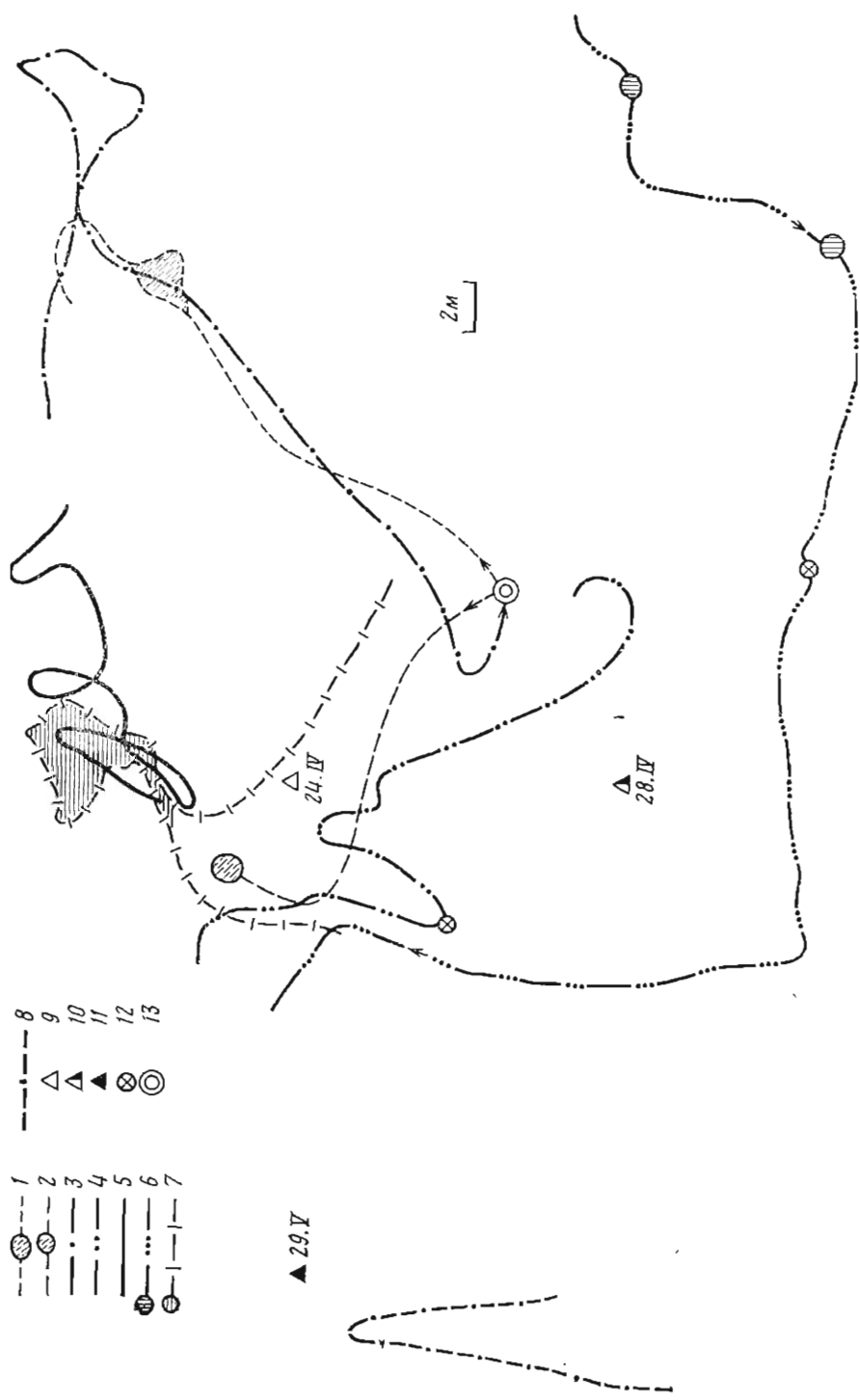


Рис. 4. Маршруты самки № 2: 1 — 13 мая; 2 — 14 мая; 3 — 15 мая; 4 — 17 мая; 5 — 19 мая; 6 — 21 мая; 7 — 22 мая; 8 — 26 мая (заштрихованы места длительных остановок); 9—12 — отдельные встречи (указаны их даты), 12 — места копуляции самки с самцом № 13; 13, 13 — места почевок

Столкновение самца № 13 с другим его соседом 22 мая перешло в короткую драку, после которой самец № 13 ретировался в глубь своей территории. Такой исход столкновения определился, вероятно, тем, что оно произошло за пределами постоянной территории самца № 13, в 8 м от его постоянных патрульных маршрутов (рис. 3). На других самцов-соседей, появляющихся в сфере видимости хозяина территории, но на значительном расстоянии от границы территории, самец-хозяин реагирует специфическим изменением окраски, но не стремится к сближению с пришельцами.

Активная охрана самцом своей территории была подтверждена в эксперименте. В 16 ч 20 мая мы выпустили на территории самца № 13 крупного самца № 17, пойманного в другом месте. Уже в 16 ч 15 мин хозяин участка обнаружил пришельца и вступил с ним в драку, три тура которой продолжались около 40 мин. Интересно, что победу одержал пришлый самец, который опрокинул соперника на спину и в таком положении удерживал его несколько минут за бок, не разжимая челюстей. Нам пришлось вмешаться и освободить самца № 13. Самец № 17 не вернулся на свой участок и оставался на территории самца № 13 по крайней мере до 23 мая. Несмотря на то, что он вышел победителем, пришлый самец вел все это время скрытный образ жизни и неизменно убегал при появлении хозяина участка. Последний замечал пришельца лишь тогда, когда тот пытался занять наблюдательный пост, и всякий раз активно преследовал его (21 и 23 мая). Фактически пришлый самец № 17 оказался в роли самца-сателлита. Он не только жил на чужой территории, но однажды (23 мая) даже пытался сблизиться с самкой № 2 (половым партнером хозяина территории), но та не подпустила его.

В роли самцов-сателлитов могут, вероятно, выступать особи, не привязанные к постоянному участку, подобно самцу № 4. Мы наблюдали этого самца 21 мая в непосредственной близости от державшихся рядом друг с другом самца № 13 и самки № 2, которые позже в этот день спаривались. Самец № 13 пытался сблизиться с самцом № 4, но не напал на него, вероятно, из-за того, что пришелец в этот момент имел нейтральную серую окраску и оставался в неподвижности. Спустя 33 мин самец № 4 приобрел элементы синей самцовой окраски и пытался сблизиться с самкой № 2, тут же убежавшей от него. Впоследствии, 22 мая, самец № 4 был встречен уже на расстоянии 50 м от территории самца № 13 (рис. 3).

Что касается взаимоотношений самок, живущих на перекрывающихся участках, то мы наблюдали такой контакт лишь однажды. После кратковременного сближения на дистанции около 0,5 м самки разбежались в разные стороны.

Взаимоотношения между особями разного пола. Территория самца № 13 перекрывала участки обитания трех самок, из которых только участок самки № 2 находился целиком в пределах территории самца. С этой самкой самец № 13 за время наших наблюдений спаривался дважды — около 14 ч 17 мая и примерно в то же время 21 мая. Копуляции имели место в разных точках территории, на расстоянии порядка 25 м одна от другой. В остальное время самец № 13 или игнорировал самку № 2 (21 и 22.V), или не пытался активно сблизиться с ней, хотя и держался неподалеку от нее (19.V, 11 ч 05 мин — 11 ч 45 мин), или самка не подпускала самца, либо убегая от него (13 и 22.V), либо принимая позу угрозы (22.V). 29 мая эта самка явно находилась в состоянии, предшествующем откладке яиц.

Довольно большое число разнообразных контактов между самцом № 13 и самкой № 2 находится в явном контрасте с редкостью контактов между данным самцом и другими самками. За все время наблюдений самец № 13 лишь однажды (20.V) пытался активно сблизиться с самкой № 5 и дважды (21.V, 9 ч 24 мин и 14 ч 50 мин) — с самкой № 7. По-

Характер пищевых объектов в рационе степной агамы

Объекты питания	Число встреч		
	в рационе самца	в рационе самки	всего
Цветки астрагала	9	24	33
Цветки других растений	4	—	4
Листья астрагала	1+	1	2+
Крупные жуки (чернотелки)	—	3	3
Мелкие насекомые	4	7	11
Неопознанные объекты	3	—	3
Всего	21+	35	56+

* Возможно, более 1 раз.

оследняя из этих попыток имела место через 13 мин после окончания копуляции самца № 13 с самкой № 2. Кроме того, 20 мая (в 17 ч 25 мин) самец недолго преследовал случайно оказавшуюся на его территории самку № 20. Нам известно также несколько случаев, когда этот самец игнорировал агам с нейтральной серой окраской (неизвестного пола), пробежавших через его территорию (см. также предыдущий раздел).

Все сказанное, вкупе с некоторыми другими фактами, может свидетельствовать в пользу предположения о существовании более или менее устойчивых персональных связей между особями разных полов (квазимоногамии) у степных агам. Эти персональные связи могут, вероятно, сохраняться и по окончании сезона размножения. Так, мы встретили на небольшом участке, а затем поймали под одним камнем самца и самку в урочище Пархай (Сюнт-Хасардагский заповедник, 18.V 1982) (Панов, Зыкова, 1985).

П и т а н и е. В ходе многочасовых наблюдений за самцом и самкой мы зарегистрировали 56 случаев поедания ими различных пищевых объектов (таблица). Кроме того, мы наблюдали шесть случаев, когда самка пыталась поймать крупных летающих насекомых (5 раз это были чешуекрылые и 1 раз — крупное двукрылое). Все эти попытки не имели успеха. Было отмечено, что агамы игнорируют крылатых муравьев и крупных жукелиц. Из трех чернотелок, пойманных самкой, двух она разжевала и съела, а третью выплюнула.

Все эти данные показывают, что в питании степных агам в весенний период значительную, если не основную часть составляют растительные корма (в данном случае — цветки астрагала). Наши подсчеты показали, что в угодьях, где проводились наблюдения, на 100 м² приходится около 10,5 тыс. таких цветков, а только на территории самца № 13 — до 40 тыс. В попытке оценить дневную потребность агам в этой пище мы предлагали точно сосчитанное количество цветков самцу, помещенному в клетку. В период с 11 ч 00 мин до 16 ч 00 мин самец съел 25 цветков. Если даже принять дневную норму в 100 цветков, их запасов в период цветения астрагала хватило бы хозяину территории на 400 дней. Таким образом, эта пища находится в явном избытке и не может быть фактором, определяющим размеры территории самца. Перемещения самца в пределах его территории также не определяются размещением пищевых объектов, которые распределены достаточно равномерно.

Самке обилие и доступность цветков астрагала позволяют кормиться, не предпринимая широких перемещений (как уже говорилось, у самок они не направлены на охрану их участков). Осваивая новый район кормления, самка сначала объедает с кустов нижние цветки, которые может достать непосредственно с земли или в невысоком прыжке. Когда нижние цветки со всех ближайших кустов объедены, самка может переместиться в новую точку своего участка или же влезает на нижние ветки

кустов и поедает цветки там. Способность агам хорошо лазать делает запасы этого корма заведомо избыточными.

Прыжки с земли, эффективные при добывании неподвижных объектов (цветки), по-видимому, редко достигают цели при охоте на летящих насекомых. Создается впечатление, что агамы специально не разыскивают насекомых, а схватывают их лишь попутно, во время кормления обильной растительной пищей.

Все сказанное подтверждает точку зрения Минтона (Minton, 1966), что у крупных агамовых (весом свыше 40 г) должно преобладать питание растительными кормами, тогда как у более мелких — животными.

ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени накоплен огромный материал по величине индивидуальных участков у разных видов животных, в том числе — многих ящериц. Этот показатель перестает быть чисто формальным видовым признаком, если видеть в нем некий коррелят важнейших биологических функций, например, пищевых потребностей особи (см., например, Shoener, 1968). Однако, как указывают Васер и Уайли (Waser, Wiley, 1979), величина участка обитания, построенного по крайним точкам встреч особи, еще ничего не говорит о способах использования пространства и ресурсов, заключенных внутри такого многоугольника, поскольку это пространство может использоваться особью совершенно неравномерно.

Именно это видим мы у самцов степной агамы, которые основную часть времени находятся на периферии своей территории, почти не используя ее сердцевинной зоны. Такой тип использования индивидуального участка определяется в основном социальными, а не трофическими факторами. Характер перемещений самок в гораздо большей степени определяется их пищевыми потребностями. Однако и в этом случае внутри участка обитания существуют зоны, практически не посещаемые особью на протяжении целого месяца. Последнее обстоятельство легко объяснить несомненным избытком корма в период наблюдений. Возможность существования избыточных ресурсов оказалась связанной с тем, что в разгар сезона вегетации основным объектом питания степных агам служат корма растительного происхождения.

Помимо трофических связей, определяющих способы использования пространства самками, и социальных взаимодействий, диктующих характер размещения и передвижений самцов, пространственная структура популяции степных агам находится под косвенным влиянием ряда других факторов. К их числу относятся особенности размещения в пространстве убежищ и возвышений, используемых самцом в качестве наблюдательных постов, изменения общей активности особей под влиянием погодных условий, уменьшение подвижности самок в период, предшествующий яйцекладке, и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищяко В. Г., Рустамов А. К., Шербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1—414.
- Богданов О. П., 1956. Ящерицы долины реки Мургаб.— Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН УзбССР, 5. Ташкент: Наука, 67—94.— 1965. Материалы по распространению и экологии пресмыкающихся долины Мургаба, Бадхыза и Копетдага.— В кн.: Герпетология. Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН УзбССР. Ташкент: Наука, 23—35.
- Даревский И. С., 1970. Симпозиум по экологии ящериц.— Зоол. ж., 49, 3, 475—477.
- Костик В. П., 1956. Заметки по распространению и экологии земноводных и пресмыкающихся древней дельты Аму-Дарьи и Кара-Калпакского Устюрта.— Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН УзбССР, 5. Ташкент: Наука, 47—66.

- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., 1985. К сравнительной биологии степной и кавказской агам в Сюнт-Хасардагском заповеднике.— В кн.: Растительность и животный мир юго-западного Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 107—128.
- Полынова Г. В., 1979. Поведение и популяционная структура степной агамы.— Вестн. Моск. ун-та, сер. 16, биол., 1, 50—54.
- Семенов Д. В., 1977. Индивидуальные участки некоторых видов пустынных ящериц.— В кн.: Вопросы герпетологии, 4. Л.: Наука, 191—192.
- Утемисов О., Кошанов Е., 1981. Экология степной агамы в низовьях Амударьи.— Вестн. Кара-Калпакск. филиала АН УзбССР, 2. Нукус, 37—39.
- Шаммаков С., 1981. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1—309.
- Minton S. A., 1966. A contribution to the herpetology of West Pakistan.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 134, 2, 27—184.
- Shoener M. W., 1968. Sizes of feeding territories among birds. Ecology, 49, 123—141.
- Waser P. M., Wiley R. H., 1979. Mechanisms and evolution of spacing in animals.— In: Handbook of behavioral neurobiology, 3. Social behavior and communication. N. Y.—L.: P. Marler, J. G. Vandenbergen, 1—159.

ИЭМЭЖ АН СССР (Москва)

Поступила в редакцию
9 октября 1984 г.

NOTES ON THE *AGAMA SANGUINOLENTA* BEHAVIOUR.

1. GENERAL BIOLOGICAL FEATURES, SPATIAL POPULATION STRUCTURE AND SOCIAL BEHAVIOUR

L. Yu. ZYKOVA, E. N. PANOV

*Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, USSR Academy of Sciences
(Moscow)*

Summary

Spatial population structure and social behaviour of *Agama sanguinolenta* in eastern Caspian territory and western Kopet-Dag were investigated with the methods of individual labelling and prolonged visual watching of the animals. Males are strongly territorial, their individual territories don't (or slightly) overlap. The female territories are widely overlapped. One male territory can overlap up to three female territories, and one female territory can sometimes overlap two male territories. Prolonged personal interrelations between a male and a female (quasimonogamy) are possible. In the beginning of the reproductive season a male spends the main part of its time on the periphery of its territory «patrolling» the boundaries and almost does not visit the central part of the territory. A female feeds during the day-time in a zone of 1' to 14 m² and uses during different days either adjacent zones or zones considerably remoted from one other in the limits of its territory. General and daily activities of individuals as well as the changes of these activities in initial stages of the reproductive cycle are considered. The character of interrelations between individuals of the same and different sexes is analysed. Vegetable foods predominated in the *A. sanguinolenta* diet.