

УДК 598.112.3 : 591.52

ЗАМЕТКИ О ПОВЕДЕНИИ СТЕПНОЙ АГАМЫ *AGAMA SANGUINOLENTA*

2. ПОВСЕДНЕВНОЕ И КОММУНИКАТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Е. Н. ПАНОВ, Л. Ю. ЗЫКОВА

Подробно описано демонстративное поведение самцов степной агамы при территориальных конфликтах и при копуляции. Анализируются изменения окраски самцов и самок под влиянием колебаний внешней температуры, в стрессовых ситуациях и в социальных взаимодействиях. Рассматриваются основные способы локомоции. Проводится мысль об общности поведенческих актов, слагающих повседневное и сигнальное (агрессивное и брачное) поведение. Подчеркивается отсутствие стереотипности в основных звеньях сигнального поведения. Окраска разных частей тела изменяется независимо друг от друга, создавая тем самым широкий спектр вариаций, подверженных большой ситуационной изменчивости.

В нашем предыдущем сообщении (Зыкова, Панов, 1986) дано описание пространственной структуры популяции степной агамы и общей схемы социальных взаимодействий между особями разного пола в ходе территориальных конфликтов и половых контактов. Настоящая статья будет посвящена более детальному анализу поведения в тех же ситуациях. Мы сосредоточим внимание на описании той категории явлений, которую принято называть «сигнальным» или «коммуникативным» поведением. Речь идет о неких специфических телодвижениях и сопутствующих им изменениях окраски, которые обеспечивают более или менее согласованные действия партнеров при агонистических и половых контактах.

Вместе с тем мы не сочли возможным обойти молчанием специфику поведения ящериц в отсутствие истинно коммуникативных контекстов (в частности, поведение особи в одиночестве), поскольку, как мы полагаем, невозможно провести резкую границу между повседневным и сигнальным поведением (Панов, 1978). Действительно, значительная часть условно выделяемых нами поведенческих актов в той или иной степени присутствует в обеих названных категориях поведения.

Описание материала и применявшихся методик приведено в нашем первом сообщении.

ОСОБЕННОСТИ ЛОКОМОЦИИ

В период дневной активности основным типом локомоций являются перебежки. При этом самки обычно перемещаются на небольшие (порядка нескольких метров) расстояния в поисках пищи, тогда как самцы, патрулируя границу территории, часто совершают перебежки длиной в несколько десятков метров. Скорость движения может быть весьма высокой. Заметив самца-соперника на противоположном краю своей территории, хозяин стремительно преодолевает расстояние до 55 м, не меняя первоначально выбранного направления и с замечательной ловкостью перепрыгивая встречающиеся на пути препятствия (рис. 1, а).

Агамы прекрасно лазают не только по кустам (рис. 1, б), где самец проводит значительную часть времени (см. сообщение 1), но и по сравнительно гладким предметам — таким, например, как вертикально вби-

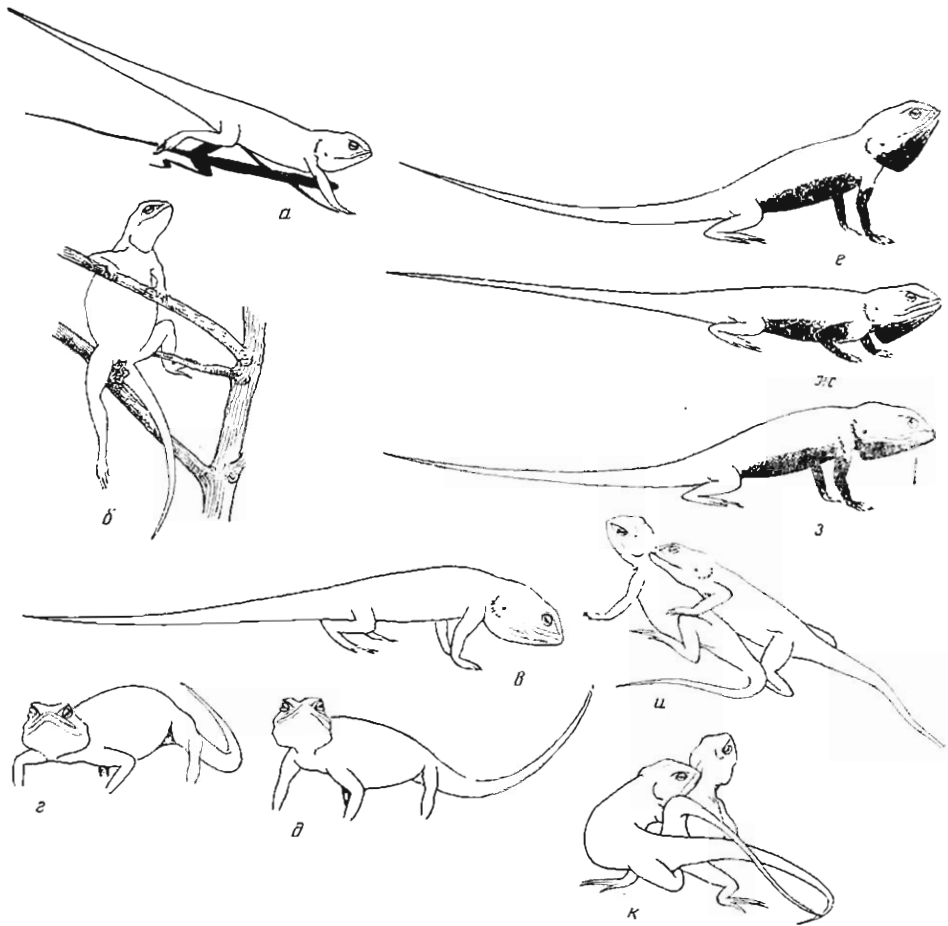


Рис. 1. Элементы поведения степной агамы: *а* — бегущий самец (судя по тени, аллюр — быстрая рысь); *б* — агама, сидящая в сплетении ветвей кустарника; *в* — поза самца во время территориального конфликта; *г* — угрожающая поза самки; *д* — поза, сопровождающая предыдущую; *е* — *з* — разные фазы движения кивания у самца (*е* — в верхнем положении, *ж* — в нижнем положении, *з* — в верхнем положении с головой, движущейся вниз); *и*, *к* — копуляция у степных агам (*и* — самец удерживает самку за складку кожи на загривке, *к* — контус)

тые колья. Перемещаясь на кусте с ветки на ветку, самец совершает прыжки длиной до 1 м и более. Самки нередко пытаются ловить насекомых, подпрыгивая с земли вертикально вверх до 30 см.

Еще один способ локомоции агам — ползание. Однако в периоды повседневной активности агамы ползают редко и лишь на очень короткие расстояния (несколько десятков сантиметров). Короткие переползания часто сочетаются с другими характерными двигательными актами. Это своеобразные «судорожные» движения задними (или всеми четырьмя) лапами, лежащими на песке (pawing — Ruibal, 1967) и часто — одновременное виляние хвостом (tail lashes, tail wags). Передние конечности при этом обычно полусогнуты, так что локтевые сочленения слегка приподняты над субстратом, а движения лежащего на песке таза, задних лап и хвоста напоминают реакцию закапывания у круглоголовок.

Этот комплекс движений характерен для самцов и чаще всего встречается в явно социальном контексте (перед дракой, после копуляции), но изредка наблюдается и при отсутствии такового. В этих случаях описанные движения могут указывать на более высокий, чем обычно, уро-

вень эмоционального возбуждения самца. В подобных ситуациях указанные движения может проделывать самец, сидящий на кусте. В одном из четырех таких случаев за этими движениями самца вскоре последовало изгнание им пришельца, а в другом — погоня за самкой. Иногда описанные движения хвоста и (или) задних лап выглядят как смещенные действия, выступая в качестве некоего связующего звена между повседневным и коммуникативным поведением.

Иногда приходится наблюдать еще один тип локомоции, как бы промежуточный между бегом и ползанием, а именно — медленное хождение. Оно приурочено к интенсивным территориальным конфликтам между самцами и иногда имеет место у самца перед его попыткой сближения с самкой (см. ниже и рис. 1, в). Самки перед откладкой яиц роют норы. При этом ящерица быстро работает передними конечностями, попеременно отбрасывая в стороны грунт то левой, то правой лапой.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ САМЦОВ

Поскольку в репродуктивный сезон самец большую часть своего времени отдает патрулированию границ территории и одновременно контролирует перемещения самок, в общей канве трудно или невозможно однозначно разграничить элементы «повседневного» (self-maintenance), социального и коммуникативного поведения. Все те явления, которые обычно принято обозначать как «демонстрации», адресованные социальному партнеру, вполне обычны у самца и при отсутствии поблизости каких-либо партнеров. Речь идет о целом комплексе явлений, куда входит саморекламное выпячивание на возвышающихся над местностью предметах, приобретение яркой окраски, выпячивание горлового мешка (из-за опускания гнонда), поклоны передней частью туловища и т. д. Важно заметить, что все названные элементы могут появляться и исчезать независимо друг от друга: самец часто сидит на кусте неподвижно и при этом скромно окрашен; появление окраски не обязательно сопровождается выпячиванием горлового мешка; поклоны могут проделываться как с мешком, так и без него и т. д. Не останавливаясь пока на вопросе об изменении окраски, рассмотрим наиболее характерный комплекс действий, связанных с поклонами или «киваниями».

Некоторые авторы выделяют две (Ruibal, 1967) или даже три (Carpenter, 1967) категории таких движений. Это собственно «кивание» (nodding) и приподнимание туловища при выпрямлении передних, а иногда — и всех четырех лап (push-up). Иногда говорят также о «качании» (bobbing). У степных агам все подобные типы движений в большинстве случаев совершаются одновременно, почему мы и рассматриваем их в дальнейшем под общим термином «кивание».

Кивание наблюдается в самых различных ситуациях: у самца, сидящего на наблюдательном пункте или на земле; во время перебежек между наблюдательными пунктами; при виде другого самца, находящегося на своей территории; в присутствии самки, когда самец не пытается активно сближаться с ней; после копуляции и т. д. Кивание ни в коей мере не является элементом каких-либо стереотипных последовательностей поведения, в которых оно занимало бы определенное место до или после других стереотипных элементов.

Во время пребывания самца на наблюдательном посту периоды киваний чередуются с фазами полной инактивности, причем явная периодичность здесь несомненно отсутствует. Продолжительность периодов инактивности составляет от 0,5 до 31,5 мин, в среднем 6,33 мин \pm 1,16 ($N=34$; $\sigma=6,77$; $CV=107,9\%$). По окончании очередного периода инактивности кивания обычно следуют сериями длительностью от 6 с до 2 мин, в среднем 49,55 с \pm 7,65 ($N=20$; $\sigma=34,23$; $CV=69,5\%$). Каждая серия включает в себя от 2 до 22 поклонов, причем длительность серии

Временные характеристики последовательностей поведенческих актов, включающих в себя серии движений «кивания» *

Дата	Длительность наблюдений, мин	Число серий	Длительность серий, с	Число движений в последовательных сериях (вверх/вниз)	Длительность периодов инактивности между сериями, мин
19.V	29	2	—	—	7
			13	4/2	22
			6	2/2	—
20.V	19	2	—	—	12
			13	4/4	18
			36	9/8	—
20.V	13	2	54	5/7	5
			51	12/11	—
20.V	7	2	—	—	3
			139	16/12	1
			—	3	—
20.V	84	8	—	—	35
			53	9/7	5
			90	22/19	6
			7	3/2	9
			27	8/7	1
			67	11/11	5
			57	14/10	8
			45	11/7	5
			40	9/8	3
21.V	14		42	11/10	2
			115	17/12	7
			38	8/10	1
			32	4/4	—
21.V	7	1	—	—	4
			66	16/12	2

* В каждой строке приведены длительность серии киваний и длительность смежного с ее периода инактивности (до начала следующей серии).

никак не коррелирует с числом киваний в ней (таблица, рис. 2). В 6 из 16 проанализированных серий киваний, имевших место за 2 ч (9 ч 20 мин — 11 ч 31 мин, 22 мая) самец прерывал серию, соскакивая с куста и перемещаясь на другой наблюдательный пост. Это указывает на связь киваний с общим уровнем двигательной активности.

Вопреки существующим точкам зрения (Ruibal, 1967; Carpenter, 1967 и др.), кивания у степных агам лишены какой-либо стереотипности и в своей моторной части. Даже внутри одной серии амплитуда киваний, зависящая от степени сгибания и разгибания передних лап, может быть весьма различной. Во время кивка обычно движется «вверх—вниз» вся передняя часть туловища, которая иногда перегибается в области плечевого пояса (рис. 1, е). В других случаях кивки совершаются одной головой (рис. 1, ж). Наконец, движение «вверх — вниз» может сочетаться с поворотом головы и (или) передней части туловища в горизонтальной плоскости. Последнее обстоятельство согласуется с гипотезой, что функция кивков состоит в повышении остроты зрительного восприятия вследствие компенсирующих движений глаза или движения изображения на сетчатке (Cowles, 1956).

Зачастую при кивках отсутствует строгое чередование движений «вверх — вниз». Движения в одном направлении могут быть сдвоенны:

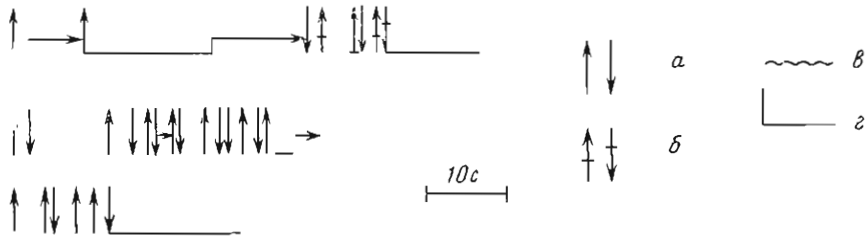


Рис. 2. Хронометраж движений кивания одного самца в разные дни и в разное время суток: а — движения туловища вверх и вниз; б — движения головой вверх и вниз при неподвижном туловище; в — движение закапывания; г — сохранение положения, достигнутого за счет предыдущего движения

например, «вверх — остановка — вверх». В такой серии скорость подъема нередко различна на первой и второй фазах: «быстро вверх (остановка) — медленно вверх». Неодинаково также время, в течение которого агама сохраняет положение, достигнутое за счет предыдущего движения. Отсюда и различия в числе кивков внутри разных серий одной длительности. Сходное описание киваний приводится и для живородящей агамы *Cophotis ceylonica* (Kästle, 1966).

Кивания часто, но необязательно, сопровождаются появлением у самца ярко-синего горлового мешка. Появление синей окраски на подбородке и следующее за ним выпячивание мешка могут служить предвестником очередной серии киваний. Однако мешок может выпячиваться и в других ситуациях, когда кивание отсутствует, и наоборот, возможны кивания у тусклоокрашенного самца с невыраженным горловым мешком.

Поведение самца при копуляции. Какой-либо ритуал ухаживания перед спариванием отсутствует. Сексуально активный самец, увидев на своей территории самку, стремительно бежит к ней и хватает ее челюстями за загривок (рис. 1, и). В обоих случаях, когда мы наблюдали копуляцию (17 мая, начало в 13 ч 50 мин и 21 мая, начало в 13 ч 30 мин), самец удерживал самку около часа. В течение этого часа у самца иногда имели место описанные выше судорожные движения задних лап. Лишь затем происходил коитус, длившийся около 30 с. При коитусе самец подводит хвост под хвост самки, а затем сразу же отпускает ее (рис. 1, к).

После копуляции партнеры остаются неподалеку друг от друга в течение 20—35 мин. После первого из наблюдавшихся спариваний самец не предпринимал активных попыток сближения с самкой. На протяжении первых 20 мин он большую часть времени лежал, распластавшись на песке, иногда проползая в этой позе небольшое расстояние. Один раз отмечены одновременные движения задних ног и виляние хвоста (см. выше, «особенности локомоции») и один раз — появление горлового мешка. Одиночные кивания, не объединенные в серии, или короткие серии (не больше двух киваний) были редки. После них самец сразу же ложился на песок, вытягивая задние лапы в стороны.

После второго спаривания (21 мая) самец несколько раз пытался сблизиться с самкой, но она не подпускала его, принимая ярко выраженную позу угрозы (рис. 1, г; см. ниже). Затем самец заметил вдалеке вторую самку. Он пригнул голову к земле и начал медленно расхаживать, шурша брюхом и хвостом о субстрат (поведение как в преддверии драки — см. ниже), а затем покинул партнершу и устремился за находящейся вдалеке самкой.

В целом создается впечатление, что поведение самца после копуляции не подчиняется сколько-нибудь фиксированной стереотипной схеме.

Поведение самца в ответ на появление соперни-

ка. Во взаимоотношениях самцов можно выделить три основных типа ситуаций: 1) визуальный контакт, когда каждый самец находится на своей территории, причем самцы не сближаются друг с другом; 2) пограничный конфликт; 3) взаимодействия хозяина территории с самцом, оказавшемся на его участке. Мы наблюдали две ситуации первого типа, 3 — второго и 5 — третьего, которые описываем ниже.

1. В двух случаях визуального контакта самца № 13 с двумя его соседями (23 и 26 мая) его реакция была однотипной. Самец № 13 не предпринимал никаких действий, но в обоих случаях его окраска становилась очень блеклой, белесой (см. раздел «Окраска»). Что касается самцов-соседей, на которых он реагировал подобным образом, то у одного из них окраска не изменилась, а другой выглядел белесым, подобно самцу № 13, но его горло и бока тела были окрашены в чернозатый, а хвост — в желто-оранжевый цвет.

2. При двух встречах самца № 13 с самцом № 10 на их общей границе (21 и 26 мая) первый оба раза изгонял второго в глубь его территории. Самец № 10 ретировался сразу же, как только видел энергично приближавшегося к нему соперника. В одном из этих случаев самец № 10, прежде чем покинуть место встречи, приобрел белесую окраску. Что касается самца № 13, то в ходе обоих этих конфликтов его окраска и поведение были такими же, как при обычных патрулированиях территорий в отсутствие других самцов. Лишь один раз отмечены характерные судорожные движения лап (перед рейдом на территорию соседа) и один раз — выпячивание хвостом (после ухода оппонента). Изгнав самца № 10, самец № 13 оба раза занимал ту самую присаду, на которой первый сидел до этого.

Единственный наблюдавшийся нами пограничный конфликт самца № 13 с другим его соседом (22 мая) окончился короткой дракой, в которой первый потерпел поражение, после чего он боком, не выпуская из виду соперника, медленно отошел на свой участок. Во время драки оба самца были белесыми. Затем победитель влез на куст, сохраняя белесую окраску, с которой контрастировал его желто-оранжевый хвост. В этот момент он коротко приподнял крестцовую область. Самец № 13, покинув место драки, еще несколько минут расхаживал в той самой позе, которая предшествует драке у самцов степных агам (см. ниже). Не меняя этой позы, он проделывал движения кормления. Не исключено, что это было смещенное поведение.

3. Активную охрану самцом № 13 своей территории мы наблюдали после выпуска сюда самца № 17 (20 мая). Когда хозяин заметил пришельца, он, не меняя окраски, покинул наблюдательный пункт и начал ползать, распластав туловище и лапы по песку. Самец заползал под куст и вновь выползал на открытое место, время от времени меняя направление движения. В это время он стал совершенно белесым. На общем светлом фоне выделялись лишь продольные сероватые полосы на горле и подбородке и темные кольца вокруг хвоста.

Затем самцы приняли одинаковые позы (рис. 1, в) и начали медленно сближаться, обратясь головами в противоположные стороны. В это время самец № 13 один раз коротко приподнял крестцовую область. У самца № 17 был слегка приоткрыт рот. Самцы двигались по кругу в разные стороны, сохраняя между собой постоянную дистанцию порядка полуметра.

Драка состояла из трех раундов с перерывами и заняла в общей сложности около 40 мин (16 ч 15 мин — 16 ч 55 мин). В первом раунде сначала напал пришлый самец. При нападении был слышен сильный удар от столкновения тел и, возможно, от щелканья челюстей. Поочередные нападения следовали одно за другим быстрыми сериями. Первый тур закончился уходом самца № 17, который спрятался в основании куста. В это время самец № 13 лазал в основании другого куста,

при этом было слышно явственное шуршание. Затем самец № 13 направился к убежищу соперника, тот вылез ему навстречу, и драка возобновилась. Она закончилась бегством пришельца и погоней за ним хозяина территории.

Мы не видели начала третьего раунда, но в нем самец № 17 одержал верх. Он крепко удерживал противника за бок, повалив его на спину, и нам пришлось вмешаться, чтобы освободить хозяина территории. Он залез в основание куста, но вскоре появился оттуда и еще долго расхаживал в характерной позе (рис. 1, в), словно разыскивая своего противника. В это время у самца-хозяина горло, бока и лапы вновь окрасились в ярко-синий цвет.

В последующие дни самец № 17 оставался на территории самца № 13 и трижды подвергался его преследованиям (21 и 22 мая). Все эти эпизоды были достаточно однотипными: хозяин участка, заметив пришельца, становился белесым и устремлялся в погону. Пришелец также терял окраску и во всех трех случаях спасался бегством. У хозяина территории перед одной из этих погонь отмечено виляние хвостом.

Мы наблюдали еще одно взаимодействие самца № 13 с бродячим самцом-сателлитом № 4, который в момент этой встречи (21 мая, 12 ч 50 мин) был неактивен и имел «нейтральную» окраску, неотличимую от окраски самок (см. раздел «Окраска»). Увидев его, хозяин территории подошел к нему на расстояние около 1 м, сохраняя ярко-синюю окраску горла, брюшка и конечностей. Самец № 4 еще некоторое время оставался неподвижным, а затем отбежал в сторону на несколько метров. Самец-хозяин взобрался на куст и стал белесым. При этом он как-то обмяк и очень медленно продвинулся вбок вокруг ветви (движение, производное от ползания?). В дальнейшем самец № 13 больше не обращал внимания на пришельца. Эта встреча происходила на самой границе территории, которую самец № 4 покинул в тот же или на следующий день.

Суммируя все сказанное, можно выделить некоторые общие черты агонистического поведения самцов. Это, во-первых, изменение окраски на светлую (белесую), которая в описанных десяти взаимодействиях с некоторыми вариациями наблюдалась у четырех самцов 14 раз. Во-вторых, отметим характерные локомоции, сопровождающие драку — ползание и замедленное передвижение шагом. Мы полагаем, что изредка наблюдающиеся в агонистических ситуациях судорожные движения лап и, возможно, виляние хвостом, являются изолированными элементами «ползания». Наконец, приподнимание крестцовой области, наблюдавшееся всего дважды, — это несомненный гомолог угрожающей позы самок (см. ниже).

При помещении двух самцов в одну вольеру они иногда ощупывают друг друга языком. Не исключено, что здесь имеют место элементы хемокommunikации, хорошо развитой, по-видимому, у кавказской агамы *A. caucasica* (Панов, Зыкова, 1985).

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ САМОК

В большинстве социальных контекстов поведение самок пассивно. Обычно они избегают каких-либо контактов с другими особями своего вида и большую часть времени посвящают кормлению и отдыху.

Самка, не готовая к спариванию, при виде самца спасается от него бегством. Мы впервые встретили самку № 2 24 апреля. Первая попытка взаимодействия с ней самца № 13 отмечена 13 мая, когда самка убегала от него. 17 мая эта самка не избегала самца, и первая же их встреча закончилась спариванием. 19 мая оба партнера несколько раз находились в сфере взаимной видимости (иногда — на расстоянии не более 5 м друг от друга), но самец не пытался вступить с самкой в какие-либо кон-

такты, а она не избегала активно его присутствия. 21 мая мы наблюдали вторую копуляцию, после которой самка уже не подпускала самца к себе, принимая характерную позу угрозы. Точно так же она вела себя 23 мая, отвергая попытки сближения с ней самцов № 13 и 17. 29 мая эта самка находилась в стадии подготовки к откладке яиц.

Наиболее характерный элемент коммуникативного поведения самки — уже упоминавшаяся поза угрозы (рис. 1, з). В этой позе самка обращает голову в сторону приближающегося к ней самца и передними лапами делает роющие движения, разбрасывая в стороны песок. После того, как самец ретируется, поза угрозы лишь постепенно преобразуется в повседневную: самка опускает крестцовую область и приподнимается на передних ногах, но затем не менее минуты остается стоять на полувыпрямленных ногах, приподняв туловище над субстратом (рис. 1, д).

ОКРАСКА И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ

В периоды инактивности, при невысокой температуре, при помещении в незнакомые условия и в некоторых других ситуациях самцам и самкам степных агам свойственна одинаковая окраска, которую мы называем «нейтральной». Она характеризуется основным серо-бурым фоном с узорчатым продольным рисунком на спине и боках и темными кольцами вокруг хвоста. Вдоль подбородка к горлу намечается неясная сероватая полосатость по светлому фону.

При переходе от нейтральной к другим вариантам окраски может происходить более или менее независимое изменение цвета (а также его интенсивности и степени распространения) на разных участках тела. При этом основной фон может оставаться прежним («нейтральным») или же изменяться в сторону посветления. Основными участками, подверженными таким изменениям, являются хвост, бока тела, лапы (в основном у самцов), горло и подбородок (только у самцов). Кроме того, на спине возможно появление рыжеватых или оранжевых пятен, которые лишь слегка выражены у самцов и очень резко — у самок. Окраска верхней части головы меняется идентично с окраской спины у самцов и может резко отличаться от нее у самок.

У самцов изменения окраски общего фона и перечисленных участков тела могут происходить более или менее независимо. При этом фон остается нейтральным либо становится серо-голубым или белым. Во всех этих трех случаях хвост может быть (но необязательно) окрашен в желто-оранжевый цвет. Бока тела сохраняют ту же окраску, что и фон, либо оказываются темно-розовыми, черноватыми или синими. Горло темнеет от шеи ко рту и может быть (как и подбородок) черноватым или синим. Окраска лап изменяется от «нейтральной» до темно-голубой.

У самок общая окраска иногда становится песочной, временами с оранжевым оттенком на боках тела. На песочном фоне подчас появляются ярко-оранжевые ромбы. Голова при этом окрашена в голубовато-серый цвет. Иногда слегка голубеют задние лапы. Хвост может быть того же цвета, что и туловище, или желто-оранжевым, как у самца.

Некий определенный тип окраски может долго сохраняться, эпизодически меняясь на другой (или другие), часто без всякой видимой причины (рис. 3). Изменения окраски могут быть очень постепенными, с медленным нарастанием или уменьшением интенсивности цвета, либо внезапными, происходящими в течение одной или нескольких секунд. Но и в последнем случае площадь участков, изменяющих окраску, в разное время различна. Например, у самца может быстро окраситься в синий цвет только нижняя часть горла или же все горло и подбородок. Иными словами, изменения окраски у степных агам ни в какой мере не подчиняются принципу «все или ничего».

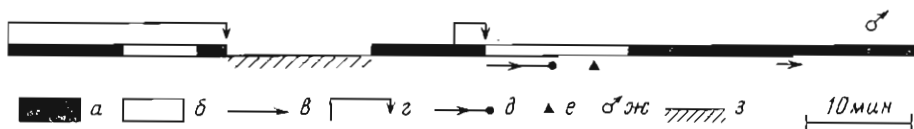


Рис. 3. Изменения окраски одной самки на протяжении 1 ч 40 мин (12 ч 20 мин—14 ч 00 мин); *а* — яркая, *б* — нейтральная окраска, *в* — перебежки, *г* — самка сидит на кусте, *д* — охотится, *е* — поедает добычу, *ж* — появление самца в поле зрения самки, *з* — самка вне поля зрения наблюдателя

Для выявления ситуационных коррелятов изменения окраски мы проанализировали следующие возможные причины подобных преобразований: 1) изменение температуры среды; 2) уровень двигательной активности особи (в том числе его изменения во время кормления); 3) ориентировочные реакции и влияние стрессовых ситуаций; 4) визуальный контакт в ситуациях, ведущих к агонистическому поведению; 5) встреча с половым партнером (визуальный контакт); 6) прямой телесный контакт с половым партнером при спаривании.

Рассмотрим по отдельности возможные влияния каждого из этих факторов на окраску самцов и самок степных агам.

1. В тех случаях, когда удавалось проследить агам в момент выхода из ночного убежища, они имели нейтральную окраску. Самец сохраняет ее иногда даже после начала активных действий, когда он впервые взбирается на наблюдательный пост. Так, 21 мая самец № 13 появился на своем посту в 9 ч 10 мин и имел в это время нейтральную окраску, хотя температура почвы поднялась уже до 35,5°. В этот день синяя окраска горлового мешка и боков тела появилась у самца только через 25 мин и вновь исчезла через 7 с.

В этот же день у самки № 2 нейтральная окраска сменилась на песочную с оранжевыми пятнами только через 2 ч 35 мин после ее выхода с ночевки, в 13 ч 00 мин, когда температура почвы составляла около 47°. В другой день, 17 мая, мы впервые заметили эту самку в 10 ч 50 мин, а яркая окраска появилась у нее также в 13 ч 10 мин, при температуре на почве 38°. Можно видеть, что в обоих случаях температурный минимум, допускающий смену нейтральной окраски на яркую, был различным (38—47°), но выше того, который необходим для появления яркой окраски у самца. В те дни, когда почва не успевает охладиться за ночь, самка может приобрести яркую окраску сразу же после выхода с ночевки. Так было 22 мая, когда температура на почве в 9 ч 00 мин составляла 49,5°. В этот день самка вышла из убежища в 9 ч 10 мин и приобрела песочно-оранжевую окраску уже через 20 мин.

Однажды появившись, яркая окраска у самки не сохраняется постоянно и в дальнейшем может исчезать и вновь появляться уже независимо от температуры окружающей среды.

2. Некоторые наблюдения позволяют предположить, что изменения окраски у самцов могут быть частично связаны с уровнем их двигательной активности. 20 мая мы наблюдали почти полную потерю активности у самца после 19 ч 00 мин. В это время и до 19 ч 46 мин он оставался на одном и том же месте, лежа на песке и греясь на солнце. Он был окрашен нейтрально, и синяя окраска за эти 46 мин появлялась у него только дважды — в 19 ч 20 мин и в 19 ч 45 мин, оба раза — после поворота головы. Во второй раз самец совершил небольшой прыжок, а затем стремительно убежал в сторону ночевочной норы.

У самки № 2 мы наблюдали смену нейтральной окраски на яркую или наоборот после таких действий, как залезание на нижние ветви куста или спрыгивание с них. Однако характер таких изменений окраски непредсказуем. Кроме того, аналогичные изменения окраски наблюдались у той же самки на протяжении продолжительных периодов актив-

ности — как при отдыхе на земле, так и на возвышенных предметах (рис. 3). В тех семи случаях, когда самка на наших глазах замечала насекомое-жертву, ее окраска не изменялась.

3. В тот момент, когда самец, имеющий яркие отметины (рыжий хвост или синее горло, и т. д.), видит близко от себя наблюдателя, он обычно меняет окраску на нейтральную и сразу же пытается спастись бегством. Будучи взят в руки, такой нейтрально окрашенный самец, как правило, вновь приобретает отдельные элементы только что утраченной окраски. При этом бока тела становятся сначала розовыми, а затем чернеют или синеют. В последнем случае синий цвет в дальнейшем может перейти в черноватый. Горло точно так же чернеет или синеет в направлении от шеи ко рту, причем интенсивная окраска появляется сначала на серых продольных полосках подбородка, а затем захватывает и светлые промежутки между ними. Нейтральная окраска хвоста обычно не меняется, и лишь изредка оранжевый налет появляется в нижней части корня хвоста. На спине поверх темного рисунка иногда возникают неясные рыжеватые пятна.

При испуге самка, окрашенная в песочно-оранжевые тона, быстро теряет ярко-оранжевые пятна. Будучи взятой в руки, такая самка меняет свою окраску на нейтральную.

4. У нейтрально окрашенного самца, если он видит другого самца, в первый момент могут иметь место разные варианты окраски: нейтральная с синими боками, лапами и горловым мешком; пепельно-серая с черноватым горлом и такими же боками; белесая, практически без всяких темных отметин. В последнем случае от самца можно с большей вероятностью ожидать активных действий, т. е. сближения с соперником или готовности к драке.

Самка, не желающая подпустить самца и принимающая позу угрозы, сохраняет ту же окраску, которую она имела до этого. Во всех шести случаях, когда самка № 2 принимала эту позу, она оставалась в ярком песочно-оранжевом наряде.

5. Самец, заметивший самку на своей территории, не всегда сразу же сближается с ней, а иногда вообще не делает этого. Поэтому при полевых наблюдениях практически невозможно зафиксировать тот момент, когда у самца может измениться окраска именно в ответ на появление самки в поле его зрения. Создается общее впечатление, что самец, пытающийся активно сблизиться с самкой, обычно имеет окрашенные в синий цвет горло, брюхо и бока тела, иногда также и лапы. Хвост в это время выглядит, как правило, желто-оранжевым. Однако интенсивность и степень распространения синего цвета могут сильно варьировать от случая к случаю. Так или иначе, учитывая все сказанное ранее, было бы неверно называть перечисленный комплекс признаков «брачной» окраской. Заметим также, что иногда самец пытается сблизиться с самкой, оставаясь окрашенным по нейтральному типу.

У самки появление самца совершенно определенно не влечет за собой каких-либо явных изменений в ее окраске.

6. Мы наблюдали только две копуляции (в обоих случаях с участием одних и тех же половых партнеров), так что имеющийся материал не позволяет сделать каких-либо окончательных выводов о влиянии этого акта на окраску степных агам. Однако первое впечатление таково, что окраска партнеров во время спаривания не является стереотипной и может изменяться даже на протяжении такого взаимодействия.

Самец во время первого спаривания (17 мая) имел сначала нейтральную окраску с синевой на горле, боках и лапах, но затем эта синева исчезла. Сразу после копуляции у самца время от времени вновь появлялась синяя окраска на тех же участках и иногда выпячивался горловый мешок. Хвост, особенно у основания, стал желто-оранжевым. Интенсивность синего цвета менялась от предельно яркой до слабой голу-

бизны. Изменения претерпевала и степень распространения голубого (синего) цвета. Во время второго спаривания окраска самца менялась примерно таким же образом. Бросался в глаза более яркий оранжевый цвет вентральной поверхности хвоста.

У самки в обоих случаях сохранялась та окраска, которую она имела непосредственно перед копуляцией: нейтральная при первом спаривании и яркая песочно-оранжевая при втором. Во время первого спаривания и после него хвост был окрашен в желто-оранжевый цвет, несколько более блеклый, чем у самца. Интересно отметить, что яркая окраска сохранялась у самки и после второй копуляции, даже в то время, когда она принимала угрожающую позу, отвергая попытки повторных сближений с ней самца. Вместе с тем через 35 мин после копуляции эта окраска исчезла на несколько минут без всякой видимой причины (самца в это время не было поблизости), а затем снова возобновилась.

Таким образом, легко видеть, что окраска и самцов и самок находится под контролем сложного комплекса эндогенных и экзогенных факторов, причем далеко не всегда удается с полной определенностью судить о том, какова же основная причина изменения окраски в той или иной ситуации.

В довольно обширной литературе, посвященной описанию и анализу сигнального поведения ящериц, почти безраздельно господствует идея об однозначном соответствии между тем или иным актом поведения и его коммуникативной функцией. В соответствии с этим подходом, получившим законченное логическое развитие в классической этологии, все поведение особи может быть расчленено на четко разграниченные элементы, часть которых принадлежит к категории агрессивных действий, другая — к сфере брачного поведения, третья — к реакциям доминирования и т. д. Сказанное относится как к моторным компонентам поведения, так и к окраске. Согласно этим воззрениям, каждый поведенческий акт может однозначно выполнять принадлежащую ему сигнальную функцию постольку, поскольку данный акт высоко стереотипен и в силу этого легко отличается особью-приемником от прочих стереотипных сигналов с иными «значениями» (подробнее см. Панов, 1978).

Приведенные в этой работе данные ни в одном из перечисленных пунктов не отвечают только что изложенной концепции. Во-первых, расчленить сложное сплетение событий в канве поведения особи на четко разграниченные кадры мы можем, лишь прибегая к грубому абстрагированию (Хайнд, 1975). При этом многие выделенные наблюдателем «элементарные акты» окажутся присутствующими одновременно в разных секвенциях поведения, связанных с разными коммуникативными контекстами (такими, например, как половое и агонистическое поведение). Примером этому в поведении агам могут служить кивания, влияние хвостом, судорожные движения лап и т. д.

Во-вторых, выделяемые исследователем элементарные акты поведения у степной агамы далеки от какой-либо стереотипности. Это касается как моторных компонентов поведения, так и изменений в окраске. Отсюда, естественно, возникает сомнение и в основном постулате классической этологии, согласно которому тот или иной поведенческий акт служит сигналом общения со строго фиксированной коммуникативной функцией. Мы хотим подчеркнуть, что ящерицы вообще и степная агама в частности — идеальная модель для дальнейшего углубленного изучения общих принципов коммуникации у животных.

ЛИТЕРАТУРА

Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н., 1986. Заметки о поведении степной агамы *Agama sanguinolenta*. 1. Общие черты биологии, пространственной структуры и социальное поведение.— Зоол. ж., 65, 1, 99—109.

- Панов Е. Н., 1978. Механизмы коммуникация у птиц. М.: Наука, 1—303.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., 1985. К сравнительной биологии степной и кавказской агам (*Agama sanguinolenta*, *A. caucasica*) в Сюнт-Хасардагском заповеднике. В кн.: Растительность и животный мир юго-западного Туркменистана. Ашхабад: БИЛМ.
- Хайнд Р., 1975. Поведение животных. М.: Мир, 1—855.
- Carpenter C. C., 1967. Aggression and social structure in iguanid lizards.— In: Lizard ecology. Symposium. Univ. of Missouri Press. Columbia-Missouri, 87—105.
- Cowles R. B., 1956. Notes on the natural history of South African agamid lizards.— Herpetologica, 297—302.
- Kästle W., 1966. Beobachtungen an ceylonischen Taubagamen (*Cophotis ceylonica*).— Salamandra, 2, 3.
- Ruibal R., 1967. Evolution and behaviour in west anoles.— Lizard ecology. Symposium. Univ. of Missouri Press. Columbia-Missouri, 116—140.
- ИЭМЭЖ АН СССР (Москва)

Поступила в редакцию
9 октября 1984 г.

NOTES ON THE *AGAMA SANGUINOLENTA* BEHAVIOUR.

2. EVERYDAY AND COMMUNICATIVE BEHAVIOUR

E. N. PANOV, L. Yu. ZYKOVA

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

Summary

Display behaviour of *Agama sanguinolenta* males during territorial conflicts and copulation is described in details. Changes in the male and female coloration under the influence of the environmental temperature fluctuations as well as in stress situations and under social interrelations are analysed. Main kinds of locomotion are discussed. The idea of similarity of behavioural acts that form everyday and signal (aggressive and mating) behaviour is put forward. Absence of a stereotype in main elements of the signal behaviour is emphasized. Coloration of different body parts changes independently and this creates a wide spectrum of variations subject to considerable situational variability.