

УДК 598.112.3

© 1993 г. Е.Н. ПАНОВ, Л.Ю. ЗЫКОВА

**СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ДЕМОГРАФИЯ  
КАВКАЗСКОЙ АГАМЫ  
*STELLIO<sup>1</sup> CAUCASIUS* (SQUAMATA, AGAMIDAE)**

В 1985–1990 гг. проводили комплексное исследование поголовно меченой популяции кавказской агамы, интродуцированной в ранее не заселенные виды окрестности г. Красноводска (юго-западная Туркмения). В 1984–1989 гг. изучали три меченые естественные популяции в Туркмении и Азербайджане. Поймано и помечено 426 ящериц, для 144 из них зарегистрировали 273 повторные встречи. Максимальный возраст самцов – 12–14 лет, самок – 9–10 лет. Половозрелость у особей обоих полов наступает в возрасте около 3 лет. Взрослые агамы живут оседло семейными группами (одни размножающийся самец, одна-четыре половозрелые самки) на охраняемых самцами взаимоисключающих территориях. Соотношение полов равное, часть половозрелых самцов исключена из размножения. Они занимают участки поселения, непривлекательные для самок либо находятся на положении сателлитов на территориях семейных групп. В насыщенных местообитаниях эти самцы-аутсайдеры могут приобрести территорию лишь в случае гибели территориального самца. Наследуя территорию, новый хозяин приобретает и всех самок прежнего владельца. Молодые самки до наступления половозрелости активно устанавливают персональные связи с самцом, в дальнейшем постепенно входя в состав семейной группы. Основная гибель новорожденных агам происходит до первой их зимовки. У одижды перезимовавших агам ежегодная смертность в дальнейшем не зависит от возраста: ожидаемая продолжительность жизни снижается лишь в возрасте около 10 лет. Рост численности и расселение происходят низкими темпами. Изученный вид является типичным К-стратегом.

Переход от описаний популяций на одномоментном срезе к прослеживанию биографий отдельных особей дает возможность судить о степени поведенческой гетерогенности данной популяции, а также уяснить принципы смены поведенческих ролей на разных отрезках онтогенетической траектории и оценить место и роль каждого индивида и каждой половозрастной группы в динамике внутри-популяционной организации. Очерченный подход завоевал прочное место в изучении популяций птиц и млекопитающих, но не получил широкого применения в исследованиях судеб отдельных особей и их долговременных взаимоотношений у рептилий (обзор см. Семенов, 1989).

<sup>1</sup>В исследованиях самого последнего времени горные агамы, обитающие в Средней Азии, относятся к роду *Laudakia* Gray, 1845.

Кавказская агама (*Stellio caucasius* Eichwald, 1831) представляет собой идеальный объект для исследований социального поведения рептилий из категории К-стратегов. Для нее характерны большая продолжительность жизни – до 10–13 лет (Зыкова, Панов, 1991) и высокая плотность популяций. Абсолютное большинство индивидов с первых месяцев жизни придерживаются однажды избранного участка обитания, в пределах которого из года в год контактируют с достаточно постоянным контингентом других членов поселения. Взрослые кавказские агамы существуют в составе устойчивых во времени социальных ячеек, для которых также характерны персонализированные межиндивидуальные связи (Панов, Зыкова, 1985, 1989).

Задачей настоящей статьи было детальное рассмотрение социальных отношений в локальных популяциях кавказских агам, а также анализ возможной роли социального поведения как регулятора демографических процессов у данного вида.

Кавказская агама – крупная ящерица общей длиной до 30 см и массой до 160 г. Самцы в среднем крупнее самок и имеют более массивное сложение. Общий тон окраски – разные оттенки серого, бурого и оливкового цветов с неярым пятнистым рисунком сверху. Самцы в брачный сезон хорошо отличаются от самок черной окраской груди и боков брюха, контрастирующей с палевым или розоватым "горлом". На аспидно сером брюхе у самцов выделяется светло-серая "брюшная мозоль". Эти ящерицы – типичные петрофилы, хотя иногда населяют глинистые и лессовые обрывы.

Основной блок данных получен при сравнительном изучении двух поселений кавказской агамы – естественного, в урочище Гобустан (восточный Азербайджан, примерно в 60 км к югу от г. Баку) и искусственно сформированного нами в горном массиве Карадаг в окрестностях г. Красноводска (западная Туркмения). Здесь 17 мая 1985 г. мы выпустили в заброшенный карьер 13 взрослых самцов, 19 взрослых самок, 13 ящериц в возрасте 2 лет и 25 особей прошлого года рождения (всего 70 животных), привезенных с расстояния около 160 км с хребта Большой Балхан. Место выпуска расположено примерно в 1,5–2 км от Красноводского плато, входящего в ареал кавказской агамы (Атаев, 1985). По ландшафтно-климатическим условиям район интродукции в принципе сходен с ксерофитными местообитаниями кавказских агам, например, в Гобустане. Преимущественно каменистый субстрат беден травянистой растительностью, деревья и кустарники, в отличие от Гобустана, отсутствуют. Рельеф сильно расчленен: по склонам широкой сухой долины, открывающейся в Красноводский залив, многочисленны каменистые обрывы и осыпи, изрезанные трещинами и пещерами останцовые глыбы и искусственные каменные кладки, предоставляющие агамам временные и постоянные убежища. Перед выпуском все ящерицы были помечены отрезанием пальцев.

В Гобустане на постоянной площадке 0,65 га отлов, мечение ящериц и наблюдения за ними проводили в апреле 1987 и 1988 гг., а весной 1986 и 1989 гг. осуществляли выборочный отлов. В красноводской искусственной популяции стационарные исследования проведены 24.IV–6.V 1986 г., 22–25.III и 30.IV–18.V 1987 г., 26.IV–17.V 1988 г., 5–10.IV и 28.IV–23.V 1989 г., 15–25.V и 10–11.IX 1990 г. (всего 103 дня). Отдельные наблюдения сделаны при разовых посещениях площадки в летние и осенние месяцы в 1985–1989 гг.

Ряд дополнительных данных мы получили при работе с двумя мечеными популяциями в западном Копетдаге, в окрестностях пос. Кара-Кала (Сюнт-Хасардагский заповедник). Площадка в ущелье Пархай обследована в весенние месяцы 1986 и 1989 гг. и в осенние месяцы 1986–1990 гг., в урочище Калалигез – осенью 1984–1987 гг. (общее время исследований – 25 дней).

Во всех указанных точках мы проводили абсолютные учеты ящериц и по

возможности полные их отловы на площадке. Пойманных животных измеряли по общепринятой методике с помощью штанген-циркуля, выборочно взвешивали и фотографировали. Вновь пойманных метили отрезанием пальцев. В красноводской популяции возраст ящериц, не попавших в учеты в 1-й год их жизни, определяли по разработанной нами размерной шкале возрастов (Зыкова, Панов, 1991). Для меченых животных возраст указывается далее по числу пережитых ими зимовок (первогодки – одна зимовка, двухлетки – две и т.д.). Таким образом, для ящериц, пойманных весной, оценки возраста в тексте слегка занижены: возраст "первогодков" составляет в мае около 10 мес., "второгодков" – 1 год 10 мес., "трехлеток" – 2 года 10 мес. и т.д.

Всего было поймано и помечено 426 агам, 144 из них были встречены повторно (в общей сложности 273 встречи). Перед выпуском ящериц метили индивидуальными цветными метками (родомин, маляжюрный лак). Все встречи фиксировали на плане местности.

Визуальные учеты кавказских агам и наблюдения за их поведением проводены также в разные годы в хребтах Большой Балхан и Кюрендаг, в долине р. Сумбар и в ущелье Ай-Дере в западном Копетдаге.

### ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ КАВКАЗСКОЙ АГАМЫ

Основой пространственной структуры поселений является мозаика взаимоисключающих территорий, принадлежащих половозрелым самцам. Половозрелые самки имеют взаимоисключающие либо перекрывающиеся участки обитания, локализованные внутри территории того самца, с которым их связывают постоянные семейные узлы. Взрослая самка, как правило, не выходит за пределы территории своего самца. Таким образом, территория половозрелого самца, если на ней обитает одна или несколько половозрелых самок, является в то же время территорией семейной группы и вся эта территория охраняется только самцом.

Распределение неполовозрелых ящериц в возрасте 1–2 лет не имеет строгой связи с размещением территорий половозрелых самцов и (или) семейных групп. Участки обитания неполовозрелых особей могут находиться как в пределах этих территорий, так и между ними, в разделяющих их нейтральных зонах. Участки обитания неполовозрелых самцов по мере их взросления, если такие особи в 1-й год своей жизни обитали в пределах территорий половозрелых самцов, смешаются к периферии последних и затем за их пределы; участки обитания неполовозрелых самок, в начале располагавшиеся за пределами территорий самцов, напротив, по мере взросления самок смешаются внутрь этих территорий.

В насыщенных местообитаниях все пригодное пространство поделено между половозрелыми самцами, так что территории соседей имеют общие границы. Величина территорий в насыщенных местообитаниях определяется степенью расчлененности субстрата и, вероятно, запасами растительных кормов (рис. 1). В ксерофитных местообитаниях Гобустана (рис. 1*д*), отличающихся сравнительно невысокой расчлененностью субстрата (слабое развитие крупнокаменистых осыпей), площадь территорий половозрелых самцов варьирует от 100 до 210 м<sup>2</sup> (в среднем 140 ± 15,8 м<sup>2</sup>). В среднем поясе гор Копетдага (ущелье Ай-Дере, рис. 1*б*) с более влажным климатом и более богатой травянистой и древесно-кустарниковой растительностью в крупнокаменистых осыпях размеры территорий составляли 28–136 м<sup>2</sup> (в среднем 94 ± 16,3 м<sup>2</sup>) (см. также Панов, Зыкова, 1985).

Формирование территориальной структуры мы проследили в ходе наблюдений за интродуцированной "красноводской" популяцией, одновременно выпустив на участке с расчлененным субстратом 13 взрослых самцов с таким расчетом, чтобы плотность их размещения не превышала плот-

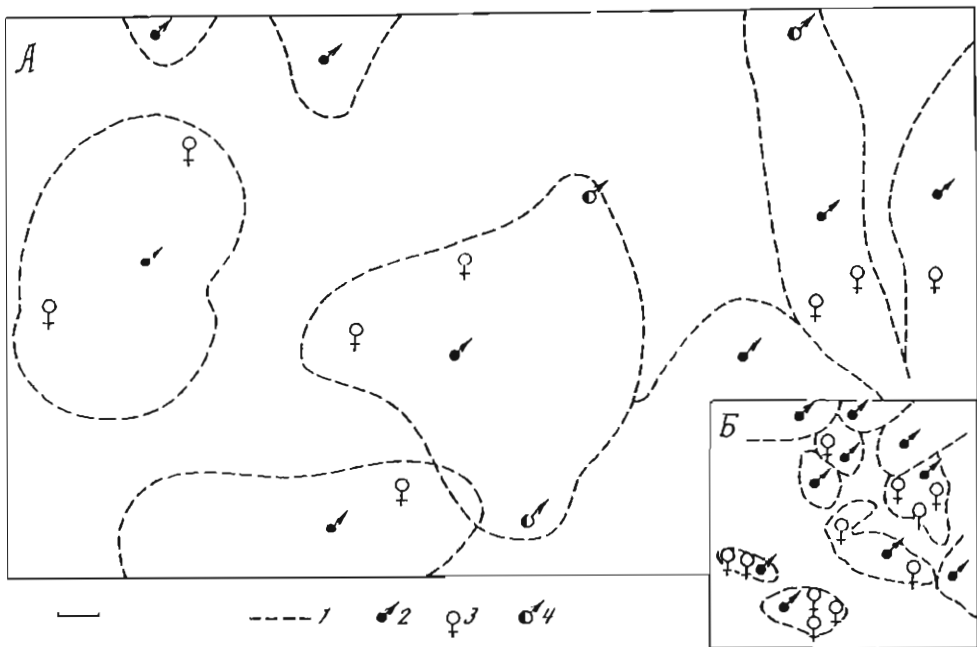


Рис. 1. Территориальная структура популяций кавказской агамы в местообитаниях разного типа (А – Гобустан, Б – Айдере): 1 – границы территорий самцов, 2 – территориальные самцы, 3 – самки, 4 – самцы-сателлиты (между индивидуальными территориями самцов – участки, не пригодные для обитания агам.) Масштаб – 10 м

ности естественных популяций. Самцов выпускали в убежища (щели, пустоты под камнями), казавшиеся нам пригодными для обитания кавказских агам.

Вопреки нашим ожиданиям, большинство интродуцированных самцов покинули участок, на котором были выпущены, переместившись на расстояние от 60 до 500 м. В непосредственной близости от места выпуска весной следующего года располагались территории только трех самцов. Лишь один из них (№ 56) имел территорию, захватывающую своим краем место выпуска. Ближайшие к месту выпуска участки территорий двух других самцов (№ 36 и 31) были удалены от точек их выпуска, соответственно, на 60 и 100 м (рис. 2, в, г).

Процесс формирования территориальной структуры в той части интродуцированного поселения, которая находится в окрестностях места выпуска агам, показан на рис. 2, в–е. В 1-й год после интродукции (1986 г. – рис. 2, г) территории были велики и ни в одном случае не соприкасались. Поскольку самцы кавказской агамы не патрулируют границ своих территорий (как это делают, например, степные агамы *Trepelus sanguinolentus*, см. Панов, Зыкова, 1986), точную локализацию границ и, соответственно, величину охраняемого участка установить не всегда удастся. Максимальная протяженность территории в поперечнике в 1986 г. составляла в интересующем нас участке поселения 140 м при ширине нейтральных участков, разделяющих соседние территории, около 20–60 м. Как видно из рис. 2, г, на нейтральных участках расположены маленькие, не очерченные определенными границами участки обитания трех неполовозрелых особей в возрасте немногим менее 2 лет (самцов № 30 и 61 и самки № 41). Другие неполовозрелые особи того же возраста обитают в пределах территорий взрослых самцов – так же, как и четыре ящерицы прошлого года рождения.

Через 2 года после интродукции, в 1988 г. (рис. 2, д) большая часть местности, входившей в 1986 г. в нейтральные зоны, оказалась занятой молодыми самцами в возрасте немногим менее 4 (№ 30 и 61) и 3 лет (№ 115, родившийся уже в райо-

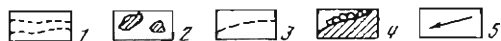
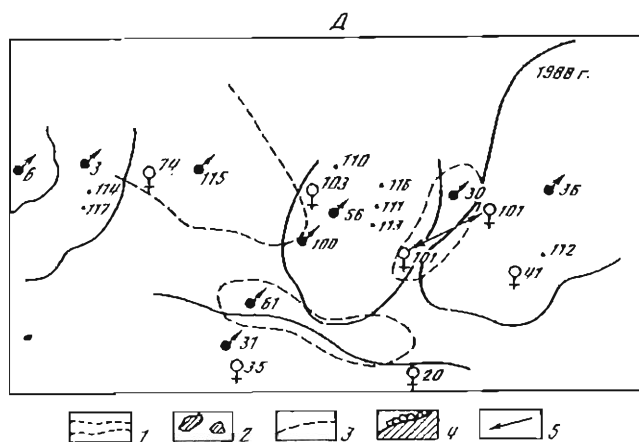
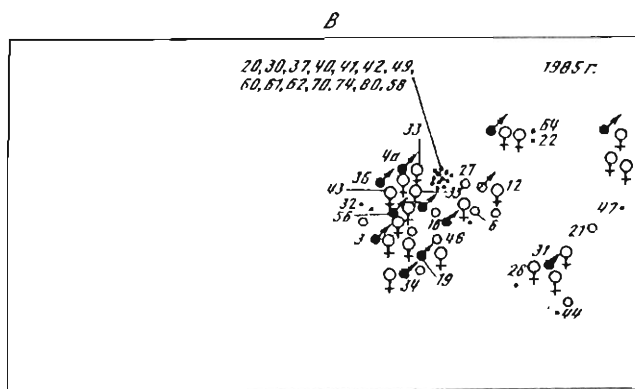
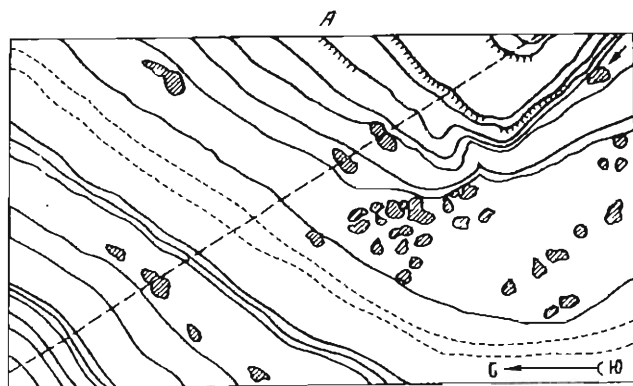


Рис. 2. Формирование и динамика территориальной структуры интродуцированной популяции кавказских агам (Красноводск). А, Б – характер рельефа исследуемого участка (А – в плане, Б – в разрезе); В, Г, Д, Е – состояние в 1985, 1986, 1988 и 1989 гг.: 1 – сухое русло, 2 – крупные останцы и валуны, 3 – линия разреза, 4 – каменные осыпи, 5 – место зимовки, 6 – взрослые самцы, 7 – взрослые самки, 8 – второгодки, 9 – первогодки, 10 – границы территорий самцов, 11 – границы участков самцов-сателлитов; цифры – номера животных. Масштаб 20 м

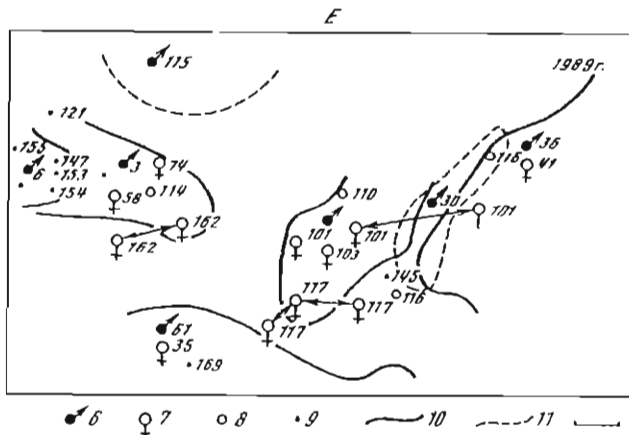
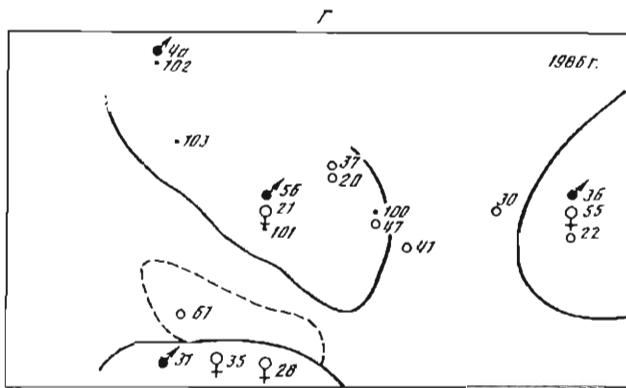
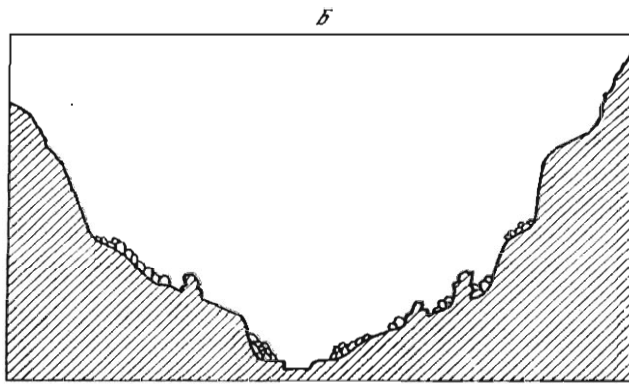


Рис. 2, Б, Г, Е

не интродукции в 1985 г.). При этом уже достигшие, по-видимому, половозрелости 4-летние самцы не имеют самок. Трехлетний самец № 115 и 4-летняя самка № 74 неоднократно отмечались поблизости друг от друга, на дистанции 10–15 м, но непосредственных контактов между ними мы не наблюдали.

На 4-й год после интродукции (1989 г.; рис. 2,е) небольшие изменения в территориальной структуре свелись к следующему. Во-первых, наметилась тенденция к "стягиванию" территорий семейных групп по направлению друг к другу, что может быть связано с усилением центропритягивающих социальных тенденций при общем росте числа членов поселений выше некой пороговой нормы. Во-

вторых, самец № 61 (возраст около 5 лет) покинул своей холостяцкий участок обитания и занял территорию погибшего самца № 31, став обладателем также и его самки № 35 в возрасте 8–9 лет (обнаружение трупа самца № 31 свидетельствует о том, что он погиб в период между июнем 1988 г. и апрелем 1989 г.). В-третьих, самец № 115 занял освободившуюся территорию исчезнувшего 5–6-летнего самца № 4а, а самка № 74 переместилась на территорию самца № 3 (его возраст – не менее 10–11 лет).

#### ДИНАМИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ И УЧАСТКА ОБИТАНИЯ

В теплое время года каждая агама имеет постоянное убежище (у некоторых особей их может быть более одного) и несколько излюбленных наблюдательных постов, на которых она проводит значительную часть дня, принимая солнечные ванны. У особей не старше года убежище и наблюдательный пост (или посты) почти совмещены в пространстве: нередко убежище находится под тем камнем, где ящерица проводит все время, за исключением периодов кормления, которое она осуществляет в радиусе нескольких метров вокруг своего жилища. Многие полувзрослые животные обоих полов и некоторые взрослые самки характеризуются аналогичным способом использования пространства, хотя во время поисков корма они подчас перемещаются на большие расстояния (несколько десятков метров).

Взрослые самцы на протяжении дня перемещаются более широко. Их наблюдательные посты связаны сетью относительно постоянных маршрутов. Таким образом, территория используется неравномерно: пункты, лежащие вдоль трассы маршрутов, используются с высоким постоянством (хотя и не обязательно ежедневно); зоны, локализованные в стороне от постоянных маршрутов – редко или вообще не используются в течение сезона.

Если самец начинает постоянно использовать периферийные участки своей территории, ранее им практически не посещавшиеся, то в конце концов может произойти сдвиг границ территории. Например, при сравнении позиций *a*, *d* и *e* на рис. 2 можно видеть, что в 1988 г. граница территории самца № 36 сдвинулась по сравнению с 1986 г. примерно на 30–40 м к востоку, сохранив это положение и в 1989 г. Такое возможно только в ненасыщенных местообитаниях. В поселениях с высокой плотностью локализация границ между примыкающими друг к другу территориями сохраняется из года в год практически неизменной. Кроме того, если в формирующейся красноводской популяции были возможны случаи поочередных заходов соседствующих самцов в нейтральную полосу, разделяющую их территории, и даже кратковременное использование периферийных участков соседа, то в плотных поселениях (например, в Гобустане) территории взрослых самцов-резидентов полностью взаимоисключаются.

Сказанное не в полной мере относится к самцам-претендентам (или "спутникам"), участки которых могут включать в себя периферийные зоны территорий двух или более самцов-резидентов (см., например, рис. 2, участки самцов № 61 и 30), а в насыщенных местообитаниях по необходимости располагаются вообще в пределах территории резидента.

На зимний период все агамы покидают свои летние территории и участки обитания и мигрируют в коллективные зимние убежища. Миграции начинаются еще в период с высокими суточными температурами (25° и выше). В урочище Калалигез мы наблюдали такие миграции 1 и 2 октября 1986 г. Коллективное зимнее убежище можно отстоять на 500 м от летнего района активности особи. Так, 23 марта 1987 г., когда еще не все агамы возвратились на свои летние участки (дневные температуры от 2° до 16,5°), в зимнем убежище на красноводской экспериментальной площадке (см. рис. 2) обнаружены самцы № 21, 27, 36, 61, самки № 22 и 58 и полувзрослый № 105 (возраст животных от 2 до

7 лет). Летние резиденции некоторых из них показаны на рис. 2, территории и участки обитания других удалены от зимнего убежища на расстояния от 100 до 500 м.

### ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТРАЕКТОРИИ ОСОБЕЙ

Под онтогенетической траекторией понимают последовательность изменений социального статуса и социальной роли индивида на протяжении его жизни (Wiley, 1981). У кавказской агамы поведение и социальный статус особей обоих полов однотипны в первые 2 года их жизни. В дальнейшем онтогенетические траектории самцов и самок приобретают существенные различия.

Нам неизвестно, могут ли особи-первогодки занимать пожизненный участок обитания в ближайших окрестностях места своего рождения. Среди тех сеголеток (всего 61 особь), которые были пойманы нами в двух точках Западного Копетдага в конце сентября-начале октября (т.е. на 2–3-м месяцах их жизни), лишь пять (8,2%) были обнаружены в районе первого отлова (в радиусе примерно 25 м) на следующий год. Доля таких возвратов составляла в одной из упомянутых точек в урочище Пархай 25%, тогда как в урочище Калалигез мы не обнаружили повторно ни одного из 41 помеченного осенью первогодка. К сожалению, относительно сеголеток, отловленных в первую осень их жизни, не известно, находились ли они в это время вблизи места своего рождения или успели мигрировать на значительное расстояние (миграции молодняка после вылупления из яиц описаны для ящерицы *Anolis seneus* – см. Stamps, 1988).

Иные результаты дает прослеживание судеб тех первогодков, которые были впервые пойманы уже после окончания их первой зимовки, в апреле-мае, т.е. в возрасте 8–10 мес. Из них 64,5% (20 из 31) в дальнейшем постоянно отмечались в радиусе 10–50 м от места первой поимки – иногда на протяжении нескольких лет (подробнее см. ниже), пополняя по мере взросления контингент местных половозрелых членов поселения. Как уже упоминалось, первогодки первоначально занимают участки обитания радиусом около 10 м как за пределами территорий взрослых самцов (пять самцов и пять самок из 20 агам, родившихся в красноводской популяции в 1985 г.), так и внутри этих территорий (четыре самца и пять самок из той же выборки<sup>2</sup>). В том случае, если участки таких ящериц в возрасте около года расположены рядом, их хозяева постоянно конфликтуют, проявляя типичное территориальное поведение. В результате в одних случаях устанавливается вполне определенная граница между соседними участками обитания, а в других – порядок ранжирования, при котором один первогодок постоянно доминирует над другим.

Отношение взрослых членов поселения к первогодкам, как правило, индифферентно. Однако в период пика половой активности взрослый самец, на территории которого живет годовалая агама, может на нее нападать.

После второй зимовки (в коллективных убежищах совместно с особями других возрастов) молодые агамы возвращаются к своему прошлогоднему убежищу. Они уже хорошо знакомы с топографией местности, их маршруты удлиняются, начинается освоение новых убежищ. Явные различия в образе жизни молодых самцов и самок начинают проявляться лишь после третьей их зимовки, в возрасте более 30 мес.

**Онтогенетические траектории самцов.** Наблюдая за красноводской интродуцированной популяцией (рис. 2), мы проследили судьбу восьми молодых самцов на протяжении первых 3–6 лет их жизни. Все они провели от 1 до 3 первых лет жизни (в среднем  $2,3 \pm 0,2$  г) на территориях взрослых

<sup>2</sup>Еще один самец-первогодок наблюдался позже (на протяжении 2 недель) на территориях четырех взрослых самцов, после чего более не был встречен.



самцов, по мере взросления смещая свои участки обитания к периферии этих территорий и далее в нейтральные зоны. При этом молодые самцы не порывали окончательно с теми территориями, на которых выросли. В двух случаях самцы присвоили территории после исчезновения их предыдущих хозяев (гибель одно из них, 9–10-летнего самца № 31, подтверждена документально). В момент приобретения оставшейся без хозяина территории (со всеми живущими на ней самками) молодым самцам (№ 27 и 61) было по 5 лет.

Наличие в описываемой местности вакантных нейтральных зон позволяет молодым самцам, выросшим на территориях взрослых самцов, с наступлением половозрелости покинуть своей первоначальный участок обитания и занять территорию в свободных уголках. По этому пути пошли по крайней мере три самца (№ 6, 37 и 115) из восьми, входящих в анализируемую выборку. Возраст этих трех самцов составлял, соответственно 5, 4 и 4 года. Еще два самца (№ 100 и 190) к моменту окончания исследований, когда им было 5 и 4 года, оставались, по существу на положении "сателлитов", не имеющих собственных территорий.

Из сказанного можно видеть, что большинство самцов готовы приобрести статус половозрелого обладателя территории (без чего невозможны адекватные половые контакты с самками) не ранее, чем в возрасте около 5 лет (после четвертой зимовки). В этот момент в ненасыщенных местообитаниях для молодого самца возможны две основные стратегии поведения. Во-первых, основание собственной территории в нейтральной зоне, где в норме отсутствуют не только другие самцы-претенденты на участок, но и половозрелые самки; во-вторых, наследование внезапно освободившейся территории (в результате гибели ее прежнего хозяина) со всеми самками, входящими в семейную группу. В плане последующего репродуктивного успеха самца второй вариант имеет бесспорные преимущества, однако из-за высокой продолжительности жизни территориальных самцов этот путь чреват для молодых самцов сильным запаздыванием в приобретении территории.

Тем не менее в насыщенных местообитаниях второй путь оказывается существом единственно возможным. Небольшой размер уже освоенных территорий и отсутствие пригодных для обитания нейтральных зон заставляет достигших половозрелости самцов ютиться в периферических зонах этих территорий. Такую картину мы наблюдали в Гобустане, где на площадке, поделенной между территориями 14 самцов-резидентов, отмечены три самца-сателлита в возрасте 3 лет. Последние не имеют наблюдательных постов, при перемещениях держатся настороженно и скрытно, а при появлении самца-хозяина тут же прячутся в ближайшем временном убежище. Будучи лишены возможности безбоязненно пользоваться господствующими над местностью наблюдательными постами, как это делают территориальные самцы, а также не имея контактов с самками, самцы-сателлиты никогда не меняют свою тусклую повседневную окраску на контрастный наряд сексуально активного самца. Вероятно, со временем самец-сателлит, которому годами не удается приобрести собственную территорию, может предпринять попытки поисков свободного участка за пределами района своего постоянного обитания. В той же гобустанской популяции за 2 года наблюдений нами были по 1 разу встречены четыре бродячих самца, имевших, судя по размерам, возраст не менее 5 лет. По манере поведения они напоминали молодых самцов-сателлитов, всячески стараясь не обнаружить себя. Однако эти бродяги рано или поздно подвергались преследованию со стороны хозяина территории, после чего пытались укрыться на соседней территории, где также не могли противостоять враждебности ее владельца.

После приобретения территории самец остается на ней до конца жизни. Территориальные самцы пребывали на своих участках на протяжении всего времени наших наблюдений, максимальная продолжительность которых составляла 6 лет. Например, самец № 3, выпущенный в 1985 г. на экспериментальную площадку

## Динамика персонального состава семейных групп в красноводской интродуцированной популяции

№ агам		Год наблюдений				
		1986	1987	1988	1989	1990
		Возраст агам (лет)				
Самец	№ 36	5*	6	7	8	9
Самки	№ 55	4-5*	-	-	-	-
	№ 22	2	3	-	-	-
	№ 41	2	3	4	5	6
	№ 119	-	-	1	2	3
	(№ 148)**	-	-	-	1	2
Всего половозрелых самок		1	2	1	1	2
Самец	№ 56	6*	7	8	9	10
Самки	№ 101	1	2	3	4	5
	№ 103	1	2	3	4	-
	(№ 110)	-	-	1	2	-
	№ 117	-	-	-	2	?
Всего половозрелых самок		-	-	2	2	1(+1?)
Самец	№ 6	3	4	5	6	7
Самки	№ 121	-	-	1	2	3
	№ 154	-	-	-	2-3	-
	(№ 157)	-	-	-	1	-
Всего половозрелых самок		-	-	-	1(?)	1
Самцы	№ 30	2	3	4	5	***
	№ 37	***	-	-	5	6
Самки	№ 116	-	-	1	2	3
	(№ 145)	-	-	-	1	2
Всего половозрелых самок		-	-	-	-	1
Самцы	№ 18	7	8	***	-	-
	№ 27	***	-	5	6	7
Самки	№ 43*	-	4*	5	6	-
	№ 80	-	3	4	5	6
	№ 107	-	2	3	4	5
	№ 106	-	1	2	3	4
	(№ 144)	-	-	-	1	-
	(№ 158)	-	-	-	1	2
	(№ 159)	-	-	-	1	-
Всего половозрелых самок		-	2	3	4	3

\*Указан минимально возможный возраст; \*\*в скобках – номера животных, под которых определен предположительно; \*\*\*животное отсутствует на данной территории.

близ Красноводска в возрасте не менее 8 лет, весной 1991 г. еще занимал занятую им территорию (личное сообщение А. Чегодаева). Среднее время пребывания (в течение 5 лет, с начала и до окончания наших наблюдений) на своих территориях восьми взрослых самцов, выпущенных на экспериментальную площадку в районе Красноводска, составляло 2-5 лет (в среднем  $4,4 \pm 0,4$  г.).

С момента приобретения территории самец получает возможность принимать участие в воспроизводстве популяции. В этом смысле оптимальны перспективы у такого молодого самца, который наследует уже обжитую его предшественником территорию вместе со всеми обитающими здесь самками. В красноводской популяции к моменту достижения возраста 5 лет такой возможностью смогли воспользоваться только два самца из восьми, судьбу которых удалось проследить в деталях. Самцы, приобретающие новую территорию, чтобы приступить к раз-

множению, вынуждены в большинстве случаев ожидать наступления половозрелости у обитающих на данном участке молодых самок (подробности см. ниже).

Очевидно, самец сохраняет свои половые потенции до конца жизни. Например, в красноводской популяции самец № 3 в 1989 г. (в возрасте не менее 12 лет) имел обширную территорию, на которой жили четыре взрослые самки разного возраста и две неполовозрелые. Кроме того в том же году мы наблюдали взаимодействия этого самца с молодой неполовозрелой самкой № 161 в пограничной зоне, разделяющей территории самца № 3 и его соседа – самца № 61.

Если на данной территории живет лишь одна самка, в случае ее гибели самец остается холостяком, не предпринимая попыток разыскивать самок за пределами своей территории. Подобный случай "вдовства" мы наблюдали в Гобустане у самца в возрасте около 6 лет; "вдовцом" может оказаться и более молодой самец (табл. 1).

**Онтогенетические траектории самок.** Способность приносить потомство самки кавказской агамы приобретают в возрасте около 3 лет (Атаев, 1985). К этому времени самка должна установить устойчивые персональные связи с определенным самцом и освоить надежное убежище на его территории.

В период, предшествующий вхождению самки в определенную семейную группу, возможны как минимум две тактики ее поведения. Одна из них используется самками, участки обитания которых уже в 1-й год их жизни оказались расположенными в центральных зонах территорий взрослых самцов. Эти самки по мере взросления начинают активно искать контактов с хозяином территории и в дальнейшем автоматически оказываются членами его семейной группы. Примером может служить самка № 103, в 1986 г. впервые отмеченная в возрасте меньше года на территории самца № 56 и остававшаяся здесь до 1989 г. (рис. 2,з-е; табл. 2). В табл. 1, 2 можно найти и другие иллюстрации описанной тактики.

Вторая тактика используется теми самками, которые на 1-м году своей жизни заняли участки обитания на периферии территорий взрослых самцов, в пределах участков нетерриториальных самцов-сателлитов либо в нейтральных зонах, где сексуально активные самцы вообще отсутствуют. Такие самки уже после второй зимовки начинают активно перемещаться в поисках контактов с половозрелыми самцами, рано или поздно останавливая свой выбор на территории того или иного самца. Например, самка № 114, первоначально связанная с территорией самца № 3, в возрасте немногим менее 2 лет постоянно контактировала с этим самцом. Вместе с тем зарегистрированы выход данной самки за пределы территории самца № 3 и "ухаживание" ее (см. ниже) за соседним самцом № 61 (рис. 2,е). Этот эпизод не повлиял на дальнейший выбор самки № 114, которая в итоге осталась в семейной группе самца № 3.

С другой стороны, самка № 117, обитавшая в 1-й год своей жизни на территории того же самца № 3 (рис. 2,д), на следующий год заняла участок обитания примерно в 100 м от первоначального, на периферии территории самцов № 56 и 61 (рис. 2,е). Она имела постоянные убежища на обеих территориях, но контактировала только с самцом № 56, который стал постоянным объектом ее ухаживаний. В следующем году она переместилась примерно на 50 м в сторону и оказалась на периферии участка самца-сателлита № 30. Однако ее взаимодействий с этим или каким-либо другим самцом мы в том году не наблюдали.

Самка № 101, первоначально связанная с территорией самца № 56, в дальнейшем на протяжении 3 лет (1988–1990 гг.) обитала на участке, посещавшемся в разное время двумя взрослыми территориальными самцами (№ 56 и № 36). Самка № 74, державшаяся в возрасте немногим менее 4 лет на временном участке 3-летнего самца № 115, на следующий год перешла на территорию самца № 3 (рис. 2,д,е), за которым стала активно ухаживать при встречах. Наконец, самка № 41, которая после своей второй зимовки держалась преимущественно в

Динамика персонального состава семейных групп в популяции Гобустана

№ агам	Год наблюдений		
	1986	1987	1988
Самец № 41	+	+	+
Самки {	№ 38	+	-
	№ 45	+	+
	№ 66		+*
Всего половозрелых самок	2	2	1
Самец № 42	+	+	+
Самка № 51		+	-
Всего половозрелых самок		1	-
Самец № 52		+	+
Самки {	№ 47	+	+
	№ 48	-	+
	№ 81	+*	+
	№ 90	-	+**
Всего половозрелых самок		1	3
Самец № 56		+	+
Самки {	№ 49	+	+
	№ 50	+	+
Всего половозрелых самок		2	2
Самец № 63		+	+
Самки {	№ 64	+	+
	№ 65	+	+
Всего половозрелых самок		2	2
Самец № V	+	+	+
Самки {	№ 40	+	+
	№ 44	+	+
	№ 87	+*	+
	№ 80	-	+**
Всего половозрелых самок		2	3

\*Второгодки; \*\*первогодки.

периферийной зоне территории самца № 36, посещая при этом участки соседнего самца № 56, на следующий год окончательно обосновалась в районе первоначальной концентрации ее активности, на территории самца № 36. Эти немногие примеры дают достаточно полное представление о динамике пространственно ориентированного и социального поведения самок в первые 3-4 года их жизни.

Своеобразное поведение при ухаживании самок за самцами будет подробно описано в другой работе. В общих чертах оно заключается в том, что при виде самца молодая самка активно сближается с ним и пытается залезть на партнера сверху. Самец, как правило, в первые минуты контакта терпимо относится к этим действиям самки, которая перелезает через самца в разных направлениях и пытается подлезть под него. Затем самец, как правило, ретируется, а самка еще некоторое время преследует его, повторяя описанные действия. Такое поведение вполне обычно у самок младших возрастных групп – даже тех, возраст которых еще только приближается к 2 годам. Оно сохраняется и у половозрелых самок, но почти никогда (за исключением единственного наблюдавшегося случая) не ведет, вопреки ожиданиям, к копуляции. Мы рассматриваем это поведение как важный элемент, способствующий установлению и поддержанию персональных связей между потенциальными половыми партнерами.

Окончательно обосновавшись на территории данного самца, самка использует

здесь одно или несколько убежищ, в которых ночует и проводит жаркое время дня. Часто одна из самок (как правило, самая старшая в семейной группе) делит с самцом-хозяином территории убежище. Мы наблюдали также, как при смене 7-летним самцом постоянного убежища его единственная самка в возрасте 4 лет перешла в новое убежище вслед за ним.

В норме участки обитания самок широко перекрываются, особенно в тех случаях, когда территория самца, в пределах которой они живут, достаточно велика. Однако некоторые самки старших возрастных групп защищают от других самок ближайшие окрестности своего основного убежища и наблюдательного поста и в некоторых случаях – временный кормовой участок. За пределы территории своего самца самка выходит только в поисках места для откладки яиц (если подходящие участки с мягкой почвой отсутствуют на данной территории) и при миграциях на зимовку. Мы не наблюдали переходов самок из одной семейной группы в другую. За 5-летний период исследований красноводской популяции время пребывания взрослых интродуцированных самок на однажды избранных ими участках варьировало от 1 до 5 лет (в среднем  $2,5 \pm 0,6$   $n = 6$ ).

### СЕМЕЙНЫЕ ГРУППЫ

Характер половых отношений в поселениях кавказской агамы можно обозначить как "одновременную территориальную полигинию" (Панов, 1983, с. 149–150). Поскольку на территории самца нередко обитает лишь одна самка, полигиния является факультативной. Число половозрелых самок, живущих на территории самца, может достигать четырех, при среднем значении 1,73 в Гобустане. В интродуцированной популяции под Красноводском число самок в семейных группах увеличивалось по мере стабилизации территориальной структуры. Средние их оценки составили 1,33; 1,86 и 2,43 в 1988, 1989 и 1990 гг. соответственно.

Термин "семейная группа" не вполне точен в том смысле, что обитающая в пределах самцовой территории размножающаяся ячейка лишена сколько-нибудь жестких интегрирующих механизмов. Каждая самка входит в состав ячейки независимо от всех прочих (см. выше), а после оформления ячейки какие-либо персональные и функциональные связи между самками, судя по всему, отсутствуют. Персонализированы лишь отношения самца с каждой из его самок.

Стабильность репродуктивной ячейки определяется в основном, по-видимому, привязанностью каждого ее члена к определенным убежищам и к участку обитания (или территории) в целом. Этим, вероятно, объясняется та легкость, с которой самки принимают нового полового партнера при гибели предыдущего хозяина территории.

В табл. 1 показаны примеры динамики состава семейных групп у самцов красноводской популяции, имевших различные онтогенетические траектории. Так, самец № 36 приобрел первую половозрелую самку и двух неполовозрелых (из числа интродуцированных одновременно с ним) уже в 1-й год после интродукции, а затем гибель этих самок компенсировалась за счет притока молодых самок, родившихся уже на месте интродукции. Только из таких самок сформировались семейные группы самца № 56, освоившего территорию в год интродукции, и неполовозрелого в момент выпуска самца № 6, занявшего пустовавший участок лишь на 3-й год после интродукции. Сходным образом сформировался контингент самок на участке, перекрывавшем периферические зоны территорий двух самцов старших возрастных групп (№ 36 и 56; см. рис. 2); за обладание этим участком конкурировали два самца-сателлита – № 30 и 37. Наконец, на примере самца № 27 показано наследование контингента самок новым владельцем территории после гибели ее предыдущего хозяина.

Как следует из табл. 1, изменения в контингентах самцов и самок в пределах каждой территории независимы друг от друга. В момент наследования террито-

рия самец может оказаться моложе некоторых обитающих в ее пределах самок (как произошло, например, при наследовании самцом № 61 территории самца № 31 – см. рис. 2), а в дальнейшем, с увеличением возраста самца, среди его самок увеличивается доля молодых из пополнения популяции. Быстрое омоложение контингента самок имеет место лишь в популяциях с высокой рождаемостью и выживаемостью молодняка, как это происходит, в частности, в экспериментальной красноводской популяции.

#### ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПОЛО-ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА В ПОПУЛЯЦИЯХ КАВКАЗСКОЙ АГАМЫ

Как следует из сказанного, для кавказских агам характерны выраженная склонность к оседлости, значительная продолжительность жизни и как следствие этого относительно высокое постоянство персонального состава локальных популяций, который меняется главным образом за счет пополнения их молодняком и ежегодной гибели части членов поселения, а не в результате миграций. Вклад каждого из этих факторов (прирост населения, смертность и миграции) мы рассмотрим на примере красноводской интродуцированной популяции, по которой имеются наиболее полные данные.

Общая картина изменений в соотношении неполовозрелых и способных к репродукции ящериц, а также самцов и самок среди половозрелой части поселения показана на рис. 3. Следует напомнить, что в 1985 г. мы имели дело с искусственно сформированной популяцией, в которой преобладание неполовозрелых особей над взрослыми обусловлено произвольностью отбора животных для интродукции. На следующий год соотношение неполовозрелых и взрослых ящериц остается тем же, но уже в 1987 г. численность тех и других уравнивается, а начиная с 1988 г. их соотношение изменяется в пользу половозрелых особей. Сравнение с составом других, естественных популяций, учеты в которых проводились весной (рис. 3), показывает, что преобладание половозрелой части популяций над неполовозрелой является нормой, хотя в разных популяциях и в разные годы соотношение численности взрослых и молодых агам может существенно варьировать. Что же касается соотношения в числе самцов и самок, то оно во всех случаях остается более или менее постоянным, изменяясь от 1 : 1,6 до 1 : 0,7 (см. ниже; табл. 5).

**Прирост населения.** Поскольку в высококсерофитных местообитаниях в районах Красноводска кавказские агамы в конце лета и в начале осени большую часть времени проводят в своих убежищах, нам не удалось получить достоверных данных о численности особей-сеголеток после их выхода из яиц. Абсолютные учеты особей-первогодков мы проводили ежегодно по окончании их зимовки, т.е. уже после того, как численность сеголеток снизилась в результате гибели части из них в первые осень и зиму жизни. Результаты таких учетов, проведенных в весенние месяцы 1986–1990 гг., показаны зачернением на рис. 3.

Можно предполагать, что резкие различия в численности перезимовавших сеголеток в разные годы обусловлены неодинаковой по годам эмбриональной смертностью, гибелью отложенных яиц либо разной выживаемостью самих сеголеток в первую осень и зиму их жизни. К сожалению, сколько-нибудь достоверных данных относительно смертности на этих этапах онтогенеза получить невозможно.

**Выживаемость и смертность кавказских агам после первой зимовки.** Наиболее наглядную картину динамики этих процессов в первые 6 лет жизни агам дают данные по судьбе когорты особей, которые в возрасте немногим менее года (по окончании первой зимовки) были выпущены на экспериментальном участке в окрестностях Красноводска при формировании искусственной популяции. Судьба этих сеголеток (25 экз.) проиллюст-

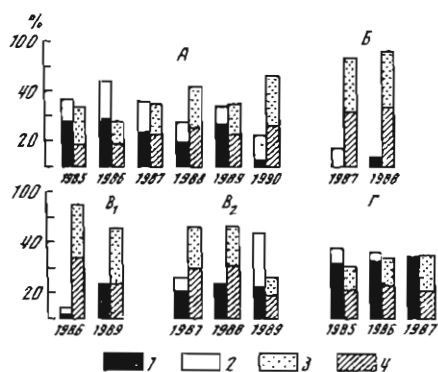


Рис. 3. Половозрастной состав различных популяций кавказских агам (А – Краснодарск, Б – Гобустан; В<sub>1</sub> – Пархай, весна; В<sub>2</sub> – Пархай, осень; Г – Калалигиз): 1 – первогодки, 2 – второгодки, 3 – взрослые самцы, 4 – взрослые самки

рирована в табл. 3. Здесь и далее мы исходим из допущения, что пропадающие из поля нашего зрения особи гибнут, а не эмигрируют.

Как следует из табл. 3, после первой зимовки вероятность гибели или выживания особи в первые 6 лет ее жизни практически не зависит от возраста данной особи. В каждом возрастном классе вероятность дожить до следующего возрастного интервала весьма высока ( $p = 0,72-0,83$ ). Труднее судить о зависимости показателей смертности и выживаемости в этот период от пола, поскольку нам неизвестен половой состав анализируемой когорты в момент интродукции (у годовалых особей прижизненно пол не определяется). Среди особей, доживших до половозрелости, оказалось пять самцов и 10 самок, из которых до конца периода исследований выжили, соответственно, четыре (80%) и четыре (40%).

Высокая выживаемость агам в первые 3 года их жизни подтверждается анализом выборки, представляющей собой объединение когорт сеголеток (прошлого года рождения), пойманных в том же регионе в 1986, 1987 и 1988 гг. (всего 20 особей). Из них до 2-го года дожили 15 (75%) и до 3-го года 13 (65%), что хорошо согласуется с данными табл. 3. Среди этих 13 выживших животных было три самца и 10 самок (при соотношении полов в половозрелой части популяции близком к 1:1 – см. ниже).

Поскольку период исследований был примерно вдвое короче, чем максимальная продолжительность жизни кавказской агамы, оценки выживаемости и смертности особей старше 6 лет оказываются менее определенными. Они базируются на данных по агамам, которые были пойманы и интродуцированы в

Таблица 3

Выживание когорты сеголеток кавказской агамы (красноводская интродуцированная популяция)

Возраст, годы	Число особей, доживших до данного возраста	Часть когорты, дожившая до данного возраста (выживаемость)	Часть когорты, погибшая в течение данного временного интервала	Удельная смертность	Удельная выживаемость
$x$	$f_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$p_x$
1	25	1,000	0,280	0,280	0,720
2	18	0,720	0,120	0,167	0,833
3	15	0,600	0,120	0,200	0,800
4	12	0,480	0,080	0,167	0,833
5	10	0,400	0,080	0,200	0,800
6	8	0,320			

Примечание.  $l_x = \frac{f_{x1}}{f_{x1}}$ ;  $d_x = l_{x1} - l_{x1+1}$ ;  $q_x = \frac{d_x}{l_x}$ ;  $p_x = 1 - q_x$  (по Коли, 1979).

Выживаемость кавказских агам, выпущенных взрослыми в окрестностях  
Красноводска в мае 1985 г. (в скобках – % выживших от численности в прошлом году)

Год наблюдений	1985	1986	1987	1988	1989	1990
Самцы	13(100)	8(61,5)	7(87,5)	6(85,7)	5(83,3)	4(80,0)
Самки	19(100)	6(31,6)	4(66,7)	3(75,0)	3(100)	1(33,3)
Всего особей	32(100)	14(43,8)	11(78,6)	9(81,8)	8(88,9)	5(62,5)

Таблица 5

Выживание половозрелых кавказских агам, помеченных в возрасте 4–6 лет,  
в экспериментальной красноводской популяции

Ориентировочный возраст, годы	$f_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$p_x$
4–6	25	1,000	0,560	0,560	0,440*
5–7	11	0,440	0,120	0,273	0,727
6–8	8	0,320	0,000	0,000	1,000
7–9	8	0,320	0,040	0,125	0,875
8–10	7	0,280	0,120	0,428	0,572
9–11	4	0,160			

\*Значительные потери имели место в год интродукции (см. выше); обозначения те же, что в табл. 3.

местообитания экспериментальной красноводской популяции взрослыми. Возраст этих животных был определен ориентировочно по разработанной нами размерной шкале, которая в отношении агам старших возрастных групп не гарантирует строго однозначных оценок возраста (Зыкова, Панов, 1991). В интересующей нас выборке возраст животных варьировал, согласно упомянутой шкале, от 3 до 11 лет, причем большая часть агам (78%) находилась в возрасте 4–6 лет. Дальнейшая судьба этих животных показана в табл. 4. Максимальная гибель взрослых особей обоих полов (и особенно самок) имела место в год интродукции, чем они, кстати, сказать, существенно отличаются от сеголетов (ср. с табл. 3). В дальнейшем выживаемость взрослых самцов остается постоянной и столь же высокой, как в первые 6 лет жизни. Более высокая вариабельность выживаемости самок является, судя по всему, результатом малой величины выборки.

Чтобы представить эти результаты в более наглядном виде, мы объединили когорты животных, имеющих ориентировочный возраст 4, 5 и 6 лет, и рассчитали (как это сделано в табл. 3) их смертность и выживаемость в последующие 4 года (см. табл. 5). Эти расчеты позволяют ориентировочно оценить динамику интересующих нас параметров вплоть до возраста порядка 9–11 лет.

В итоге всего сказанного мы приходим к заключению, что по крайней мере в возрасте до 8 лет ожидаемая продолжительность жизни кавказских агам остается постоянной от окончания первой зимовки до момента гибели животного от случайных причин (таких, например, как обрушивание свода убежища, промерзание на зимовках, воздействие хищников). Судя по нашим расчетам, снижение вероятности выживания наступает в возрасте порядка 10 лет. Предельный возраст самцов в красноводской популяции составляет 12–14 лет (четыре случая), самок – 9–10 лет (два случая).

С о о т н о ш е н и е п о л о в. Хотя, как следует из описания половых отношений в поселениях кавказской агамы, ей свойственна территориальная полигиния, соотношение полов среди половозрелых особей не отличается от равного.



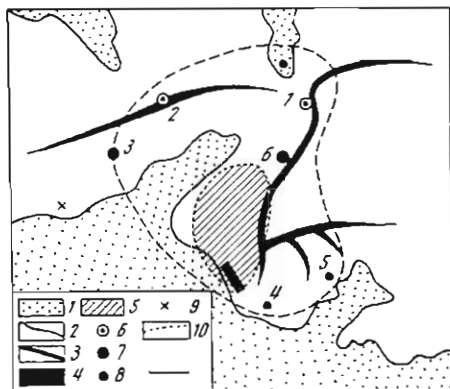


Рис. 4. Освоение новых площадей интродуцированной популяцией кавказской агамы в период с 1985 по 1990 гг. (Краснодарск): 1 – равнинные участки и долины, не пригодные для обитания агам, 2 – контуры возвышенностей, 3 – гребни главных хребтов, 4 – район выпуска, 5 – основная часть интродуцированной популяции, находившаяся под постоянным наблюдением, 6 – демы, основанные выпущенными взрослыми животными, 7 – демы, основанные выпущенными половозрелыми животными, 8 – демы, основанные особями, родившимися в интродуцированной популяции, 9 – единичные встречи агам, 10 – границы популяции в 1990 г. Масштаб – 10 м

Имеющиеся у нас данные по разным частям ареала кавказской агамы приведены в табл. 6.

**Перемещения и расселение.** Как сказано ранее, для кавказской агамы характерна высокая привязанность к однажды избранному участку обитания. Первогодки, пойманные по окончании первой зимовки, затем до наступления половозрелости (т.е. на протяжении 2–3 лет) обычно держались в радиусе около 50 м от места первой поимки. Данные мечения сеголеток до их первой зимовки позволяют предположить, что пожизненный участок обитания агама-первогодок занимает еще в первую осень своей жизни, в возрасте порядка 3–4 мес. Так, из шести сеголеток, пойманных на учетной площадке в урочище Пархай в Западном Копетдаге в начале октября 1988 г., четыре (66,7%) были найдены здесь же следующей весной. Максимальная дальность перемещений неполовозрелых агам не превышает 300 м: самец-первогодок, впервые пойманный до своей первой зимовки в октябре 1985 г., в 1987 г. держался примерно в 200 м от места первой поимки, а весной 1988 г. (с наступлением половозрелости) переместился на 250 м и занял участок в 100 м от той точки, где был впервые пойман 31 мес. назад.

Вместе с тем с увеличением численности популяции неизбежно освоение ею новых пространств, хотя этот процесс, как следует из сказанного, должен идти с небольшой скоростью. На рис. 4 показано расширение ареала интродуцированной краснодарской популяции в период между 1985 и 1990 гг. За это время

Таблица 6

Соотношение числа половозрелых самцов и самок в разных популяциях кавказской агамы (в скобках – общая величина выборки)

Район	Год					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
Гобустан (восточный Азербайджан), весна	–	–	1:1,1(31)	1:0,9(33)	–	–
Западный Копетдаг (Туркмения):						
урочище Пархай:						
весна	–	1:0,9(21)	–	–	1:1,6(13)	–
осень	–	–	1:0,7(19)	1:0,8(16)	1:0,7(10)	–
урочище Калалигёз:						
осень	1:1(12)	1:0,8(18)	1:1,2(11)	–	–	–
Краснодарск, весна	–	1:0,8(20)	1:1(30)	1:1(40)	1:0,9(47)	1:1,2(41)
Суммарно ♂ δ : ♀ ♀	1:0,98 (n = 393).					

агамы, выпущенные на участке площадью около 300 м<sup>2</sup>, освоили район около 25 га. Из семи вновь образовавшихся демов по крайней мере два (точки 1 и 2 на рис. 4) были основаны интродуцированными половозрелыми особями (самец в возрасте около 10 лет и две самки 3 и 4 лет; 4-летние самец и самка, которые сразу покинули место выпуска и в дальнейшем обосновались на расстоянии около 500 м от него. Два других дема (точки 3 и 6) основаны эмигрировавшими из района выпуска неполовозрелыми в то время индивидами (самец-первогодок и две самки в возрасте 1 и 2 лет; самка-первогодок, в дальнейшем нашедшая половых партнеров среди агам, родившихся уже в месте выпуска в 1-й год после интродукции). Наконец, еще три дема (точки 4, 5 и 7) сформировались из потомства интродуцированных агам, т.е. основаны ящерицами, родившимися и достигшими половозрелости в районе интродукции. В 1988 г. (т.е. на 4-й год после интродукции), когда наши учеты были наиболее полными, суммарная численность этих семи демов составляла 33 особи (13 самцов, 14 самок, шесть неполовозрелых агам) при численности особей в центральной части интродуцированной популяции 22 особи (семь самцов, пять самок, 10 неполовозрелых агам).

После того как у индивида установилась постоянная связь с его участком обитания, временный выход за его пределы возможен при миграциях к коллективным зимовочным убежищам (см. выше), а у самок – также при поисках мест для откладки яиц (Данислян, Григорян, 1975; Ананьева, Даниелян, 1987).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для кавказской агамы характерны высокая стабильность размножающегося контингента особей и низкая скорость оборота популяции. Это естественное следствие устойчивой оседлости особей всех половозрастных групп, свойственной виду высокой продолжительности жизни и сравнительно позднего включения животных младших возрастов в процессы репродукции.

Последнее в особенности относится к самцам. Хотя самцы способны к репродукции уже в возрасте немногим менее 3 лет (после третьей зимовки), реально они начинают размножаться, как правило, в возрасте 4–5 лет. Самец приобретает статус производителя только в том случае, если он обзаводится собственной территорией. При этом, однако, особенности социальной структуры поселения (высокая плотность в сочетании со строгой территориальностью самцов, каждый из которых сохраняет контроль над своим участком до конца жизни) приводят к ограниченности вакансий, которые могут быть использованы пополняющими популяцию молодыми нетерриториальными самцами. Исключение части последних из процессов репродукции может в принципе снижать общий репродуктивный потенциал популяции.

Помимо социальных регуляторов роста численности популяции (каковыми оказываются приверженность кавказских агам к жизни в составе плотных поселений и строгая территориальность самцов), быстрому увеличению численности препятствует и относительно медленное пополнение демов новыми членами. При сравнительно высокой плодовитости кавказских агам – по 7–10 яиц в кладках размножающихся самок (Атаев, 1985), лишь небольшая часть новорожденных ящериц переживает 1-й год своей жизни. По нашим ориентировочным подсчетам на основе данных, собранных в красноводской популяции и в западном Копетдаге, еще до начала первой зимовки элиминируется от 69,7 до 97,6% новорожденных агам. Хотя эти оценки могут быть несколько завышены, анализ половозрастного состава всех изученных популяций показывает численное преобладание половозрелой их части над контингентом неполовозрелых особей, что хорошо согласуется с общим выводом о сравнительно низких темпах прироста населения кавказских агам. О том же говорит и чрезвычайно медленное расселение в новые уголья интродуцированной красноводской популяции.

Таким образом, можно заключить, что кавказская агама – хороший пример вида, практикующего типичную *K*-стратегию. Этого следовало ожидать, учитывая крупные размеры кавказской агамы и ее экологические особенности, в частности, ярко выраженную всеядность с преобладанием в составе пищи (по биомассе) разнообразных растительных кормов. Показательно, что у кавказских агам, как и у позвоночных других классов (птиц и млекопитающих), характеризующихся *K*-стратегией, присутствует в составе дема значительное число половозрелых самцов, исключенных из процессов размножения действием зависящих от плотности социальных факторов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Даниелян Ф.Д., 1987. Сезонные миграции кавказской агамы *Stellio caucasicus* Eichwald, 1831 в Армении // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 158. С. 33–38.
- Атаев Ч., 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым. С. 1–345.
- Даниелян Ф.Д., Григорян Э.С., 1975. О численности и миграции кавказской агамы *Stellio caucasicus* Eichw. в Армении // Материалы конф. "Фауна и ее охрана в республиках Закавказья", Ереван: Изд. АН АрмССР. С. 62–63.
- Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н., 1991. Долговременное изучение роста кавказской агамы *Stellio caucasicus* // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 12. С. 81–90.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. С. 1–362.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. С. 1–423.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., 1985. Сравнительная биология степной и кавказской агам (*Agama sanguinolenta*, *A. caucasicus*) бассейна р. Сумбар (Западный Копетдаг) // Растительность и животный мир Западного Копетдага, Ашхабад: Ылым. С. 185–204. – 1986. Заметки о поведении степной агамы *Agama sanguinolenta*. 1. Общие черты биологии, пространственная структура популяции и социальное поведение // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 1. С. 99–109. – 1989. Динамика социальных отношений в популяциях кавказской агамы *Stellio caucasicus* Eichw. // Вопр. герпетол. Киев: Наукова думка. С. 184–185.
- Семенов Д.В., 1989. Пространственная организация популяций пресмыкающихся // Итоги науки и техники. Сер. зоол. позв. Т. 17. М.: изд. ВИНТИ. С. 101–134.
- Stamps T.A. 1988. Conspecific attraction in territorial species // Amer. Natur. V. 131. № 3. P. 329–347.
- Wiley R.H. 1981. Social structure and individual ontogenesis problems of description, mechanism, and evolution // Perspe – ct. ethology. N.Y., L. V. 4. P. 105–133.

ИЭМЭЖ РАН, Москва

Поступила в редакцию  
23 марта 1992 г.

E.N. PANOV, L.Yu. ZYKOVA

#### SOCIAL ORGANIZATION AND DEMOGRAPHY OF CAUCASIAN AGAMA, *STELLIO CAUCASICUS* (SQUAMATA, AGAMIDAE)

*Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology,  
Russian Academy of Sciences, Moscow 177071, Russia*

#### S u m m a r y

A totally marked population (originally 70 individuals, later – up to 100) of Caucasian agama, which has been introduced in an area near Krasnovodsk (SW Turkmenistan) where the species did not occur before, was studied in 1985–1990. In 1984–1989, data on three other marked natural populations were collected in Turkmenistan and Azerbaidjan. On the whole, 426 lizards have been

caught and marked 144 of them were met 237 times during subsequent years. Maximum age was estimated as 12–14 years for males and 9–10 years for females. Both males and females are able to breed at the age of 3 years. Adults live as residents in family groups, one breeding male and 1–4 breeding females per a family group, on the non-overlapping territories guarded by the breeding males. Sex ratio is near to 1:1, so some puberal males do not participate in breeding. They live either within the areas that are not attractive for females, or as satellites on the territories of the family groups. In saturated habitats, such an outsider may acquire his own territory only when the territory becomes vacant after the death of its owner. Having inherited such a territory, the new owner acquires also all the females of the former one. The young females form personal bonds with a particular male prior to their puberty and then become gradually the members of the given family group. The main mortality of new born lizards takes place before the first hibernation. Mortality rate after the first hibernation does not depend on age. Life expectancy begins to decrease after the age of 10 years only. Increase of population number as well as the process of dispersion proceeds very slowly. The species is a typical representative of animals with K-life history strategy.