

УДК 598.113.6:591.526(479.25)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ *DAREVSKIA ARMENIACA* И *DAREVSKIA UNISEXUALIS* В СЕВЕРНОЙ АРМЕНИИ И СРАВНЕНИЕ С БИСЕКСУАЛЬНЫМИ ВИДАМИ

© 2010 г. Э. А. Галоян

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119992, Россия
e-mail: saxicola@mail.ru

Поступила в редакцию 23.10.2008 г.

Род *Darevskia* – разнообразная многовидовая группа, в которую помимо бисексуальных видов входят однополые формы, размножающиеся путем партеногенеза. Дана точная оценка численности и распределения партеногенетических ящериц в различных местообитаниях. В случае симпатрического обитания обоеполого и партеногенетического видов скальных ящериц популяционная плотность партеногенетического вида значительно выше. Между тем в различных местообитаниях плотность популяции одного и того же однополого вида может значительно различаться, что определяется распределением убежищ, укрытий и благоприятных для баскинга и охоты мест.

Скальные ящерицы рода *Darevskia* включают как бисексуальные, так и партеногенетические виды (Даревский, 1967). Для подавляющего большинства представителей рода (исключение составляет *D. praticola*) характерна приуроченность к скальным местообитаниям, где животные находят убежища и удобные для нагревания поверхности, необходимые для регулирования температуры тела. Экологические требования представителей рода различаются по предпочитаемым температурам, влажности и силе связи со скальными биотопами.

Как известно, плотность и пространственная структура популяции часто напрямую связаны с распределением ресурсов (Waser, Wiley, 1979; Huey, Pianka, 1981; Шилов, 2003). В случае ящериц это убежища, места нагрева и пищевые ресурсы. Вместе с тем пространственная структура популяций бисексуальных видов существенно зависит от социо-сексуальных отношений (Панов, 1983). Партеногенетические ящерицы рода *Darevskia* являются удобным модельным объектом, так как сопоставление их с бисексуальными видами того же рода позволяет оценить вклад социальной и экологических составляющих в организацию пространственной структуры популяции.

Оценка популяционной плотности скальных ящериц в большинстве имеющихся работ базируется на качественных наблюдениях. Так, согласно данным Даревского (1967), для партеногенетических видов (*D. unisexualis* и *D. armeniaca*) характерны скопления, приуроченные к выходам скал, тогда как бисексуальные виды таких скоплений не образуют. При этом популяционная плотность партеногенетических ящериц обычно выше, чем бисексуальных. Некоторые количественные данные по этому вопросу приведены в диссертации

Трофимова (1981), но так и остались неопубликованными. По данным автора, соотношение численности партеногенетических ящериц Даля (*Darevskia dahli*) и куринских ящериц (*D. portschinskii*) может достигать 60 : 1. Известно, что популяционная плотность скальных ящериц одного и того же вида может варьировать в разных биотопах, однако пределы этого варьирования и его причины до сих пор описаны не были. Лимитирующие факторы, определяющие пространственное размещение особей и плотность популяции, также остаются не изученными.

Основная задача нашего исследования – сравнить плотность популяций партеногенетических и бисексуальных ящериц в одних и тех же и в сходных биотопах и выявить основные причины различий плотности популяций одного и того же вида в разных местообитаниях, показать влияние различных факторов на популяционную плотность и распределение скальных ящериц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами данного исследования стали три вида скальных ящериц: два партеногенетических – *Darevskia unisexualis* (белобрюхая ящерица) (Dar. 1966) и *D. armeniaca* (армянская ящерица) (Meheily 1909) и один бисексуальный – *D. portschinskii* (куринская ящерица) (Kessler 1878).

В некоторых местообитаниях эти ящерицы живут совместно, однако взрослые особи всегда хорошо отличаются по окраске и характеру рисунка. Белобрюхие ящерицы характеризуются темно-песочной или зеленой окраской верхней стороны тела, при этом височный узор образован параллельными рядами отчетливо выраженных

соприкасающихся черных кружков с беловатыми центрами, один из которых голубого цвета. У армянских ящериц основной фон верхней стороны тела зеленоватый или зеленовато-коричневый (височные полосы состоят из темных колец со светлыми центрами, на некоторых из них голубые глазки). У куринских ящериц верхняя сторона тела серая или коричневатая-серая с сетчатым узором, при этом височные полосы несут 1–4 ряда продольных светлых пятен, которые становятся голубыми в области груди. Во время размножения грудь, брюхо, горло и голова этого вида снизу ярко-желтые, а у самцов в этот период крайние ряды брюшных щитков и примыкающие к ним участки становятся ярко-синими (Даревский, 1967).

Для сравнения с партеногенетическими формами мы использовали также литературные данные по плотности популяции бисексуальной скальной ящерицы Браунера (*Darevskia brauneri* (Meheli 1909)), распространенной в западной части Большого Кавказского хребта (Целлариус, Целлариус, 2001).

Исследования проводились с 21 июня по 3 августа 2007 г. в Армении на двух стационарах: биологической станции Ереванского государственного университета, неподалеку от селения Такарлю ($40^{\circ}37'15.52''$ с.ш., $44^{\circ}33'35.24''$ в.д.), и Дилижанском национальном парке ($40^{\circ}45'0.07''$ с.ш., $44^{\circ}52'0.41''$ в.д.).

В районе биологической станции ЕГУ, где обитают партеногенетические белобрюхая и армянская ящерицы, исследованы три местообитания:

– *разнотравная степь* на высоте 2800 м над ур. м., расположенная в ущелье за поселением Такарлю. По дну ущелья течет ручей, склоны относительно пологи, до $20\text{--}30^{\circ}$. Преобладает ксерофитное растительное сообщество с астрагалом (*Astragalus* sp.), ковылем (*Stipa* sp.), очитком (*Sedum* sp.). Средняя температура в июле в 12 ч дня $20.8 \pm 2.77^{\circ}\text{C}$ ($n = 5$). Солнечный свет равномерно освещает поверхность субстрата. Ящерицы обитают на многочисленных выходах базальта, а в качестве убежищ используют трещины в камнях и скалах.

– *дубово-грабовый лес*, который находится выше в том же ущелье, что и разнотравная степь, на высоте 3000 м над ур. м. По дну ущелья проходит русло ручья, которое частично пересыхает летом. Склоны долины очень крутые – до 50° . Главные лесобразующие породы леса – дуб и граб с примесью рябины и березы. Толщина лесной подстилки, состоящей из опада, достигает 10 см. Средняя температура в июле в 12 ч дня $19.6 \pm 3.0^{\circ}\text{C}$ ($n = 4$). Сомкнутость крон приближается к 100%, хотя встречаются и “окна” (участки, где деревья отсутствуют), ярко освещенные на протяжении всего дня. В качестве убежищ ящерицы используют полости между камнями в высохших участках русла ручья и трещины в выходах базальта.

– искусственное местообитание – плотина на р. Мармарик. Склон протяженностью 600 м состоит из крупных камней, снизу частично подтопленных грязными стоячими водами, местами каменистая гряда прерывается. Средняя температура воздуха в 12 ч дня $21.4 \pm 2.05^{\circ}\text{C}$ ($n = 5$). Плотина целый день равномерно освещена солнечными лучами. В промежутках между камнями множество полостей, в которых ящерицы находят тень и надежное укрытие от многочисленных здесь сорокопутов-жуланов (*Lanius collurio*).

В Дилижанском национальном парке наиболее распространена армянская ящерица, обитающая в разнообразных биотопах: в высокогорных альпийских лугах, где встречается до высоты 3400 м над ур. м.; в дубравах, расположенных на водоразделах, и в ущельях, покрытых широколиственными лесами. Кроме того, в широколиственных лесах вокруг Дилижана обитает обоюполая куринская ящерица. Наибольшее внимание мы уделили исследованию обоих видов в широколиственных лесах на дне ущелий, где текут ручьи. Склоны водоразделов имеют различный наклон: от 30° до 50° , а местами встречаются отвесные выходы горных пород. Основные древесные породы широколиственных лесов – бук, граб и дуб. Русла ручьев и склоны водоразделов покрыты мощным слоем опавших листьев, толщиной 5–10 см. В местах, где поверхность хорошо освещается солнцем, растет густая высокая трава. Температура в лесу в конце июля в 12 ч дня в среднем $21.7 \pm 1.34^{\circ}\text{C}$ ($n = 5$). Освещение неравномерное, некоторые участки на дне ущелья в течение дня освещаются лишь нескольких часов, на другие солнечный свет совсем не попадает. Ящерицы встречаются на скалах и камнях, кроме того, в качестве убежищ они используют стволы поваленных деревьев и полости под отдельно лежащими камнями и между корнями деревьев.

В дневное время суток, когда ящерицы проявляли активность, в ясную теплую погоду проводили маршрутные учеты длиной 500–1500 м. Они проходили в выбранных биотопах: на степном участке, в смешанном лесу, и на каменистом склоне, а также в широколиственных лесах в Дилижане. Общее количество учтенных ящериц 1022. При регистрации ящериц на маршруте записывали вид и возраст (различали ювенильных особей, родившихся осенью предыдущего года, и взрослых животных), глазомерно определяли дистанцию от линии учетной полосы до каждой особи, впоследствии использовали эту величину для определения ширины учетной полосы, и время регистрации каждой особи. Те регистрации, когда ящерицы быстро пропадали из поля зрения или освещение было неудачным, и не удавалось точно определить их видовую принадлежность, исключены из анализа. Число таких встреч не

Плотность (экз./га) популяций в различных местообитаниях

| Вид | Разнотравная степь | Каменистый склон | Дубово-грабовый лес | Широколиственный лес, Дилижан |
|---------------------------|--------------------|------------------|---------------------|-------------------------------|
| <i>D. unisexualis</i> ad. | 5.1 ± 2.26 | 116.9 ± 10.81 | — | — |
| juv. | 0.5 ± 0.25 | 11.4 ± 3.37 | — | — |
| <i>D. armeniaca</i> ad. | 101 ± 10.05 | 195.7 ± 13.99 | 60.2 ± 7.76 | 112.8 ± 10.62 |
| juv. | 4.55 ± 2.13 | 9.1 ± 3.02 | 2.75 ± 1.66 | 16.9 ± 4.11 |
| <i>D. portschinskii</i> * | — | — | — | 5 ± 2.24 |
| Всего | 116.25 | 333.10 | 63.00 | 134.70 |

Примечание. * — бисексуальные виды; “—” — данный вид ящериц в этом биотопе не обитает.

превышало 6% общего количества регистраций. Популяционную плотность ящериц, выраженную в количестве особей на гектар, рассчитывали на учетной полосе по формуле: $n/2ld$, где l — длина маршрута, d — средняя дистанция обнаружения ящериц и n — число учтенных ящериц (Kendeigh, 1944; Равкин, 1969). Ширина учетной полосы в различных биотопах 4–6 м, что связано с возможностью обзора и условиями обитания ящериц. Данная методика сбора материала идентична методике, примененной в работе по *D. brauneri* Целлариуса и Целлариус (2001), что позволяет сравнить полученные данные.

Сравнивая популяционную плотность, пользовались непараметрическим критерием Манн-Уитни. При сравнении реального распределения ящериц на учетной полосе с гипотетическим равномерным пользовались критерием Колмогорова-Смирнова.

Для того чтобы определить зависимость распределения ящериц от условий окружающей среды, маршрут длиной 500 м разбили на 10-метровые участки. На каждом участке отмечали наличие выходов горных пород, освещенных прямыми солнечными лучами, крупных поваленных стволов и травы (наличие — отсутствие фактора оценивалось по двухбалльной системе). При определении зависимости распределения ящериц от условий окружающей среды использовали коэффициент корреляции Спирмена. Все статистические расчеты произведены в программе Statistica 7.0.

Плотность популяций партеногенетических и бисексуальных ящериц

Из таблицы хорошо видно, что средняя плотность популяций ящериц одного вида различается в разных биотопах. Самые многочисленные поселения армянских и белобрюхих ящериц на каменистом склоне плотины, довольно большая численность в разнотравной степи. Лесные условия оказались непригодны для существования бе-

лобрюхих ящериц: в широколиственных лесах разных типов обитают только армянские ящерицы. Хорошо видны различия плотности популяций армянских ящериц в широколиственных лесах Дилижана и в Анкаване. В ущельях в Дилижанском национальном парке плотность популяции армянских ящериц сопоставима с плотностью популяции в высокогорной степи и при этом выше, чем в буково-грабовом лесу. Этот показатель для белобрюхих ящериц на каменистом склоне плотины значительно выше, чем в разнотравной степи ($Z = 2.56$, $p = 0.01$, $n_1 = 290$, $n_2 = 163$). При этом плотность популяции армянских ящериц на каменистом склоне всего в два раза превышает плотность популяции этого вида в разнотравной степи.

Популяционная плотность разных видов может различаться в пределах одного местообитания, что хорошо заметно на плотине, в разнотравной степи и в буково-грабовом лесу. Особенно хорошо выражены различия популяционной плотности между обоеполами куринскими и однополами армянскими ящерицами. Так, в буково-грабовых лесах Дилижана, в одних и тех же условиях, этот показатель для партеногенетического вида на порядок выше, чем для обоеполого, и составляет в среднем 112.8 ± 10.62 и 5 ± 2.24 экз./га соответственно. Различия достоверны ($z = 3.31$, $p = 0.0009$, $n = 7$). Согласно данным Целлариуса и др. (2001) в очень похожих на дилижанские широколиственных лесах Утриша популяционная плотность взрослых ящериц Браунера колеблется в различные сезоны от 5.3 до 12.7 экз./га (Целлариус, Целлариус, 2001), что также значительно ниже, чем у партеногенетических видов.

На плотине численность разных видов однополых ящериц вполне сопоставима (различия гораздо меньше, чем между плотностью популяций куринских и армянских ящериц в лесах Дилижана), хотя в разнотравной степи армянских ящериц достоверно больше, чем белобрюхих ($z = 2.88$, $p = 0.0039$, $n = 6$).

Связь распределения ящериц с факторами

Согласно правилу Тиннемана (видоизмененному правилу Либиха) фактор, сильнее всего отклоняющийся от экологического оптимума, оказывает наибольшее влияние на плотность популяции (Кашкаров, 1945). Отнюдь не ювенильные, а взрослые особи наиболее требовательны к экологическим условиям, что связано с тем, что им необходимы надежные убежища и благоприятные места для баскинга (относительно более крупным особям требуется больше времени и солнечной энергии для эффективного нагревания). Поэтому для понимания причин распределения скальных ящериц в различных биотопах и различий популяционной плотности необходимо оценить совокупность факторов и выявить среди них лимитирующие.

Во всех исследованных биотопах распределение ящериц достоверно отличается от равномерного (тест Колмогорова-Смирнова, $p < 0.001$). На плотине ящерицы регулярно встречаются на каменистых участках, хотя отсутствуют в промежутках между ними (каменистая гряда в нескольких местах прерывается). Таким образом, лимитирующим фактором в данном случае выступает наличие или отсутствие укрытий и убежищ. В разнотравной степи, как и на каменистом склоне плотины, солнечный свет освещает всю поверхность субстрата, поэтому нагревается ящерицы могут где угодно. Животные в этом случае занимают все благоприятные микробиотопы — крупные скалы, камни с углублениями и трещинами. Встречаются группы, состоящие из нескольких особей. Расстояние между убежищами часто превышает 20–30 м.

В широколиственных лесах распределение ящериц тоже в виде пятен (тест Колмогорова-Смирнова, $p < 0.001$). В дубовом лесу Анкавана это связано с неравномерностью освещения и недостатком надежных убежищ: в узком ущелье полог почти полностью скрывает дно от света, а подходящие убежища — большая редкость, так как здесь нет каменистых выходов и относительно мало поваленных стволов деревьев, поэтому в качестве убежищ они используют каменистые наносы в русле ручья. Участки с благоприятными условиями находятся далеко друг от друга, в промежутках между ними ящериц нет.

Недостатка в убежищах (скалах, крупных камнях и поваленных стволах) в Дилижанских широколиственных лесах нет (на всех десятиметровых участках, где были зарегистрированы ящерицы, присутствуют удобные убежища). В относительно холодных лесах животные явно предпочитают открытые места: ящерицы были зарегистрированы только на освещенных в момент учета десятиметровых участках (4 ± 2.4 , $n = 12$), в то время как на

затененных участках трансекты они вообще не были зарегистрированы.

В солнечную погоду с наибольшей вероятностью ящериц можно обнаружить в лесных “окнах”, где отсутствуют крупные деревья, создающие тень, растет густая растительность. Количество ящериц, зарегистрированных в этом биотопе, достоверно положительно коррелирует с наличием вокруг убежищ высокой растительности ($r = 0.62$, $n = 12$, $p = 0.03$).

В случае, когда несколько видов скальных ящериц обитают в одном биотопе, нередко представители разных видов встречаются неподалеку друг от друга, не проявляя при этом агрессивного поведения. Несколько раз наблюдали совместный баскинг армянских и белобрюхих ящериц в непосредственной близости на одном камне. В широколиственном лесу обоеполые куринские ящерицы мирно сосуществует с армянскими ящерицами. В период размножения на партеногенетических самках не обнаружено никаких следов спаривания, полученных в результате взаимодействий с самцами обоеполого вида, тогда как туловище, задние конечности и хвост самок обоеполого вида несут на себе следы челюстей, оставленных самцами (во время спаривания самец довольно грубо хватается самку за хвост, бедра, туловище и крестец, от чего на ее теле остаются характерные синяки и следы челюстей). Таким образом, мы можем заключить, что прямой конкуренции между различными видами скальных ящериц, обитающих в одном биотопе, не существует.

Как известно, партеногенетические ящерицы, в отличие от бисексуальных, способны образовывать скопления в пределах одного микробиотопа — иногда до десятков и даже сотен особей на нескольких квадратных метрах (Даревский, 1967; Даниелян, 1971; Трофимов, 1981). Хотя подобная ситуация скорее исключение, а не правило, полученные данные свидетельствуют в пользу того, что пределы варьирования популяционной плотности партеногенетических ящериц значительно больше, чем у обоеполых. Количество партеногенетических ящериц обычно превышает количество представителей обоеполого вида в случае, когда они сосуществуют в одном и том же либо в сходных биотопах.

Возможность формирования скоплений партеногенетическими ящерицами во многом обусловлена относительно низким уровнем индивидуальной агрессии (Даревский, 1967; Трофимов, 1981; Leuck, 1985). И хотя экологические факторы, в особенности распределение укрытий, убежищ и благоприятных для баскинга мест в значительной степени влияют на пространственную структуру популяций ящериц (Целлариус, 1982; Брушко, 1985, 1985a; Fuentes, Cancino, 1979; Diego-Rasilla, Perez-Mellado, 2003; Gardner et al., 2007), в популяциях обоеполых видов территории

самцов служат каркасом пространственно-этологической структуры популяции в целом (Целлариус, Целлариус, 2006). С этой точки зрения, подробное изучение поведения и экологии партеногенетических ящериц и дальнейшее сравнение материалов с имеющимися данными по обоим видам позволит определить, как именно социальные взаимоотношения и экологические факторы влияют на формирование пространственно-этологической структуры популяции ящериц.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность А.Ю. Целлариусу и Е.Ю. Целлариус, Н.А. Формозову за неоценимую помощь и консультацию во время проведения работ, Б.Д. Васильеву за поддержку и помощь при написании статьи. Также автор благодарен директору биологической станции Ереванского государственного университета Ф.Д. Даниеляну, директору Дилижанского национально парка А.Г. Давтяну и другим сотрудникам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брушко З.К., 1985 Экология серого голопалого геккона в Илийской долине, Южный Казахстан // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 5. С. 715–721. — 1985 а. Убежища желтопузика в горах Боролдай (Южный Казахстан) // Изв. АН Каз. ССР, сер. биол. № 1. С. 33–38.
- Даревский И.С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. 214 с.
- Даниелян Ф.Д., 1971. Сравнительное изучение численности и миграций партеногенетических и бисексуальных скальных ящериц в Армянской ССР // Зоол. журн. Т. 10. Вып. 1. С. 145–147.
- Кашкаров Д.Н., 1945. Основы экологии животных. М.: Учпедгиз. 383 с.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Равкин Е.С., 1969. Ящерицы, как прокормители *Ixodes persulcatus* в Северо-Восточном Алтае // Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука. С. 170–173.
- Трофимов А.Г., 1981. Пространственная структура популяций некоторых партеногенетических и двуполовых скальных ящериц Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. Киев. 170 с.
- Целлариус А.Ю., 1982. Факторы, определяющие состав рациона, динамику активности и пространственное размещение ящериц // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 11. С. 1682–1694.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 7. С. 1–8. — 2006. Формирование и защита индивидуального пространства самцов скальной ящерицы. 2. Территория и территориальные отношения // Зоол. журн. Т. 86. № 1. С. 73–83.
- Шулов А.И., 2003. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Diego-Rasilla F.J., Perez-Mellado V., 2003. Home range and habitat selection by *Podarcis hispanica* (Squamata, Lacertidae) in Western Spain // Folia Zool. V. 52. № 1. P. 87–98.
- Fuentes Eduardo R., Cancino Juan., 1979. Rock-ground patchiness in a simple *Liolaemus* lizard community // J. Herpetology. V. 13. № 3. P. 343–350.
- Gardner M.G., Bull C.M., Fenner A., Murray K., Donnellan S.C., 2007. Consistent social structure within aggregations of the Australian lizard, *Egernia stokesii* across seven disconnected rocky outcrops // J. Ethol. V. 25. P. 263–270.
- Huey R.B., Pianka E.R., 1981. Ecological Consequences of Foraging Mode // Ecology. V. 62. № 4.
- Kendeigh S.C., 1944. Measurement of bird populations // Ecological monographs. V. 14. № 1. P. 67–107.
- Leuck Beth E., 1985. Comparative social behavior of bisexual and unisexual Whiptail Lizards (*Cnemidophorus*) // J. Herpetology V. 19 № 4. P. 492–506.
- Waser P.M., Wiley R.H., 1979. Mechanisms and evolution of spacing in animals // Handbook of behavioral neurobiology. V. 3. Social behavior and communication. N. Y.; L.: Plenum Press. P. 159–223.

DISTRIBUTION OF PARTHENOGENETIC ROCK LIZARDS (*DAREVSKIA ARMENIACA* AND *DAREVSKIA UNISEXUALIS*) IN NORTHERN ARMENIA AND THEIR COMPARISON WITH BISEXUAL SPECIES

E. A. Galoyan

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia
e-mail: saxicola@mail.ru

The *Darevskia* genus is a diverse multispecies group of rock lizards, including not only bisexual, but also parthenogenetic species. Earlier studies showed that sometimes, such parthenogenetic species formed associations of individuals with the high density. The population density and distribution of parthenogenetic and bisexual lizards in different habitats are assessed and compared. The population density of parthenogenetic species is found to be higher than that of bisexual species in the same and similar biotopes. The population density of the same parthenogenetic species in different biotopes can differ. A method for the estimation of lizard distribution related to different factors is proposed. The population density and distribution of lizards are closely related to the differences in the environmental conditions within biotopes and positively correlate with sunspots and the presence of grasses.