

Институт теоретической и экспериментальной физики имени А.И.Алиханова Национального
исследовательского центра "Курчатовский институт", лаборатория №170.
Московская школа на Юго-Западе №1543

«Ревность» полупалого геккона *Hemidactylus triedrus* (Daudin, 1802)

Игорь Зайцев

Ким Дин Он

Научный руководитель:

И. Л. Окштейн

Москва 2019

Оглавление

Титульный лист.....	1
Введение.....	3
Обзор литературы.....	3
Материалы и методы.....	4
Результаты.....	8
Обсуждение.....	12
Выводы.....	13
Благодарности.....	13
Список литературы.....	14

Введение

Как известно, социальное поведение в популяциях Gekkonidae и Lacertidae играет немаловажную роль. Но территориальные взаимодействия и связанные с ними сигналы изучены подробно лишь для немногих видов Lacertinae и Gekkonidae: *Lacerta monticola* (Aragon et al., 2001), *Hemidactylus mabouia* и *Sphaerodactylus nicholsi* (Regalado, 2003a, 2003b), *Lacerta saxicola* (Целлариус, Целлариус, 2005), *Pachydactylus turneri* (Mordvinkin, Okshtein, 2008), *Mediodactylus kotschy* (Галкина, 2018). Для *Hemidactylus mabouia* и *Sphaerodactylus nicholsi* (Regalado, 2003a, 2003b) описаны звуковые, хемосенсорные и визуальные сигналы, также для *Mediodactylus kotschy* (Галкина, 2018) и *Pachydactylus turneri* (Мордвинин и Окштейн, 2008) подробно изучены визуальные сигналы - наиболее заметный способ коммуникации. Наиболее часто используемые визуальные сигналы у большинства Gekkonidae при встрече с агонистом аналогичны и схожи: виляние хвостом (CR, CT, CN и др.), выгибание спины в позе преувеличения (ABD) и поднятие тела над субстратом (BU) – но может изменяться в зависимости от особи и вида. (Carpenter, 1961-1963; Bustard, 1967; Mordvinkin, 2008; Галкина, 2018). Видимо, перечисленные авторы изучали территориальное поведение и иерархию самцов на основании предположения, что активная конкуренция свойственна больше самцам, чем самкам, и это выражается в более разнообразных стратегиях агонистического поведения, тогда как в основе стратегии самок лежит пассивный выбор партнера (Tokarz, 1995; Галоян, 2011). Но из того что изложил в своей работе Галоян «Роль социальных отношений в формировании пространственной структуры поселений бисексуальных и партеногенетических видов скальных ящериц», цитата: «Однако, ряд авторов, исходя из теоретических предпосылок, считает, что репродуктивное поведение и взаимоотношения самок должны быть более разнообразны и что в первую очередь именно стратегии самок определяют успех размножения (Stews, 1998)», можно предположить, что как раз взаимоотношение самок должно иметь более вариативные и разнообразные сигналы и поведенческие акты. В этой же работе Галоян предполагает: «Вероятной причиной агрессивности самок обоеполого вида является конкуренция за внимание территориальных самцов, которые обеспечивают самкам безопасность от домогательств со стороны других самцов». Нас заинтересовала эта гипотеза, потому что ранее не проводилось исследований на тему нарастания агрессии между самками в присутствии самца, то есть примитивной «ревности».

Мы решили изучать *Hemidactylus triedrus* из-за того, что в работе Окштейна с соавторами (2019) было показано, что у *H. triedrus* агонистическое поведение проявляется малым разнообразием ПА. *H. triedrus* – хорошо изученный эндемик, обитающий в Индии (в штатах Карнатака, Андхра Прадеш, Тамилнад, Керала) и на острове Шри-Ланка. Средних размеров, от 15 до 20 см. в длину, довольно толстый геккон с светлым брюхом и преобладающе черными полосками на светло-коричневой спине. На коже спины и хвоста имеются маленькие бугорки. «Обитает в термитниках и больших деревьях (обычно вблизи поверхности земли), в основном в засушливой зоне. Социальное поведение проявляется, когда несколько животных или пар животных разделяют одну и ту же нишу. Разделенные 2-6 яиц

откладываются внутри термитников или в каменных гудах» (Wickramasinghe, Somaweera, 2002). Социальное поведение при столкновении с конкурентом *H. triedrus* аналогично поведению описанных выше *H. mabouia*, *Sph. nicholsi* и др.: выгибание спины (ABD) и пр. Но при этом в работе Окштейна 2019 года «Поведение самцов трёх видов гекконов при парных ссаживаниях» было показано, что особо сильной поведенческой демонстрации у самцов *H. triedrus* нет, вследствие чего нам будет проще распознавать «агрессивные» действия (а именно STR, LEAP, ABD, ABW, PAN, RET) с той или иной стороны.

Вследствие этого мы выбрали целью нашей работы исследовать один из основных факторов, определяющих социальные взаимоотношения – ревность, и ее проявление в популяции самок гекконов *Hemidactylus triedrus* (Daudin, 1802). Словом, «ревность» мы далее обозначаем нарастание агрессивности самок по отношению друг к другу в присутствии самца.

Методы и материалы

Для проведения работы было взято 28 самок и 8 самцов *H. triedrus*. Гекконы были посажены в террариумы (рис. 1, форма террариума – призма с трапецией в основании, передняя грань 30(высота) x 30 см, боковая 30 x 11 см, задняя 30 x 20 см); подогрев осуществляется термошнуром TERRAZONE 80W, поддерживая температуру от 25° до 30° С, дно и 3 стенки террариума покрыты мелким песком. В каждом террариуме находилась непрозрачная перегородка (высота 34 см, ширина 0,5 см и длина – 9,5 см), делящая его на 2 части.

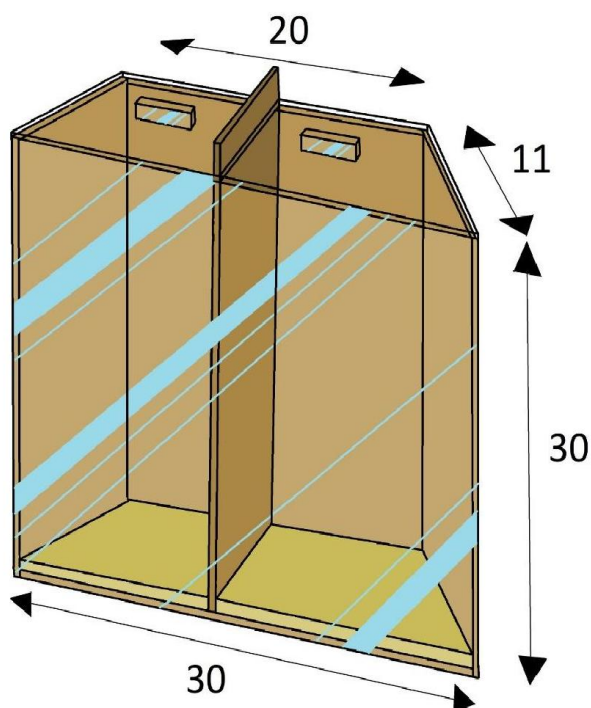


Рис. 1 Рисунок экспериментального террариума

В обеих частях террариума находились кормушки и поилки, которые удалялись на время проведения ссаживаний. Между экспериментами были интервалы от 1 дня до 1 месяца в зависимости от серии экспериментов. Были проведены 4 серии ссаживаний с 28.04.2018 по 02.07.2019. Ход ссаживания записывался на цифровую камеру Sony HDR-CX405, поставленную на штатив. В процессе обработки

выделялись взаимодействия (каким именно образом они выделялись, описано ниже), для каждой секунды которых определялся выполняемый в этот момент поведенческий акт (ПА) у данного геккона, далее эта информация сводилась в таблицу Excel. Список ПА взят из приведенной работы Мордвинкина и Окштейна (2008) и содержит ряд изменений (выделены жирным шрифтом):

Поведенческий акт	обозначение
стойка на выпрямленных ногах с выгнутой спиной	ABD
подергивание в позе ABD	ABK
ходьба в позе ABD	ABW
поднимание/опускание тела над субстратом	BU/BD
раздувание туловища	DAB
отдых	O
крик/подергивание	V
учащённые движения дна ротовой полости	FB
учащенное дыхание (движения грудной клетки)	FR
трогание языком другого геккона	TF
касание геккона головой другого геккона	Y
трогание языком субстрата	TG
вылизывание глаз, морды или других участков тела	TS
пробование языком воздуха	TA
открывание рта	MO
кивание головой	HUD
качание головой в горизонтальной плоскости	HF
поворот головы	HT/HU/HD/ HR
поворачивание головы (слежение) за другим гекконом	WAT
раздувание горла	ET
частое взмахивание хвоста в горизонтальном направлении	CN
частое взмахивание из стороны в сторону поднятым вверх хвостом	CP
движение хвостом из стороны в сторону	CT
дрожание хвоста	CQ
медленное вращение поднятого хвоста	CR
вращение с дрожанием хвоста	CRT

частые взмахи поднятым кончиком хвоста	TH
перестановка лапы	FF
поиск выхода из террариума (несколько последовательных тычков головой в стекло)	SF
копание одной лапой	DG
прыжок	J
ходьба в неопределенном направлении	W
геккон пятится	WB
перемещение от другого самца	WF
перемещение к другому самцу	WT
хождение по другому геккону	WO
круговой поворот на месте (от 90°, если меньше – W)	ROUND
продольное подёргивание тела	K
отступление, уход	RET
продолжительный укус (укусил и держит!)	BITE
выпад (рывок телом вперёд без перестановки лап)	L
один прыжок на другого геккона (с коротким укусом или без)	STR
отпрыгивание от нападающего геккона	LEAP
очень быстрое отступление («паника»)	PAN
поза с приподнятой передней частью тела и опущенным к субстрату тазом	ABF
ходьба в позе ABF	ABG
припадание на передние ноги	FBD
геккон жуёт	G

Табл 1. Общие поведенческие акты гекконов и их условные обозначения

Мы считали, что взаимодействие начиналось с момента, когда один из гекконов подходил к другому либо начинал следить за ним (поворот головы в его сторону) продолжительное время (до 30 сек.), что приводило к любому действию противоположной стороны: WT, WAT. Конец взаимодействия наступал, когда гекконы переставали реагировать на действия друг друга в течение длительного промежутка времени (от 5 мин). Мы внесли изменения в критерии начала взаимодействия, выбранные в работе П. Галкиной (2018) «Поведение средиземноморского геккона *Mediodactylus kotschy* (Steindachner, 1870) при парном взаимодействии», поскольку ПА не всегда вызывали ответную реакцию другой стороны.

Наше первоначальное предположение заключалось в том, что в присутствии самца хозяйка в опыте будет вести себя более агрессивно по отношению к гостю, чем хозяйки в контроле.

1. Серия 1 проводилась с 28.04.2018 по 17.12.2018. В каждом эксперименте участвовали два геккона (самец и самка, далее **хозяйка**, в опыте, две самки в контроле, далее - **хозяйки**) и одна самка за перегородкой во второй половине террариума (далее – **гостя**). В этой серии участвовали 4 такие группы (2 в опыте (A1 и A2) и 2 в контроле (A3 и A4)), всего 2 самца и 4 самки в опыте, и 6 самок в контроле. До начала экспериментов каждая пара, состоящая из самца и самки *H. triedrus* (длина от 110 мм до 120 мм, масса от 4,5 до 7 г.), содержалась вместе более полугода для того, чтобы резиденты привыкли друг к другу. Перед началом опыта изымались кормушки и поилки из обеих частей террариума. Эксперимент начинался после поднятия непрозрачной перегородки и длился 1 ч. 30 мин. В ходе ссаживания пара гекконов-резидентов, находящиеся в одной части террариума, взаимодействовали с другим гекконом (самка-гостя такого же размерного класса), находящимся в другой части террариума. После окончания ссаживания опускалась перегородка, расставлялись кормушки и поилки, а гекконы рассаживались по своим частям террариума. Контролем этого эксперимента служили аналогичные ссаживания, в которых участвовали 3 самки (длина от 90 мм до 120 мм, масса от 3,2 до 4,5 г.). Ссаживания проводились с интервалом 1 месяц, после каждого ссаживания записывались данные о росте гекконов. Всего в серии 1 проведено: в группе A1 – 5 ссаживаний, A2 – 7, A3 – 4, A4 – 4.

2. Серия 2 проводилась с 28.01.2019 по 14.02.2019.

Использовались те же гекконы, что и в серии 1. Интервал между ссаживаниями – 2 дня, было проведено в A1 - 5, в A2 - 4, в A3 - 4, в A4 – 4 ссаживаний.

3. Серия 3 проводилась с 11.06.2019 по 20.06.2019.

Мы заменили самцов из опыта самками, взятыми из контроля, а самцов посадили вместо самок в контроле. Мы предположили, что таким образом исключим из эксперимента фактор индивидуальности. Интервал такой же, как и в серии 2. Всего в серии 3 проведено: в группе A1 – 4 ссаживаний, A2 – 2, A3 – 4, A4 – 3.

4. Серия 4 проводилась с 22.06.2019 по 02.07.2019.

Для этой серии были выбраны новые гекконы, примерно одинакового размерного класса, массой ок. 10 г. и ростом ок. 150 мм. Ссаживания проводились как в серии 2 с интервалом в 2 дня. Участвующие пары самец-самка до начала эксперимента содержались вместе в течение 2х месяцев, и не менее 3 дней перед экспериментами прожили в террариумах для ссаживаний. Контроль в этой серии не проводился. Всего в серии 4 проведено: в группе A1 – 3, A2 – 4, A3 – 4, A4 – 4 ссаживаний.

Суммарно было проведено 65 ссаживаний.

Статистическая обработка производилась в программах R и MS Excel. Мы сравнивали процентное соотношение разных поведенческих актов от взаимодействий, наблюдавшихся на протяжении всех ссаживаний в опыте и контроле (далее – ПВ). Для обработки видео, рисовали метки тушью для ресниц на спине и брюхе гекконов: каждому был присвоен свой собственный знак, самцу – O (в контроле O присваивался второй хозяйке), хозяйке – X, гостю – I.

При проведении экспериментов были найдены мертвые самки в разных террариумах в разное время: но так как трупы находились перед проведением опыта и заменялись новыми гекконами, на ход

ссаживания это не повлияло. Мы нашли 03.06.19 одну из хозяек (X) в террариуме контроля мертвой, потом 10.06.19 в террариуме из опыта нашли мертвую хозяйку (6.06 в A2 вместо самца была подсажена посторонняя самка примерно такого же размера, возможная причина смерти – конфликт этих самок). Причины этих двух смертей неизвестны, так как заметных повреждений на коже гекконов не было обнаружено. 26.06.19 нам пришлось снять с эксперимента пару из второго террариума опыта, потому что у хозяйки были серьезные раны на голове и на хвосте (2 глубоких укуса на голове и 1 – на хвосте). На следующий день хозяйка умерла. (19.06 эта самка в составе пары A2 была пересажена в экспериментальный террариум, до того они долго жили вместе, непонятно с чем могла быть связана агрессия со стороны самца)

Результаты

Мы искали различия между поведением хозяек из опыта и контроля, а также гостей, отдельно в каждой серии и террариуме и во всех сериях вместе, по каждому ПА, являющимся прямым проявлением агрессии и часто встречающемуся, а именно: STR, BITE, LEAP, CR, ABD, ABW, RET, PAN. Но не оценивали особей из контроля и опыта по-разному, потому что мы не нашли различия в весовых классах гекконов, поэтому сравнивали, как если бы все были одинакового размера (U-тест Манн-Уитни, p-value = 0.51)

1. Серия 1

Мы не нашли достоверных различий между поведением самок-хозяек. Единственное, что достоверно отличается, это большее количество совершенных хозяйками из контроля LEAP и ABW (рис. 2, 3) в сравнении с опытом (табл. 2).

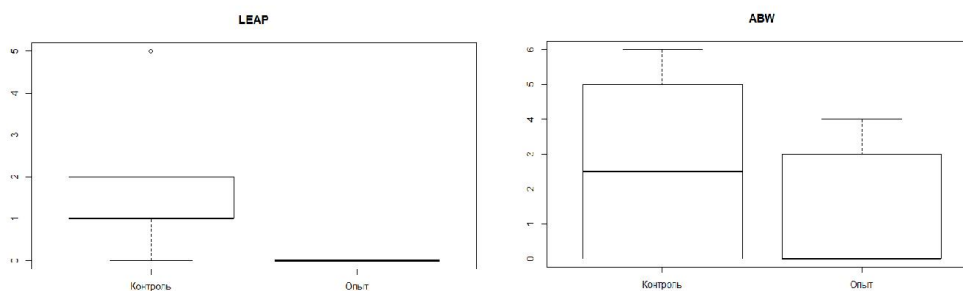


Рис.2 Различие в кол-ве совершенных LEAP и продолжительности ABW у хозяек. Серия 1

	STR	LEAP	CR	BITE	ABD	ABW	RET	PAN
Опыт -Контроль	==	<	==	==	==	<	==	==
Вероятность отсутствия различий (U-тест Манн-Уитни)	p=0.2	p<0.005 (0.00001)	p= 0.98	p= 0.51	p= 0.93	p=0.002	p= 0.85	p= 0.80

Табл 2. Сравнение самок-хозяек из опыта и контроля. Серия 1

Но нами было замечено более «агрессивное» поведение обеих гостей в контроле по сравнению с опытами, что выразилось в достоверном преобладании гостей из контроля по STR, ABD, ABW (табл. 3). Есть достоверное преобладание гостей в опыте по PAN.

Рис.3. Различие в кол-ве совершенных STR и ABD гостями. Серия 1

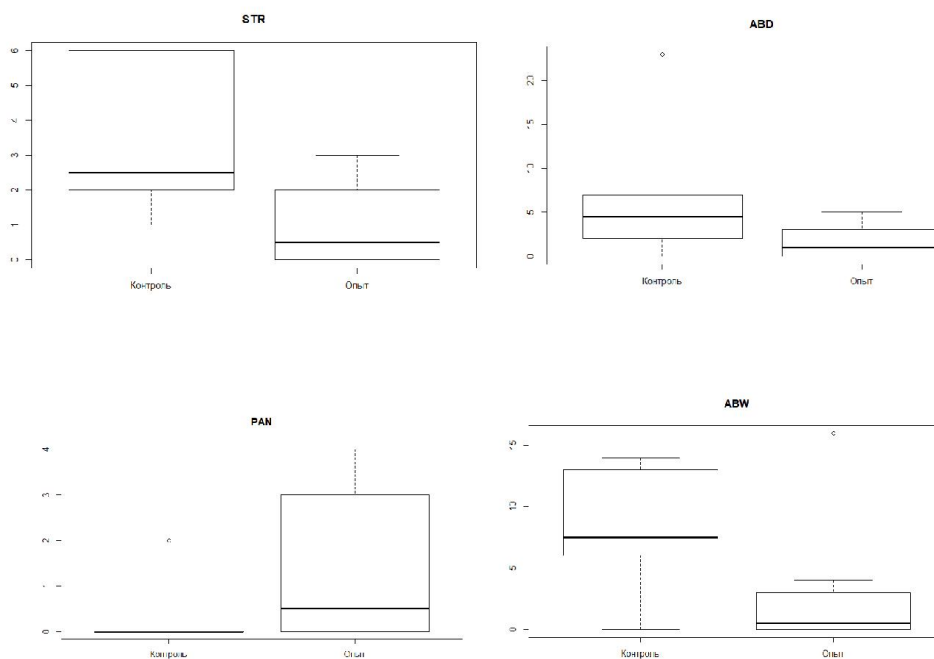


Рис.4 Различие в кол-ве совершенных PAN и в продолжительности ABW у гостей. Серия 1

	STR	LEAP	CR	BITE	ABD	ABW	RET	PAN
Опыт -Контроль	<	====	==	==	<	<	==	>
Вероятность отсутствия различий (U-тест Манн-Уитни)	p=0,002	p=0.4	p= 0.2	p= 0.17	p= 0.03	p=0.0014	p= 0.14	p= 0.05

Табл 3. Сравнение самок-гостей из опыта и контроля. Серия 1

2. Серия 2

Во второй серии мы обнаружили достоверное различие в поведении хозяек, но не такое, как предполагалось. Почти по всем ПА, предполагающим агрессию, преобладают хозяйки из контроля, кроме ABW и PAN (табл. 3, рис. 4, 5).

Рис.6 Различие в кол-ве совершенных STR и LEAP хозяйками из опыта и контроля. Серия 2

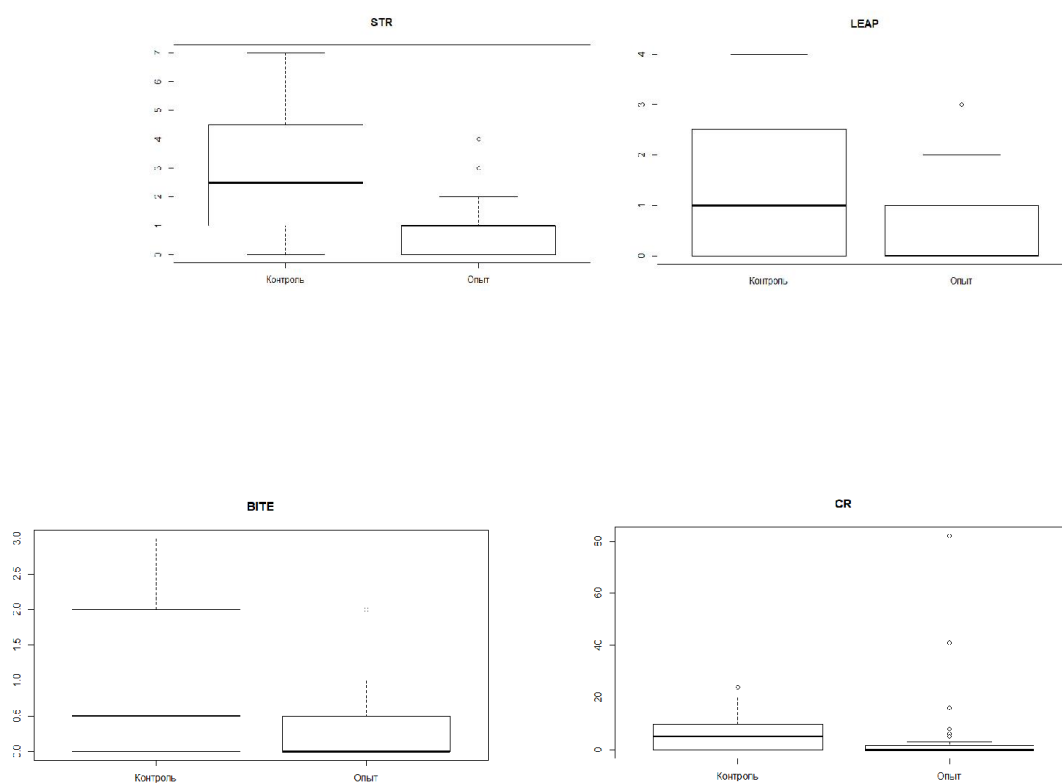


Рис.7. Различие продолжительности CR и BITE у хозяек в опыте и контроле.

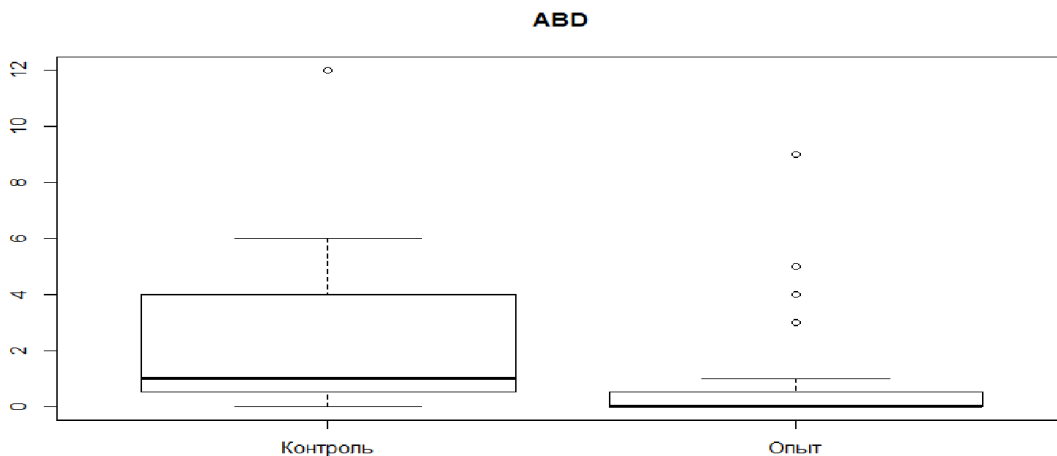


Рис.8 Различие в кол-ве совершенных ABD хозяйками в опыте и контроле. Серия 2

	STR	LEAP	CR	BITE	ABD	ABW	RET	PAN
Опыт -Контроль	<	<	<	<	<	==	<	==
Вероятность отсутствия различий (U-тест Манн-Уитни)	p=0.0004	p<0.01	p=0.03	p= 0.05	p=0.004	p=0.23	p= 0.03	p= 0.13

Табл 4. Сравнение самок-хозяек из опыта и контроля. Серия 2

В поведении гостей мы нашли различия только по ABD и STR

	STR	LEAP	CR	BITE	ABD	ABW	RET	PAN
Опыт -Контроль	<	==	==	==	<	==	==	==
Вероятность отсутствия различий (U-тест Манн-Уитни)	p=0.015	p = 0.16	p= 0.81	p= 0.27	p=0.011	p=0.17	p= 0.67	p= 0.6

Табл 4. Сравнение самок-гостей из опыта и контроля. Серия 2

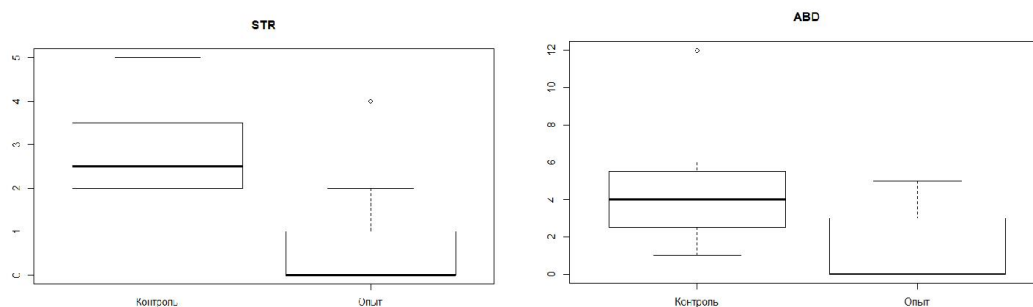


Рис 10. Различие в кол-ве совершенных STR и ABD гостей. Серия 2

3. Серия 3

Мы не обнаружили никакой разницы в поведении хозяек и гостей из опыта и контроля.

	STR	LEAP	CR	BITE	ABD	ABW	RET	PAN
Опыт -Контроль	===	===	===	===	===	==	===	==
Вероятность отсутствия различий (U-тест Манн-Уитни)	p= 0.76	p = 0.423	p= 0.34	p= 0.44	p=0.47	p=0.43	p= 0.44	p= 1

Табл 5. Сравнение самок-хозяек из опыта и контроля. Серия 3

	STR	LEAP	CR	BITE	ABD	ABW	RET	PAN
Опыт -Контроль	===	===	===	===	===	==	===	==
Вероятность отсутствия различий (U-тест Манн-Уитни)	p= 0.95	p = 0.56	p= 0.44	p= 0.52	p=0.94	p=0.62	p= 0.73	p= 0.36

Табл 6. Сравнение самок-гостей из опыта и контроля. Серия 3

4. Серия 4

В серии 4 в качестве контроля мы использовали поведение из контроля 1-ой серии и 2-ой серии из-за отсутствия контроля в серии 4. Но также, как и в 3-ей серии, мы не нашли особой разницы.

	STR	LEAP	CR	BITE	ABD	ABW	RET	PAN
Опыт -Контроль	===	===	===	===	===	===	===	===
Вероятность отсутствия различий (U-тест Манн-Уитни)	p = 0.44	p = 1	p= 0.78	p = 0.118	p = 0.86	p = 0.72	p = 0.12	p = 0.5

Табл 7. Сравнение самок-хозяек из опыта и контроля. Серия 4

Одним из полученных результатов является разработка метода подсчёта нарастания агрессии в серии ссаживаний. Мы ввели **коэффициент нарастания агрессии** (далее **КНА**), который рассчитывается следующим образом. Мы рассматриваем агрессивные ПА одного и того же геккона (STR, LEAP, CR, BITE, ABD, ABW, RET, PAN) в двух последовательных ссаживаниях. Если ПВ для данного ПА во втором ссаживании увеличился по сравнению с первым, КНА у этого геккона увеличивается на 1, если уменьшился – то уменьшается на 1. Поэтому положительное значение КНА означает, что у данного геккона во втором ссаживании по сравнению с первым суммарная агрессивность увеличилась, а отрицательное – что, соответственно, уменьшилась. Таким образом, если в рассматриваемой серии опытов было N ссаживаний, получается N-1 значений КНА (см. табл.). Все значения **КНА** заносим в таблицу, и с помощью U-теста Манн-Уитни, определяем различие между скоростями увеличения/убывания агрессии в опыте и контроле. Благодаря этому методу мы подтвердили существующее различие в скорости увеличения/убывания агрессии у самок в опыте (в среднем для всех опытов КНА в серии последовательных ссаживаний увеличивается) и в контроле (соответственно, в

среднем для всех контролей КНА в серии последовательных ссаживаний уменьшается) ($p < 0.05$, U-тест Манн-Уитни).

		ФЭ		подробно								
A1	опыт 2	1	2	A1	опыт 3	-3	-2	-2	A1	опыт 4	1	-1
0,8		1	-1	-1,7		1	-4	-2	-0,5		-1	-1
		2	0			1	-3	-1				
A2	опыт 2	2	0	A2	опыт 3	0	1	5	A2	опыт 4	4	3
0,8		0	2	2,0					1,7		0	-3
		-1	2								1	5
A3	опыт 2	-6	-6	-6	A3	опыт 3	4	4	A3	опыт 4	4	5
-1,4		5	2	3	2,2		0	-1	2,8		4	-1
		-2	2	-5			1	5			1	4
A4	опыт 2	2	-1	-2	A4	опыт 3	2	-3	A4	опыт 4	-3	1
-0,4		-1	1	0	-0,8		-1	-1	-0,5		0	-1
		0	-4	1			-1	-1			0	0

Манн-Уитни
 $p < 0,05$

Табл 8. Таблица изменения КНА во всех сериях
 Желтым обозначены опыты, в которых участвовали пара и гостя (Разным оттенком обозначены разные террариумы: A1, A2, A3 и A4)
 Зеленым – опыты, в которых задействованы только самки (Контроль)

Обсуждение

1. В серии 1 агрессивность в контроле выше, чем в опыте, у гостей по STR, ABD и ABW, у хозяек – по LEAP и ABW; в серии 2 – у гостей по ABD и STR, у хозяек – по STR, LEAP, CR, BITE, ABD и RET, в сериях 3 и 4 – различий не обнаружено. Серии 3 и 4 отличались от 1 и 2 короткими сроками обитания гекконов в экспериментальных террариумах (пересаженные особи находились в них 3 суток, однако часть особей (хозяйка и гостя из A1, гостя из A2, одна хозяйка и гостя из A3, одна хозяйка и гостя из A4) оставалась на серии 3 в тех же террариумах, что и до этого). Если считать, что присутствие самцов в опытах снижает изначально высокую агрессивность самок, то это объясняет исчезновение различий в серии 3 по сравнению с сериями 1 и 2. А достоверно высокую агрессивность самок в контролях по сравнению с опытами в сериях 1 и 2 нельзя считать просто эффектом привыкания к индивидуальным участкам.

То, что повышенная агрессивность выражается в высоком уровне ПВ лишь некоторых, а не всех агрессивных ПА, объясняется индивидуальностью гекконов. Поэтому мы решили сравнивать не процент использования агрессивных ПА, а возрастание или убывание процента в течение времени. Для этого мы использовали описанный выше метод расчёта КНА (см. Результаты). Мы предполагали, что в случае

существования «ревности» агрессивность будет разной в контроле и опыте, в опыте агрессия будет высокой, а в контроле низкой. В итоге мы нашли разницу не в средней агрессивности, а в скорости изменения агрессии между контролем и опытом, и в среднем, в контроле она убывает, а в опыте возрастает. Это позволяет нам утверждать, что в популяции *H. triedrur* в присутствии самца самки ведут себя иначе, хотя и не обязательно более агрессивно, что может говорить о существовании «ревности».

Наш результат согласуется с одним из выводов Галояна, описанных ранее (см. Введение), и теперь может быть распространён на сообщества *H. triedrur*. Также выводы нашей работы и работы Галояна делают возможным предположение о том, что ревность может быть не только у других видов гекконов, но и ящериц. Это требует доказательств.

Выводы

1) Показано существование «ревности», в смысле возрастания агрессивности у самок *H. triedrur* в присутствии самца, по сравнению с ситуацией присутствия только самок.

2) У самок *H. triedrur* возрастание агрессивности проявляется очень индивидуально: у разных особей оно выражается в увеличении ПВ разных агрессивных ПА (ABW, ABD, STR, BITE и др.) Поэтому целесообразно для сравнения агрессивности и, особенно, направления и скорости её изменения в разных группах, использовать предложенный нами коэффициент **КНА**.

3) В подобных исследованиях желательна большая выборка, чтобы минимизировать влияние фактора индивидуальности на полученные результаты.

Благодарности

Мы благодарим нашего научного руководителя Игоря Леонидовича Окштейна за предоставление материалов для работы и помощь в ее выполнении. Также мы благодарим Сергея Менделевича Глаголева за помощь в распределении и поиске научного руководителя. Отдельно мы благодарим Анастасию Танкову и Дарью Вето за то, что они помогали ставить эксперименты и ухаживали за животными в первые месяцы работы, а также за наставления, которые нам сильно помогли в ходе работы.

Литература

1. Aragon, P. Chemosensory discrimination of familiar and unfamiliar conspecifics by lizards: implications of field spatial relationships between males/ P. Aragon, P. Lopez, J. Martin // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2001. Vol. 50. – P. 128-133.

2. Regalado, R. Roles of Visual, Acoustic, and Chemical Signals in Social Interactions of the Tropical House Gecko (*Hemidactylus mabouia*) / R. Regalado // *Caribbean Journal of Science* – 2003 (a). Vol. 39. No. 3. – P. 307-320.
3. Regalado, R. Social Behavior and Sex Recognitions in the Puerto Rican Dwarf Gecko *Sphaerodactylus nicholsi* / R. Regalado // *Caribbean Journal of Science* – 2003 (b). Vol. 39. No. 1 – P. 77–93.
4. Carpenter, C. Patterns of social behavior of the dessert iguana, *Dipsosaurus dorsalis* / C. C. Carpenter // *Copeia* – 1961(4) – P. 396-405.
5. Carpenter, C. A comparison of the pattern display of *Urosaurus*, *Uta* and *Streptosaurus* / C. C. Carpenter // *Herpetologica* – 1962. 18(3) – P. 145-152.
6. Carpenter, C. Patterns of behavior in three form of the fringe-toed lizards (*Uma-Iguanidae*) / C. C. Carpenter // *Copeia* – 1963(2) – P. 406-412.
7. Tokarz, R. Mate Choice in Lizards: A Review / Richard R. Tokarz // *Herpetological Monographs* – 1995 Vol. 9 – P. 17-40.
8. Wickramasinghe, M. Distribution and current status of the endemic Geckos of Sri Lanka / M. Wickramasinghe, R Somaweera // *The Journal of the Global Gecko Association* – 2002. Vol. 3. No 1. – 13 p.
9. Окштейн, И. Л. Поведение самцов трёх видов гекконов при парных ссаживаниях / Окштейн, И. Л., Галкина П. А., Власова Д. М., Сангатулова Т. Р // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки.* –2019. – № 1 (25). – С. 126–137.
10. Галоян Э. А. Роль социальных отношений в формировании пространственной структуры поселений бисексуальных и партеногенетических видов скальных ящериц : Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 / Галоян Эдуард Арташесович ; МГУ. – М., 2011. – 25 с
11. Мордвинкин Д. Ю. Поведение самцов толстопалого геккона *Pachydactylus turneri* при парных взаимодействиях / Мордвинкин Д. Ю., Окштейн И. Л // *Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М.Никольского.* СПб. – 2008. – С. 308-313.
12. Галкина П. А. Поведение средиземноморского геккона *Mediodactylus kotschy* при парном взаимодействии [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.bioclass.ru/files/def18/galkina.pdf>. – (Дата обращения: 28.08.2019).
13. Целлариус А. Ю. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* (Reptilia, Sauria) / А. Ю. Целлариус, Е. Ю. Целлариус. // *Зоол. ж. (в печати)* – 2005.