

УДК 598.112.3

© 1995 г. Е. Н. ПАНОВ, Л. Ю. ЗЫКОВА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ В КОМПЛЕКСЕ LAUDAKIA CAUCASIA (REPTILIA, AGAMIDAE)

Результаты прижизненного анализа 466 агам, а также 107 музейных экземпляров из Закавказья, Туркменистана и прилежащих регионов подтвердили предположение о видовом уровне дивергенции северных групп популяций номинативной формы *Laudakia* s. *caucasia* и обитающей южнее ирано-афганской *microlepis*. В зонах вторичного контакта *caucasia* и *microlepis* в северном Иране они вступают в гибридизацию. Морфологически сходные популяции Мешедских песков (форма *triannulata*) и нижнего течения рек Сумбар и Атрек имеют гибридогенное происхождение. Они связаны ограниченным потоком генов с популяциями *caucasia* центрального Копетдага. В ареале *caucasia* по признакам внешней морфологии выделяются 6 групп популяций, достигших значительного уровня дифференциации (возможно подвидового). Предполагается, что некоторые из них (из хребтов Кюрендаг и Большой Балхан и из восточного Прикаспия) являются дериватами гибридогенных популяций юго-западного Туркменистана. Для ряда популяций описаны поло-возрастная изменчивость пропорций, фолидоза и окраски.

ВВЕДЕНИЕ

Возрастающий в последние годы интерес к проблемам биологического разнообразия с неизбежностью требует смещения акцентов с таксономических инвентаризаций на уровне линнеевских видов к более тщательному анализу дифференциации в границах самих этих видов: их популяционной структуры, а также событий, происходящих в зонах контакта заметно дивергировавших популяций разного иерархического ранга (локальные популяции, географические популяции с подвидовым статусом, кластеры популяций, дивергировавших до уровня мегаподвидов или полувидов). Практически неизученной остается до сих пор популяционная структура многих массовых видов и в их числе кавказская агама (*Laudakia caucasia* Eichw.).

До недавнего времени этот широко распространенный таксон подавляющее большинство исследователей рассматривали в качестве монотипического вида. Немногие авторы расширяли границы его ареала, объединяя в составе вида *caucasia* s. str., и ирано-афганскую форму *microlepis*, которым в этой схеме приписывали статус подвидов (см. [1, 7]). В качестве самостоятельного подвида в 1984 г. была описана так называемая мадауская агама из Мешедских песков в юго-западном Туркменистане [1, 7]. В ходе многолетних комплексных исследований мы получили очевидные свидетельства фенотипической неоднородности популяций в пределах ареала кавказской агамы в Закавказье и Средней Азии. При этом оказалось, что дифференциация на уровне географической изменчивости в ряде случаев достигает по крайней мере подвидового уровня. Данная работа подводит итог первой стадии этих исследований.

Отловы агам проводили в 1985—1993 гг. в западном Азербайджане (изолированная гора Беюк-Даш в Гобустане в 50 км южнее Баку) и в Туркменистане, в долине р. Сумбар у пос. Шарлоук ($38^{\circ}25'$ с. ш., $55^{\circ}38'$ в. д.), а также в 60 км ниже и в 17 км выше по течению реки; в долине р. Терсакан; в западном Копетдаге близ пос. Кара-Кала в урочищах Пархай и Калалигез, на склонах

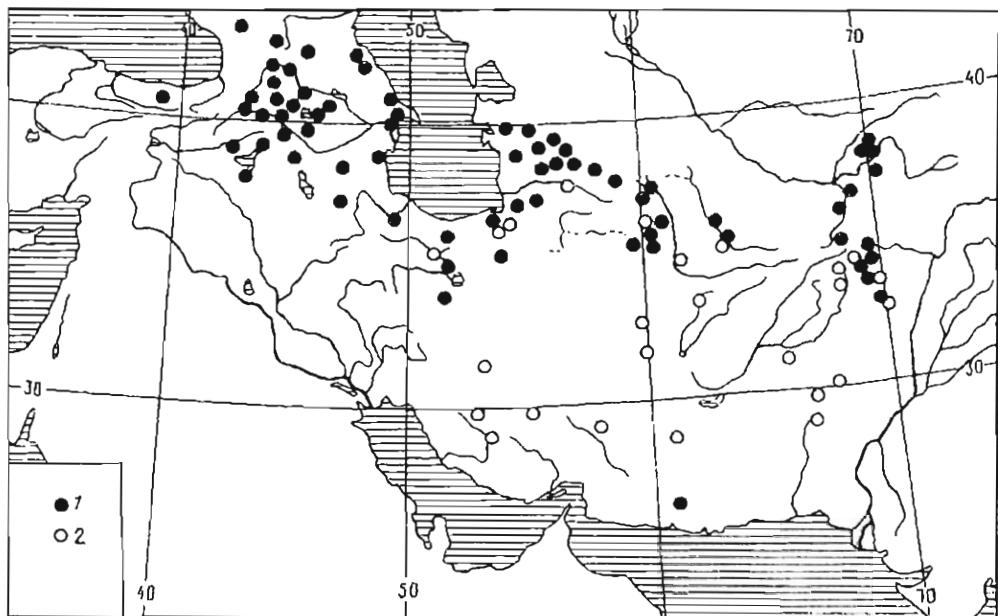


Рис. 1. Ареал комплекса (по [2, 7—9] и материалам Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ). а — районы, экземпляры из которых определены как *Laudakia caucasia*; б — то же, *L. taurica*

изолированной горы Дойран, на северном склоне хребта Монджукли ($38^{\circ}20'$ с.ш., $56^{\circ}18'$ в.д.), в долине р. Айдере ($38^{\circ}24'$ с.ш., $56^{\circ}45'$ в.д.); в Центральном Копетдаге близ пос. Геок-Тепе и в верхнем поясе горы Душак (38° с.ш., 56° в.д.); в отрогах хребта Кызыл-Баир в восточном Копетдаге (застава Махмал: $36^{\circ}57'$ с.ш., $60^{\circ}17'$ в.д.); на западных подступах к хребту Кюрендан ($39^{\circ}05'$ с.ш., $55^{\circ}05'$ в.д.); в Большом Балхане (рис. 1). Всего было поймано 725 особей. На экспериментальных участках, где проводилось долговременное индивидуальное мечение агам, для 150 особей зарегистрирована 281 повторная встреча в годы, следующие за годом отлова. Все данные морфометрии были получены при осмотре и измерении живых особей при помощи металлической линейки и штангенциркуля.

Большую часть отловленных ящериц фотографировали для последующего анализа окраски и некоторых признаков фолидоза. Степень меланиновой пигментации оценивали по фотографиям, накладывая на них прозрачную миллиметровую бумагу и подсчитывая относительную площадь, занятую черными чешуями на квадрате со стороной, равной $\frac{1}{6}$ длины туловища (от шейной складки до основания хвоста) в средней части спины, сбоку от спинной полосы.

Характер окраски спины оценивали в баллах по шкале, разработанной нами для описания характера фона на боках спины, характера и распределения по фону черного рисунка, глазчатых пятен и особенностей окраски спинной полосы.

Фон: однотонный — 1; то же с мелкими черными пятнами — 2; то же с черным ветвящимся рисунком — 3; черный — 4.

Рисунок: мелкий дискретный — 0; мелкий дискретный в средней части спины и крупный дискретный в передней ее части — 1; крупный дискретный — ветвящиеся структуры — 2; ветвящиеся структуры на черном фоне — 3.

Глазчатые пятна: а) крупные — 1, мелкие — 2; б) неясно выраженные — 1, контрастные — 2; в) их ряды слабо намечаются — 1, их ряды явно намечаются — 2, правильные поперечные ряды — 3.

Спинная полоса: а) ее контраст с боками спины слабый (и полоса, и бока светлые) — 1, контраст умеренный — 2, контраст резкий — 3, контраст слабый (и полоса, и бока темные) — 4; б) испещренность спинной полосы в ее передней части

черными отметинами — от очень слабой (1) до очень сильной (6); в) испещренность спинной полосы в ее задней части — от очень слабой до очень сильной (баллы от 1 до 6); г) число светлых отметин, пересекающих спинную полосу, — от 0 (минимальное) до 7 (максимальное). Степень яркости каждой поперечной отметины оценивали по 5-балльной системе (1 — яркость минимальная, 5 — максимальная).

Для каждой особи выводили суммарный балл яркости поперечных отметин и, как и для всех прочих перечисленных окрасочных признаков, высчитывали среднюю для данной популяции. Оценку степени дифференциации популяций по окраске с использованием перечисленных признаков, проводили с применением дискриминантного анализа (программа из пакета Statgraph).

Помимо агам, исследованных прижизненными методами, было просмотрено 107 экземпляров из коллекции Зоологического института РАН (в том числе, все экземпляры из Ирана), Зоологического музея МГУ (92 экземпляра), а также из коллекции Института зоологии Украинской Академии наук (55 экземпляров).

Географически варьируют, хотя и в разной степени, общие размеры и пропорции взрослых агам, некоторые особенности фолидоза и окраски, т. е. практически все составляющие внешней морфологии. Большинство признаков подвержены также изменчивости внутри каждой данной популяции в зависимости от пола, возраста и индивидуальных особенностей особей. Поэтому, прежде чем перейти к описанию географической изменчивости кавказских агам, необходимо оценить размах внутрипопуляционной изменчивости, отражающей влияние возраста и пола на основные показатели внешней морфологии.

ВАРЬИРУЮЩИЕ ПРИЗНАКИ

I. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Возрастная изменчивость общих размеров подробно описана нами в работе [3]. Осенью первого года длина тела (здесь и далее вместе с длиной головы) агам колеблется в пределах 40—62 мм. Первогодки имеют хвост достоверно более длинный, чем взрослые особи. Длина хвоста первогодков не менее чем в 1,5 раза превышает длину тела, чем они достоверно ($p < 0,01—0,001$) отличаются от второгодков и от половозрелых особей. Ящерицы в возрасте двух лет обладают несколько более коротким хвостом, который почти во всех популяциях (кроме популяции Большого Балхана) достоверно короче, чем у особей более зрелого возраста.

У первогодков длина головы составляет 27—30% общей длины (без учета длины хвоста), чем они достоверно ($p < 0,001$) отличаются от половозрелых особей. Однако такого рода различия отсутствуют в популяциях долины р. Сумбар. Наблюдается также тенденция к уменьшению с возрастом относительной высоты головы. В двух популяциях, для которых имеются данные по возрастной вариации этого признака (Большой Балхан и уроцище Пархай), отношение ширины головы к ее высоте у первогодков составляет $1,72 \pm 0,02$ и $1,75 \pm 0,02$, а у взрослых особей $1,88 \pm 0,01$ и $1,80 \pm 0,02$. Различия между возрастными классами высоко достоверны для первой популяции ($t = 7,3$; $p < 0,001$) и недостоверны для второй.

В большинстве популяций (за исключением отдельных популяций западного Копетдага) сеголетки имеют принципиально иной тип окраски, нежели половозрелые особи. Характерная для первогодков окраска частично сохраняется у особей второго года и лишь на третий год уступает место дефинитивной окраске. Эти возрастные изменения удобнее рассматривать вкупе с межпопуляционной изменчивостью окраски, что и будет сделано ниже.

Межполовые различия удается выявить лишь с началом половозрелости, наступающей обычно на третьем году жизни (см. [3, 5]). В пределах каждой возрастной группы самцы в среднем крупнее самок и имеют более длинный хвост. Различия в относительной длине хвоста у самцов и самок статистически достовер-

ны в популяции Гобустана ($t = 2,3; p < 0,01$) и в западном Копетдаге (урочище Пархай — $t = 3,64; p < 0,1$), но не достоверны в популяциях нижнего течения р. Сумбар и Большого Балхана (подробнее — см. ниже). Во всех изученных популяциях самцы имеют относительно более крупную голову, длина которой составляет у них 25—27% общей длины (без хвоста), тогда как у самок этот показатель равен 24—25% (различия высоко достоверны для всех популяций). Кроме того, голова у самцов достоверно шире, чем у самок. Так, в популяции Большого Балхана отношение длины головы к ее ширине у самцов в возрасте 5 лет составляет $1,22 \pm 0,02$, у самок того же возраста $1,29 \pm 0,02$. Высота головы относительно ее ширины также больше у самцов, чем у самок (соответственно 1,71—1,91 и 1,70—1,86 для шести популяций), но межполовые различия ни в одном случае не достигают нижнего порога достоверности.

Мы не обнаружили сколько-нибудь выраженного полового диморфизма в особенностях фолидоза. Однако, говоря о характеристиках покровов, следует отметить значительное развитие так называемой брюшной мозоли и аналогичного образования в области анальных пор (выделения голокриновых желез) у самцов при очень слабом развитии или отсутствии данных структур у самок в большинстве популяций (см. ниже). Что касается окраски, то половой диморфизм очевиден в отношении вентральной стороны, но не обнаруживается явным образом в окраске дорзальных покровов. В моменты эмоционального возбуждения для самцов более, чем для самок, характерно резкое потемнение груди, боков брюшка и пигментированных участков нижней поверхности головы, хотя эта реакция может достаточно интенсивно проявляться и у старых самок.

2. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Размеры и пропорции. К числу географически варьирующих признаков относятся характерная для особей того или иного возраста длина тела (с головой), относительная длина хвоста и конфигурация головы.

Таблица 1

Минимальная длина (мм) тела (с головой) кавказских агам из разных частей ареала

| Регион | Самцы | | Самки | |
|---------------------------------|----------|------------|----------|------------|
| | <i>n</i> | длина тела | <i>n</i> | длина тела |
| Восточный Азербайджан, Гобустан | 52 | 156 | 57 | 147 |
| Иранский Курдистан | 4 | 174 | 1 | 152 |
| Западный Туркменистан | | | | |
| Мешедские пески * | 8 | 159 | 11 | 158 |
| хребет Кюрендаг * | 52 | 150 | 49 | 145 |
| хребет Малый Балхан * | 73 | 156 | 52 | 151 |
| хребет Большой Балхан * | 40 | 148 | 34 | 135 |
| Южный Туркменистан | | | | |
| нижнее течение р. Сумбар | 43 | 151 | 30 | 142 |
| среднее течение р. Сумбар | | | | |
| пос. Кира-Кала * | 13 | 135 | 17 | 122 |
| урочище Пархай | 36 | 132 | 33 | 124 |
| урочище Калалингэз | 19 | 132 | 28 | 139 |
| центральный Копетдаг * | 63 | 139 | 61 | 135 |
| восточный Копетдаг | — | — | 4 | 137 |

* Данные из работы [2].

Таблица 2

Оптическое значение длины хвоста к длине туловища (с головой) у каракозских агам из разных популяций

| Регион | Половозрелые | | Половозрелые (возраст 2 года) | Первогодки |
|--|--|---|---|---|
| | самцы | самки | | |
| Восточный Азербайджан, Гобустан | 1,34±0,02(19); 1,19—1,48 | 1,28±0,01(37); 1,10—1,46 | 1,39±0,01(6); 1,33—1,44 | 1,50±0,01(6); 1,33—1,53 |
| Западный Туркменистан, хребет Большой Балхан | 1,36±0,01(15); 1,28—1,44 | 1,33±0,01(15); 1,25—1,41 | 1,37±0,01(20); 1,28—1,55 | 1,50±0,01(26); 1,38—1,57 |
| Южный Туркменистан нижнее течение р. Сымбар среднее течение р. Сымбар, Узочине Карадаг центральный Копетдаг (пос. Гек-Тепе, г. Душанбе) восточный Копетдаг, застава Махмуд | 1,49±0,03(16); 1,32—1,69 1,48±0,02(9); 1,37—1,55 1,32±0,03(7); 1,20—1,41 1,45±0,02(14); 1,32—1,64 | 1,45±0,02(16); 1,30—1,58 1,48±0,03(8); 1,33—1,64 1,38±0,04(7); 1,19—1,49 1,41±0,02(9); 1,31—1,53 | 1,53±0,02(12); 1,42—1,62 1,57±0,03(6); 1,41—1,63 — 1,64±0,04(4); 1,57—1,74 | 1,62±0,03(5); 1,52—1,70 1,65±0,01(42); 1,51—1,84 — 1,92(1) |

Примечание. Данные средние величины со стандартной ошибкой, величина выборки (в скобках) и размах вариирования. То же в табл. 3.

Таблица 3

Географическая и половозрастная изменчивость по признаку «оптическая величина хвоста головы» (отношение ширины к высоте) у каракозских агам из разных популяций

| Регион | Половозрелые | | Половозрелые животные* | Первогодки |
|---|--|---|--------------------------|-------------------------|
| | самцы | самки | | |
| Восточный Азербайджан, Гобустан | 1,80±0,04(33); 1,68—2,0 | 1,78±0,02(41); 1,62—1,93 | 1,78(3); 1,63—1,9 | 1,75(3); 1,67—1,88 |
| Западный Туркменистан, хребет Большой Балхан | 1,91±0,02(20); 1,81—2,08 | 1,86±0,02(20); 1,75—2,09 | 1,77±0,02(19); 1,62—1,86 | 1,72±0,02(39); 1,58—2,0 |
| Южный Туркменистан нижнее течение р. Сымбар центральный Копетдаг (пос. Гек-Тепе, г. Душанбе) восточный Копетдаг, застава Махмуд | 1,71±0,02(8); 1,64—1,80 1,86±0,02(13); 1,75—2,0 | 1,70±0,05(7); 1,63—1,82 1,82±0,02(11); 1,69—1,92 | — — | — — |
| | 1,83±0,02(16); 1,73—2,0 | 1,80±0,02(18); 1,62—1,93 | 1,83±0,05(4); 1,70—1,90 | 1,93(1) |

* Возраст 2 года.

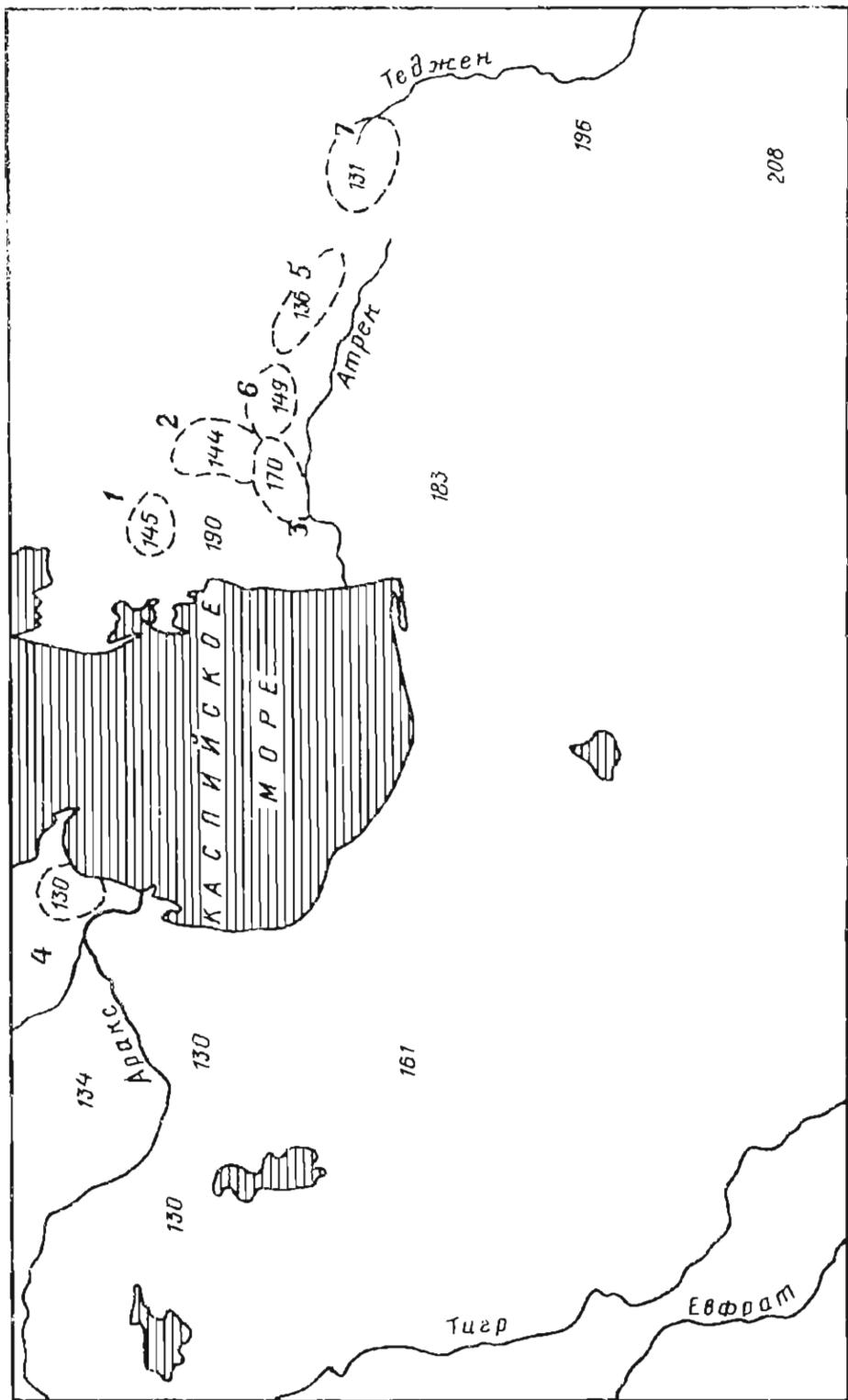


Рис. 2. Распределение агам с различным числом чешуй вокруг середины тела в ареале комплекса. 1 — Большой Балхан, 2 — Кюреннаг, 3 — нижнее течение Р. Сумбар, 4 — восточный Азэрэйджан (Собустан), 5 — центральный Копетдаг, 6 — западный Копетдаг, 7 — восточный Копетдаг. Номера популяций (1—7) соответствуют их цифровому значению в тексте и на рис. 6

Как было показано ранее [3], при ограниченном объеме выборок более адекватным показателем популяционной специфики по данному признаку у животных с постоянным ростом служит не средняя, а максимальная длина тела.

Как следует из табл. 1, наиболее крупных размеров кавказские агамы достигают в Иранском Курдистане: до 168—174 мм. В целом в принятых границах ареала *caucasia* крупными размерами характеризуются ящерицы из его западных участков. Минимальна длина у агам из западных предгорий Копетдага. Далее на восток размеры особей снова увеличиваются, хотя и не достигают столь высоких значений, как на Кавказе, в северо-западном Иране и в некоторых популяциях западного и крайнего юго-запада Туркменистана. Что касается *microlepis*, то, по Бейгу [7], — это ящерица крупных размеров (какие-либо количественные характеристики он не приводит).

Относительная длина хвоста. По этому признаку в ареале кавказской агамы выделяются две группы популяций — длиннохвостые, занимающие юго-западные районы Туркменистана (нижнее течение р. Сумбар, Мешедские пески и западные предгорья Копетдага) и короткохвостые (восточный Азербайджан, Большой Балхан и центральный Копетдаг). При отсутствии значимых различий внутри каждого из этих двух кластеров они высоко достоверно отличаются по данному признаку друг от друга ($t = 10,6$; $p < 0,001$). Как видно из табл. 2, этот показатель наиболее широко варьирует в популяциях Гобустана и низовьев р. Сумбар и наиболее устойчив у ящериц из Большого Балхана. Межполовые различия по относительной длине хвоста имеются лишь в популяции Гобустана: у самцов здесь хвосты достоверно длиннее, чем у самок (см. выше).

Конфигурация головы. Границы варьирования индекса высоты головы (отношение ширины головы к ее высоте) в большинстве изученных популяций близки между собой, но средние в ряде случаев достоверно различаются между популяциями (табл. 3). Наиболее высокоголовые агамы обитают в низовьях р. Сумбар и в восточном Копетдаге, а самые «плоскоголовые» (индекс 2,0) — описаны по Никольскому [4] — в южном Таджикистане. Этот признак послужил одним из аргументов придания агамам из Таджикистана статуса самостоятельного вида *Agama reticulata* Nik.

Признаки фолидоза и другие особенности покровов. В этой группе признаков географической изменчивости подвержены общее число чешуй в покровах, особенности их строения, а также некоторые характеристики вторичных накожных структур — брюшной мозоли и аналогичных мозолеобразных образований в области анальных пор.

Число чешуй вокруг середины тела — один из важнейших диагностических признаков, используемый в систематике комплекса (в частности, при разделении *caucasia* и *microlepis* и при выделении формы *triannulata*). Географическая изменчивость данного признака показана в табл. 4 и на рис. 2.

Фолидоз спинной полосы. Продольная полоса крупных спинных чешуй содержит в разных популяциях от 5—7 до 6—10 чешуй в поперечнике. Средние минимальные значения для разных популяций колеблются от 6,1 до 6,8, средние максимальные — от 6,8 до 7,4. Наибольшее значение среднего числа чешуй ($7,88 \pm 0,19$) приводится для популяции из Мешедских песков [1], но эта величина не отличается достоверно от той, что высчитана теми же авторами для прочих популяций. Мы также не обнаружили статистически подтверждаемого варьирования этого признака на основе анализа наших выборок. У формы *microlepis* число чешуй в поперечном ряду варьирует в пределах 7—11 при среднем значении $8,94 \pm 0,38$ ($n = 5$, отличия соответствующего показателя для мадауской агамы достоверны при $t = 3,5$ и $p < 0,5$).

Варьирование числа чешуй в поперечнике спинной полосы практически у каждой данной особи связано как с изменчивостью размеров чешуй, так и с тем, что спинная полоса подчас имеет неодинаковую ширину в разных ее участках. Иногда при этом спинная полоса, обладающая в норме более или менее параллельными боковыми границами, образует боковые выступы типа фестонов. Это

Таблица 4

Число чешуй вокруг середины тела у кавказских агам из разных популяций

| Регион | <i>n</i> | Размах вариирования | Среднее число чешуй |
|--|----------|-------------------------------|---|
| Закавказье | | | |
| Грузия, Армения, Азербайджан * | 25 | 116—157 | 134,3 ± 2,1 |
| Восточный Азербайджан (Гобустан) | 6 | 125—140 | 129,7 ± 2,4 |
| Иран | | | |
| Иранский Азербайджан * | 9 | 120—145 | 130,0 ± 2,6 |
| Иранский Курдистан * | 4 | 150—175 | 161,3 ± 5,2 |
| Восточный Эльбрус * | 6 | 160—202 ^{2*} | 182,4 ± 6,0 |
| Хорасан * | 5 | 150—215 ^{2*} | 172,0 ± 11,9 |
| Западный Туркменистан | | | |
| Мешедские пески * | 12 | 167—208 ^{2*} | 190,2 ± 3,1 (самцы) 188,2 ± 2,9 (самки) |
| хребет Кюрендаг | 7 | 135—158 | 143,6 ± 3,2 |
| хребет Большой Балхан | 23 | 127—159 | 145,0 ± 1,9 |
| Южный Туркменистан | | | |
| нижнее течение р. Сумбар | 28 | 150—194 ^{2*} | 169,6 ± 2,1 |
| среднее течение р. Сумбар, урочище Калалигез | 18 | 120—170 | 149,3 ± 3,5 |
| верхнее течение р. Сумбар, ущелье Айдере * | 16 | 140—174 | 154,4 ± 2,6 |
| Центральный Копетдаг | | | |
| окрестности пос. Гек-Тепе | 10 | 120—150 | 149,3 ± 3,5 |
| г. Душак | 7 | 115—148 | 132,9 ± 4,7 |
| Восточный Копетдаг | | | |
| окрестности пос. Теджен и Душак | 11 | 126—146 | 131,9 ± 1,9 |
| Афганистан, Пакистан, Иран, форма <i>microlepis</i> | 6 | 190—240 | 212,2 ± 7,2 ^{3*} |
| | 7 | 150—212 117—255 190—239 | 180,0 ^{4*} 197,4 (самцы) ^{5*} 202,8 (самки) ^{5*} |

* С использованием музейных экземпляров. Прочие данные получены при приживленном осмотре агам.

^{2*} Столь высокие значения признака могут указывать на присутствие в данном регионе *microlepis* и гибридов *caucasia* × *microlepis*.

^{3*} Наши данные (по материалам Зоологического института РАН).

^{4*} По данным работы [7].

^{5*} По неопубликованным данным Андерсона (S. Anderson — см. [1]), которые получены, по-видимому (особенно по самцам), на неоднородной выборке (*caucasia* + *microlepis*).

происходит в тех случаях, когда по краю спинной полосы располагаются крупные светлые пятна, выходящие в область боковых мелких чешуй. Латеральные участки таких пятен имеют укрупненные чешуи¹, которые и формируют выступающие боковые лопасти крупночешуйчатой спинной полосы. Этот фенотип в явно

¹ В этом проявляется общая закономерность: депигментированные участки кожи, где бы они не располагались, имеют более крупную чешую, чем соседние, сильно пигментированные зоны.

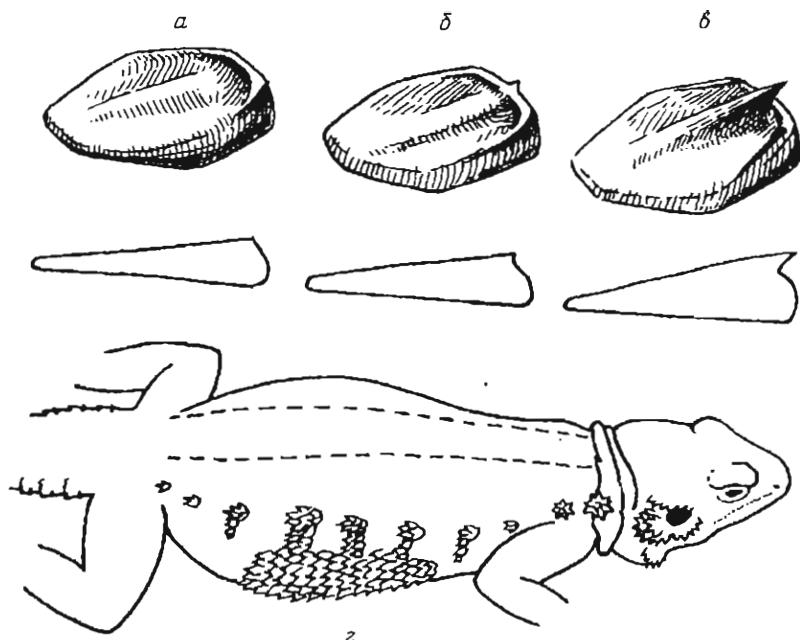


Рис. 3. Варианты строения круглых чешуй спинной полосы (*α — β*) и фолидоз боков туловища (*γ*) у *caucasia s. str.*. Пояснения в тексте

выраженной форме обнаружен только в северо-западной части ареала — в Закавказье и в Иранском Азербайджане. В частности, среди 10 экземпляров из Армении четыре имели отчетливо выраженные фестоны спинной полосы.

Существуют два крайних варианта строения крупных чешуй спинной полосы: 1) асимметричная пирамидка с более или менее округлым основанием, слаженная вершина которой резко сдвинута к задней границе чешуи. Вершина пирамиды лежит на каудальном конце неясно выраженного гребня, расположенного на чешую сагиттально и сходящего на нет ближе к ее переднему краю (рис. 3, *α*); 2) форма чешуи не округлая, а угловатая, с хорошо выраженным гребнем, который переходит в острый шип, нависающий над задним краем чешуи (рис. 3, *β*). Чешуя первого типа по форме может зачастую приближаться ко второму варианту, если вершина пирамиды оказывается более или менее заостренной (рис. 3, *δ*). В покровах одной и той же особи зачастую встречаются чешуи с разной степенью шиповатости, причем сильно меланизированные (черные) чешуи всегда более шиповаты, чем светлые.

Сильно шиповатые чешуи наиболее характерны для агам юго-западного Туркменистана (Мешедские пески, долина нижнего течения р. Сумбар). Хорошо выражены гребни у ящериц из восточного Копетдага и в некоторых популяциях центрального Копетдага. Для всех прочих изученных нами популяций более характерны чешуи без ярко выраженных шипов. Это относится, в частности, и к агамам из восточного Азербайджана (популяция Гобустана).

Юго-восточное Закавказье (Ленкорань, Талыш), Иранский Азербайджан и хребет Эльбрус являются, вероятно, зоной интерградации между гладкочешуйчатыми агамами Кавказа и шиповаточешуйчатыми ящерицами юго-западного Прикаспия. Так, среди девяти экземпляров из Ленкорани у семи чешуя ребристая в разной степени, у двух — гладкая. У восьми экземпляров из Иранского Азербайджана это соотношение равно 1 : 7, а у девяти половозрелых особей из восточного Эльбруса 4 : 5 (материалы Зоологического института РАН).

Далее к востоку, в долине нижнего и среднего течения р. Сумбар, на подступах

к западному Копетдагу локализована другая подобная зона, где отмечен поток генов между «нижнесумбарским» агамами с шиповатой чешуей и гладкочешуйчатыми ящерицами Копетдага. Существование аналогичных зон возможно также в некоторых районах северного Тюзана.

Форма *microlepis* характеризуется гладкой чешуей (коллекции Зоологического института РАН), иногда с присутствием на ней слабо выраженных гребней [7].

Фолидоз боков туловища. Одной из видовых характеристик кавказской агамы (отличающей ее, в частности, от формы *microlepis* — см. [7]) являются кластеры укрупненных чешуй, располагающихся линейно на дорзо-латеральных поверхностях туловища — по одному ряду с каждой стороны. Книзу от таких кластеров идут гребешки чешуй аналогичного строения, которые на латерально-центральных участках туловища сливаются в сплошное поле шиповатых чешуй, напоминающее на ощупь терку (рис. 3, г).

При значительной внутрипопуляционной изменчивости этого комплекса призраков удается тем не менее выявить и определенные межпопуляционные различия. Максимальной степенью выраженности данные структуры характеризуются у агам Кавказа (в частности, в изолированной популяции Гобустана) и в некоторых популяциях центрального Копетдага (верхний пояс горы Душак неподалеку от Ашхабада), где интересующие нас структуры образованы крупными чешуями с ярко выраженным острыми шипами, обращенными каудо-латерально. Глазомерные оценки выраженности данного комплекса признаков с использованием 5-балльной шкалы составляют для этих двух популяций соответственно $2,8 \pm 0,29$ и $3,5 \pm 0,46$.

В минимальной степени описываемые структуры развиты в популяциях, населяющих нижнее течение р. Сумбар и прилежащие к ней с востока предгорья западного Копетдага. Здесь многие структурные элементы рассматриваемого комплекса признаков сильно редуцированы, а сохранившиеся сложены слабошиповатыми либо грануловидными чешуями, полностью лишенными шиповатости. Оценка комплекса признаков не превышает здесь $1,1 \pm 0,06$ баллов. В работе Бейга [7] особо подчеркнуто слабое развитие данных структур у мадауской агамы из Мешедских песков и сходство ее в этом отношении с формой *microlepis* отличительным признаком которой являются гладкие бока тела без укрупненных колючих чешуй. Подобные же особи с относительно однородной мелкой чешуй на боках туловища имеются среди наших сборов из долины нижнего течения р. Сумбар.

Все прочие изученные нами популяции имеют промежуточные значения рассматриваемого комплекса признаков в баллах: $1,6 \pm 0,65$ для популяции центрального Копетдага из окрестностей пос. Тюз-Тепе и $1,8 \pm 0,18$ для популяции Большого Балхана. У агам из восточного Копетдага данные структуры хорошо развиты, но сложены грануловидными чешуями, полностью лишенными шиповатости.

Фолидоз хвоста. Исследование географической изменчивости числа чешуй вокруг IX—Х кольца хвоста (считая от туловища) и частоты присутствия в хвосте так называемых дополнительных чешуй, которые могут подчас образовывать третье кольцо чешуй в данном сегменте хвоста [6] показало, что по первому признаку заметно выделяется популяция из Мешедских песков, где насчитывается в среднем 22,85 чешуй в IX—Х кольце хвоста против 19,85 в выборке из прочих популяций [1]. Нетрудно ожидать, что этот признак должен положительно коррелировать с числом чешуй вокруг середины тела. И действительно, среди изученных нами популяций число чешуй вокруг хвоста максимально в популяциях из долины нижнего течения р. Сумбар, которые по количеству чешуй вокруг середины тела приближаются к агамам из Мешедских песков. Однако отличия сумбарских агам по этому признаку от популяций западного Копетдага, Большого Балхана и Закавказья (Гобустан) малы и статистически не достоверны (см. [6]).

Данные по частоте встречаемости дополнительных чешуй в покровах хвоста сведены в табл. 5. Следует отметить общее правило — появление у ряда особей

Таблица 5

Доля особей (%) с разной степенью развития фенов «дополнительные чешуи» и «тройные кольца» в покровах хвоста у кавказских агам из разных популяций

| Регион | n | Дополнительные чешуи | | | Тройные кольца | |
|---|-----|----------------------|-------------------|-------------------|----------------|-----------|
| | | отсутствуют | <10 на одну особь | >10 на одну особь | незамкнутые | замкнутые |
| Закавказье | 100 | 93,0 | 5,0 | 2,0 | — | — |
| Северо-западный Иран | | | | | | |
| Иранский Азербайджан | 5 | 80,0 | — | 20,0 | — | — |
| Иранский Курдистан | 3 | — | 100,0 | — | — | — |
| Восточный Эльбрус | 5 | 40,0 | 20,0 | 20,0 | — | — |
| Западный Туркменистан | | | | | | |
| Мешедские пески | 27 | — | 14,8 | — | 7,4 | 77,8 |
| хребет Кирендаг | 25 | 56,0 | 16,0 | 16,0 | 8,0 | 4,0 |
| хребет Большой Балхан | 90 | 73,3 | 24,4 | 2,3 | — | — |
| Южный Туркменистан | | | | | | |
| нижнее течение р. Сумбар | 81 | 13,6 | 16,0 | 32,1 | 21,0 | 17,3 |
| среднее течение р. Сумбар, урочище Калалигез | 57 | 57,8 | 26,4 | 14,0 | 1,8 | 1,8 |
| верхнее течение р. Сумбар, ущелье Айдере | 15 | 46,7 | 20,0 | 20,0 | 13,3 | — |
| центральный Копетдаг, окрестности пос. Геок-Тепе и Гермаб | 23 | 73,9 | 17,4 | 8,7 | — | — |
| восточный Копетдаг, окрестности пос. Теджен и Душак | 11 | 90,9 | — | 9,1 | — | — |
| плато Карабиль, урочище Пелентговели | 4 | 75,0 | 25,0 | — | — | — |
| Северо-восточный Иран, Хорасан | 11 | 90,9 | 9,1 | — | — | — |

немногочисленных (зачастую одиночных) дополнительных чешуй в проксимальных сегментах, начиная с V со стороны туловища, и увеличение их числа в сегментах, расположенных дистальнее. В случае многочисленности таких чешуй они складываются в незамкнутые либо замкнутые третий кольца [6]. В максимальной степени этот комплекс признаков выражен у агам из юго-западного Туркменистана (Мешедские пески, долина - нижнего и среднего течения, р. Сумбар). По мере удаления от этого региона к западу, востоку и северу частота встречаемости дополнительных чешуй уменьшается, причем на трансекте долины р. Сумбар — восточный Копетдаг эти изменения носят достаточно выраженный клинальный характер [6].

Степень развития брюшной мозоли и мозолистых образований в области анальных пор. По нашим данным, в 7 из 10 популяций мозолеобразные выделения голокриповых желез на брюхе (брюшная мозоль) обнаружена только у самцов. В трех популяциях (долина нижнего течения р. Сумбар, Большой Балхан, предгорья

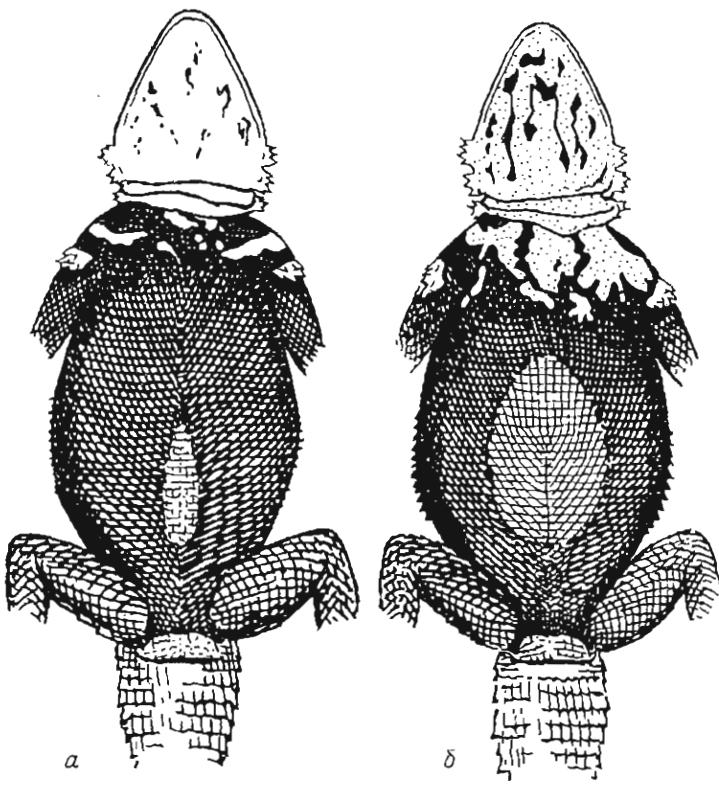


Рис. 4. Окраски нижней стороны взрослых самцов из юго-западного Туркменистана (a) и из восточного Азербайджана (b). Токами показан оранжевый налет на голове и на светлом рисунке груди. Пояснения в тексте

восточного Копетдага у заставы Махмал) такие мозоли, хотя и меньших размеров, найдены у самок: у шести из 14 в первом регионе (42,8%) у 13 из 56 (23,2%) — во втором и у двух из трех (33,3%) — в третьем. В этой связи стоит подчеркнуть, что присутствие брюшной мозоли у самок — обычное явление у формы *microlepis*, причем в ряде случаев это образование развито у самок в не меньшей степени, чем у самцов. Самки *microlepis*, подобно самцам, в норме имеют также аналогичные структуры в области анальных пор [7], что обнаружено и у всех осмотренных нами агам из указанной точки в восточном Копетдаге. В остальных изученных нами популяциях самки неизменно лишены мозолеобразных образований в области анальных пор.

Брюшная мозоль самцов варьирует географически в отношении ее размеров и формы. Размеры этого образования в каждой данной популяции в целом положительно коррелируют с величиной их обладателей. Эта зависимость, однако, не сохраняется при анализе смешанных выборок из разных популяций. Например, у изученных самцов из Гобустана при средней длине их тела $142,4 \pm 1,1$ мм ($n = 69$) размеры брюшной мозоли составляли в среднем $35,9 \times 18,6$ мм, а в выборке самцов из долины нижнего течения р. Сумбар при очень близкой средней их длине ($139,0 \pm 2,1$ мм; $n = 15$) средние значения размеров брюшной мозоли были почти вдвое меньшими — $24 \times 7,6$ мм. Различия по размерам самцов не достоверны, по величине мозоли достоверны при $p < 0,001$ (по длине $t = 8,75$, по ширине $t = 13,25$). Кроме того, у гобустанских агам брюшная мозоль имеет более округлую форму (отношение длины к ширине составляет в среднем $2,0 \pm 0,05$), а у сумбарских — более удлиненную в передне-заднем направлении (соответствующее значение индекса округлости $3,3 \pm 0,2$; рис. 4).

Подобно самцам из Гобустана с их очень крупными абсолютными (до 43— 45×22 —25 мм) и относительными (длина мозоли: длина тела = 4,0) размерами брюшной мозоли, сильно развитыми структурами этого типа обладают самцы из западных участков ареала комплекса, в особенности из Иранского Курдистана (максимальные размеры мозолей до 48 — $56 \times 23 \times 35$ мм). Гораздо меньше развиты брюшные мозоли самцов в других изученных популяциях, где отношение длины тела к длине мозоли составляет от $5,5 \pm 0,02$ в Большом Балхане ($n = 24$) до $6,1 \pm 0,64$ в центральном Копетдаге ($n = 12$) и $8,0 \pm 1,0$ в некоторых точках западного Копетдага (северный склон хребта Монджуклы, $n = 7$). В этих регионах абсолютные размеры брюшной мозоли не превышают 33 — 35×16 — 18 мм.

Форма брюшной мозоли у агам рода *Laudakia* может служить важным диагностическим признаком [7]. В связи с этим любопытны клинальные изменения отношения индекса округлости этого образования на трансекте от нижнего течения р. Сумбар ($3,3 \pm 0,2$) через западные предгорья Копетдага ($2,9 \pm 0,3$ и $2,8 \pm 0,2$ для двух выборок из 7 и 15 самцов) до центрального Копетдага ($2,2 \pm 0,1$; $n = 12$). Близкие к последней цифре значения индекса округлости брюшной мозоли мы находим в северо-западных участках ареала комплекса — в хребтах Юрендаг ($2,3 \pm 0,08$; $n = 13$) и Большой Балхан ($2,3 \pm 0,09$; $n = 24$). Иными словами, характерная лишь для одной популяции (нижнее течение р. Сумбар) удлиненная форма брюшной мозоли изменяется на более округлую к востоку (центральный Копетдаг), к северу (Юрендаг, Большой Балхан) и к западу (северо-западный Иран, Закавказье) от ареала указанной популяции. У *microlepis* размеры брюшной мозоли 28 — 29×12 — 13 (2 экз.). Форма ее более округлая, чем у сумбарских агам: «индекс округлости» $2,3 \pm 0,9$. Почти такие же размеры (28 — 30 ± 11 — 13) и форма ($2,4 \pm 0,10$) брюшной мозоли у *trianpolata*.

Окраска спины. В наибольшей степени географической изменчивости подвержена окраска спины. Частично варьируют и цвет головы, а также рисунок на покровах ееentralной поверхности и на груди.

Окраска спины. У годовалых животных рисунок на спинной стороне имеет в целом регулярный характер. По бокам спинной полосы расположены двумя продольными параллельными рядами черные отметины — по восемь в каждом ряду. Расположение пятен двусторонне-симметричное в передней части спины, но симметрия нарушается начиная с их IV пары. В большинстве случаев эти отметины имеют небольшие размеры и неправильную форму (рис. 5, г), но подчас выглядят как глазчатые пятна (рис. 5, е). В популяции Большого Балхана описываемые черные отметины сильно увеличены, зачастую объединяются друг с другом попарно (и даже с элементами соседних пар) и тем самым образует своеобразный крупноглазчатый рисунок на поверхности всей спинной полосы (рис. 5, а, г).

У первогодков из популяций Копетдага от каждой черной отметины отходит латерально, более или менее перпендикулярно по отношению к спинной полосе, цепочка глазчатых пятен с частично пигментированными «сердцевинами». В идеале таких поперечных рядов должно быть по восемь с каждой стороны спины. Между ними и параллельно им располагаются ряды глазчатых пятен с делигментированными сердцевинами — по семь с каждой стороны. В результате ящерица выглядит поперечнополосатой, несмотря на то что эти пятна в цепочках располагаются, как правило, не строго линейно (см. рис. 5, е). Аналогичным образом окрашены первогодки в других популяциях с той разницей, что в составе всех поперечных цепочек абсолютно доминируют глазчатые пятна с делигментированной сердцевиной. Помимо указанных межпопуляционных различий в рисунке у сеголеток из разных популяций заметны различия в окраске фона — темно-серого (иногда с прозеленью) у животных из Копетдага и буровато-песочного разных оттенков из других популяций (см. рис. 5, г — е).

На второй год жизни происходит уменьшение меланизации в области спинной полосы и передней части тела, но более меланизированной становится окантовка светлых пятен в средней и задней части боков спины (см. а и б на рис. 5). В

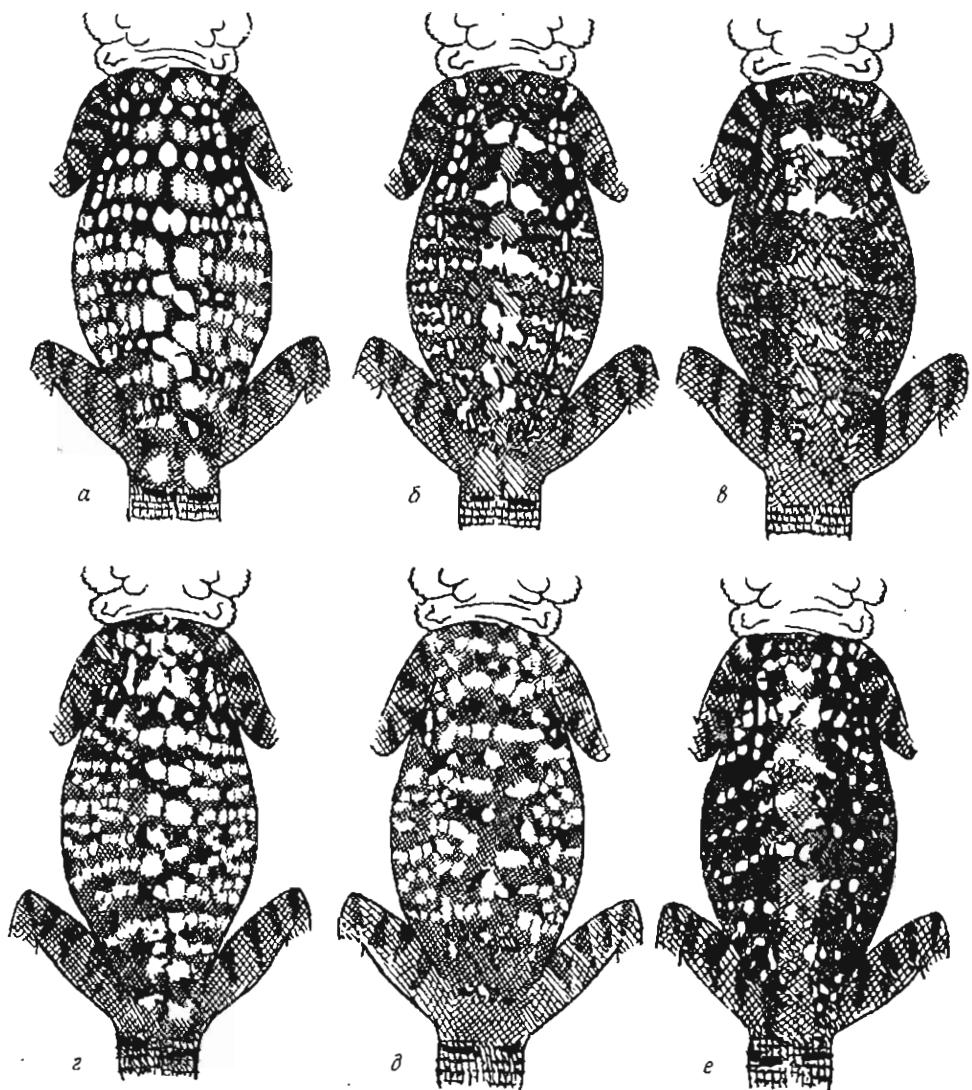


Рис. 5. Ювенильная окраска кавказских агам и преобразование ее в дефинитивную окраску. *а* — идеализированная схема окраски первогодка (максимально меланизированный вариант, близко соответствующий окраске некоторых экземпляров из популяции Большого Балхана); *б* — окраска полувзрослой агамы из популяции Большого Балхана, пережившей две зимовки; *в* — дефинитивная окраска той же особи; *г* — типичная окраска годовалой агамы из популяции Большого Балхана; *д* — то же из долины нижнего течения р. Сумбар; *е* — то же из западного и центрального Копетдага

результате ряды глазчатых пятен начинают более контрастно выделяться на основном буровато-песочном фоне.

На третий год жизни первоначально замкнутая окантовка отдельных пятен частично разрушается, а частично сливается с окантовками соседних пятен, превращаясь в ломаные и ветвящиеся линии (см. рис. 5, *в*). Ящерица приобретает дефинитивную окраску взрослой особи — с относительно слабым развитием меланинов в области спинной полосы и с рисунком случайного, нерегулярного характера по бокам спины. Между черными линиями этого рисунка располагаются зоны с первоначальным цветом фона, характерным для первогодков, и более светлые участки (грязно-белые, желтоватые либо бледно-оранжевые), локализованные в местах расположения светлых глазчатых пятен у первогодков. Там, где

у первогодков размещались обширные меланизированные зоны, в дефинитивном рисунке обнаружаются многочисленные мелкие кластеры черных чешуй, образующие своеобразный рисунок из мелких точек и коротких прямых либо ломаных линий.

В отличие от всех прочих популяций агамы из западного Копетдага имеют дефинитивную окраску того же типа, что и особи на первом и втором году жизни. Параллельная географическая изменчивость ювенильной и дефинитивной окрасок во многом связана с тем обстоятельством, что каждая особь имеет свой индивидуальный паттерн окраски, сохраняющийся постоянно от момента рождения до смерти (данные по индивидуально меченым животным). С возрастом меняется лишь интенсивность развития меланинов на том или ином участке покровов спины (см. рис. 5, а — в). Такого рода изменения минимальны в онтогенезе агам из западного Копетдага.

При анализе географической изменчивости дефинитивной окраски спины удобно рассматривать в качестве двух разных комплексов признаков окраску боков спины и спинной полосы. На рис. 6 показана типичная окраска боков спины в восьми группах популяций. Общий тип рисунка имеют популяции из разных районов западного Туркменистана (рис. 6, 1—3), обладающие светлой — буровато-серой, зеленовато-серой, песчано-оливковой либо песчаной окраской фона. Среди них наибольшей степенью меланиновой пигментации отличается популяция из Большого Балхана (рис. 6, 1). Заметно светлее агамы из долины нижнего течения р. Сумбар (рис. 6, 3). Ящерицы с хребта Кюрендаг и прилегающих к нему районов (рис. 6, 2) имеют как бы промежуточную окраску между балханскими и сумбарскими — очень светлую с сильным развитием меланизированного рисунка в передней части спины.

Резко отличаются по характеру рисунка от представителей перечисленных популяций агамы из западного (рис. 6, 5) и центрального Копетдага (рис. 6, 6). Для них характерен меланистический тип окраски с темным (аспидно-серым, буро-серым или зеленовато-серым) фоном, на котором у многих особей резко выделяются поперечные ряды мелких беловатых пятен с широкой черной окантовкой. Окрашенные в светлые буровато-песчаные тона ящерицы из северо-восточных частей ареала комплекса (восточный Копетдаг — см. рис. 6, 7) по цвету фона сходны с сумбарскими агамами (см. рис. 6, 3), а по характеру рисунка — с копетдагскими (см. рис. 6, 5). Это в какой-то мере относится и к агамам из южного Таджикистана (рис. 6, 8), у которых в максимальной степени развит глазчатый рисунок ювенильного типа. Что касается окраски агам Кавказа (в данном случае из популяции Гобустана (см. рис. 6, 4), то ее своеобразие состоит в относительно слабой пигментации и дискретности темного рисунка, отдельные элементы которого, как правило, не образуют протяженных ветвящихся структур. В природе эти ящерицы выглядят монотонно серыми (самцы) или серовато-бурыми (самки). Количественные оценки присутствия меланинов в покровах представителей разных популяций приведены в табл. 6.

Форма *microlepis*, судя по коллекционным материалам и по фотографиям в работе [7], характеризуется светлой однотонной окраской с очень слабым развитием меланинов (мелкий дискретный рисунок из точек и коротких тонких линий) и с регулярно расположенными поперечными рядами мелких глазчатых пятен без ярко выраженной черной окантовки. Обращает на себя внимание полное отсутствие меланизированных чешуй в покровах спинной полосы. По общему характеру окраски эти ящерицы наиболее напоминают первогодков кавказской агамы из популяции долины р. Сумбар.

Окраска спинной полосы. Спинная полоса обычно выглядит более однотонной и более светлой, чем прочие зоны дорзальной стороны, благодаря чему она в той или иной степени контрастирует с дорзо-латеральными участками. Выраженность этого контраста варьирует географически: при относительно слабой пигментированности дорзо-латеральных поверхностей контраст между ними и светлой спинной полосой весьма незначителен. Это характерно для светлоокра-

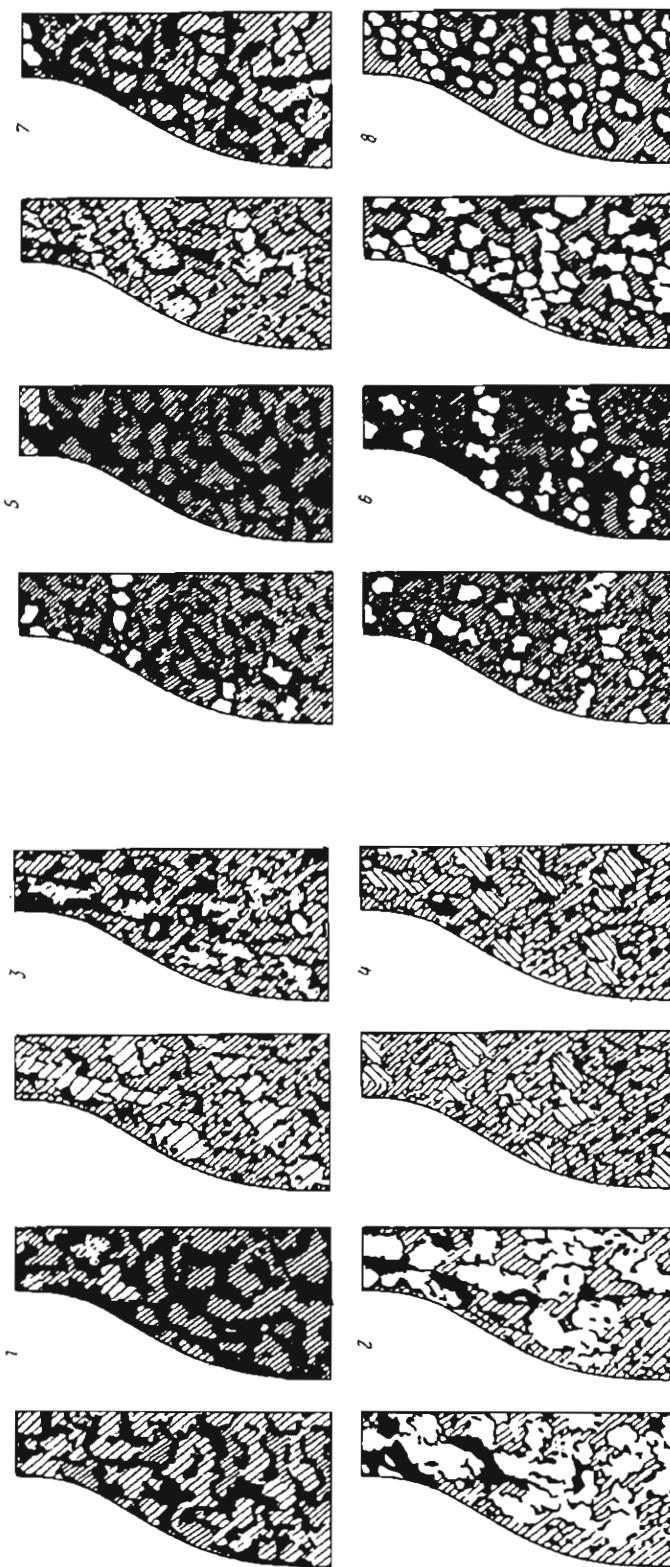


Рис. 6. Характер рисунка на спинных покровах агам из разных популяций. Показана передняя четверть спины слева от спинной полосы. 1 — Большой Балхан, 2 — Киргендаг, 3 — нижнее течение р. Сумбар, 4 — восточный Азебайджан (Обустан), 5 — восточный Копетдаг, 6 — западный Копетдаг, 7 — восточный Копетдаг, 8 — южный Таджикистан. Схемы 1—7 сделаны по прижизненным фотографиям, 8 — по фотографиям музейных экземпляров из Зоологического института РАН.

Таблица 6

Характеристика^{*} популяций кавказской агамы по особенностям окраски спины (оценка в баллах)

| Регион и номер ^{2*} популяции | n | Общий характер окраски | | Глазчатые пятна | | | |
|--|----|-------------------------------|-------------------------------|-----------------------------|---|---|-------------|
| | | испещрен- ность фона | характер рисунка | размер | контраст с фоном | выраже- вность рядов пятен | |
| Восточный Азербайджан, Гобустан, 4 | 14 | 0,7 (10,3) * | 1,0 (0,0) | 1,0 (0,0) | 1,1 (25,2) | 1,4 (45,5) | |
| Западный Туркменистан, хребет | 33 | 2,1 (34,9) | 1,0 (16,5) | 1,0 (0,0) | 1,0 (16,5) | 1,2 (35,5) | |
| Большой Балхан, I | | | | | | | |
| Южный Туркменистан нижнее течение р. Сумбар | 16 | 1,6 (38,0) | 1,1 (23,6) | 1,0 (0,0) | 1,3 (36,6) | 1,3 (45,8) | |
| западный Копетдаг, урочище Калалигез, 6 | 19 | 2,2 (38,4) | 2,6 (26,7) | 1,5 (34,7) | 1,8 (20,1) | 2,0 (35,9) | |
| центральный Копетдаг, п. Геок- Тепе, г. Душак, 5 | 23 | 3,2 (27,3) | 2,9 (11,9) | 1,7 (25,3) | 1,8 (23,0) | 1,5 (39,2) | |
| восточный Копетдаг, застава Махмал, 7 | 5 | 1,8 (25,0) | 1,2 (37,5) | 1,0 (0,0) | 1,0 (0,0) | 1,6 (34,4) | |
| Регион и номер ^{2*} популяции | n | контраст с боками спины | Спинная полоса | | | Число поперечных светлых отметин на спинной полосе | |
| | | | испещрен- ность спереди | испещ- ренность сзади | Выра- женность поперечных светлых отметин | | |
| Восточный Азербайджан, Гобустан, 4 | 14 | 1,0 (0,0) | 2,6 (29,8) | 2,0 (39,0) | 3,9 (52,1) | 6,1 (58,3) | 22,1 (21,7) |
| Западный Туркменистан, хребет | 33 | 1,3 (36,1) | 4,2 (22,7) | 3,3 (26,7) | 4,3 (35,3) | 10,97 (34,6) | 33,2 (24,8) |
| Большой Балхан, I | | | | | | | |
| Южный Туркменистан нижнее течение р. Сумбар | 16 | 1,0 (0,0) | 3,4 (21,2) | 1,9 (39,7) | 4,2 (37,2) | 11,3 (42,0) | 24,8 (18,5) |
| западный Копетдаг, урочище Калалигез, 6 | 19 | 3,3 (24,7) | 4,0 (34,2) | 1,7 (52,4) | 6,3 (17,6) | 20,1 (19,7) | 29,8 (32,8) |
| центральный Копетдаг, п. Геок- Тепе, г. Душак, 5 | 23 | 2,7 (16,1) | 4,0 (24,0) | 1,8 (49,4) | 5,0 (27,6) | 14,8 (23,8) | 40,8 (31,0) |
| восточный Копетдаг, застава Махмал, 7 | 5 | 1,0 (0,0) | 2,6 (34,2) | 1,8 (61,1) | 4,0 (17,8) | 10,4 (24,8) | 17,2 (20,2) |

^{*} В скобках дан коэффициент вариации.^{2*} Номера популяций соответствуют таковым на рис. 2 и 6.

шенных агам из восточного Азербайджана (Гобустан) и из долины нижнего течения р. Сумбар, Мешедских песков, с хребта Кюрендаг, а также из восточного Копетдага. По данным анализа музейных коллекций Зоологического института РАН и МГУ, это относится также ко всем популяциям из ареала формы *microlepis* (см. также [7]).

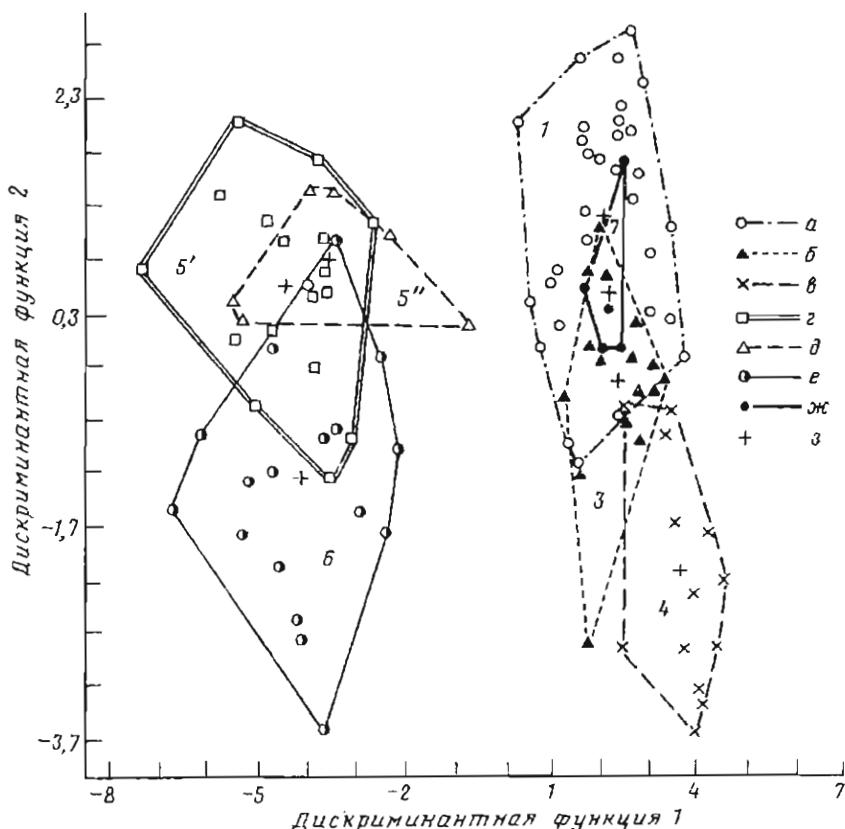


Рис. 7. Распределение точек, соответствующих экземплярам из 7 популяций кавказской агамы, в пространстве первых двух дискриминантных функций. *а* — Большой Балхан (*1*); *б* — нижнее течение р. Сумбар (*3*); *в* — восточный Азербайджан (Гобустан) (*4*); *г* — центральный Копетдаг, Геок-Тепе (*5*); *д* — центральный Копетдаг, гора Душкез (*5*); *е* — западный Копетдаг, Калалигез (*6*); *ж* — восточный Копетдаг, Махмал (*7*); *з* — центры распределений. Номера в скобках соответствуют номерам популяций на рис. 2 и 6

При усилении пигментации дорзо-латеральных участков контраст между ними и спинной полосой заметно усиливается, что характерно для агам из центрального Копетдага. Однако у части особей, имеющих однотонно-темную спинную полосу, этот контраст может быть сравнительно слабо выражен и в этих популяциях.

Степень контраста между спинной полосой и дорзо-латеральными поверхностями спины зависит, однако, не только от общей тональности спинной полосы, но также от выраженности имеющегося на ней рисунка. Он образован, во-первых, черными чешуями, располагающимися поодиночке либо складывающимися в пятна и линии, и, во-вторых, светлыми отметинами, которые представляют собой остатки ювенильного поперечно-полосатого рисунка (см. позиции *а*, *б* и *в* на рис. 5). Гетерогенность окраски спинной полосы в дефинитивном наряде агам наиболее характерна для популяции Большого Балхана. В силу этого контраст между пестрой спинной полосой и пестрыми же дорзо-латеральными участками спины выражен здесь у большинства особей в наименьшей степени, чем в других популяциях.

Различия и испещренности спинной полосы в разных популяциях кавказской агамы отражают степень сохранения в дефинитивном наряде признаков ювенильной окраски. Чем сильнее гетерогенность окраски спинной полосы, тем устойчивее присутствие ювенильных черт в окраске взрослых особей. Помимо популяции Большого Балхана это явление (хотя и в меньшей степени) характерно

Таблица 7

Результаты дискриминантного анализа окраски спинной стороны ящериц в семи популяциях кавказской агамы из Закавказья и Туркмении

| Дискриминантные функции | Собственные значения | Относительный вклад, % | Коэффициенты корреляции | Производные функции | Критерий | | Число степеней свободы | Достоверность |
|-------------------------|----------------------|------------------------|-------------------------|---------------------|-----------|----------|------------------------|---------------|
| | | | | | λ | χ^2 | | |
| 1 | 11.38 | 76.98 | 0,96 | 0 | 0,61 | 472,51 | 96 | 0,00000 |
| 2 | 1,44 | 9,75 | 0,77 | 1 | 0,09 | 229,73 | 75 | 0,00000 |
| 3 | 1,07 | 7,27 | 0,72 | 2 | 0,23 | 143,61 | 56 | 0,00000 |
| 4 | 0,45 | 3,06 | 0,56 | 3 | 0,47 | 78,18 | 39 | 0,00075 |
| 5 | 0,34 | 2,28 | 0,50 | 4 | 0,68 | 37,13 | 24 | 0,04245 |

для агам из центрального и особенно из западного Копетдага. Оценка степени гетерогенности окраски спинной полосы (и ряда других окрасочных признаков) в разных популяциях приводится в табл. 6. С помощью дискриминантного анализа результатов оценки степени дифференциации изученных популяций по окраске спины нетрудно видеть, что большинство из них обладает по этому комплексу признаков хорошо выраженным своеобразием (рис. 7). Лишь для популяций Большого Балхана и восточного Копетдага (популяции № 1 и 7 на рис. 3 и 6) распределения варианта в пространстве двух дискриминантных функций полностью совпадают. Как видно из табл. 7, две первые дискриминантные функции описывают 86,7% изменчивости. Дискриминация возможна с достоверностью $p < 0,00001$ с использованием первых трех дискриминантных функций.

Окраска головы, как правило, соответствует основному тону спины. Она серая с оливковым оттенком у агам из Копетдага и Большого Балхана и окрашена в светлые песчаные тона у ящериц из долины нижнего течения р. Сумбар и из восточного Копетдага. Вместе с тем в популяции Гобустана половозрелые самцы характеризуются палево-серой окраской головы с явственным розовато-оранжевым оттенком, что создает хорошо заметный контраст между цветом головы и тусклым серовато-бурым цветом тела.

Вентральные покровы головы (подбородок) во всех популяциях окрашены в те же светлые тона, что и верх головы. По светлому фону располагаются более или менее четко выраженные темно-серые продольные полосы (см. рис. 4). В отличие от всех прочих популяций у формы *microlepis* этот темный рисунок гипертрофирован настолько, что создает основной фон, на котором располагаются удлиненные в переднебоковом направлении светлые пятна [7]. Степень выраженности рисунка на подбородке варьирует в очень широких пределах во всех популяциях.

Светлый рисунок на груди на сине-черном фоне отмечен преимущественно у взрослых самцов (аналогичная окраска встречается также у некоторых старых самок). Среди изученных популяций наибольшее развитие такой рисунок получает в популяции Гобустана, наименьшее — у агам из юго-западного Туркменистана (см. рис. 4). Популяции из Большого Балхана и восточного Копетдага занимают по данному признаку промежуточное положение.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КОМПЛЕКСА

Определенные комбинации рассмотренных выше признаков создают основу для диагностики нескольких хорошо дифференцированных групп популяций в границах интересующего нас комплекса. Оставляя в стороне большинство популяций из южных частей ареала комплекса, по которым мы располагаем лишь

скудными разрозненными данными, можно с определенностью говорить о существовании следующих хорошо диагностируемых групп популяций.

1. Популяции «типичных кавказских агам» (*caucasia s. str.*) из Закавказья — крупные ящерицы со слабо либо умеренно колючей чешуей спинной полосы и с сильным развитием колючих чешуй вдоль границ между покровами спинной и брюшной поверхностей тела. Характерны малое число чешуй ($134,2 \pm 2,1$) вокруг середины туловища, слабое развитие меланинов в окраске спины (см. табл. 6), монотонная окраска верха с тусклым рисунком.

2. Популяция *caucasia s. str.* из центрального Копетдага — средних размеров агамы с общим характером фолидоза, как у агам из Закавказья. Характерно сопоставимое с последними, но сильнее варьирующее число чешуй (от 115 до 160) вокруг середины туловища (в среднем $136,1 \pm 2,7$); максимальное развитие меланинов в окраске спины с выраженным контрастом между черным «ветвящимся» рисунком и беловатыми сердцевинами глазчатых пятен.

3. Популяции *caucasia* (?) из восточного Копетдага (возможно, сюда же относятся агамы из более восточных регионов — южного Карабиля и Таджикистана) — агамы средней величины. Спинная чешуя с умеренной шиповатостью, шиповатость на латеральных поверхностях тела не выражена; минимальное число чешуй вокруг середины туловища (126—146; в среднем $131,9 \pm 1,9$); окраска светлая, умеренно контрастный рисунок на спине с элементами регулярной ювенильной окраски; присутствие брюшной мозоли и анальных пор у самок.

4. Популяции типа *microlepis* из Ирана, Афганистана и западного Пакистана (см. [7]) — крупные агамы с гладкой чешуей спинной полосы. Шиповатые чешуи на латеральных поверхностях тела отсутствуют. Характерны высокие значения числа чешуй вокруг середины туловища (до 220; по другим данным, от 150 до 212 при среднем значении 180 — см. [1, 7]); окраска светлая, развитие меланинов минимально, контрастный рисунок на спине отсутствует; присутствие брюшной мозоли и анальных пор у самок.

Наряду с названными мы выделяем еще несколько популяций, имеющих, по нашему мнению, гибридогенное происхождение (*caucasia s. str. X microlepis*).

5. Популяция долины нижнего течения р. Сумбар — крупные ящерицы с колючей чешуей спинной полосы (признак *caucasia*) и очень слабой шиповатостью чешуй на латеральных поверхностях тела (влияние генов формы *microlepis*, северный край ареала которой локализован в северном Иране в непосредственной близости от ареала рассматриваемой группы популяций). Число чешуй вокруг середины туловища имеет значения, промежуточные между описанными для *caucasia* и для *microlepis* (150—190; в среднем $171,3 \pm 2,2$). Окраска светлая, развитие меланинов умеренное (см. табл. 6). Отмечено минимальное проявление ювенильных черт в дефинитивной окраске спинной стороны, удлиненная форма брюшной мозоли, присутствие брюшной мозоли у части самок.

6. Популяция Мешедских песков по всем признакам сходна с предыдущей, отличаясь лишь большим числом чешуй вокруг середины туловища (167—208; в среднем 189) и, вероятно, еще более слабой шиповатостью боков тела, чем у сумбарских агам (см. [7]).

7. Популяции низкогорий западного Туркменистана (хребет Кюрендаг, вероятно, также хребты Карагез и Малый Балхан) — средних размеров агамы с умеренно колючей чешуей спинной полосы и боков туловища. Число чешуй вокруг середины тела 135—158 (в среднем $143,6 \pm 3,2$), окраска сходна с таковой сумбарских и мешедских агам.

8. Популяция хребта Большой Балхан — ящерицы с размерами крупнее средних, по характеру фолидоза сходные с *caucasia s. str.* из центрального Копетдага (см. популяции группы 2), а по общему типу окраски дорзо-латеральных покровов — с сумбарскими агамами (популяции группы 5). Окраска детенышей уникальна, как и окраска спинной полосы у взрослых животных. Число чешуй вокруг середины

туловища такое же, как и у предыдущих популяций (127—159; в среднем $145,0 \pm 1,9$). Отмечено присутствие брюшной мозоли у части самок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы присоединяемся к мнению Бейга [7] о том, что комплекс «кавказская агама» включает в себя два хорошо дифференцированных вида с частично перекрывающимися ареалами — северный *Laudakia caucasia* и южный *L. microlepis*. Описанное выше фенотипическое разнообразие популяций обусловлено, во-первых, стандартными процессами дивергентного географического формообразования в ареале каждого вида и, во-вторых, возникновением гибридогенных популяций *caucasia* \times *microlepis* с последующим расселением их в новые регионы.

Ареал *L. caucasia* охватывает пояс горных стран от Понтийских гор на западе до Гиндукуша на востоке. На таком обширном пространстве естественно ожидать хорошо выраженной дифференциации географических рас у вида с ограниченными потенциями к расселению (см. [5]). И действительно, мы обнаруживаем резкие различия (возможно, подвидового уровня) между популяциями Кавказа с прилегающими к нему участками Переднеазиатских нагорий и Копетдага (соответственно группы популяций 1 и 2). Резко отличные от тех и от других популяции группы 3, ареал которых ныне захватывает восточный Копетдаг, могли сформировать свой современный облик, независимо эволюционируя в соседних с Копетдагом горах Паропамиза. Не исключено, что вполне определенным своеобразием характеризуются популяции *caucasia*, населяющие другие крупные горные системы (Загрос, Эльбрус и Гиндукуш), хотя в настоящее время сведения об этих популяциях слишком скучны, чтобы делать более определенные выводы. Так или иначе, приведенные выше факты (в частности, устойчивая географическая изменчивость окраски первогодков, параллельная географической изменчивости дефинитивной окраски) заставляют нас предположить, что *L. caucasia*, вопреки существующим взглядам, представляет собой классический вариант политипического вида, распадающегося на ряд хорошо дифференцированных географических рас.

Особое место среди таких внутривидовых единиц, локализованных в принятых границах ареала *L. caucasia*, занимают упоминавшиеся выше группы популяций 5—8. Важно заметить, что популяции 5 и 6 (населяющие соответственно долину нижнего течения р. Сумбар и Мешедские пески) недавно включены Бейгом [7] в ареал *L. microlepis*. Однако мы полагаем, что приведенные выше факты более совместимы с ранее высказанной точкой зрения [6] о гибридогенном происхождении этих двух популяций. Обе они представляют собой своеобразные изоляты, локализованные у северного края обширной зоны перекрывания ареалов *caucasia* и *microlepis*, которая, судя по коллекционным экземплярам, охватывает северные районы Ирана и Афганистана, от восточного Эльбруса² до Гиндукуша. В силу изолированного географического положения популяций 5 и 6 (лессовой каньон Сумбара; овраги в Мешедских закрепленных грядовых песках, окруженных глинистой равниной) стала возможной стабилизация своеобразного гибридного фенотипа, описанного Ананьевой и Атаевым [1] под названием мадауской агамы *Stellio caucasicus triannulatus* и переименованного Бейгом [7] в *Laudakia microlepis triannulata*. Этот фенотип ныне сохраняет свою генетическую уникальность лишь в Мешедских песках, поскольку здесь на протяжении порядка 80—100 тыс. лет [2] полностью исключен приток генов из других популяций комплекса. Что касается популяции долины среднего течения р. Сумбар, то здесь очевиден идущий ныне ограниченный обмен генами с популяциями *L. caucasia* западного Копетдага [6].

Что касается групп популяций 7 (низкогорья западного Туркменистана: Караб-

² Влияние этой зоны контакта и гибридизации прослеживается далее к западу, до Иранского Курдистана, где еще встречаются агамы с высокими значениями признака «число чешуй вокруг середины туловища» (до 175 — см. табл. 4).

гез, Кюрендаг и др.) и 8 (Большой Балхан), то они, на наш взгляд, представляют собой дериваты сумбарской популяции 5, испытывающие сильное влияние генов типичных *L. caucasia* Копетдага. Расселение агам из долины р. Сумбар к северу могло происходить по каньонам его северных притоков — таких, например, как р. Терсакан. Мы сходимся во мнениях с Атаевым [2], приводящим обширную аргументацию возможности последующего расселения агам их Кюрендага сначала в Малый Балхан (дистанция 26 км), а затем и в Большой Балхан (30 км). Этот автор предположительно датирует этот процесс, определяя становление изолята в Большом Балхане временем около 30—40 тыс. лет назад. В рамках предлагаемой нами гипотезы геном всех популяций, населяющих Западный Туркменистан и Большой Балхан, в частности, несет в себе большую или меньшую примесь генов *microlepis*. Разумеется, проверить это предположение можно лишь с применением методов сравнительно-генетического анализа. Вместе с тем традиционные сравнительно-морфологические подходы обладают достаточной разрешающей способностью, чтобы тестировать ту часть нашей гипотезы, в которой постулируется идущий ныне процесс обмена генами между гибридогенной популяцией агам Сумбара (*caucasia* × *microlepis*) и автохтонными популяциями *caucasia*, населяющими Копетдаг. Этой теме будет посвящена наша следующая статья.

Мы пользуемся случаем принести благодарность сотрудникам Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ, Института зоологии Украинской Академии наук, в особенности И. С. Даревскому, Н. В. Ананьевой, В. Ф. Орловой и Н. Н. Щербаку за оказанную нам помощь. Мы чрезвычайно признательны В. И. Васильеву, М. Е. Гаузер, Ч. Атаеву, О. С. Сопыеву и С. Шаммакову за помощь в организации полевых исследований в Туркменистане. Исследование финансировалось Российским фондом фундаментальных исследований и Международным научным Фондом Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананьева Н. Б., Атаев Ч. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 124. Л., 1984. С. 4.
2. Атаев Ч. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Җылым, 1985. 344 с.
3. Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. // Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 12. С. 81.
4. Никольский А. М. // Ежегодник зоол. музея Император. Акад. наук. Т. 16. СПб., 1911. С. 271.
5. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 6. С. 74.
6. Пинов Е. Н., Зыкова Л. Ю., Гаузер М. Е., Васильев В. И. // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 3. С. 402.
7. Baig K. J. Sisystematic studies of the Stellio-group of Agama (Saura, Agamidae): Ph. D. Dis. Islamabad: Quaid-i-Azam Univ., 1992. 287 p.
8. Baran I., Kasparek M., Oz M. // Zool. in Middle East. 1989. V. 3. P. 37.
9. Schleich H. H. // Herpetol. Rev. 1977. V. 8. № 4. P. 126.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН,
Москва

E. N. PANOV, L. Yu. ZYKOVA

VARIABILITY AND DIFFERENTIATION OF POPULATIONS IN LAUDAKIA CAUCASIA (REPTILA, AGAMIDAE) COMPLEX

*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy
of Sciences, Moscow, Russia*

Geographical variability within the rock agama complex has been analyzed using the field data on external morphology of 466 individuals and 107 museum specimens collected in Transcaucasia, Middle Asia, Iran and

adjacent regions. The idea is supported that northern groups of the population assigned traditionally to a nominate *Laudakia c. caucasia* and southern Iran-Afghanistan *L. microlepis* have reached the species level of divergence. In the zones of secondary contact of *L. caucasia* and *L. microlepis* interbreeding takes place. Morphologically similar populations from the lower Sumbar valley and Meshed Sands are of hybridogenous origin. These populations are related with *L. caucasia* ones from the Central Kopetdag by the limited gene flow. In the *L. caucasia* area six groups of populations with rather high level of divergence have been distinguished according to the indicators of external morphology. Some of these populations (from the Kopetdag and Bolshoy Balkhan ridges as well as from eastern Transcaspian region) are suggested to be derivatives of the hybridogenous populations from south-eastern Turkmenistan. Sexual and age variability of proportions, pholidosis and colour patterns in some populations have been described.