

УДК 598.112.3

© 1995 г. Е. Н. ПАНОВ, Л. Ю. ЗЫКОВА

ПАРАПАТРИЧЕСКАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В КОМПЛЕКСЕ LAUDAKIA CAUCASIA (REPTILIA, AGAMIDAE) В ЮГО-ЗАПАДНОМ ТУРКМЕНИСТАНЕ

В 1984—1993 гг. в юго-западном Туркменистане (долина р. Сумбар и прилегающие районы западного Копетдага) на трансекте ~ 170 км исследовано девять популяций в сопоставлении с рядом других популяций Туркменистана. На трансекте наблюдается клинальная изменчивость по ряду признаков фolidоза и окраски, что подтверждает гипотезу о существовании потока генов между морфологически различными популяциями нижнего Сумбара и центрального Копетдага. Для гибридогенных популяций характерны уменьшение общих размеров особей и тенденция к сохранению ювенильного типа окраски на дефинитивной стадии онтогенеза. В зоне парапатрии популяционная структура выглядит как сеть уникальных по фенотипическому облику пространственно изолированных друг от друга поселений. Предполагается, что ограниченная генетическая связь между ними поддерживается за счет дисперсии особей, вынужденных при расселении преодолевать участки пессимальной среды.

В нашем предыдущем сообщении [5] была рассмотрена изменчивость по признакам внешней морфологии и окраски внутри обширного ареала комплекса «кавказская агама». Мы выделили восемь групп популяций с разными комбинациями размерных характеристик и признаков фolidоза и окраски. Была высказана гипотеза, что резко различающиеся по сумме названных признаков популяции агам центрального Копетдага (относимые всеми исследователями к собственно кавказским агамам *caucasica* s. str.) и южные популяции мелкочешуйчатых агам, трактуемых рядом авторов (см. обзор [7]) в качестве самостоятельного вида *Laudakia microleris*, входят в контакт и гибридизируют на стыке их ареалов в северном Иране. В рамках данной гипотезы популяции агам крайнего юго-запада Туркменистана (среднее течение р. Сумбар) рассматриваются как давний продукт парапатрической гибридизации между *caucasica* и *microleris*. Полученные данные позволили предположить существование потока генов между этими гибридогенными популяциями и копетдагскими *caucasica* [6]. Обоснованию этого предположения и посвящено настоящее сообщение, основанное на анализе фенотипического облика и изменчивости популяций долины р. Сумбар и прилегающих районов западного Копетдага.

Отлов агам проводили в 1984—1994 гг. в девяти точках на трансекте, проходящем вдоль долины р. Сумбар в направлении с юго-запада на северо-восток: 1) лессовый каньон русла реки в 10 км к юго-западу от пос. Шарлоук; 2) тот же каньон в 24 км к северо-востоку от точки 1; 3) лессовый каньон р. Терсакан — северного притока р. Сумбар (расстояние ~ 15 км по прямой от точки 2); 4) одиночно стоящая гора Дойран (кратчайшее расстояние ~ 8 км от долины р. Терсакан и ~ 5 км от ближайших мест обитания агам в расположенных восточнее предгорьях Сьунт-Хасардагской гряды); 5) выходы коренной породы по левому берегу р. Сумбар возле пос. Кара-Кала (~ 25 км от точки 4); 6) северный склон хребта Монджуклы (~ 15 км от точки 5); 7) урочище Пархай в правобережье р. Сумбар (~ 10 км от ближайшей к ней точки 5); 8) урочище Калалигез в правобережье Сумбара, в 21 км от преды-

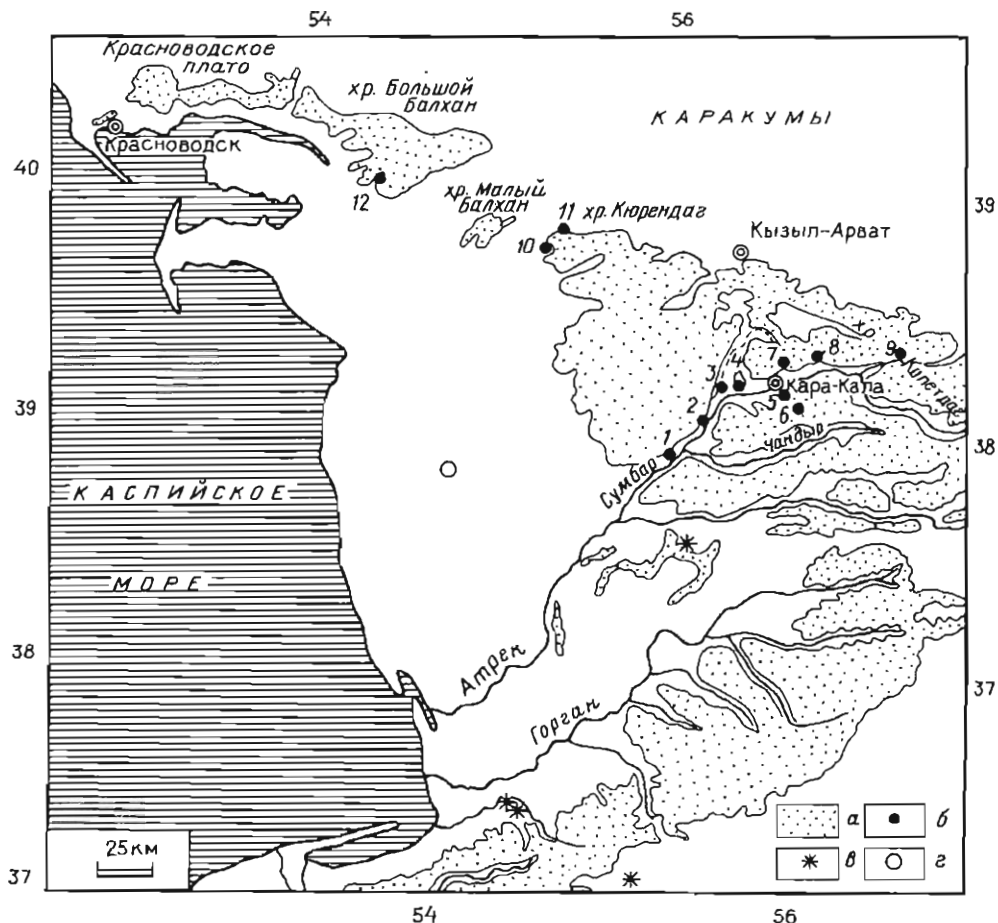


Рис. 1. Картограмма района исследований. Точки сбора данных: 1, 2 — нижнее течение р. Сумбар; 3 — низовье р. Терсакан; 4 — гора Дойран, 5 — правобережье р. Сумбар у пос. Кара-Кала; 6 — южный склон хребта Монджуклы; урочища: 7 — Пархай; 8 — Калалигез; 9 — ущелье Айдере; 10, 11 — предгорья хребта Кюрендаг; 12 — хребет Большой Балхан. а — возвышенности; б — точки сбора данных; в — находки экземпляров, определенных как *microlepis*; z — ареал формы *triannulata*

душего пункта; 9) урочище Айдере в долине р. Айдеринки — правого притока р. Сумбар, на расстоянии ~ 40 км от точки 8. Помимо этих мест отлова, из которых в общей сложности получен материал по 346 прижизненно осмотренным агам, по той же методике описаны четыре экземпляра из нижнего течения р. Сумбар, пять — из урочища Идеджик и два — с южного склона хребта Монджуклы. В статье использованы данные по фенотипам агам, пойманных нами в двух точках в западных предгорьях хребта Кюрендаг в районе пос. Казанджик (точки 10 и 11 на рис. 1, 10 экз.) и в Большом Балхане (точка 12, 213 экз.).

Были проанализированы сборы агам из интересующих нас регионов, хранящиеся в коллекциях Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ и Института зоологии Украины (всего 107 экземпляров). Следует отметить, что в этих коллекциях отсутствуют экземпляры из точек 1—5, 7—8 и 10—11.

В основу анализа легли главным образом данные прижизненного осмотра ящериц, выборки по которым получены путем сплошного неизбирательного отлова. В точках 1, 2, 7 и 8 агам отлавливали повторно, в разные годы, что в ряде случаев позволяло судить об абсолютном возрасте тех или иных экземпляров (см. также

Географическая изменчивость длины тела кавказских агам в Туркменистане на трансекте нижнее течение р. Сумбар — центральный Копетдаг и в Большом Балхане

Регион	Самцы	Самки
Нижнее течение р. Сумбар, точка 1 (1*)	133,9 ± 2,5; 107—151 (n = 25)	126,7 ± 2,0; 113—142 (n = 19)
То же, точка 2 (2*)	134,2 ± 2,3; 108—144 (n = 13)	125,4 ± 3,9; 105—140 (n = 11)
Устье р. Терсакан (3*)	123,5; 119,128 (n = 2)	124,0; 115,133 (n = 2)
Гора Дойран	123,5 ± 1,8; 119—129 (n = 4)	115,8 ± 3,6; 104—123 (n = 4)
Среднее течение р. Сумбар у пос. Кара-Кала (5*)	125,6 ± 2,2; 118—131 (n = 5)	115,0 ± 3,4; 104—123 (n = 4)
Хребет Монджуклы, северный склон (6*)	120,6 ± 3,5; 110—131 (n = 5)	113,8 ± 2,5; 106—125 (n = 6)
Урочище Пархай (7*)	119,5 ± 1,7; 102—132 (n = 22)	112,0 ± 1,2; 104—124 (n = 21)
Урочище Калалигез (8*)	120,1 ± 1,9; 106—132 (n = 14)	112,7 ± 1,7; 100—139 (n = 26)
Ущелье Айdere (9*)	131,2 ± 1,4; 128—134 (n = 4)	126 (n = 1)
Центральный Копетдаг (пос. Геок-Тепе, гора Душак)	131,1 ± 1,9; 116—139 (n = 13)	117,3 ± 3,4; 101—131 (n = 9)
Большой Балхан (12*)	132,4 ± 2,7; 113—148 (n = 12)	120,9 ± 1,7; 106—131 (n = 18)

Примечание. Даны средние значения и размах варьирования. Звездочкой помечены номера популяций, которые соответствуют таковым на рис. 1. То же в табл. 2—4.

[3, 4]). Агам измеряли, описывали особенности их фоллидоза, фотографировали на черно-белую и цветную пленку, индивидуально метили и выпускали.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПО ПРИЗНАКАМ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ

Установлено, что в пределах обследованного региона (рис. 1) пространственно разобщенные популяции в ряде случаев заметно различаются по размерам половозрелых особей, общим пропорциям, особенностям фоллидоза и характеру преобладающих в тех или иных популяциях типов окраски.

Длина тела. Изменчивость общих размеров оценивалась по длине туловища с головой (без хвоста) (табл. 1). Поскольку размеры молодых агам в момент достижения ими половозрелости (т. е. в возрасте ~3 лет) неразличимы в разных анализируемых популяциях, данные по этой группе особей не информативны при межпопуляционных сопоставлениях. Как было показано ранее [3], межпопуляционные различия в размерах обусловлены разными темпами роста агам и соответственно показателями размеров особей, относящихся к старшим возрастным группам. Поэтому в табл. 1 не включены данные по особям длиной < 100 мм (которые только вступают в пору половозрелости).

Как видно из табл. 1, максимальными средними размерами обладают агамы из лесового каньона р. Сумбар в ее нижнем течении (точки 1 и 2). Далее к востоку, в западных предгорьях Копетдага (точки 3—8) средние значения заметно умень-

Географическая изменчивость числа чешуй вокруг середины тела

Регион	<i>n</i>	Число чешуй
Нижнее течение р. Сумбар, точка 1 (1*)	32	170,7 ± 1,9; 150—194
Устье р. Терсакан (3*)	3	156,7 ± 4,0; 147—163
Гора Дойран (4*)	8	160,8 ± 2,7; 147—175
Среднее течение р. Сумбар		
пос. Кара-Кала (5*)	8	161,0 ± 2,7; 150—174
урочище Пархай (7*)	29	149,9 ± 2,2; 130—175
урочище Калалигез (8*)	18	149,3 ± 3,5; 120—170
Хребет Монджуклы, северный склон (6*)	11	142,1 ± 3,0; 128—158
Верхнее течение р. Сумбар, ущелье Айidere (9*)	16	154,4 ± 2,6; 140—174
Центральный Копетдаг, пос. Геок-Тепе	10	138,4 ± 3,2; 120—147
То же, гора Душак	7	132,8 ± 4,4; 115—147

шаются в основном из-за отсутствия в выборках самцов с длиной тела > 132 мм и самок с длиной тела > 125 мм. Более крупные животные начинают изредка попадаться в выборках из крайне восточной среди названных точек (урочище Калалигез, точка 8) и становятся сравнительно обычными в точке 9 (урочище Айidere) и далее к востоку, в центральном Копетдаге. В последних двух регионах мы наблюдаем заметное увеличение средних показателей. Так, средние размеры самцов с длиной тела от 120 мм и более достоверно различаются при сравнении выборок из точки 7 (урочище Пархай) и из расположенной всего в 55 км к востоку точки 9 (ущелье Айidere): соответственно 125,5 и 131,3 ($t = 3,26$; $p < 0,001$).

Реальность вывода о значимом уменьшении общих размеров агам в средней части трансекта низовье р. Сумбар — центральный Копетдаг подтверждается сравнением этих популяций с населяющими западный Туркменистан, например с популяцией хребта Большой Балхан (точка 12) (см. табл. 1). Можно видеть, что и к северу от ареала интересующих нас популяций, локализованных по среднему течению р. Сумбар (точки 4—8), общие размеры агам увеличиваются, как и в юго-западном и в восточном направлениях от указанных точек. В итоге оказывается, что в западных предгорьях Копетдага обитают самые мелкие агамы из всех тех, данные по которым имеются из всего ареала комплекса (см. также [5, 6]).

Пропорции. Как было показано ранее [5], в ареале кавказской агамы выделяются две группы популяций, различающиеся по относительной длине хвоста. Агамы из рассматриваемого нами региона (нижнее течение р. Сумбар, Мешедские пески, западные предгорья Копетдага) относятся к длиннохвостым. Значения этого признака в популяциях различны, но проследить какую-либо тенденцию его изменения на исследованном трансекте нам не удалось, хотя ранее нами было высказано предположение [6] об уменьшении относительной длины хвоста на трансекте от точки 1 к точке 8. Новые данные показывают, что в точках 1, 2, 4, 6, 7 и 8 этот показатель составляет соответственно (суммарно для самцов и самок) 1,47; 1,42; 1,46; 1,38; 1,45 и 1,48.

Второй рассматриваемый нами признак — отношение ширины головы к ее высоте — индекс высоты головы. По этому параметру выделяется популяция нижнего течения р. Сумбар — индекс 1,71. В популяциях урочища Пархай, северного склона хребта Монджуклы, ущелья Айidere значения индекса близки и составляют соответственно 1,8; 1,8; 1,76. Различия между популяциями нижнего

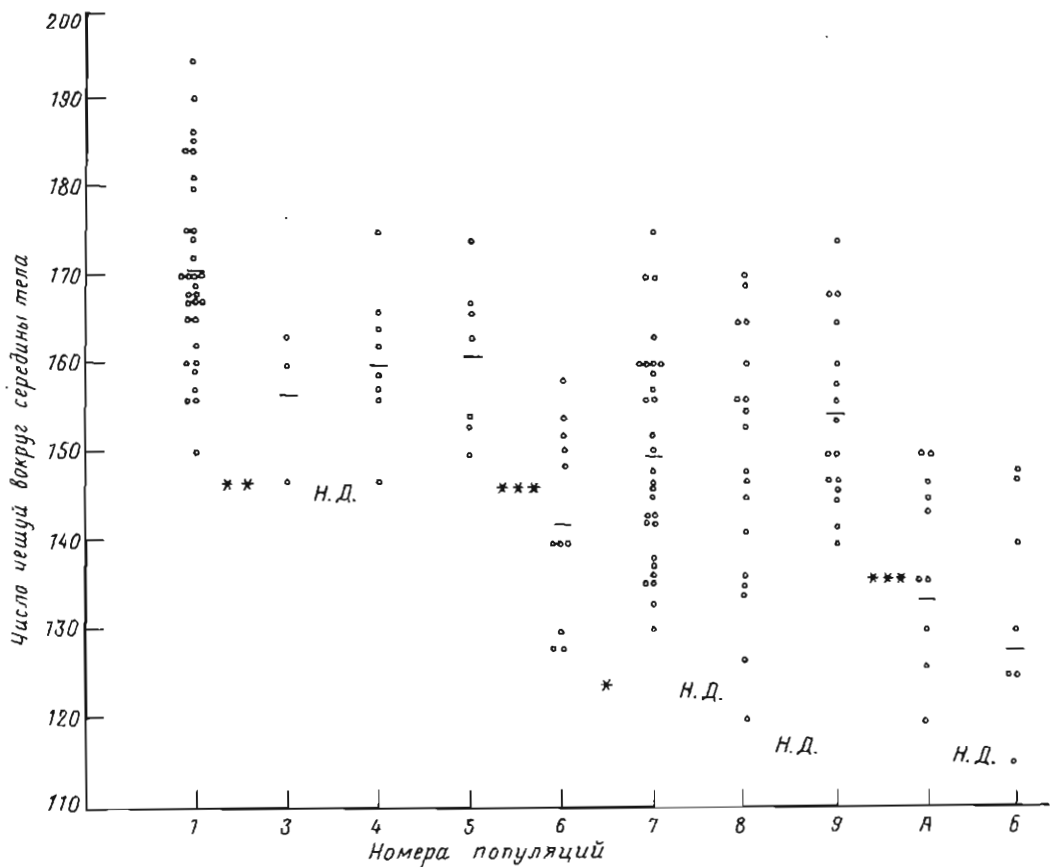


Рис. 2. Распределение экземпляров с разным числом чешуй вокруг середины тела. А и Б — соответственно популяции окрестностей пос. Геок-Тепе и горы Душак в центральном Копетдаге. «*» — $p < 0,05$; «**» — $p < 0,01$; «***» — $p < 0,001$; Н. Д. — различия не достоверны

течения р. Сумбар и популяциями Пархая и северного склона хребта Монджуклы достоверны: $t = 2,0$; $p < 0,1$. Еще выше значение индекса в центральном Копетдаге (окрестности пос. Геок-Тепе и гора Душак) — 1,84, однако различия между популяциями Пархая и центрального Копетдага не достоверны ($t = 1,82$).

Число чешуй вокруг середины тела. Этот признак изменяется клинально на трансекте от точки 1 к точке 9 в сторону уменьшения его средних значений (табл. 2; рис. 2). Если продолжить этот трансект к западу, включив в рассмотрение популяцию Мешедских песков, и к востоку до центрального Копетдага, то и на этих отрезках можно обнаружить сохранение описанной закономерности: значения данного признака максимальны в первом из названных регионов (в среднем $190,2 \pm 3,1$ при разбросе значений от 173 до 208) (см. [1]) и минимальны во втором (средние значения по двум точкам 138,4 и 132,9 при вариациях отдельных значений от 115 до 147). Интересно отметить, что наименьшими значениями признака характеризуется популяция верхнего пояса горы Душак в центральном Копетдаге, которая представляет собой своеобразный изолят, куда приток генов из западных частей Копетдага сильно ограничен либо полностью отсутствует.

Фоллидоз латеральных поверхностей туловища. Почти все изученные на трансекте популяции характеризуются слабым развитием комплекса шиповатых чешуй на границе между покровами спины и брюха. Глазомерные оценки этого

Степень развития шиповатых чешуй на латеральных поверхностях тела и меланизация покровов спины у кавказских агам на трансекте ниже течения р. Сумбар — центральный Копетдаг

Регион	Шиповатость, баллы	Меланизация, %
Нижнее течение р. Сумбар, точка 1 (1*)	1,06 ± 0,6 (n = 16)	24,8 ± 1,2 (n = 15)
То же, точка 2 (2*)	1,06 ± 0,6 (n = 16)	30,5 ± 2,2 (n = 6)
Устье р. Терсакан (3*)	1,0 ± 0 (n = 3)	—
Гора Дойран (4*)	1,40 ± 0,2 (n = 8)	30,9 ± 2,0 (n = 8)
Среднее течение р. Сумбар		
пос. Кара-Кала (5*)	1,0 ± 0 (n = 11)	22,5 ± 1,4 (n = 11)
урочище Пархай (7*)	1,12 ± 0,04 (n = 52)	30,9 ± 1,8 (n = 34)
урочище Калалигез (8*)	1,08 ± 0,1 (n = 19)	29,8 ± 2,4 (n = 17)
Хребет Монджуклы, северный склон (6*)	1,0 ± 0 (n = 13)	37,5 ± 2,1 (n = 10)
Центральный Копетдаг, пос. Геок-Тепе	1,65 ± 0,2 (n = 17)	41,3 ± 2,4 (n = 17)
То же, гора Душак	3,5 ± 0,5 (n = 6)	38,7 ± 10,0 (n = 4)

признака (от 1 балла при минимальной шиповатости до 5 при максимальной) позволили заключить, что для популяций из точек 1—9 средние значения данного признака варьируют от 1,0 до 1,4 (табл. 3). Максимальное значение характеризует популяцию горы Дойран (точка 4), представляющую собой пространственно изолированное поселение агам, эмиграционные и иммиграционные связи которого с другими поселениями отсутствуют либо крайне ограничены.

Заметно возрастает среднее значение степени шиповатости боков в центральном Копетдаге. Здесь, в предгорных местообитаниях близ пос. Геок-Тепе средний балл увеличивается до 1,65, а в верхнем поясе горы Душак, где обитает изолированная или полуизолированная популяция типичных кавказских агам, — даже до 3,50. Сравнительно высоким значением (1,80) данного признака характеризуется и другая изолированная популяция Большого Балхана в западном Туркменистане (точка 12), ареал которой значительно удален от ареала сумбарских агам с их слабо выраженной колючестью боков тела.

Фоллидоз хвоста. Отличительной особенностью агам из лессового каньона р. Сумбар (точки 1 и 2) является присутствие в покровах хвоста большого количества так называемых дополнительных чешуй, которые у некоторых особей складываются в незамкнутые или (реже) в замкнутые кольца. В последнем случае ряд сегментов хвоста (обычно в дистальной его части) оказывается снабженными тройными вместо обычных двойных кольцами чешуй (подробнее — см. [6]).

Существование ограниченного потока генов между популяциями из точек 1 и 2, содной стороны, и локализованными восточнее популяциями западного Копетдага — с другой, подтверждается постепенным уменьшением выраженности данного комплекса признаков при движении по долине р. Сумбар в восточном направлении (табл. 4). Можно видеть, что генетическое влияние популяций нижнего течения р. Сумбар существенно сказывается на фенотипе агам, обитающих по крайней мере в 60—70 км восточнее точки 2 — в урочище Калалигез (точка 8), где до 10% особей имеют незамкнутые третьи кольца в сегментах хвоста. В целом дополнительные чешуи обнаружены здесь у 53,3% особей. В то же время в низкогорных местообитаниях центрального Копетдага доля таких особей составляет только

Степень развития (%) фенотипов «дополнительные чешуи» и «тройные кольца» в сегментах хвоста кавказских агам на трансекте нижнее течение р. Сумбар — восточный Копетдаг

Регион	n	Дополнительные чешуи			Тройные кольца	
		отсутствуют	< 10 на особь	> 10 на особь	незамкнутые	замкнутые
Нижнее течение р. Сумбар (1*, 2*)	81	13,6	16,0	32,1	21,0	17,3
Гора Дойран (4*)	9	55,6	33,3	—	11,1	—
Среднее течение р. Сумбар						
пос. Кара-Кала (5*)	14	28,6	35,7	28,6	—	7,1
урочище Пархай (7*)	98	58,2	28,5	8,2	5,1	—
урочище Калалигез (8*)	57	57,8	24,6	14,0	1,8	1,8
Хребет Монджуклы, северный склон (6*)	20	45,0	15,0	20,0	15,0	5,0
Верхнее течение р. Сумбар, ущелье Айдере (9*)	15	46,7	26,6	26,6	—	—
Центральный Копетдаг, пос. Геок-Тепе, гора Душак	23	73,9	17,4	8,7	—	—
Восточный Копетдаг, застава Махмал, пос. Теджен	11	90,9	—	9,1	—	—

28,8%, а в верхнем поясе горы Душак — лишь 14,3%. Последняя цифра сопоставима с тем, что мы видим в популяциях, генетическая связь которых с популяциями нижнего течения р. Сумбар заведомо исключена. Такова, например, популяция Гобустана (восточный Азербайджан), где доля особей с дополнительными чешуями в покровах хвоста составляет всего 7,8%. Столь низкие значения отражают, вероятно, нижний порог стандартного проявления мутации «дополнительные чешуи» во всех без исключения популяциях комплекса «кавказская агама».

К числу географически варьирующих признаков, затрагивающих особенности покровов хвоста, относится среднее число чешуй в его сегментах. Мы обнаружили слабую тенденцию к уменьшению числа чешуй вокруг хвоста в направлении от точки 1 к точке 9, хотя межпопуляционные различия по этому признаку статистически недостоверны (см. [6]). Исходя из общих соображений, можно предположить, что данный признак должен коррелировать с рассмотренным выше признаком «число чешуй вокруг середины тела».

Характер брюшной мозоли. Как уже упоминалось [5], на исследованном трансекте обнаружено изменение формы брюшной мозоли. Она выглядит удлиненной у агам из долины нижнего течения Сумбара (отношение длины к ширине составляет здесь в среднем $3,3 \pm 0,2$) и становится все более округлой в направлении к центральному Копетдагу, где форма брюшной мозоли соответствует таковой у других популяций номинативной *caucasica*: например, у населяющих Закавказье. Значения отношения длины брюшной мозоли к ее ширине в урочище Пархай — $2,8 \pm 0,2$, в центральном Копетдаге (район пос. Геок-Тепе) — $2,2 \pm 0,1$, в Закавказье (Гобустан) — $2,0 \pm 0,05$.

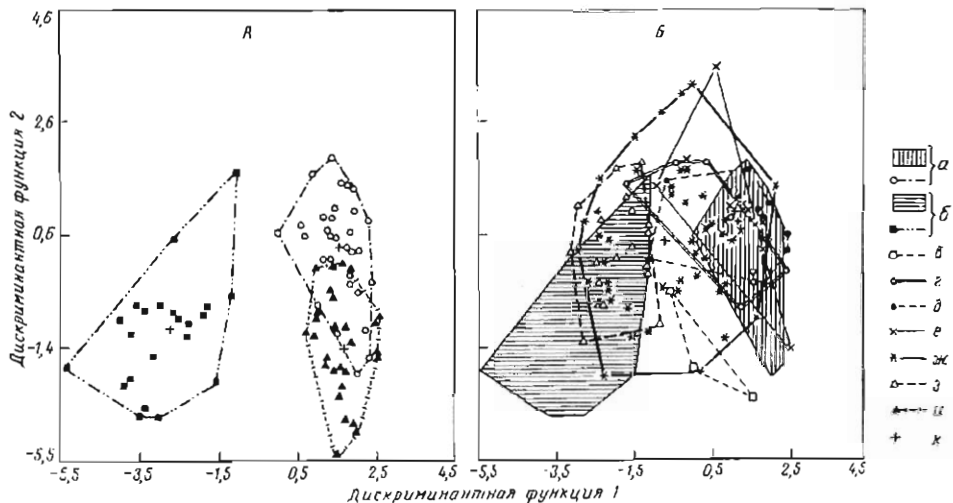


Рис. 3. Распределение точек, соответствующих экземплярам из девяти популяций кавказской агамы, в пространстве двух первых дискриминационных функций. А — родительские популяции низовьев р. Сумбар (1) и центрального Копетдага (соответственно а и б) в сравнении с популяцией Большого Балхана (12, и); Б — предположительно гибридные популяции Терсакана (3, в), горы Дойран (4, г), правобережья Сумбара у пос. Кара-Кала (5, д), хребта Монджуклы (6, е), Пархая (7, ж) и Калалигза (8, з); к — центры распределений

В популяциях нижнего течения р. Сумбар брюшные мозоли нередко присутствуют и у самок (у 42,8% особей этого пола), тогда как далее к востоку эти образования являются исключительной принадлежностью самцов.

Окраска спинной стороны. Ранее подчеркивалось [5, 6], что агамы из долины р. Сумбар в ее нижнем течении (точки 1 и 2) и из Копетдага (западного и особенно центрального) резко различаются по общему характеру окраски (см. табл. 3). Мы проанализировали степень сходства и различий ряда популяций на трансекте низовье Сумбара — центральный Копетдаг (в сопоставлении с некоторыми другими популяциями Туркменистана) с использованием 16 окрасочных признаков (см. [5]). Результаты дискриминантного анализа (рис. 3) показывают, что популяции долины нижнего течения Сумбара и центрального Копетдага действительно принадлежат к двум разным совокупностям, тогда как локализованные между ними поселения агам занимают более или менее промежуточное положение по характеру окраски. При этом популяции г. Дойран (точка 4), из района пос. Кара-Кала (левобережье р. Сумбар, точка 5) и с северного склона хребта Монджуклы (точка 6) существенно сходны по характеру (и отчасти по размаху) изменчивости окрасочных паттернов, заметно уклоняясь в сторону популяции низовьев р. Сумбар. В отличие от них популяция из урочища Пархая (точка 7) характеризуется максимальной изменчивостью, перекрываящей в значительной степени изменчивость как «нижнесумбарских», так и «центральнокопетдагских» агам.

Из табл. 5 следует, что дискриминация сравниваемых популяций по окраске возможна с достоверностью $p < 0,001$ при использовании первых четырех дискриминантных функций. Первые две из них описывают 75% изменчивости по данному комплексу признаков. Следует отметить, что увеличение размаха изменчивости в популяции Пархая обусловлено тем, что здесь окраска части особей имеет комбинированный характер (разные сочетания признаков нижнесумбарских и центральнокопетдагских агам), тогда как другие обладают наиболее характерной для данной популяции окраской ювенильного типа (рис. 4). То же самое относится в той или иной степени к популяциям 4—6, 8 и 9.

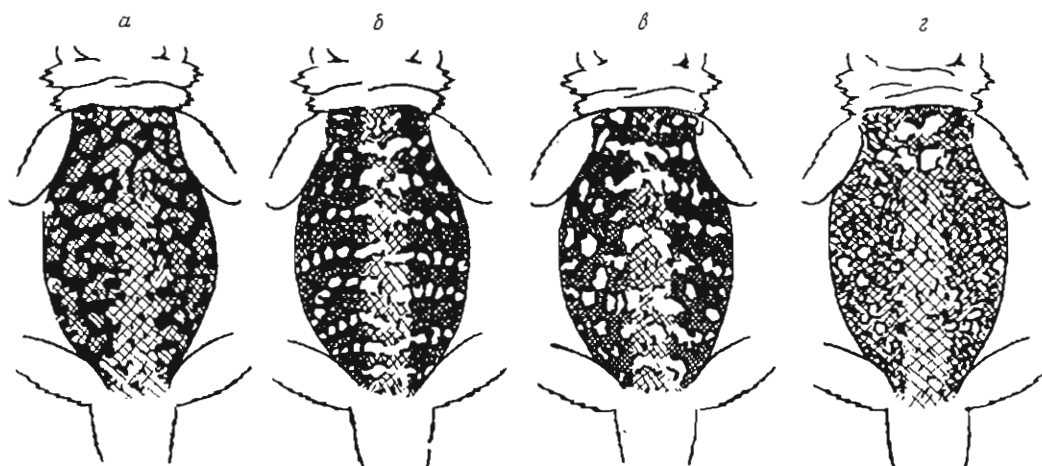


Рис. 4. Типичная окраска агам центрального Копетдага (а), нижнего течения р. Сумбар (г) и два варианта окраски, характерной для популяций западного Копетдага: промежуточной (в) между а и г и дефинитивной ювенильного типа (б)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ЗОНЕ ИНТЕРГРАДАЦИИ И ФАКТОРЫ,
ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ХАРАКТЕР ГЕННЫХ ПОТОКОВ

Приведенные выше данные со всей очевидностью показывают, что популяции агам из точек 4—7 (и, возможно, из точки 3, откуда мы не имеем полноценной выборки) являются в той или иной степени промежуточными по всем изученным признакам фоллидоза и окраски. Таким образом, резонно предположить, что эти популяции имеют гибридогенное происхождение, будучи продуктами генного обмена между агамы, населяющими долину нижнего Сумбара (весьма близкими по конституции к мадауской агаме формы *(giannulata* — см. [6]) и копетдагскими агамы, относимыми к номинативной форме *Laudakia s. caucasia*.

Важно подчеркнуть, что названные родительские формы нигде в исследованном районе не входят в непосредственное соприкосновение друг с другом. Нет также оснований полагать, что такой непосредственный контакт наблюдается где-либо за пределами изученного нами региона. Причина отсутствия соприкосновения или перекрывания ареалов родительских форм состоит в том, что они привязаны к разным типам местообитаний, разделенных территориями, которые в большей своей части непригодны для существования кавказских агам.

Таблица 5

Значения дискриминантных функций при оценке дифференциации девяти популяций кавказской агамы из Туркменистана по окраске спинной стороны

Дискриминантные функции	Собственные значения	Относительный вклад, %	Канонические корреляции	Производные функции	Критерий		Число степеней свободы	p
					λ	χ^2		
1	2,71	58,83	0,85	0	0,06	517,57	128	0,00000
2	0,75	16,33	0,66	1	0,21	282,31	105	0,00000
3	0,37	8,01	0,52	2	0,36	181,68	84	0,00000
4	0,34	7,41	0,50	3	0,50	125,32	65	0,00001
5	0,19	4,11	0,40	4	0,67	72,66	48	0,01232

Агамы нижнего течения р. Сумбар обитают в обрывах лессового каньона реки, достигающего местами высоты 37 м, а также в примыкающих к этому каньону оврагах — в геоморфологических условиях, известных под названием псевдокарста. Очевидно, это их исходное местообитание, еще сохранившееся в сильно видоизмененном состоянии в древнем изолированном ареале мадауской агамы (форма *triannulata*). Последняя также приурочена к ландшафтам, полностью лишенным каменистого субстрата. Она живет на склонах разветвленных песчаных оврагов, прорезающих закрепленные грядовые пески [1], занимая местообитания, несомненно, возникшие на бывших речных руслах, деградировавших с наступлением пустыни (см. [2]).

В отличие от нижнесумбарских агам копетдагские — типичные петрофилы. Их излюбленные местообитания — это выходы коренной породы и каменистые осыпи у подножий скальных обрывов. Однако, обладая определенной пластичностью в выборе местообитаний, копетдагские агамы подчас селятся в сильно пересеченной местности, где крутые склоны обрывов и оврагов сложены из сухой глины, нередко с примесью гравия, хотя присутствие здесь локальных выходов каменистой породы (очевидно, предоставляющих ящерицам более надежные убежища и благоприятные присады для баскинга) оказывается необходимым для вида компонентом среды. В подобных субоптимальных местообитаниях агамы обнаружены нами в западных предгорьях хребта Кюрендаг, куда они, по мнению Атаева [2], вселились вторично. Здесь эти ящерицы явно придерживаются миниатюрных каменных останцов и отдельных небольших валунов, скудно разбросанных по обширным глинистым склонам и в сухих руслах оврагов.

Такой промежуточный тип местообитаний (глина и камень) обеспечивает возможность существования локальных популяций агам и в межреальном пространстве, разделяющем характерные зоны обитания сумбарских и копетдагских агам. Преобладающий ландшафт здесь представлен так называемыми адырами — выположенными лессовыми холмами, практически полностью лишенными растительности. В таких местах отсутствуют как убежища для агам, предоставляемые в других местах обильными пустотами в лессовых, глинистых либо каменистых обрывах, так и кормовая база для этих преимущественно растительноядных животных.

Лессовый каньон р. Сумбар постепенно сходит на нет вверх по течению реки. Близ впадения в р. Сумбар его правого притока — р. Терсакан (точка 3 на рис. 1) глубина каньона уменьшается до 10 м (вместо почти 40 м в долине нижнего Сумбара), что, по нашим данным, влечет за собой заметное снижение здесь численности агам. Между устьем р. Терсакан и пос. Кара-Кала глубина каньона не превышает 5 м, и здесь агамы вообще не были найдены. Выше пос. Кара-Кала русло Сумбара лишь незначительно углублено по сравнению с первой террасой долины. Агамы здесь не найдены в прирусловой зоне, но выше по борту долины занимают выходы конгломератов. Эта популяция (точка 5) среди всех рассматриваемых промежуточных популяций по ряду фенотипических признаков наиболее близка к типичным «нижнесумбарским» агамам, несмотря на то что она в настоящее время, несомненно, изолирована от группы популяций из точек 1—3.

Ближайшие к локальной популяции 5 поселения агам известны нам из точек 6 (глинистые обрывы с отдельными выходами коренной породы по северным склонам хребта Монджуклы) и 7 (каменистые предгорья северного склона Сюнт-Хасардагской гряды, урочище Пархай). Расстояние от этих точек до точки 5 составляет соответственно ~ 15 и 7 км. Все три популяции, судя по всему, пространственно изолированы друг от друга. При этом популяция из точки 6 по сумме признаков более близка популяциям нижнего течения р. Сумбар, тогда как популяция из точки 7 существенно уклоняется в сторону копетдагских агам. Обе они отделены от популяции 5 непригодными для обитания агам ландшафтами адыров.

Здесь важно подчеркнуть, что незначительное на первый взгляд расстояние в 7 км, приходящееся на ландшафт адыров, оказывается мощной экологической преградой для кавказских агам, о чем говорят резкие различия в фенотипическом

облике популяций из точек 5 и 7. Это связано, как мы полагаем, с высокой филлопатрией, свойственной виду [4], а следовательно, с малой скоростью расселения кавказских агам и низкой интенсивностью миграционных потоков. Иммиграция особей в поисках новых пригодных для существования мест возможна, вероятно, лишь на ювенильной стадии, к тому же при очень высоком популяционном давлении.

Так или иначе полученные данные указывают на существование слабых генных потоков, связывающих воедино все изученные нами популяции. Об этом свидетельствует хорошо выраженная клинальная изменчивость на обследованном нами трансекте таких, в частности, признаков, как число чешуй вокруг середины тела (см. табл. 2) и степень присутствия дополнительных чешуй в покровах хвоста (см. табл. 4). Мы полагаем, что перенос генов осуществляется за счет редких эпизодов миграций отдельных особей между пространственно изолированными локальными популяциями, которые разделены участками пессимальной среды, непригодными для обитания агам, но преодолимыми в принципе для мигрирующих индивидов. При этом зримый эффект перемешивания генных пулов возможен, вероятно, лишь на длительных промежутках времени, так что каждая локальная популяция может очень долго противостоять чуждым влияниям, сохраняя свое генетическое и фенотипическое своеобразие. Примером сказанному может служить популяция из точки 4 (каменистые «щеки» и осыпи отдельно стоящей горы Дойран), локализованная на равных расстояниях (около 5—7 км) от ближайших мест обитания «нижнесумбарских» агам долины р. Терсакан и копетдагских агам Сьунт-Хасардагской гряды. От микроареалов тех и других популяция горы Дойран отделена участками слабо всхолмленной гравийной пустыни с травяным покровом не более 5% (В. С. Лукаревский, личное сообщение), т. е. местностью, абсолютно непригодной для постоянного обитания кавказских агам. Хотя малая величина выборки из точки 4 допускает лишь предварительные суждения, складывается впечатление, что данная популяция отличается от всех прочих, расположенных по соседству с ней, степенью выраженности по крайней мере двух признаков: большим развитием колючих чешуй на латеральных поверхностях туловища и меньшим средним числом дополнительных чешуй в покровах хвоста (см. табл. 3 и 4). Промежуточный в целом фенотипический облик этой популяции позволяет допустить, что она представляет собой автохтонное поселение агам номинативной формы, которое длительное время испытывало ограниченный приток генов из ареала «нижнесумбарских» агам.

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ ГИБРИДОГЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Выше мы попытались аргументировать гипотезу, согласно которой популяции западных предгорий Копетдага есть продукт ограниченного генного обмена между агамы, фенотипически близкими к форме *triannulata*, и популяциями, традиционно относимыми к номинативной форме *caucasia*. Здесь перед нами вторая стадия гибридогенного формообразования, поскольку форма *triannulata* вместе с бесспорно родственными ей агамы нижнего Сумбара рассматривается нами как продукт давней гибридизации между *microlepis* и *caucasia* s. str. (см. [5, 6]).

Показанная выше возможность формирования новых локальных популяций в результате постепенного выселения особей в ранее неосвоенные субоптимальные местообитания, а также ограниченного генного обмена между пространственно изолированными популяциями делает достаточно обоснованной мысль, что фенотипическое разнообразие в ареале комплекса в западном Туркменистане есть равнодействующая сложного переплетения двух разнонаправленных процессов: дифференциации (диктуемой пространственной изоляцией по принципу географического формообразования) и генетической интеграции популяций. Соответственно фенотипический облик каждой данной популяции определяется относительной силой той и другой из названных тенденций и историческим временем их действия.

Если мы обратимся к анализу процессов генного обмена между популяциями,

то наиболее очевидным их следствием оказывается формирование мозаичных фенотипов, обладающих признаками обеих родительских форм. Например, популяции из ареала формы *triannulata* и из долины нижнего Сумбара сочетают в себе признаки типичных *caucasia* (например, присутствие выраженных гребней на чешуях спинной полосы) и *microlepis* (слабое развитие шиповатых чешуй на боках тела). Вместе с тем гибридизация приводит и к появлению очевидных морфологических новообразований. В данном случае это высокая частота присутствия в покровах хвоста дополнительных чешуй, имеющих тенденцию образовывать третьи кольца (признак, обладающий в роде *Laudakia* статусом видového — см., например, [7]). Анализ имеющихся материалов показывает, что «трехкольчатость» хвоста не свойственна ни *caucasia*, ни *microlepis* вне пределов зоны интерградации этих форм.

Другой любопытный пример новообразований в гибридогенных общностях дают популяции западного Копетдага. Как было показано выше (см. табл. 1), здесь обнаруживается явное уменьшение общих размеров особей по сравнению с обеими родительскими формами. Одновременно с этим в некоторых таких популяциях (в частности, в поселениях из точек 7 и 8) наблюдается сохранение ювенильного типа окраски в дефинитивном наряде половозрелых особей. Поперечнополосатая ювенильная окраска подчас свойственна здесь особям самых крупных размеров, относящихся к наиболее старшим возрастным группам. Данные индивидуального мечения показывают, что возраст таких особей может составлять 8—9 лет, т. е. приближается к максимальным показателям продолжительности жизни кавказской агамы (см. [3]). Хотя окраска ювенильного типа не является единственным вариантом дефинитивной окраски агам в популяциях западного Копетдага, она распространена здесь очень широко. Можно сказать, что регулярный поперечнополосатый рисунок вкупе с приближающимися к нему вариантами окраски (см. выше) преобладает в популяциях западного Копетдага. В связи с этим можно сделать предположение, что перед нами ситуация, сильно напоминающая явление фетализации — т. е. замедление соматического развития — в данном случае роста (см. [2, 3]) с сохранением в дефинитивном фенотипе отдельных ювенильных черт — таких, как окраска. Не исключено, что эти особенности данной популяции диктуются своеобразием ее конституции, обязанной совмещению двух первоначально независимых геномов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании данного и предыдущего [5] сообщений можно сделать вывод, что в формировании современной популяционной структуры комплекса «кавказская агама» важная роль принадлежала и принадлежит ныне процессам, действующим в соответствии с принципами сетчатой эволюции. Популяции, приобретающие собственное генетическое и фенотипическое своеобразие в период пространственной изоляции, впоследствии вступают во вторичный контакт на стыках своих расширяющихся ареалов, и здесь формируются гибридогенные популяции с новыми синтетическими свойствами, которым в свою очередь рано или поздно суждено претерпеть генетическую интеграцию со своими соседями по региону. В результате в ареале комплекса формируется мозаика уникальных популяционно-генетических структур, связанных друг с другом разнонаправленными, более или менее интенсивными потоками генов.

Нам кажется достаточно аргументированным положение о гибридогенной природе (*caucasia* × *microlepis*) популяции агам Мешедских песков, рассматриваемой Ананьевой и Атаевым [1] под названием *Stellio caucasicus triannulatus*, а Бейгом [7] в качестве подвида мелкочешуйчатой агамы *Laudakia microlepis triannulata*. В действительности же эти агамы существенно и в равной степени отличаются как от кавказской агамы в собственном смысле из других частей ее ареала, так и от мелкочешуйчатой агамы, обладая, однако, отдельными признаками того и другого таксона. Продемонстрированное выше существование клинальной изменчивости

по ряду признаков на трансекте между ареалами агам нижнего Сумбара (имеющими общее происхождение с популяцией *triannulata*) и центрального Копетдага надежно подтверждают факт интеграции этих двух популяционно-генетических систем в западном Копетдаге.

Аналогичная клинальная изменчивость по ряду признаков фолидоза обнаружена в направлении от долины нижнего течения р. Сумбар и Мешедских песков к северу. Это наводит на мысль, что популяции северо-западных отрогов Туркмено-Хорасанских гор (в частности, хребтов Кюрендаг и Большой Балхан) могут быть дериватами гибридных популяций *caucasia* × *microlepis* юго-западного Туркменистана, испытавших дополнительное влияние генов типичных кавказских агам Копетдага. Эти потоки генов наблюдаются, по-видимому, и в настоящее время, связывая между собой агам главного хребта Копетдага и расположенных у его западной оконечности низкогорий Карагега и Кюрендага. Об известной близости популяций нижнего Сумбара и Большого Балхана свидетельствует и дискриминативный анализ их окраски (см. рис. 3).

Некоторые факты заставляют предположить, что и популяции восточного Копетдага, отличающиеся заметным своеобразием, испытали влияние генов *microlepis*. Об этом свидетельствует окраска восточнокопетдагских агам, весьма сходная с окраской агам Мешедских песков и нижнего Сумбара, присутствие у самок брюшных мозолей и анальных пор и некоторые другие факты. Однако мы в настоящее время не располагаем достаточными данными для обсуждения этого предположения.

Итак, классические фенетические методы, использованные нами, обладают достаточной разрешающей способностью для постановки правдоподобных гипотез об истории становления фенотипического разнообразия и современной популяционной структуры комплекса. Однако для окончательной верификации либо опровержения этих гипотез необходимо применение методов генетического анализа. Здесь особо следует подчеркнуть, что кавказские агамы с их территориальным консерватизмом, ярко выраженной филопатрией и происходящей из этого четкой очерченностью границ локальных популяций представляют собой идеальный объект для популяционно-генетического анализа.

Мы благодарны всем, кто способствовал нам в сборе полевых данных и их обработке: Н. Б. Ананьевой, Ч. Атаеву, В. И. Васильеву, М. Е. Гаузер, В. И. Грабовскому, И. С. Даревскому, В. С. Лукаревскому, В. Ф. Орловой, О. С. Сопьеву, С. Шаммакову и Н. Н. Щербаку. Исследование финансировалось Российским фондом фундаментальных исследований и Фондом Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананьева Н. Б., Атаев Ч. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 124: Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л., 1984. С. 4.
2. Атаев Ч. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашахабад: Ылым, 1985. 344 с.
3. Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. // Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 12. С. 81.
4. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 6. С. 74.
5. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. // Успехи соврем. биол. 1995. Т. 115. № 3. С. 293.
6. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., Гаузер М. Е., Васильев В. И. // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 3. С. 402.
7. Baig K. J. Systematic studies of the stellio-group of Agama (Sauria: Agamidae): Ph. D. Dis. Islamabad: Quaid-i-Azam Univ., 1992. 287 p.

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

PARAPATRIC HYBRIDIZATION IN LAUDAKIA CAUCASIA (REPTILIA,
AGAMIDAE) COMPLEX IN SOUTH-WESTERN TURKMENISTAN

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

Nine populations of the «rock agama» complex have been studied on the transect of 170 km long in south-western Turkmenistan (the Sumbar River valley and adjacent regions of the western Kopetdag) and compared with other populations of the region investigated. Many characters of pholidosis and coloration in the populations situated along the transect change in cline fashion, which supports a hypothesis of existing the gene flow between quite different populations of the lower Sumbar River valley (closely related to form *L. triannulata*) and those of the Central Kopetdag referred to nominate *L. caucasia*. A decrease in sizes of individuals compared with parental forms and a tendency to hold juvenile type of colour pattern at the mature stage of ontogenesis are characteristic of the intermediate (hybridogenous) populations located in the western Kopetdag foothills (middle part of the transect). In zones of parapatry the population structure appears as a network of phenotypically unique settlements isolated spatially from each other. The limited genetic interrelationship between them is supposed to be supported by rare emigration and immigration of individuals which are forced to move through the areas with pessimal environmental conditions. The role of processes, proceeding in accordance with to the principle of reticular evolution, in arising phenotypical diversity within the «rock agama» complex is discussed.