

УДК 598.112.3

© 1996 г. Е. Н. ПАНОВ, Л. Ю. ЗЫКОВА

РАЗДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ И НАРУШЕНИЕ ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ
ИЗОЛЯЦИИ В СМЕШАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ КАВКАЗСКОЙ
И ХОРАСАНСКОЙ АГАМ (*LAUDAKIA CAUCASIA*,
L. ERYTHROGAстра; SAURIA: AGAMIDAE)

В юго-восточном Туркменистане методом индивидуального мечения изучали смешанную популяцию кавказской и хорасанской агам, занимающих общие местообитания. Под наблюдением находились 11 семейных групп кавказской и 10 групп хорасанской агамы. В двух смешанных группах одна включала самца хорасанской агамы и четыре самки кавказской, вторая — самца кавказской агамы и самку хорасанской. Характер взаимоотношений между особями разных полов не отличался в конспецифических и смешанных семейных группах. В зоне сосуществования требования обоих видов в отношении температурного режима, пищи и убежищ чрезвычайно сходны. Разделение ресурсов регулируется мягкими формами межвидовой территориальности. Намечается тенденция к конвергентным изменениям контактирующих популяций двух видов в Дарохейте. Явно промежуточные фенотипы отсутствуют, хотя в отношении двух особей представляется возможной их принадлежность к гибридам n -поколений.

ВВЕДЕНИЕ

Анализ взаимоотношений между таксономически близкими симпатрическими видами позволяет оценить уровень дивергенции, достигнутый ими в процессе видообразования, и уяснить принцип сосуществования таких видов в условиях вторичного контакта. Особый интерес эволюционистов традиционно вызывают два вопроса. Во-первых, как именно происходит распределение жизненно важных ресурсов (пространство, пища, убежища) в случае принципиального сходства экологических потребностей исследуемых видов (проблема межвидовой конкуренции). Во-вторых, в какой мере избирательность особей при поисках ими полового партнера позволяет видам сохранять свою генетическую неприкосновенность и морфобиологическую уникальность (проблема изолирующих преград). Дискуссионным остается до сих пор и вопрос о возможности сопряженной морфологической эволюции тесно существующих видов, в частности за счет их ускоренной дивергенции по принципу «смещения признаков» (см. [9]).

Цель настоящей работы — рассмотреть перечисленные проблемы в отношении двух близкородственных видов агам — кавказской (*Laudakia caucasia*, Eichwald, 1831) и хорасанской (*L. erythrogastra*, Nikolsky, 1896), имеющих широкое распространение в Средней Азии и прилежащих регионах. До недавнего времени герпетологи располагали лишь косвенными свидетельствами возможности тесного сосуществования этих двух видов в Бадхызе (Туркменистан) и в северном Иране и Афганистане [2, 4, 5, 7, 15, 16]. В последнее время документировано существование обширной области симпатрии в северо-восточных предгорьях Восточного Копетдага, где популяции кавказской и хорасанской агам были обнаружены в примыкающих друг к другу, хотя и разных, местообитаниях [2].

В 1993 г. мы посетили одну из точек в указанном районе (урочище Дарохбейт) и убедились в том, что кавказская и хорасанская агамы здесь не только симпатричны, но и делят между собой общие местообитания. В 1994 г. нами были предприняты детальные исследования данной смешанной популяции.

Основные данные получены с 15 IV по 17 V 1994 г. в окрестностях родника Дарохбейт к юго-востоку от поселка Душак ($36^{\circ}55'$ с. ш., $60^{\circ}10'$ в. д.). На площади ~ 20 га проведен абсолютный учет обитавших здесь агам обоих видов, большинство из которых были пойманы и помечены индивидуально. Всего на экспериментальном участке было отловлено в 1994 г. 13 самцов, 17 самок и 5 неполовозрелых особей кавказской агамы, 12 самцов, 10 самок и 6 неполовозрелых индивидов хорасанской агамы. Кроме того, 12 взрослых и 2 неполовозрелые ящерицы были пойманы за пределами основного участка в 1994 г. и 11 взрослых и 2 неполовозрелые ящерицы — на участке и вне его в 1993 г. (всего 6 кавказских и 21 хорасанская агама). В общей сложности за два года были отловлены 41 особь кавказской и 49 особей хорасанской агамы.

Всех отловленных ящериц измеряли по стандартным методикам (см. [12]), подробно описывали особенности фолидоза, фотографировали и снабжали перед выпуском в место поимки индивидуальными метками — долгосрочными (отрезание пальцев) и временными, на период текущих наблюдений (окрашивание спиртовым раствором родамина). В дальнейшем мы прослеживали перемещения меченых особей и наносили их участки на план местности, а также регистрировали характер взаимоотношений этих ящериц с прочими особями своего и другого вида. Общее время наблюдений ~ 440 ч. При мечении отрезанием пальцев были взяты пробы крови у 19 особей кавказской и у 23 хорасанской агамы для анализа ДНК. Эти материалы находятся пока в процессе обработки.

ХАРАКТЕРИСТИКА КАВКАЗСКОЙ И ХОРАСАНСКОЙ АГАМ И ИХ ПОПУЛЯЦИЙ В ЗОНЕ КОНТАКТА

Кавказская и хорасанская агамы представляют собой таксономически близкие, но хорошо дифференцированные виды. При общем их сходстве по характеру фолидоза [16] хорасанская агама отличается резко выраженной шиповатостью чешуй по всему телу при гипертрофированном ее развитии в задней части головы и на кожных складках вокруг шеи. В большинстве популяций кавказской агамы сложная крупными чешуями медиальная полоса вдоль спины имеет спрямленные боковые границы, тогда как у хорасанской агамы эти границы извилисты, так что распространяющиеся латерально группы крупных чешуй образуют своеобразные фестоны [7]. У части из них отмечена тенденция соединяться с первым рядом пучков крупных сильно шиповатых чешуй, расположенных в один ряд на спинно-боковой складке с каждой стороны тела. У кавказской агамы аналогичные кластеры крупных чешуй на спинно-боковых складках лишены выраженной шиповатости. Чешуи спинной полосы у хорасанской агамы крупнее, чем у кавказской, и имеют сильно приподнятый задний край со своеобразной вертикальной исчерченностью (она может исчезать при снашивании скульптуры чешуй к моменту очередной линьки).

Самцы кавказской агамы в сезон размножения окрашены в разные оттенки бурого цвета (от желтовато-песочного до черноватого у разных популяций [12]), самцы хорасанской агамы в это время выглядят зеленоватыми. Брачный наряд этих видов различается также рисунком подбородочной области (рис. 1). Самки обоих видов окрашены более тускло, чем самцы, но без примеси зеленого и с большим развитием оранжевых отметин на спинной стороне у хорасанской агамы.

В плане экологических требований кавказская агама — типичный петрофил, хотя некоторые популяции освоили субстрат лессовых обрывов [1, 13]. Типичными местообитаниями хорасанской агамы считаются холмистые ксерофитные ландшафты, где в качестве убежищ эти ящерицы используют норы большой песчанки *Rhombomys opimus* (см. [2]). Однако в ряде регионов,

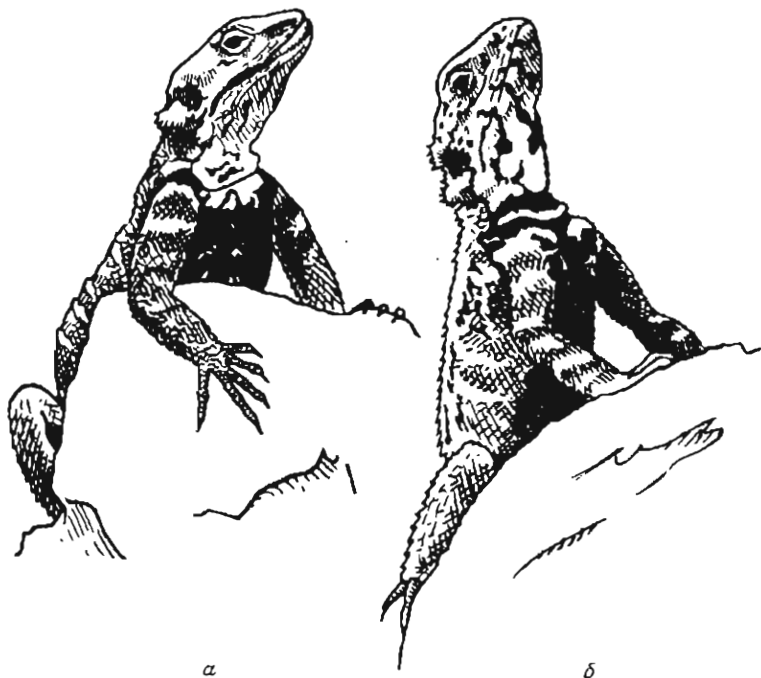


Рис. 1. Внешний вид самцов кавказской (а) и хорасанской (б) агам в брачном наряде. Следует обратить внимание на более массивную голову и отчетливую шиповатость покровов у второго вида

например в Бадхызе, хорасанские агамы не избегают каменистых ландшафтов (см. также [16]).

Кавказская агама характеризуется резко выраженной географической изменчивостью, затрагивающей общие размеры, пропорции, окраску и некоторые признаки фolidоза [12]. Несмотря на это, статус самостоятельного подвида пока что присвоен лишь одной периферической популяции [1], тогда как все прочие популяции, населяющие обширный ареал от Турции до Пакистана, продолжают считать относящимися к номинативному подвиду. Таковы, в частности, и популяции Копетдага.

Популяция кавказских агам в окрестностях родника Дарохбейт по ряду признаков резко отличается от детально описанных ранее [12] популяций Центрального Копетдага, ареал которых локализован примерно в 150 км к западу. По характеру окраски — песочной с тонким рисунком из черных ломаных линий — агамы Дарохбейта имеют очень мало общего с черновато-пятнистыми ящерицами Центрального Копетдага, но в целом сходны с кавказскими агамами долины р. Сумбар в Западном Копетдаге. Однако и от сумбарских, и от центрально-копетдагских агамы Дарохбейта отличаются рядом структурных признаков (табл. 1). Вероятно, популяция Дарохбейта адекватно характеризует морфологический тип кавказских агам всего Восточного Копетдага, поскольку совершенно аналогичные экземпляры из окрестностей Теджена (~ 50 км к северо-востоку от Дарохбейта) имеются в Зоологическом музее МГУ (№ 280—17/1—6).

Хорасанская агама до последнего времени рассматривалась как монотипический вид. В 1992 г. популяция Хивеабада (Восточный Копетдаг, ~ 50 км к западу от Дарохбейта) на основе сопоставления ее с хорасанскими агамами из Бадхыза была отнесена к новому подвиду *Stellio erythrogaster nurgeldievi* [14]. К сожалению, материал, положенный в основу этого первоописания, представляется нам недостаточным (пять неполовозрелых особей и две ящерицы, едва достигшие половозрелости). Вместе с тем наши данные по хорасанским агамам Дарохбейта (относящимся, вероятно, к тому же морфологическому типу, что и

Таблица 1

Морфологические характеристики кавказских агам из Восточного, Центрального и Западного Копетдага

Признак	Дарохбейт (Восточный Копетдаг)	Геок-Тепе, Гермаб (Центральный Копетдаг)	Долина р. Сумбар (Западный Копетдаг)
Длина тела			
самцы *	129,00 ± 1,32 (16)	132,25 ± 1,66 (12)	138,34 ± 1,02 (32)
		н. д.	$p < 0,001$
самки *	127,40 ± 1,25 (10)	125,40 ± 1,72 (5)	131,74 ± 1,5 (19)
		н. д.	$p < 0,05$
Отношение длины хвоста к длине тела			
самцы	1,41 ± 0,02 (9)	1,32 ± 0,03 (7)	1,49 ± 0,03 (16)
		$p < 0,05$	$p < 0,01$
самки	1,45 ± 0,02 (9)	1,35 ± 0,04 (9)	1,45 ± 0,02 (16)
		$p < 0,05$	$p < 0,05$
Число чешуй вокруг середины туловища	127,31 ± 1,24 (39)	136,12 ± 2,74 (17)	169,6 ± 22,10 (28)
		$p < 0,01$	$p < 0,001$
Присутствие дополнительных чешуй в покровах хвоста (% особей)	12,1 (33)	26,1 (23)	86,4 (81)
Шиповатость чешуй спинной полосы (баллы)	+	+	+++
Шиповатость чешуй боков тела (баллы)	+	+++	+
Присутствие выделений голокринозных желез у самок (% особей)			
на брюхе («брюшная мозоль»)	45,0 (20)	0,0 (11)	42,8 (14)
в анальной области («анальные поры»)	90,0 (20)	0,0 (11)	0,0 (14)

Примечание. В скобках дана величина выборки. «*» — средние размеры по экземплярам с длиной тела 120 мм и более (в возрасте свыше 4-х лет).

выборка из Хивеабада, учитывая территориальную близость двух районов исследований) также позволяют говорить об определенном своеобразии хорасанских агам Восточного Копетдага. Сопоставление наших выборок из Бадхыза (шесть взрослых самцов, девять взрослых самок) и из Дарохбейта (соответственно 16 и 14 взрослых особей) свидетельствуют о более мелких размерах хорасанских агам из второй точки. Средняя длина тела самцов с размером тела более 120 мм (предполагаемый возраст 4 года и старше) составляет в Дарохбейте $128,13 \pm 1,40$ мм ($n = 16$; разброс значений 120—140 мм), а в Бадхызе — $142,00 \pm 3,32$ мм ($n = 6$; разброс 128—150 мм). Для самок тех же размерно-возрастных групп соответствующие величины равны $124,64 \pm 0,99$ мм ($n = 14$; разброс 120—140 мм) и

135,00 ± 2,59 мм ($n = 9$; разброс 122—145 мм). И для самцов, и для самок различия достоверны при $p < 0,05$ по критерию λ (соответственно 1,61 и 1,56). Кроме того, наблюдается тенденция к уменьшению числа крупных чешуй в поперечнике спинной полосы у агам из Дарохбейта по сравнению с бадхызскими, на что также указывают Туниев и др. [14]. Среднее число чешуй вокруг середины тела составляет $92,20 \pm 0,99$ ($n = 40$), достоверно превышая значение этого признака у хорасанских агам Бадхыза ($87,11 \pm 2,3$; $n = 9$; $t = 4,82$, $p < 0,001$). У хорасанских агам Ирана и Афганистана среднее число чешуй вокруг середины тела также меньше, чем в популяции Дарохбейта ($89,4 \pm 3,1$; объем выборки не указан — см. [16]).

МЕСТООБИТАНИЯ, РАЗМЕЩЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ДВУХ ВИДОВ АГАМ В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

Мы изучали смешанную популяцию агам у северо-восточных подножий хребта Коюндаг, разделяющего территории Ирана и Туркменистана. Это холмистое низкогорье со средними высотами порядка 500—600 м над уровнем моря. Оба вида агам населяют здесь долину пересыхающего водотока, имеющего уклон русла к северу, в сторону предгорной равнины. По направлению к верховьям водотока его русло протекает по дну довольно широкой долины, днище которой плавно переходит в сухие склоны холмов с локальными крупнокаменистыми осыпями. Это урочище мы обозначили как южный отрезок долины. Ниже по течению водоток прорезает толщу коренного песчаника, и здесь непосредственно к руслу местами примыкают обнаженные скальные щеки. Эти скальники занимают наибольшую площадь в зоне максимального падения русла с его непересыхающими подземными ключами (собственно родник Дарохбейт) и поднимаются на несколько десятков метров над уровнем водотока, образуя узкие крутые террасы, почти полностью лишенные травянистой растительности. По щелям монолита лепятся крупные экземпляры инжира и кустики астрагала. Этот отрезок долины был обозначен нами как срединный. Минуя скальное ущелье, водоток выходит на холмистое плато, где по травянистым склонам холмов местами имеются ограниченные по площади выходы покровных конгломератов либо отдельные крупные валуны (северный отрезок долины).

На южном отрезке долины смешанная популяция агам оказалась разреженной, и здесь мы ограничились визуальными учетами и эпизодическими отловами. Всего за 2 года учтено 16 экз., из которых 11 (68,8%) были хорасанскими агамами. Только этот вид был обнаружен нами на холмах северного отрезка водотока, где плотность изученной популяции оказалась сравнительно низкой. В отличие от двух названных угодий на срединном, по преимуществу скалистом отрезке долины оба вида присутствовали в сопоставимом количестве: 17 территорий принадлежали самцам хорасанской агамы и 15 — самцам кавказской. Однако относительная численность видов оказалась различной в разных секторах данной учетной площадки. В соответствии с этими различиями мы выделили внутри срединного отрезка долины три участка — южный (I), центральный (II) и северный (III) (рис. 2).

На участках I и III, которые примыкали соответственно к южному и северному отрезкам долины, населенным преимущественно или исключительно хорасанской агамой, этот вид также численно доминировал над другим. Соотношение в числе территорий, занимаемых самцами хорасанской и кавказской агам, составляло на участках I и III 6:3 и 6:1. Что касается центрального участка II, то здесь соотношение было обратным: 5 территорий принадлежали самцам хорасанской агамы и 11 — самцам кавказской. С учетом самок и неполовозрелых особей (3 и 3 первого вида, 17 и 9 — второго) соотношение в численности особей хорасанской и кавказской агам составляло на участке II 11:37.

На рис. 3 видно, что на обследованной экспериментальной площадке оба вида занимают общие местообитания, причем территории некоторых самцов хорасан-

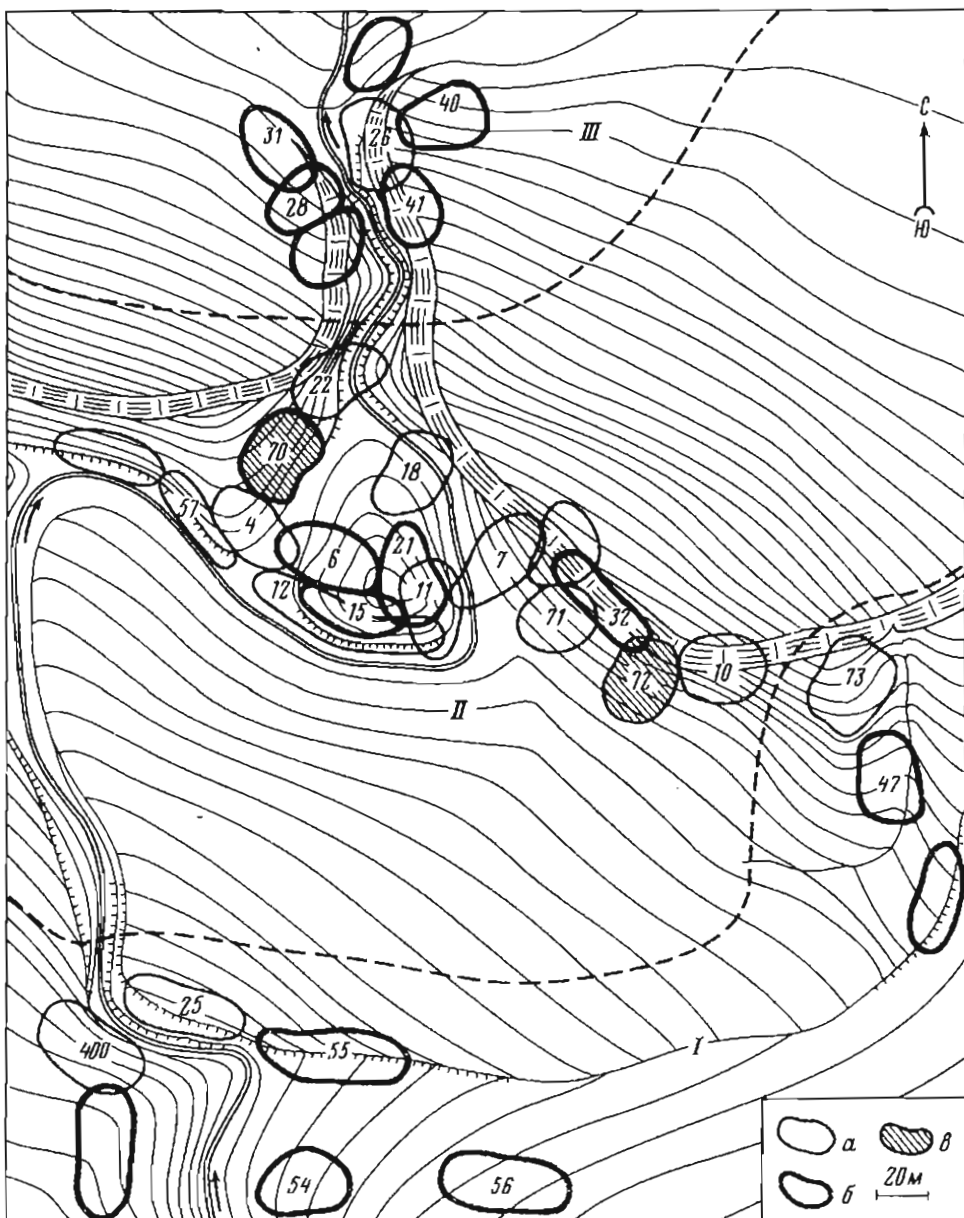


Рис. 2. Распределение территорий самцов кавказской и хорасанской агам в долине родника Дарохбейт. I, II и III — участки; цифры — номера пойманных и помеченных самцов. Территории: а — самцов *L. caucasia*, б — то же *L. erythrogastra*, в — смешанных семейных групп

ской агамы (например, самца № 70) располагаются целиком на скальнике, в типичном местообитании кавказской агамы.

ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ САМЦОВ В СМЕШАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ АГАМ

Самцы обоих видов агам придерживаются постоянных участков обитания, которые могут в той или иной степени перекрываться с участками самцов-соседей. В целом отношения между обладателями соседних участков обитания соответствуют тому, что наблюдается в чистых популяциях кавказской агамы (см. [10]). Нару-

шения самцом границы участка соседа могут оставаться без внимания со стороны хозяина, вызывать его пассивный интерес (хозяин повторяет маршрут нарушителя, не преследуя его активно) или иметь следствием антагонистическую реакцию (погоня и активное изгнание пришельца, очень редко сопровождающееся дракой).

В Дарохбейте мы наблюдали лишь один интенсивный конфликт между самцами кавказской агамы после того, как один из них (№ 12) в зоне перекрытия своей территории с участком самца № 57 догнал последнего и схватил за загривок, попытавшись копулировать с ним как с самкой. Обнаружив свою ошибку и будучи сильно укушен самцом № 57, самец № 12 быстро ретировался.

Территориальные отношения между самцами хорасанской агамы имеют в общем тот же самый характер. За все время наблюдений отмечено лишь два эпизода активной угрозы через сближения самца № 31 с другим конспецифическим самцом в зоне перекрытия их участков. Эти угрожающие акции не привели однако к непосредственному изгнанию оппонента, который покинул место встречи лишь некоторое время спустя. Из шести участков обитания самцов этого вида, имевших конспецифических соседей, по крайней мере пять более или менее широко перекрывались с этими соседними участками.

Межвидовая территориальность в целом носит тот же характер, что и внутривидовая. В большинстве случаев каждый самец, имеющий самку (или самок), либо холостой единолично использует центральную зону своего участка обитания, допуская на его периферию других самцов (конспецифических и неконспецифических) и заходя изредка в периферийные зоны участков своих соседей. В этих условиях одни и те же уголья могут поочередно посещать несколько самцов соседей. Исключая один особый случай тесного сосуществования двух самцов, относящихся к разным видам (см. ниже), мы наблюдали 12 кратковременных вторжений самцов в центральные зоны неконспецифических самцов-соседей (пять вторжений пяти разных самцов хорасанской агамы на участки кавказских агам и семь вторжений двух самцов кавказской агамы на участки хорасанских). В трех случаях пришелец посещал при этом тот или иной из излюбленных наблюдательных постов хозяина участка в его отсутствие.

В тех эпизодах, когда хозяин имел возможность увидеть нарушителя границы, его реакция была индифферентной (один случай — вторжение самца № 15 хорасанской агамы на участок самца № 57 кавказской) либо активно агрессивной (три угрожающих сближения трех разных самцов кавказской агамы с пришлыми самцами хорасанской и пять интенсивных погонь самца № 70 с фенотипом хорасанской агамы за пришлыми самцами кавказской).

Поведение упомянутого самца № 70 характеризует один из полюсов континуума территориального поведения, варьирующего у хорасанских агам Дарохбейта от неизменного антагонизма к пришельцам до полной индифферентности к присутствию неконспецифических самцов. Участок самца № 70 может быть с полным основанием назван территорией, поскольку ее хозяин неизменно изгонял двух своих соседей (самцов № 4 и № 22 кавказской агамы), когда мог обнаружить визуально их присутствие в периферийных зонах своих владений. Основная часть территории самца № 70 общей площадью ~ 0,1 га была локализована на обширном скальном выходе и довольно хорошо просматривалась во всех направлениях. Неудобством для ее хозяина здесь было лишь то, что в момент преследования пришельцев самец № 70 неоднократно срывался и падал вниз на отвесных участках скалы, которые убежавшие от него кавказские агамы преодолевали с легкостью. Так или иначе, в данном случае мы имеем дело с ярко выраженной межвидовой территориальностью. Следует, однако, заметить, что самец № 22 кавказской агамы (и в меньшей степени самец № 4 того же вида) мог подолгу оставаться в пределах территории самца № 70, если находился вне сферы его видимости (см. рис. 2).

Другой полюс континуума антагонизм — индифферентность иллюстрирует поведение самца № 21 хорасанской агамы и самца № 11 кавказской. Мы многократно (21 и 22 IV, 9, 10, 13 и 15 V) наблюдали самца № 21 в непосредственной близости от семейной группы самца кавказской агамы № 11, включавшей в себя

двух взрослых самок кавказской агамы и одну неполовозрелую особь (судя по поведению, также самку). В момент брачных игр между самцом № 11 и той или иной из его самок самец № 21 мог подойти к ним почти вплотную (дистанция ~ 1 м), но не пытался проявлять какую-либо активность и не вызывал антагонизма со стороны других ящериц. Судя по осмотру гемипениса, самец № 21 находился в состоянии активного сперматогенеза, но его интерес к самкам кавказской агамы выражался лишь в приближении к ним, иногда на расстояние до 20 см. В одном случае мы наблюдали, что самец № 11 повторял путь, пройденный самцом № 21, касаясь языком субстрата, но никогда не предпринимал в отношении последнего каких-либо угрожающих или агрессивных акций.

СОСТАВ СЕМЕЙНЫХ ГРУПП

Термином «семейная группа» мы обозначаем репродуктивную ячейку, состоящую из одного территориального самца-резидента и всех самок (достигших либо не достигших половозрелости), привязанных к данной территории. При этом необязательно, чтобы все самки, обитающие в пределах территории, имели половые контакты с ее владельцем в текущий сезон. В смешанной популяции Дарохбейта структура семейных групп кавказской и хорасанской агам в целом соответствует тому, что описано для чистых популяций обоих видов [8, 10, 11]. В табл. 2 и 3 приведены данные по составу тех семейных ячеек, по которым мы располагаем достаточными сведениями.

В Дарохбейте, как и в одновидовых популяциях, на территории самца-резидента могут обитать от одной до трех-четырёх самок разного возраста, при том что некоторые самцы находятся в положении холостяков. Среднее число самок в семейных группах кавказских агам на участке II составляло в 1994 г. $1,87 \pm 0,40$ ($n = 8$ — см. табл. 2), что близко соответствует величине семейных групп в чистых популяциях данного вида (1,73 в восточном Азербайджане, 2,43 в стабилизировавшейся интродуцированной популяции Красноводска [11]). В Дарохбейте соотношение в числе самок в возрасте 4-х лет и старше (заведомо способных к репродукции) и самок более младшего возраста, готовых приступить к размножению впервые, составляет 2,0, что указывает на высокий репродуктивный потенциал исследованного дема.

Аналогичная ситуация наблюдается в демах хорасанской агамы, занимающих участки I и III, где данный вид преобладает численно. Средний размер семейных групп составляет здесь $1,20 \pm 0,37$ ($n = 5$) (см. табл. 2) при соотношении двух возрастных групп самок (зрелых и впервые способных к размножению), равном 2,0. По данным неизбирательных отловов в Бадхызе (урочище Керлек), в чистой процветающей популяции этого вида соотношение половозрелых самок и территориальных самцов равно 2,6. Эта цифра может служить ориентировочной (хотя, вероятно, завышенной) оценкой типичного размера семейной группы (см. также [8]). Соотношение числа зрелых самок (4 года и старше) и впервые готовых к размножению составляет в Керлеке 1,5.

Совершенно иную картину мы наблюдаем у хорасанских агам на участке II, где численно преобладает кавказская агама (см. табл. 3). Здесь обнаружены лишь две конспецифические моногамные семейные группы (на территориях самцов № 6 и № 15), причем в одной из них возраст самки не превышал 2-х лет, что указывает на очень низкую вероятность ее участия в репродукции [2]. Два других самца (№ 21 и № 32) хорасанской агамы, обитавшие в пределах участка II, оставались холостыми, а в семейной группе самца № 70 с фенотипом хорасанской агамы присутствовали только самки *caucasica*. Наконец, третья обитавшая здесь самка с фенотипом хорасанской агамы (№ 14) находилась в паре с самцом кавказской агамы № 72, хотя по соседству с участком этой пары располагался участок взрослого самца *erythrogastra* № 32. В целом соотношение полов среди хорасанских агам на участке II было сильно сдвинуто в пользу самцов (5 : 3), что

Состав конспецифических семейных групп кавказской агамы (*L. caucasia*)

Номер, длина тела (мм) и примерный возраст (годы) *		Номер самки, достоверно вступавшей в телесный контакт с территориальным самцом **	Номер, длина тела (мм), возраст и вид других агам на территории самца
территориального самца	самок на данной территории		
Участок II			
№ 4; 131; 6	№ 38; 128; 5+ № 2; 125; 4—5 № 42; 95; 2	№ 2 (24 IV), ночевки совместные или неподалеку друг от друга	№ 34; 61; 1; erythrogastra
№ 22; 120; 4	I ***; —; 4 II; —; 2	II (6 V)	
№ 18; 140; 6+	№ 13; 133; 5+ № 43; 114; 4	№ 43 (12 V)	
№ 11; 127; 5	№ 20; 128; 5+ № 16; 118; 4 I; —; 2 II; —; 4	№ 20 (21—22 IV) I (10 V), ночевки совместные или неподалеку от него	№ 21; 125; 5; erythrogastra самец
№ 12			I; —; 2—3; caucasia (sex?)
№ 7; 131; 6	I; —; 4—5	I (?), совместная ночевка	№ 46; 84; 2; caucasia (sex?) № 49; 86; 2; caucasia (sex?)
№ 73; 128; 5	№ 731; 130; 5+ № 48; 103; 3	?	?
№ 57; 128; 5	№ 54; 123; 5 № 53 (110; 3—4)	№ 54 (12 V), совместная ночевка. № 38 (с территории самца (№ 4)), копуляция	—
Участок I			
№ 25; 130; 6	№ 71; 113; 4	№ 71 (27 IV, 5 V), ночевки совместные или неподалеку друг от друга	—
Участок III			
№ 26; 130; 6	№ 36; 130; 6+ № 37 (116; 4)	№ 37 (5 V)	Участки обитания самок перекрывают три соседние территории самцов erythrogastra № 31, 40 и 41

* Возраст оценивается по числу пережитых особью зимовок, так что приведенные значения слегка завышены. Так, в первую весну жизни (возраст «1 год») индивид реально находится в возрасте 10 мес, во вторую весну (возраст «2 года») — в возрасте 1 год и 10 мес, и т. д. [6].

** Имеется в виду церемония ухаживания самки за самцом.

*** Римскими цифрами обозначены агамы, которых не удалось поймать и измерить.

Таблица 3

Состав конспецифических семейных групп хорасанской агамы (*L. erythrogastra*) и смешанных семейных групп

Номер, длина тела (мм) и примерный возраст (годы) *		Номер самки, достоверно вступавшей в телесный контакт с территориальным самцом **	Номер, длина тела (мм), возраст и вид других агам на территории самца
территориального самца	самок на данной территории		
Участок I			
№ 55; 140; 6+	№ 59; 122; 5 I ***; —; 5	№ 44, совместная ночевка	—
№ 47; 136; 7+	№ 27; 130; 6—6+ № 44; 124; 5		—
Участок III			
№ 31; 124; 5	№ 33; 115; 4	Ночевка вместе или неподалеку друг от друга	Самки № 36 и 37 caucasia (см. табл. 2) № 30; 61; 1; erythrogastra
№ 40; 127; 5	№ 39; 115; 4	?	Самка № 37 caucasia № 35; 61; 1; erythrogastra
№ 41; 119; 4	—	Самка № 37 caucasia (5 V)	Самка № 37 caucasia
Участок II			
<i>Конспецифические семейные группы</i>			
№ 6 ****; 133; 6—6+	№ 9; 129; 6—6+	№ 9; (10, 13, 15 V) № 43 caucasia (12 V) самка	Самка № 43 caucasia (см. табл. 2)
№ 15; 122; 5	№ 5; 90; 2	№ 5; (9 V)	Самец № 12 caucasia (см. табл. 2)
№ 32; 130; 6—6+	—	—	?
<i>Смешанные семейные группы</i>			
№ 70 erythrogastra; 133; 6—6+	№ 1 caucasia; 118; 3—4 № 3 caucasia; —; 4 № 45 caucasia; 95; 2 № 8 caucasia; 95; 2	№ 1; (20 и 23 IV, 5 V), совместная ночевка № 45 (?), возможно, совместная ночевка	№ 34 erythrogastra; 61; 1 № 50 erythrogastra, 63; 1
№ 72 caucasia; 127; 5;	№ 14 erythrogastra; 125; 5	№ 14 (6 V), совместная ночевка	I caucasia (sex?); —; 2

* Ориентировочное определение возраста *L. erythrogastra* проводилось по шкале, разработанной ранее для *L. caucasia* [6].

** , *** См. табл. 2.

**** В 1993 г. на территории, занятой в 1994 г. самцом № 6 *erythrogastra*, была поймана на ночевке еще одна смешанная пара: самец № 8 *erythrogastra*, 130; 6—6+ × самка № 5 *caucasia* 137; 6+.

представляет собой явную аномалию и может служить одной из причин формирования смешанных семейных групп.

СХЕМА ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ЧЛЕНАМИ СЕМЕЙНОЙ ГРУППЫ

Взаимоотношения особей внутри семейной группы у агам обоих видов, а также в группах смешанного состава подчиняются общей схеме, которая, однако, может частично варьировать от случая к случаю. Самки, входящие в состав группы, иногда подолгу держатся вместе, сохраняя между собой дистанцию ~ 1 м или немного более. Чаще всего это происходит в тех случаях, когда возраст самок заметно различается и старшая не воспринимает мелкую младшую как конкурента (например, самки *caucasica* № 731 и № 48 при самце № 73 — см. табл. 2).

Чаще, однако, каждая самка имеет собственный участок обитания внутри территории самца. В зонах перекрывания таких участков и при заходах одной из самок в центр участка другой возможны угрозы через сближение с последующим изгнанием пришельцы хозяйкой (самки *caucasica* № 1 и № 3 при самце *erythrogastra* № 70 — см. табл. 3). Границы участков обитания самцов не бывают строго очерчены, так что самка нередко выходит за их пределы, попадая в зону перекрывания территорий двух или более соседних самцов одного либо разных видов. При этом возможны контакты сексуальной природы между данной самкой и самцом из другой семейной группы. Примером может служить насильственная копуляция между самцом *caucasica* № 57 и самкой *caucasica* № 38, зашедшей на его участок с территории самца *caucasica* № 4 (12 V — см. табл. 2).

Сравнительно широкие перемещения самок в окрестностях своего участка обитания наиболее характерны для сравнительно молодых самок (возраст 3—4 года), обладающих уже, однако, выраженными половыми потенциями. Такие самки в течение короткого времени могут по собственной инициативе контактировать более чем с одним самцом, причем самцы эти иногда принадлежат к разным видам. Так, самка *caucasica* № 37 утром 5 V находилась в обществе молодого холостого самца № 41 (примерно 4-х лет), а спустя полчаса она принимала солнечные ванны, лежа вплотную к «своему» самцу *caucasica* № 26. Другая самка *caucasica* № 43 вечером 12 V сблизилась с самцом *erythrogastra* № 6, пытаясь ухаживать за ним, а уже через 10 мин предприняла такую же акцию ухаживания в отношении самца *caucasica* № 18, с чьей территорией она была постоянно связана.

Самец-хозяин территории в течение определенного времени контактирует с одной из своих самок и лишь эпизодически делает попытки взаимодействовать с другими. В это время самец, как правило, постоянно ночует в убежище с самкой-фавориткой. При снижении сексуальной активности данной самки (вероятно, на определенной стадии после зачатия) он начинает уделять больше внимания другой самке из семейной группы, чаще оказываясь в пределах ее участка обитания. Этот процесс был наиболее полно прослежен на смешанной семейной группе самца *erythrogastra* № 70, на территории которого обитали четыре самки *caucasica* (см. табл. 3).

Уже в начале наблюдений (15 IV) самец № 70 значительную часть времени проводил с крупной самкой № 1, регулярно встречаясь с ней в излюбленном обоими месте свиданий — на одиночно стоящем валуне неподалеку от места ее ночевки. Здесь сближение агам вплотную и их своеобразные брачные игры мы наблюдали 15 IV (брачное поведение самца), 20 и 24 IV и 5 V (во все три даты — ухаживание самки за самцом и в последнюю из них — попытка копуляции). Первое время самец ночевал в собственном постоянном убежище, примерно в 70 м от ночевочного убежища самки, а в ночь с 23 на 24 IV перешел сюда и ночевал вместе с самкой на протяжении последующих 3-х нед. С конца первой декады мая контакты партнеров на камне свиданий становятся все реже, и ночь с 13 на 14 V самец проводит в своем первоначальном персональном убежище. Здесь с 11 IV ночует самка-двухлетка № 45, неподалеку от которой самца отмечали впол-

ледствии 13 и 14 V (в последнем случае при выходе обоих с их общей ночевки). За весь период с 15 IV по 14 V самец № 70 лишь однажды безуспешно пытался войти в контакт с еще одной из своих самок (взрослая особь *caucasica* № 3). Она постоянно присутствовала на территории самца с 15 по 24 IV, после чего мы ее больше не встречали. Не исключено, что эта самка уже была оплодотворена к началу наших наблюдений, а затем мигрировала в поисках места для яйцекладки. Помимо описанных контактов самца № 70 с самками мы неоднократно (16, 20 и 21 IV, 8 и 15 V) отмечали его эпизодические погони за самками-второгодками № 45 и № 8, которые неизменно спасались от преследований бегством. Кроме того, этот самец пытался 13 V сблизиться с самкой *caucasica* (ее возраст 2—3 года) из семейной группы самца *caucasica* № 4 на территории последнего.

Подобные кратковременные выходы за границы собственного участка характерны для самцов в тот период, когда самки его группы не проявляют выраженной половой активности, а также для холостых самцов. В последнем случае возможны даже попытки гомосексуальных копуляций самца-пришельца с хозяином соседней территории. Такова попытка спаривания холостого самца № 12 с самцом № 57 (12 V).

ХРОНОЛОГИЯ СОЦИО-СЕКСУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Для обоих видов агам нормой являются своеобразные тесные взаимодействия по инициативе самки. Последняя приближается к самцу, обходит его по кругу, многократно проползая по спине партнера и пытаясь подлезть под него по нескольку раз подряд. Если самец готов к двухстороннему взаимодействию, он также начинает двигаться по кругу параллельно траектории движения самки либо во встречном направлении. Затем самец, будучи преследуем самкой, повторяющей ритуал ухаживания, стремится уйти (слабая мотивация), либо пытается схватить самку за загривок (сильная мотивация, намерение копулировать), в ответ на что самка обычно убегает. Лишь в одном из многих десятков такого рода взаимодействий, наблюдавшихся нами у кавказских агам, встреча партнеров закончилась копуляцией. Имея это в виду, мы рассматриваем данный тип контактов как механизм установления и укрепления персональных связей между половыми партнерами. Эти взаимодействия происходят после выхода с совместной ночевки, в специальных местах свиданий, а также изредка перед уходом партнеров на ночлег в общее убежище. Схема описанного взаимодействия у кавказской и хорасанской агам выглядит идентичной.

Поскольку истинные копуляции у обоих видов агам приходится наблюдать на удивление редко (три случая за 10 лет пристального изучения поведения кавказской агамы), описанные брачные игры служат единственным показателем присутствия половых (или, точнее, социо-сексуальных) мотиваций у тех или иных индивидов.

Мы наблюдали соответствующее поведение в семейных группах кавказской агамы 15, 21, 22, 24 и 27 IV, 5, 6 и 12 V (см. табл. 2), а в конспецифических парах хорасанской агамы — 9, 10, 12, 13 и 15 V. Эти данные наводят на мысль, что у второго вида половая активность пробуждается весной в несколько более поздние сроки, хотя данных для окончательных заключений на этот счет недостаточно. В смешанной семейной группе на территории самца с фенотипом *erythrogastra* (№ 70) ухаживание за ним самки *caucasica* № 1 мы наблюдали 20 и 24 IV и 5 V, в смешанной паре самец *caucasica* № 71 × *erythrogastra* № 14 прерванная попытка такого рода ухаживания отмечена 6 V.

ОСОБЕННОСТИ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА СМЕШАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Хотя доля смешанных семей на участке II оказалась довольно высокой (в 1994 г. две из 13, по которым имеются исчерпывающие данные, т. е. 15,4%), вопрос о присутствии в изученной популяции особей гибридного происхождения остается

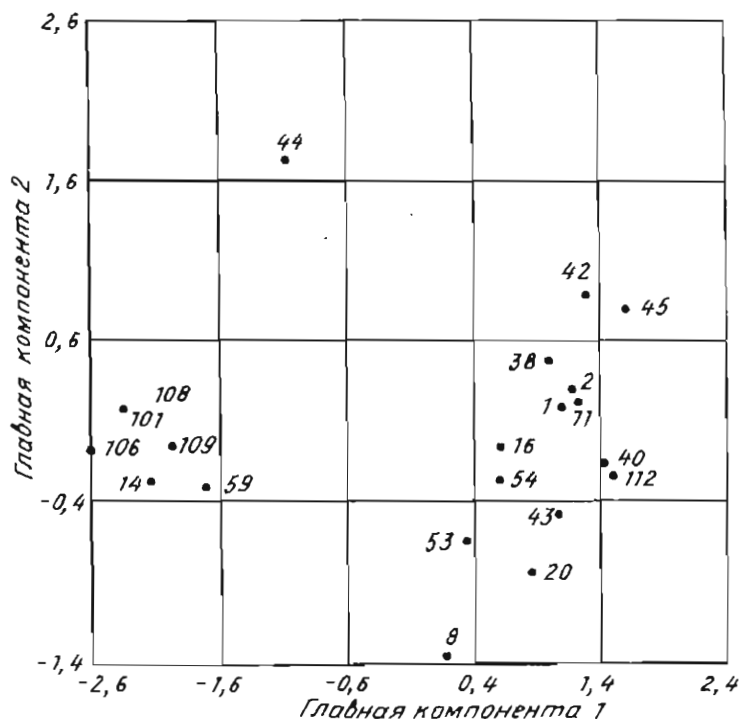


Рис. 4. Результаты анализа выборки по самкам двух видов агам из Дарохбейта методом главных компонент. В левой части поля — самки *L. erythrogastra* (самка № 44 явно отклоняется от нормы), в правой части — самки *L. caucasia*

открытым. Все проанализированные экземпляры *caucasia* характеризуются высокой стандартностью видовых признаков, что позволяет в настоящий момент опровергнуть предположение о присутствии среди них гибридов. Выборка по хорасанским агамам выглядит несколько менее стандартизированной, и здесь влияние генов *caucasia* нельзя исключить полностью. В этом отношении наиболее интересна самка № 44 (из семейной группы старого самца *erythrogastra* № 47), которая по ряду признаков пропорций и фоллидоза уклоняется в сторону *caucasia*. Некоторые подозрения вызывает также самец № 70 с фенотипом *erythrogastra*, выделяющийся в выборке максимальной длиной хвоста, сравнительно плоской головой и максимальным числом чешуй вокруг середины тела (102 при размахе значений этого признака в выборке по самцам от 82 до 96 и средней $89,7 \pm 1,00$). Кроме того, этот самец резко отличался от всех прочих самцов *erythrogastra* своим ярко выраженным территориальным поведением и высокой двигательной активностью.

На рис. 3 и 4 приведены результаты обработки нашей выборки методом главных компонент и с применением кластерного анализа. Используются три переменные: число чешуй вокруг середины тела, отношение длины хвоста к длине тела и отношение ширины головы к ее высоте. Из анализа была исключена значительная часть выборки, включающая в себя особей с утраченными (из-за естественного травматизма) дистальными сегментами хвоста. Можно видеть, что самка № 44 и самец № 70 заметно отклоняются от стандартного фенотипа хорасанских агам.

ОТНОШЕНИЕ К ОСНОВНЫМ СРЕДОВЫМ УСЛОВИЯМ И РЕСУРСАМ

По характеру своих экологических потребностей популяции обоих видов в Дарохбейте выглядят чрезвычайно сходными. Мы коротко обсудим их реакции на изменения температурного режима, а также специфику кормового поведения и избирательность в отношении убежищ.

Активность обоих видов агам при смене внешних температур изменяется в соответствии с единым принципом. Спад активности наблюдается не только при резких похолоданиях (27—29 IV), но и при повышении дневных температур сверх 30° [10]. Выход особей обоих видов с ночевки происходит практически одновременно (что, в частности, хорошо видно при наблюдении за смешанными семейными группами), так же, как и уход на ночлег. В разные дни выход с ночевки может быть приурочен к разному времени (от 7.00 до 13.00 в достаточно теплые дни без сильного ветра). Часы выхода с ночевки определяются температурой воздуха и степенью нагретости субстрата, зависящей от состояния погоды накануне. Второй фактор представляется более важным, так как размах значений температуры воздуха в момент выхода с ночевки весьма значителен: от + 10 до + 24°. В жаркие дни пик активности у обоих видов двухвершинный: примерно с 8.00 до 11.00 и с 16.00 до 18.00. При сильной жаре значительная часть особей не выходит на поверхность из дневных убежищ после полудня, и вечерний пик активности в этом случае не выражен. Те индивиды, которые все же активны в это время, возвращаются на ночевку около 18—19 ч (при температуре воздуха не менее 20°).

Визуальные наблюдения позволяют утверждать, что основу питания обоих видов (по крайней мере весной) составляют растительные корма. При этом спектр потребляемых объектов достаточно широк. Агамы постоянно используют в пищу генеративные органы различных травянистых растений из семейств сложноцветных, маковых, ирисовых и т. д. Излюбленным кормом оказываются также цветы астрагалов, при поедании которых агамы нередко забираются на куст и лазают по ветвям. Постоянно используются также вегетативные части растений — листья астрагалов, побеги мака и молодая поросль полыни. Это лишь неполный перечень объектов из пищевого рациона агам (см. также [10]). Важно подчеркнуть, что все перечисленные виды растений в Дарохбейте утилизируются обоими видами. Коль скоро многие из этих растений доминируют в травяном покрове (маки, полыни) или среди ландшафтообразующих кустарников (астрагалы), пригодная для агам пища, вне всякого сомнения, находится в избытке. Животные корма составляют, очевидно, лишь эпизодическую добавку к питанию. Интересно, что при поедании растительных объектов (цветов, колосьев злаков) агамы используют те же приемы, что и при ловле летающих насекомых: ящерицы срывают пригнувшиеся им части растений, высоко подпрыгивая вверх.

Мы не обнаружили никаких различий между двумя видами в использовании долговременных убежищ. Это глубокие щели в песчаниковом монолите, образующиеся в результате выветривания. На южном и северном отрезках долины возможно также обитание хорасанских агам в норах млекопитающих.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные данные позволяют сделать некоторые выводы, касающиеся проблем межвидовой конкуренции и репродуктивной изоляции между изученными симпатрическими и симбиотопическими видами агам. Поскольку основные ресурсы (пища и убежища) находятся в избытке, проблема эксплуатационной конкуренции между кавказской и хорасанской агамами в Дарохбейте не стоит сколь-нибудь остро. Потенциальная угроза конкуренции, проистекающая из очевидного сходства в экологических потребностях обоих видов, должна нивелироваться механизмами межвидовой территориальности, которую можно рассматривать как проявление интерференционной конкуренции. Однако межвидовая территориальность (как и внутривидовая) в данном случае допускает все же значительные перекрытия индивидуальных участков обитания. Каждая взрослая особь сохраняет в своем исключительном пользовании достаточно обширную центральную зону участка, где и сосредоточена основная активность данного индивида. Ранее для кавказской агамы было показано [11], что в одновидовых популяциях этого вида территориальность самцов служит одним из важнейших факторов, ограничивающих рост численности и плотности населения. Очевидно

то же самое должно происходить в смешанной популяции двух видов с одинаковыми системами рассредоточения индивидов при условии существования межвидовой территориальности. Иными словами, перед нами пример того, как мягкая интерференционная конкуренция предотвращает эксплуатационную, удерживая смешанную популяцию в определенных границах численности и плотности.

Переходя к вопросу о действенности механизмов репродуктивной изоляции, можно утверждать, что этологические преграды оказываются здесь недостаточно надежным звеном. Отчасти это обусловлено тем, что формирование связей между половыми партнерами является в известном смысле процессом «вынужденным»: самка устанавливает постоянную связь со своим участком обитания в первый год жизни, не ориентируясь на присутствие будущего полового партнера [11]. В результате к моменту половозрелости она может оказаться на территории (и в семейной группе) неконспецифического самца. Тем не менее отсутствие (или крайняя редкость) экземпляров с фенотипами промежуточного характера указывает на существование весьма эффективных факторов, противодействующих широкой гибридизации. Естественно предположить, что их роль играют посткопуляционные барьеры, характер которых пока не ясен (это может быть блокирование зачатия при межвидовых скрещиваниях, эмбриональная смертность гибридов и т. д.).

Вместе с тем мы не исключаем возможности весьма ограниченного обмена генами между кавказской и хорасанской агамами, протекающего по принципу «бутылочного горлышка». Ранее мы указывали на существование фенотипически промежуточных экземпляров между рассматриваемыми видами и на этом основании предположили реальность существования смешанных популяций с отдельными эпизодами гибридизации внутри них [5, 7]. Представленные здесь результаты отчасти подтверждают эти предсказания. В пользу реальности присутствия в смешанных популяциях особей гибридного происхождения свидетельствует своеобразный фенотип самки № 44 (см. выше).

Тесная симбиотопия — явление, очевидно, локальное в зонах симпатрии изученных видов агам. В частности, в недавно описанном в Туркменистане участке ареала хорасанской агамы протяженностью ~ 120 км с востока на запад этот вид сосуществует с кавказской агамой лишь в урочищах Дарохбейт и Арчиняй [3]. В силу подобной локальности сосуществования видов было бы рискованно обсуждать саму возможность явления «смещения признаков» (предполагающего, как известно, их ускоренную дивергенцию), поскольку такого рода процессы в принципе допустимы лишь с вовлечением разновидовых популяций высокой численности в масштабах обширного региона.

Любопытно, что в Дарохбейте наблюдается не дивергенция, а скорее конвергенция двух видов агам по ряду признаков. У хорасанских агам это проявляется в тенденции к уплощению головы и в уменьшении числа крупных чешуй в поперечнике спинной полосы (см. также [14] и наши данные сравнения выборки из одновидовой популяции Бадхыза и из Дарохбейта), у кавказской агамы — в уменьшении числа чешуй вокруг середины тела (минимальные значения среди всех изученных популяций) и в присутствии у большинства самок функционирующих голокринных желез в области анальных пор (признак, характерный для хорасанской агамы и отмеченный нами лишь у кавказских агам Дарохбейта и Теджена). Оба вида имеют в Дарохбейте одинаковый размах варьирования общих размеров, в то время как в соседних регионах одновидовые популяции характеризуются меньшими (кавказская агама в Центральном Копетдаге) или большими (хорасанская агама в Бадхызе) размерами.

Только дальнейшие тщательные полевые исследования вместе с анализом ДНК позволят установить, не являются ли все названные новообразования конвергентного характера результатом давно идущего слабого потока генов между восточнокопетдагскими популяциями кавказской и хорасанской агам.

Пользуемся случаем принести свою глубокую признательность сотрудникам Института зоологии Туркменистана С. М. Шаммакову и Ч. Атаеву, любезно

указавшим нам перспективное место для проведения полевых работ. Мы также благодарны сотрудникам Сюнт-Хасардагского заповедника (Туркменистан) В. Лукаревскому и С. Букрееву, помогавшим нам в отлове агам. Работа не могла быть осуществлена без постоянного всестороннего содействия командования пограничных войск в Туркменистане (в особенности майора А. Л. Абашина и начальников заставы Махмал капитанов С. С. Свертка и Д. К. Атахаджаева). Исследование финансировалось Российским фондом фундаментальных исследований.

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: Ылым, 1985. 345 с.
3. Атаев Ч. //Изв. АН Турменистана. Сер. биол. наук. 1993. № 2. С. 63.
4. Зарудный Н. А. //Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук. Т. 2. СПб., 1897. С. 349.
5. Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. //Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 7. С. 103.
6. Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. //Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 12. С. 81.
7. Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. //Тр. Зоол. музея МГУ. Т. 30. М.: Изд-во МГУ, 1993. С. 214.
8. Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. //Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 5. С. 148.
9. Панов Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1989. 510 с.
10. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. //Растительный и животный мир Западного Копетдага. Ашхабад: Ылым, 1985. С. 185.
11. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. //Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 6. С. 74.
12. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. //Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115. № 3. С. 293.
13. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., Гаузер М. Е., Васильев В. И. //Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 3. С. 402.
14. Тушев Б. С., Атаев Ч., Шаммаков С. //Изв. АН ТуркССР. Сер. биол. наук. 1991. № 6. С. 50.
15. Anderson S. C., Leviton A. E. //Proc. California Acad. Sci. Ser. 4. 1969. V. 37. № 2. P. 25.
16. Baig Kh. J. Systematic studies of the Stellio-group of agama (Sauria: Agamidae). D. Ph. Diss. Islamabad: Quaid-i-Azam Univ., 1992. 287 p.

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

E. N. PANOVA, L. YU. ZYKOVA

RESOURCE PARTITIONING AND DISTURBANCE OF ETHOLOGICAL ISOLATION IN MIXED POPULATION OF LAUDAKIA CAUCASIA AND L. ERYTHROGASTRA (SAURIA: AGAMIDAE)

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

A mixed population of rock and Khorasan agamas sharing the same habitats was studied in south-eastern Turkmenistan (Darokhbeit district) using individual marking and subsequent observations. Eleven family groups of rock agamas and ten family groups of Khorasan agamas were observed during 33 days. One mixed group included a male of Khorasan agama and four rock agama females, the other consisted of a rock agama male and a Khorasan agama female. Social interactions between male and females didn't differ within conspecific and mixed families. In the zone of close coexistence in both species the requirement for temperature regime, food and shelters were similar. Partitioning resources is regulated in the loose forms of interspecific territoriality. There is a tendency toward convergent shifts of some structural characters in contacting populations of two species in Darokhbeit district which permits to assume a slight gene flow between rock and Khorasan agamas in the given region. Obvious intermediate phenotypes were absent among the agamas captured, although two specimens could be referred to hybrids of *n*-generations.