

УДК 598.112.3 : 591.37

**ЗОНА ИНТЕРГРАДАЦИИ РАЗНЫХ ФОРМ КОМПЛЕКСА
STELLIO CAUCASIUS В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ТУРКМЕНИИ**

Е. Н. ПАНОВ, Л. Ю. ЗЫКОВА, М. Е. ГАУЗЕР, В. И. ВАСИЛЬЕВ

Исследовано 218 особей из семи точек на трансекте (80 км) между пос. Шарлоук и Кара-Кала. Агамы из западной части обследованного региона близки к форме *S. c. triannulatus*, но отличаются от нее рядом морфологических признаков. Восточная группа популяций в целом отвечает диагнозу номинативной формы *S. c. caucasius*, хотя по некоторым признакам слегка уклоняется в сторону мадауской агамы. Западные и восточные группы популяций с юго-запада Туркменской ССР различаются общими размерами половозрелых самцов и самок, некоторыми пропорциями, окраской и по крайней мере тремя признаками фоллидоза. Западные группы популяций населяют лессовые каньоны речных долин, восточные — каменистые предгорья. В западной и средней части трансекты наблюдается повышенная изменчивость по всем названным признакам. Предполагается, что населяющие данный регион популяции имеют гибридное происхождение (зона вторичной интерградации).

Согласно данным Ананьевой и Атаева (1984), изолированная популяция кавказской агамы из Мешедских песков близ пос. Мадау заслуживает выделения в особый подвид *Stellio caucasius triannulatus*. Эта форма, получившая название «мадауской агамы», отличается от номинативного подвида более крупными размерами, присутствием в части сегментов хвоста трех кольцевых рядов чешуй, большим числом чешуй вокруг середины тела и рядом других морфологических признаков. В отличие от большинства популяций кавказской агамы, характеризующихся несомненной петрофильностью, мадауская агама обитает на склонах разветвленных песчаных оврагов, прорезывающих закрепленные пески (Ананьева, Атаев, 1984; Атаев, 1985).

Авторы первоописания мадауской агамы подчеркивают сугубо изолированный характер ее ареала, указывая, что ближайшие к Мешедским пескам горы расположены не менее, чем в 100 км от этого региона (рис. 1). Однако, как оказалось, картина распространения популяций, морфологически близких к мадауской агаме, далеко не столь определена. В частности, не исключена возможность потока генов (скорее в прошлом) между популяциями типа мадауской агамы и населением кавказских агам западного Копетдага, единодушно относимых к номинативной форме.

В ходе долговременных комплексных исследований по изучению биологии и поведения кавказской агамы основные данные из предполагаемой зоны интерградации были получены в следующих четырех точках: долина р. Сумбар в 10 км западнее пос. Шарлоук (рис. 2, точка 1); та же долина восточнее пос. Шарлоук (24 км по прямой — точка 2); урочища Пархай и Игдержик к северу от пос. Кара-Кала в 36 км по прямой от точки 2 (точка 3); урочище Калалегёз — на расстоянии 21 км по прямой к востоку от предыдущего пункта (точка 4).

Ряд дополнительных данных получен еще в трех пунктах между точками 2 и 3. Это низовья р. Терсакан (точка 5), левый берег р. Сумбар у пос. Кара-Кала (точка 6) и небольшой горный массив Дойран (точка 7). Расположение мест сбора данных и число особей, обследованных в каждом из них, показаны на рис. 2. В общей сложности из точек 1—7 исследовано 218 особей (из них 144 половозрелых). Для сравнения

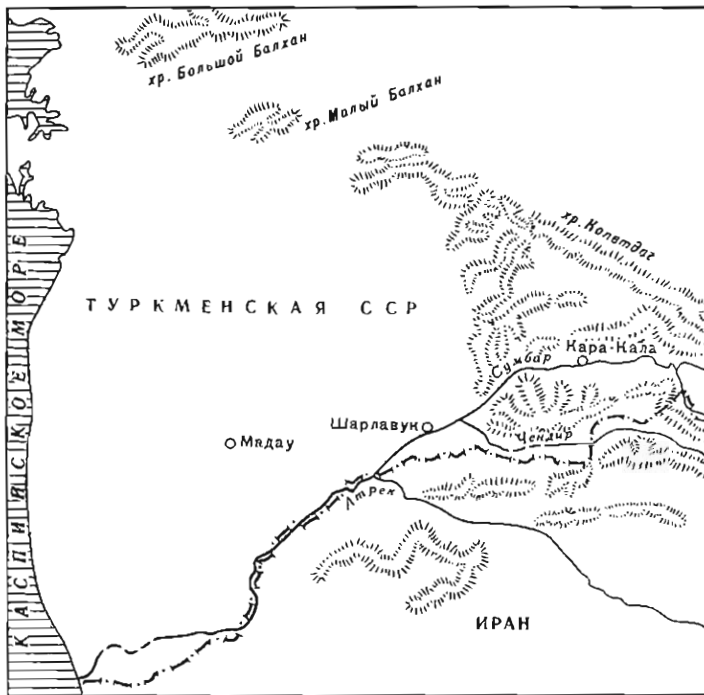


Рис. 1. Картохема юго-запада Туркменской ССР

фенотипического облика популяций из предполагаемой зоны интерградации с генетически чистыми популяциями номинативной формы использованы данные по 75 агамам (31 половозрелая) из предгорий хребта Большой Балхан (рис. 1) и по 51 особи из окрестностей Баку (пос. Гобустан).

Сбор материала в точках 2—4 производился в 1984—1986 гг. методом сплошного вылова на учетных площадках. Пойманных ящериц измеряли, подробно описывали, метили отрезанием пальцев, фотографировали на черно-белую и цветную пленку (с указанием индивидуального номера) и выпускали. Для кратковременных наблюдений ящериц метили красителями (родомин). Исследования в Большом Балхане и Гобустане проводили теми же методами. Небольшое число ящериц из точек 1 и 4 взяты для предварительного электрофоретического анализа; шесть агам из точки 1 переданы в виварий Института биологической физики АН СССР (Пушино), где они содержатся в террариуме.

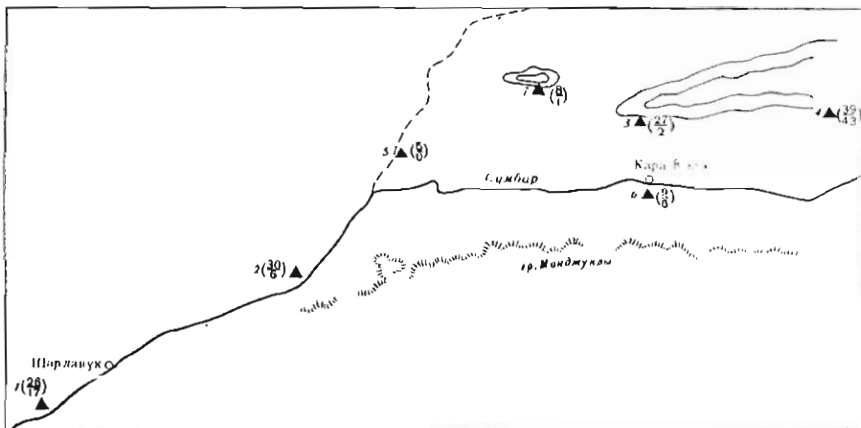


Рис. 2. Схема района исследований с указанием точек сбора данных (1—7) и числа исследованных особей (в скобках: числитель — половозрелые особи, знаменатель — неполовозрелые)

Пользуемся случаем принести благодарность коллективам Красноводского и Сюнт-Хасардагского заповедников за содействие в организации полевых исследований, а также Г. Е. Гаузеру и В. И. Грабовскому за помощь в отлове животных.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ АГАМ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. СУМБАР И ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОСЕЛКА КАРА-КАЛА

Сравнение животных из точек 1 и 2 с ящерицами из точек 3 и 4 показывает, что они принадлежат к двум разным группам популяций, различающихся по следующим комплексам признаков.

1. Окраска. В популяциях из точек 1 и 2 численно доминируют ящерицы со светлым (песчано-оливковым или зеленовато-серым) общим фоном окраски. По бокам от хорошо выраженной светлой спинной полосы имеется крупный рисунок из черноватых ломаных и ветвящихся линий, расчленяющих основной светлый фон на округлые и многоугольные (чаще незамкнутые) фигуры неправильной формы. Эти фигуры

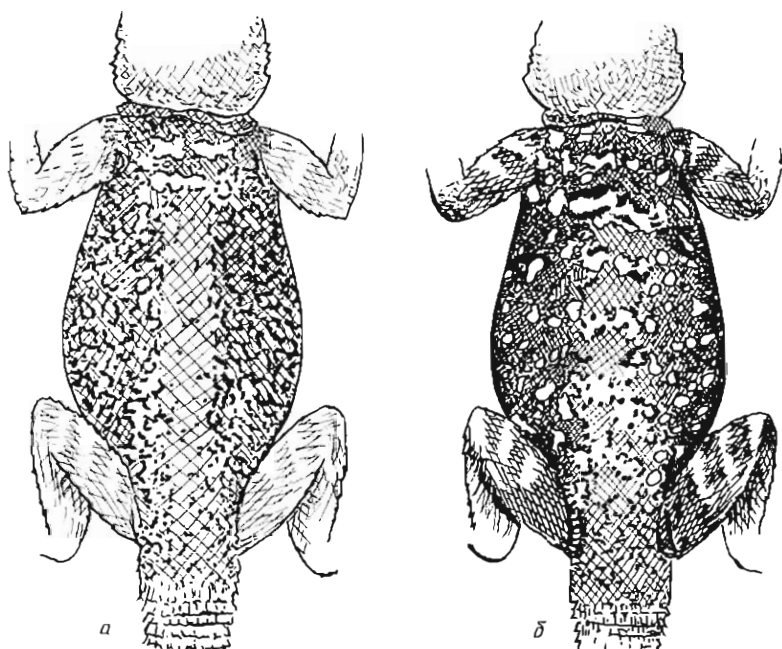


Рис. 3. Типичная окраска взрослых агам из окрестностей пос. Шарлуков в точках 1 и 2 (а) и из юго-западных предгорий Копетдага в точках 3, 4, 6 и 7 (б)

пересекают (обычно в числе двух) монотонно окрашенную спинную полосу чаще лишь в области лопаток (рис. 3, а). В популяциях из точек 3 и 4 абсолютно преобладают агамы с общей темной окраской, обремененной интенсивному развитию черноватого рисунка, который по бокам тела почти полностью покрывает основной серо-оливковый фон. Округлые «глазчатые» пятна, окаймленные черным и имеющие палевую (подчас светло-оранжевую) сердцевину, собраны в несколько (чаще всего в 7) поперечных полос, пересекающих спинную полосу и бока тела от лопаток до корня хвоста. Регулярность расположения пятен по бокам туловища часто нарушается (рис. 3, б).

В точках 1 и 2 изредка встречаются особи, окраска которых сходна с описанной для точек 3 и 4, а также экземпляры с промежуточными вариантами окраски. В точках 3 и 4 немногие ящерицы имеют нерасчле-

ненную темным рисунком спинную полосу, чем напоминают агам из точек 1 и 2. Анализ распределения окрасочных вариантов будет дан в другой работе. Заметим лишь, что все сказанное относится к половозрелым особям. Окраска животных в возрасте до года во всех изученных популяциях в целом однотипна.

2. Общие размеры. Способы проводимого нами отлова в значительной степени гарантируют репрезентативность выборок, что весьма существенно, учитывая значительный разброс в размерах между разными возрастными группами. На рис. 4 приведены гистограммы, отражающие распределения по длине тела среди особей, которые по характеру вторично-половых признаков могут считаться половозрелыми. Легко видеть, что популяции из долины среднего течения р. Сумбар (точки 1 и 2) существенно отличаются от восточной группы популяций (точки 3 и 4) характером распределений по длине тела и средними по этому признаку (например, различия между выборками по самцам из точек 2 и 3 достоверны при $p < 0,001$, различия между выборками по самкам — при $p < 0,01$; значения t равны, соответственно, 4,75 и 3,57).

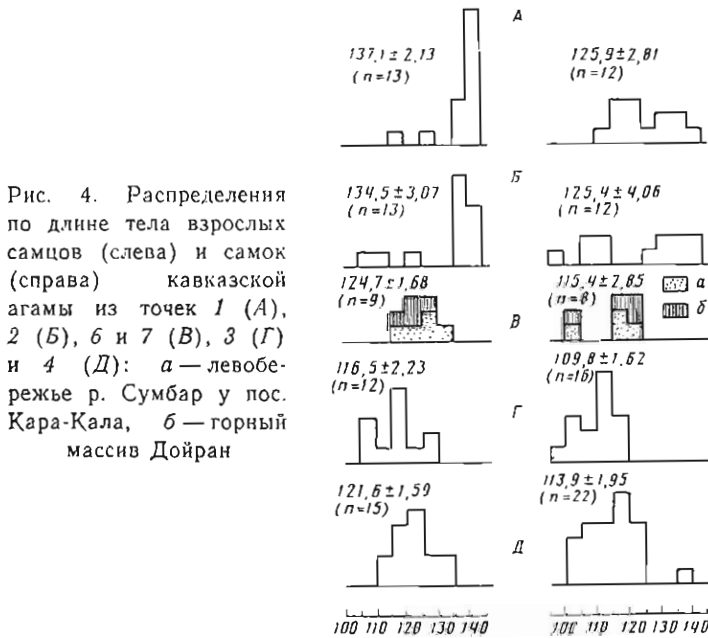


Рис. 4. Распределения по длине тела взрослых самцов (слева) и самок (справа) кавказской агамы из точек 1 (А), 2 (Б), 6 и 7 (В), 3 (Г) и 4 (Д): а — левобережье р. Сумбар у пос. Кара-Кала, б — горный массив Дойран

Вместе с тем, популяции из точек 1 и 2 по длине тела приближаются к мадауской агаме (для последней средние по самцам и самкам составляют, соответственно, 140,6 и 125,4 мм — Ананьева, Атаев, 1984). Однако при сравнении мадауской агамы с популяциями из среднего течения р. Сумбар выясняется, что в последних намечается уменьшение средней длины тела самцов в направлении с запада на восток — с удалением от ареала мадауской агамы. Средние по самцам из точек 1 и 2 равны, соответственно, 137,1 и 134,5, по самкам — 125,9 и 125,4 мм (различия ни в одном случае не достоверны).

3. Длина хвоста относительно длины тела. Ананьева и Атаев (1984) указывают, что мадауская агама имеет хвост относительно более длинный, чем номинативная форма кавказской агамы, однако не приводят конкретных данных, подтверждающих это положение (сопоставление средних по длине туловища и по длине хвоста из сравниваемых популяций в данном случае не информативно). Мы высчитывали отношение длины туловища к длине хвоста у каждой особи и выводили

средние из полученных величин. Оказалось, что существует слабая тенденция к уменьшению относительной длины хвоста при движении с запада на восток, от точки 1 к точке 4 (рис. 5, а). Различия по выборкам из этих точек не достоверны. Вместе с тем рассмотренная тенденция проявляется более определенно при сравнении агам из точки 1 с ящерицами из Азербайджана (Гобустан). В этом случае $t=1,66$; $p=0,07$.

4. Число чешуй вокруг середины тела а. По этому признаку агамы из точки 1 занимают промежуточное положение между мадауским подвидом и популяциями из точек 3 и 4 (рис. 5, б). При этом различия между выборками по самцам из Мадау и из точки 1 не достоверны, тогда как различия выборок по самкам достоверны при $p<0,05$ ($t=2,57$). Что касается популяции из точки 4, то она по данному признаку является типичной *S. s. caucasicus*.

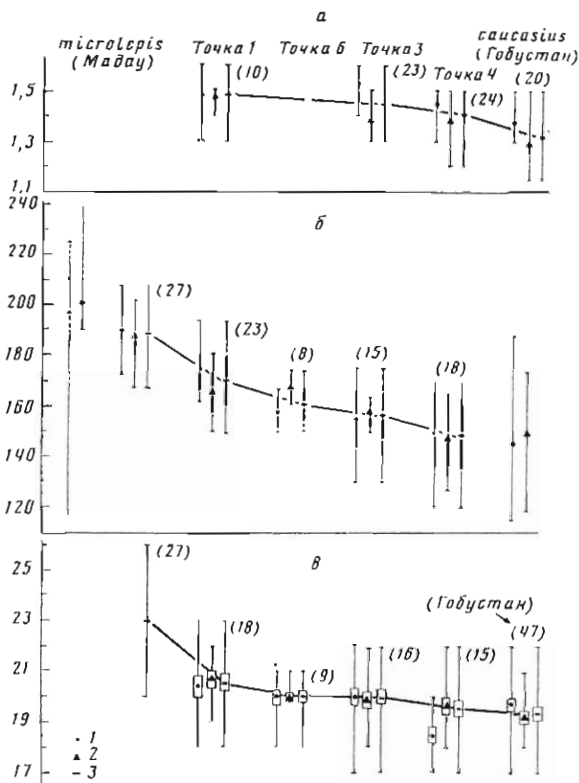


Рис. 5. Клиальная изменчивость по трем признакам на трансекте Шарлоук — Кара-Кала в сопоставлении с популяциями *microlepis* и *triannulatus* и генетически чистых *S. s. caucasicus* из Туркменской ССР и Гобустана (АзербСССР): а — отношение длины туловища к длине хвоста, б — число чешуй вокруг середины тела, в — число чешуй вокруг хвоста. Приведены средние, стандартная ошибка средней (черные прямоугольники) и размах вариаций; белые прямоугольники — удвоенная стандартная ошибка средней; 1 — средние по самцам, 2 — по самкам, 3 — по выборке в целом

5. Число чешуй вокруг хвоста. Картина аналогична той, что выявлена при анализе предыдущего признака, хотя различия между сравниваемыми популяциями (за исключением пары: Мадау — точка 1) выражены еще слабее (рис. 5, в).

6. Тройные кольца в сегментах хвоста и «дополнительные» чешуи. Как следует из работы Ананьевой и Атаева (1984), около 78% изученных ими экземпляров мадауской агамы имеют по три замкнутых кольца чешуй в большей части сегментов хвоста, а все прочие обладают дополнительными чешуями, подчас образующими незамкнутый третий ряд в том или ином сегменте. Замкнутые и незамкнутые третьи кольца чешуй обнаружены также у многих особей из точек 1 и 2, что сближает обитающих здесь ящериц с мадауской агамой. Распределение этого признака в изученных нами популяциях показано в табл. 1. Кроме того мы вычислили значения показателя сходства и критерия идентичности (Животовский, 1982) для рассмотренных популяций по

Таблица 1

Доля (%) особей с тройными кольцами в сегментах хвоста с дополнительными чешуями при двойных кольцах и с двойными кольцами без дополнительных чешуй в популяциях из юго-западной Туркмении и Гобустана

Регион	1	2		3	4		5	"
	двойные кольца	дополнительные чешуи		тройные кольца	тройные кольца		"	
		менее 10 на 1 особь	более 10 на 1 особь		незамкнутые	замкнутые		
Мешедские пески	—	14,8 (4)	—	7,4 (2)	77,8 (21)	27		
Точка 1	11,4 (4)	8,6 (3)	42,8 (15)	34,3 (12)	2,9 (1)	35		
Точка 2	12,9 (4)	29,0 (9)	35,5 (11)	12,9 (4)	9,7 (3)	31		
Точка 5	25,0 (1)	—	50,0 (2)	25,0 (1)	—	4		
Точка 6	28,6 (4)	35,7 (5)	28,6 (4)	7,1 (1)	—	14		
Точка 7	55,6 (5)	33,3 (3)	—	11,1 (1)	—	9		
Точка 3	65,5 (19)	20,7 (6)	13,8 (4)	—	—	29		
Точка 4	46,7 (14)	30,3 (9)	13,3 (4)	10,0 (3)	—	30		
Б. Балхан	77,3 (17)	13,6 (3)	9,1 (2)	—	—	22		
Гобустан	92,2 (47)	5,9 (3)	1,9 (1)	—	—	51		

Таблица 2

Матрица показателей сходства r (выше диагонали) и критериев идентичности I (ниже диагонали)*

Выборки	МП	1	2	6	7	3	4	ББ	ГБ
МП	—	0,87	0,79	0,60	0,56	0,27	0,59	0,22	0,13
1	12,54	—	0,99	0,91	0,86	0,69	0,89	0,63	0,52
2	20,49	1,31	—	0,96	0,89	0,76	0,93	0,70	0,58
6	24,15	7,20	3,09	—	0,70	0,90	0,98	0,85	0,75
7	16,20	8,02	6,14	13,14	—	0,93	0,99	0,92	0,87
3	41,66	27,59	22,17	6,23	2,33	—	0,93	0,99	0,93
4	33,25	14,21	8,54	1,53	0,55	5,31	—	0,92	0,85
ББ	38,06	29,98	25,22	9,07	2,68	1,00	5,58	—	0,98
ГБ	62,85	64,34	56,29	20,43	6,27	10,35	18,89	2,46	—

* Для 6 выборок на трансекте Шарлюк — Кара-Кала. (Точки 1, 2, 3, 4, 6, 7), популяции мадауской агамы из Мешедских песков (МП), популяции *S. s. caucasicus* из Большого Балхана (ББ) и Гобустана (ГБ) (по данным табл. 1).

данному признаку (табл. 2, рис. 6). Можно видеть, что популяции из точек 1 и 2 относятся к единой совокупности, значительно отличаясь от популяции мадауской агамы из Мешедских песков. Популяция из точки 3 не отличается значимо от номинативной формы кавказской агамы из Большого Балхана и Гобустана. Попадание в промежуточную группу оправдано из общих соображений (см. рис. 2) для популяций из точек 6 и 7, но не для точки 4. В последнем случае не исключена неадекватность выборки.

Популяции из среднего течения р. Сумбар (точки 1 и 2) отличаются от мадауской агамы не только соотношением в числе особей с двойными рядами чешуй, с тройными рядами и с дополнительными чешуями, но также характером распределения сегментов с тройными кольцами по длине хвоста. Вообще говоря, последние обычно сосредоточены в дистальной части хвоста, но на разном расстоянии от его корня (рис. 7). Понятно, что чем ближе к основанию хвоста расположены наиболее проксимальные сегменты с тройными кольцами чешуй, тем больше таких сегментов в хвосте. Из табл. 3 следует, что в Мадау у большинства особей с тройными кольцами в сегментах хвоста «тройные» ряды чешуй прослеживаются уже с VII—IX сегмента, тогда как в популяции из точки 1 они обычно сосредоточены более дистально. В популяции из точки 2

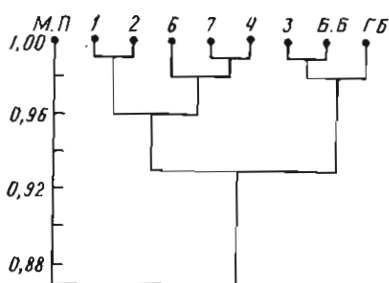


Рис. 6. Дендрограмма сходства выборок из шести точек трансекта Шарлуук — Кара-Кала, а также из Мешедских песков (мадауская агама — М. П.), Большого Балхана (Б. Б.) и Гобустана (Г.Б.). Оценивается сходство по признакам «тройные кольца» и «дополнительные чешуи» (см. табл. 1; при расчетах данные столбцов 2 и 3, 4 и 5 этой таблицы объединены попарно). Дендрограмма построена односвязным методом с использованием «показателя сходства» (Животовский, 1982)

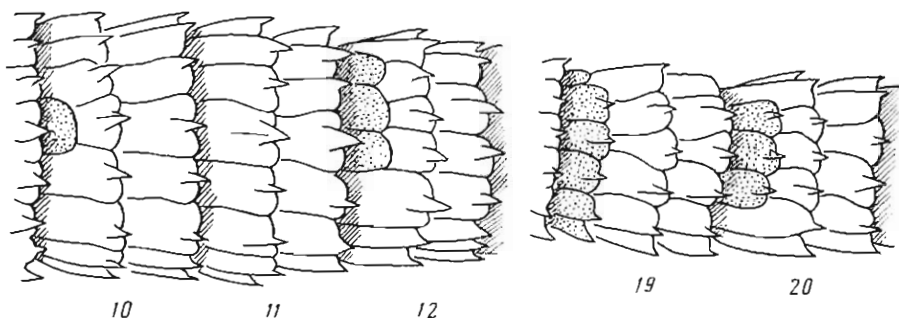


Рис. 7. Характер появления дополнительных чешуй (показаны точками) на проксимальных сегментах хвоста и формирования из них третьих колец на дистальных сегментах (взрослый самец из точки 1), вид сбоку. Числа снизу — порядковые номера сегментов хвоста

особи с «тройными» сегментами становятся сравнительно редкими, а распределение этих сегментов по длине хвоста утрачивает закономерный характер.

Что касается популяций из точек 3 и 4, то они отличаются от популяций номинативной формы из Гобустана и Большого Балхана в среднем большим числом дополнительных чешуй на каждого носителя этого признака. Около 33 и 12% особей от числа его носителей в точках 3 и 4 имели свыше 20 дополнительных чешуй (максимально 55 и 57), тогда как в Гобустане и Большом Балхане особи с числом дополнительных чешуй свыше 15—19 вообще не встречены.

7. Строение чешуй спинной полосы. У большинства взрослых агам из точки 1 и у многих — из точки 2 эти чешуи имеют форму многоугольников и снабжены хорошо выраженным ребром, задний конец которого в виде крючка нависает над задним краем чешуи. В точке 4

Таблица 3

Распределение наиболее проксимальных тройных колец чешуй по сегментам хвоста *

Регион	Сегменты хвоста															
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Мешедские пески	5	2	8	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Точка 1	—	1	—	—	1	1	1	1	2	1	3	—	—	1	—	1
Точка 2	—	1	—	1	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	1

* Материал — 27 особей мадауской агамы из Мешедских песков (Ананьева, Атаев, 1984), 12 особей из точки 1 и 6 особей из точки 2.

спинные чешуи скорее округлой формы, лишенные угловатости, с гораздо менее выраженной ребристостью. В целом по строению чешуй агамы из точки 1 сходны с мадауской формой (см. Ананьева, Атаев, 1984, с. 6 и рис. III), а из точек 3 и 4 — с ящерицами номинативной формы из Большого Балхана. В популяции из точки 2 наблюдается значительная изменчивость характера спинных чешуй.

Помимо описанных морфологических различий агамы среднего течения р. Сумбар и низовьев р. Терсакан (точки 1, 2 и 5) резко отличаются от агам юго-западных предгорий Копетдага (точки 3, 4 и 7) особенностями занимаемых местообитаний. По долине среднего течения р. Сумбар и нижнего течения р. Терсакан агамы обитают на обрывах лессовых каньонов и в примыкающих к ним оврагах — в геоморфологических условиях, обозначаемых как «псевдокарст». Обильные промоины и провалы вдоль верхней кромки каньона и в его стенах, местами достигающих высоты 30 м, создают прекрасную защиту для этих ящериц. Выше по течению р. Сумбар (в частности, близ пос. Кара-Кала) его русло лишь незначительно углублено по сравнению с верхней террасой долины. Здесь агамы не занимают прирусловые глинистые участки, но ведут себя как типичный петрофильный вид. В точках 3, 4 и 7 они обитают в каменистых низкорослых, а в точке 6 освоили как бы промежуточный тип местообитаний — весьма ограниченные по площади выходы коренной породы по боковым глинистым ущельям у борта долины р. Сумбар.

Из всего сказанного очевидно, что популяции агам на исследованном участке между поселками Шарлоук и Кара-Кала промежуточны между мадауской и «номинативной» формами. При этом по всем изученным признакам на данном участке наблюдается клинальный переход от первой формы ко второй.

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗОНЫ ИНТЕРГРАДАЦИИ

Множественный характер морфо-биологических различий между популяциями агам из точек 1 и 2, с одной стороны, и точек 3 и 4, с другой, наводит на мысль, что в данном случае перед нами зона вторичной интерградации двух значительно дивергировавших форм. Для объяснения истории становления рассмотренных гибридогенных популяций можно выдвинуть две гипотезы, которые не исключают, а скорее дополняют друг друга.

Первая гипотеза состоит в том, что наблюдаемая интерградация объяснена своим возникновением потоку генов между мадауской агамой *S. c. triannulatus* и кавказскими агамами Копетдага, традиционно относимыми к номинативной форме. Наиболее очевидным свидетельством реальности обмена генетическим материалом между мадауской агамой и *S. caucasius* s. str. является характер распределения на изученных территориях признака трехколючатости сегментов хвоста и несомненно связанного с ним признака дополнительных чешуй. В то же время достаточно очевидно, что в настоящее время мадауская и номинативная формы изолированы друг от друга обширными пространствами пустынных равнин, исключаящими не только прямой контакт между рассматриваемыми популяциями, но и обмен генами за счет миграций. Следовательно, можно думать, что генетический контакт между собственно мадауской агамой и населением юго-западных предгорий Копетдага имел место в прошлом — почти наверняка по долине р. Сумбар, где и поныне обитают возникшие в то время популяции гибридогенного происхождения. Судя по описаниям местообитаний мадауской агамы, она, возможно, приурочена к древнему водотоку, утерявшему связь с бассейнами Атрека и Сумбара в результате наступления песчаной пустыни.

Суть второй гипотезы в том, что все популяции, населяющие лессовые каньоны рек юго-западной Туркмении, представляют собой продукт

древней гибридизации формы *caucasicus* и населяющей восточный Иран *microlepis*. На определенное сходство между последней формой и мадауской агамой намекают Ананьева и Атаев (1984; см. также рис. 5, б). Бленфорд (Blanford, 1876) впервые описавший *microlepis*, указывает, что ее окраска более светлая и монотонная, чем у кавказской агамы s. str., т. е. в целом напоминает окраску агам из точек 1 и 2 (а также, судя по рис. 1 и IIIБ из работы Ананьевой и Атаева, 1984 — и мадауской агамы). Предлагаемая гипотеза позволяет высказать предположение о причинах появления у агам юго-западной Туркмении признака трехкольчатости сегментов хвоста.

Известно, что при отдаленной гибридизации гибридное потомство нередко приобретает признаки, отсутствующие у родительских видов, но присущие другим видам того же рода (по птицам см., например, Scherer, Hilsberg, 1982; по рептилиям — Даревский, 1967). Нечто подобное мы видим и в рассматриваемом случае: учитывая значительные морфологические различия между *S. caucasicus* s. str. и формой *microlepis*, можно допустить возможность появления при их гибридизации фенотипов, сходных по фолидозу хвоста с *S. nupta* и *S. himalayana*, у которых трехкольчатость сегментов хвоста является устойчивым видовым признаком. На гибридогенную природу данного признака у мадауской агамы косвенно указывает непостоянство его проявления вплоть до почти полного отсутствия признака примерно у 15% особей. Высокую концентрацию данного признака (до 85%) у данной формы (в отличие, например, от популяции из точки 1) можно объяснить действием генетико-автоматических процессов в полиморфной гибридогенной популяции, в какой-то момент оказавшейся на положении полного изолята.

В рамках рассматриваемой гипотезы гибридогенные популяции (*caucasicus* × *microlepis*) из Мадау, с Сумбара в среднем — нижнем течении и с Атрека могут иметь одинаковый возраст. Популяция из Мадау позже оказалась изолированной — в отличие от популяций из точек 1 и 2, которые вторично вступили в гибридизацию с *S. c. caucasicus* из западного Копетдага. В настоящее время наиболее восточной точкой, где нами обнаружены светлые агамы мадауского типа является лессовый каньон р. Терсакан (точка 5 на рис. 2). В ближайшей к нему обследованной нами точке 7 (15 км, г. Дойран) обитают уже типичные кавказские агамы. По долине р. Сумбар между устьем р. Терсакан и точкой 6 агам обнаружить не удалось. Тем не менее в точке 6 концентрация признака «дополнительные чешуи в хвосте» достоверно выше ($t=3,80$; $p<0,001$), чем в популяции из точки 3, отстоящей всего на 9 км, но на другом берегу р. Сумбар (рис. 2). Из сказанного ясно, что поток генов между популяциями типа мадауской агамы (точки 1, 2 и 5) и петрофильными *S. caucasicus* юго-западного Копетдага может идти через популяции северных предгорий хребта Монджуклы, откуда сбор данных еще предстоит провести.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьева Н. Б., Атаев Ч., 1984. *Stellio caucasicus triannulatus* ssp. nov. — новый подвид кавказской агамы из юго-западной Туркмении // Тр. ЗИН АН СССР, 124. Л., 4—11.
- Атаев Ч., 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: БИлим, 1—344.
- Даревский И. М., 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука, 1—214.
- Животовский Л. А., 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 38—44.
- Blanford W. T., 1876. Eastern Persia. 2. The zoology and geology. London: Macmillan and Co., 1—516.
- Scherer S., Hilsberg T., 1982. Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae — eine systematische und evolutionstheoretische Betrachtung // J. Ornithol., 123, 357—380.

ИЭМЭЖ АН СССР (Москва),
Красноводский государственный
заповедник

Поступила в редакцию
14 января 1986 г.

**THE INTERGRADATION ZONE FOR DIFFERENT FORMS
OF THE *STELLIO CAUCASIUS* COMPLEX
IN THE SOUTH-WESTERN TURKMENIA**

E. N. PANOVA, L. Yu. ZYKOVA, M. E. GAUZER, V. I. VASILYEV

*Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, USSR Academy of Sciences
(Moscow); Krasnovodsk State Reserve*

S u m m a r y

218 specimens (144 adults) were collected in seven spots in the 80 km transect between Sharlouk and Kara-Kala settlements. Agamas from the west of the given region are close to the *S. c. triannulatus* (so-called «Madaus agama») but differ from the latter by a number of morphological characters. The populations of the eastern group as a whole fit the diagnosis of the *S. c. caucasius* but are slightly similar to «Madaus agama». The western and eastern groups of the populations from the south-western part of the Turkmen SSR are distinguished by body size of adult males and females, by certain proportions, by coloration pattern, and by at least three characters of pholidosis. The populations of the western group inhabit loess canyons of river valleys, while the eastern populations live in rocky piedmonts. The populations inhabiting this region are assumed to have hybrid origin (the zone of secondary intergradation). Two hypothesis are considered: 1) these populations are a result of *S. c. caucasius* and *S. c. triannulatus* hybridization, 2) the specificity of the populations mentioned, as well as of the *triannulatus* form is a result of hybridization of *S. caucasius* s. str. and the *microlepis* form. In the last case, the three-annulated segments of the tail in «Madaus agama» and in the populations of the western group (from the Atrek River Valley and from the lower and middle reaches of Sumbar River) are a hybrid character reaching a high concentration in the isolated range of «Madaus agama» on account of genetic drift.