

УДК 598.1.08

© 1991 г.

Л.Ю. ЗЫКОВА, Е.Н. ПАНОВ

ДОЛГОВРЕМЕННОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОСТА
КАВКАЗСКОЙ АГАМЫ *STELLIO CAUCASIUS*

В течение 6 лет прослеживали рост индивидуально меченых кавказских агам известного возраста в искусственно сформированной популяции в окрестностях г. Красноводска (юго-западная Туркмения). Кавказские агамы растут на протяжении всей жизни, продолжительность которой может достигать 12–13 лет. Сравнение роста ящериц из популяции Красноводска и из естественной популяции Гобустана (западный Азербайджан) даст основания полагать, что генетически запрограммирован не максимальный размер животных, а темп роста, выявляемый в первые 3 года жизни особей. В то время как общие тенденции к более быстрому или более медленному росту запрограммированы генетически, максимальные и средние размеры особей в каждой данной популяции могут существенно варьировать из года в год в соответствии с меняющимися показателями демографической структуры. Именно темпы роста, а не усредненные данные по размерам животных, следует использовать в сравнительно-популяционных исследованиях на долгоживущих ящерицах. На основе полученных данных построена шкала, позволяющая определять возраст данного животного с точностью до одного года (при длине тела агам не более 92 мм), до двух лет (при длине тела до 116 мм) и до трех лет при большей длине.

При изучении географической изменчивости и таксономической структуры вида у рептилий используются, наряду с другими, размерные признаки. Однако их использование осложняется тем, что рост большинства рептилий не ограничен определенным этапом онтогенеза и по существу продолжается всю жизнь. В результате выявляемые межпопуляционные различия в средних или максимальных размерах особей могут быть в принципе следствием разной возрастной структуры сравниваемых популяций, а не их генетической разнокачественности. Поэтому важным становится вопрос о возможностях и способах дифференциации генетических и прочих (эпигенетических) компонент межпопуляционной изменчивости.

Одним из перспективных путей такого анализа может служить долгосрочное изучение роста индивидуально меченых животных в природных популяциях.

Объектом настоящей работы послужили особи популяций кавказской агамы из Большого Балхана, Западного Копетдага (район пос. Кара-Кала) и восточного Азербайджана (пос. Гобустан в 60 км к югу от Баку).

В мае 1985 г. в Большом Балхане нами было отловлено 69 кавказских агам. Половозрастной состав пойманных животных был случайным: 13 самцов, 17 самок (часть которых были беременны) и 39 молодых (из них 24 — первородка). Все агамы были измерены, помечены отрезанием пальцев и получили временные цветные метки, нанесенные раствором родомина и маникюрным лаком. Мерили длину тела (от конца морды до анального отверстия) с помощью металлической линейки; длину головы (от заднего края затылочной кости до кончика морды) и ширину (в самом широком месте), длину и ширину брюшной мозоли — с помощью штангенциркуля.

Средние размеры (в мм) кавказских агам разного возраста (Красноводск)

Число пережитых зимовок	I	II	III	IV	V	VI	VII
I.A – точно известный возраст							
\bar{x}	63,8±0,7	89,7±1,7	106,0±1,5	117,2±1,4	123,6±1,2	129,0±1,4	–
Пределы признака	50–76	76–103	93–114	106–123	117–130	122–133	–
n	64	24	17	13	10	6	
I.B – расчетный возраст*							
\bar{x}	–	88,8±0,8	111,2±3,7	118,0±2,8	124,0±1,4	130	136,5
Пределы признака	–	83–92	103–120	111–126	120–127	130	136–137
n	–	17	4	4	4	2	2

*Перезимовавшими две зимы считались агамы размером не более 92 мм (рисунок), поскольку животные больших размеров могут принадлежать к следующей возрастной группе.

Эти животные были выпущены на участке заброшенного каменного карьера в 16 км от г. Красноводска в небольшом горном массиве Карадаг, вплотную подступающем к Красноводскому плато, т.е. в пределах ареала кавказской агамы (Атаев, 1985). Ранее на этом участке, где разработка камня прекратилась только в конце 70-х гг., кавказских агам мы не находили. Это обстоятельство дало нам возможность иметь дело с изолированной популяцией, целиком состоящей из меченых особей и животных, впоследствии родившихся на месте выпуска. В течение последующих пяти полевых сезонов (апрель–май 1986–1990 гг.) мы проводили повторные отловы. В эти годы было поймано, соответственно, 26, 26, 59, 83 и 56 особей. Количество пойманных животных коррелировало с длительностью периода отлова: в первые два сезона мы работали по 5–7 дней, в 1988 г. – 2 недели, в 1989 – месяц, в 1990 г. – 10 дней. Всех животных при повторных отловах измеряли, фотографировали, молодых, пополнивших популяцию, метили. Повторные поимки агам, выпущенных первогодками, и родившихся в месте выпуска дали основу для составления размерно-возрастной шкалы.

Индивидуально помечены были также кавказские агамы на пробных площадках в районе пос. Кара-Кала и в Гобустане. В окрестностях пос. Кара-Кала таких площадок было две: в урочище Калалигёз, где наблюдения проводили в октябре 1985–1987 гг., и в ущелье Пархай, где работали в апреле 1986 и 1989 гг. и в сентябре-октябре 1986–1989 гг. В Гобустане полевые исследования проводили в мае-июне 1986–1989 гг.

В табл. 1 приведены размеры кавказских агам разного возраста из искусственной красноводской популяции. В верхней части таблицы (А) представлены размеры агам с точно известным годом рождения. Максимальный возраст, до которого удалось проследить за ними, – около 6 лет. Среди неполовозрелых агам – как выпущенных нами, так и родившихся здесь и пойманных в дальнейшем, были животные, перезимовавшие, по нашему предположению, две зимы (табл. 1, Б). Сравнение размеров агам этого возраста из двух указанных выборок (А и Б, табл. 1) показало, что они статистически не различаются. Рост агам "группы Б" прослежен нами до 7-го года жизни. Максимальная длина тела кавказских агам в возрасте 6–7 лет в красноводской популяции не превышает 137 мм.

Как видно из табл. 1, разброс значений размеров кавказских агам одного и

того же возраста очень велик. Для первогодков это объясняется, вероятно, прежде всего растянутостью сроков рождения. Первые недавно рожденные агамы были встречены в Центральном Копетдаге 15 июля, последние — 26 октября. Таким образом, вылупление молодых может продолжаться в течение 90–100 дней. Темпы роста молодых, особенно перед зимовкой, очень высоки (Атаев, 1985). Животные, родившиеся летом, уходят на зимовку, достигнув значительно больших размеров, чем родившиеся осенью. Летом, в период вылупления молодняка, сеголетки имеют размеры от 38 до 46 мм, в среднем 43,3 мм (Атаев, 1985). В октябре перед уходом на зимовку они достигают 40–62 мм (в среднем $50,8 \pm 0,73$ мм, наши данные из окрестностей пос. Кара-Кала). После первой зимовки в марте — мае следующего года первогодки имели размеры от 50 до 76 мм. Наиболее крупные были пойманы в конце мая, т.е. срок отлова животных также влияет на получаемые результаты.

“Стартовые” показатели могут в некоторой степени обуславливать размеры агам старших возрастов, когда темп роста сильно замедляется.

В первые 2 года агамы растут очень интенсивно: длина их в среднем увеличивается на 42% (в 1-й год) и на 46% (во 2-й) по сравнению с предыдущим годом. В последующие 3 года прирост замедляется и составляет, соответственно, 23, 14 и 6%. После 5 лет кавказские агамы растут настолько медленно, что разницу в росте можно заметить, лишь сравнивая размеры животных с промежутком в 2–3 года. Прирост уловить тем более трудно, что ошибка измерения (в пределах 5 мм) может быть больше годового прироста.

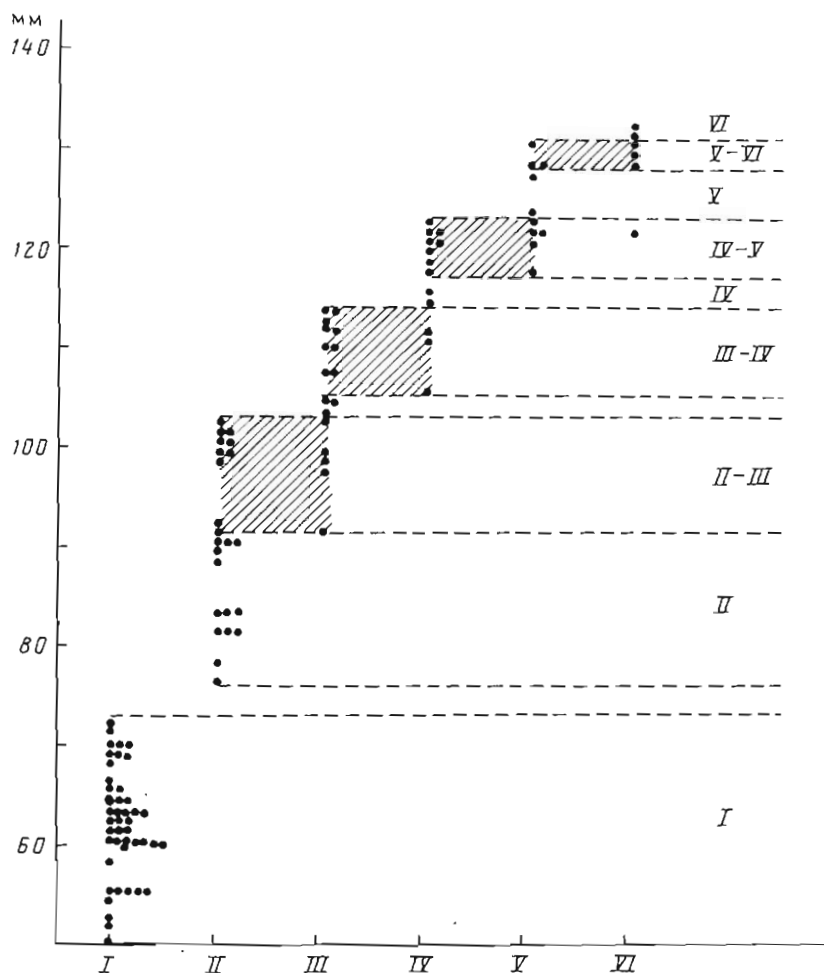
Наиболее интенсивный рост кавказских агам приходится на раннюю весну. В 1987 г. отлов ящериц мы проводили в течение весны: 24–25 марта, когда животные только что вышли с зимовки, 1–2 и 18 мая. За 1,5 весенних месяца агамы в возрасте несколько более 1,5 лет (перезимовавшие две зимы), выросли на 9–14 мм, что составляет около половины всего годового прироста. Агамы более старших возрастов выросли меньше: самец в возрасте около 4 лет, имевший длину тела 116 мм, вырос на 4 мм, а более крупная (125 мм) и, вероятно, имеющая больший возраст самка — на 3 мм. Однако в двух последних случаях следует иметь ввиду возможную ошибку измерения. Сезонный темп роста связан с периодом вегетации растений — основного корма кавказских агам, максимальные запасы которого под Красноводском приходятся на раннюю весну (март–апрель). Уже в середине мая здесь начинается выгорание растительности.

Размеры тела агам известного возраста мы нанесли на график (рисунок), иллюстрирующий размерные интервалы для каждой возрастной группы. На графике хорошо видно, что определить точный возраст мы можем только для животных размером не более 92 мм — это молодые, перезимовавшие одну (максимальный размер весной 76 мм) или две зимы (интервал 77–92 мм). При определении возраста молодых неполовозрелых животных помогает наличие ювенильной окраски, поэтому агам размером до 103 мм еще можно довольно точно дифференцировать по возрасту, учитывая этот признак.

Использование размеров тела у агам от 93 до 116 мм позволяет определить возраст с точностью до 2 лет, а у более крупных — уже с точностью до 3 лет. Тем не менее наша шкала позволяет говорить о минимальном или максимальном возрасте животного.

По литературным данным, предельным для кавказских агам считается возраст 7–8 лет (Атаев, 1985). Используя нашу размерно-возрастную шкалу, мы предположительно определили минимальный возраст¹ самых крупных из выпущенных нами агам и проследили за их дальнейшим ростом (табл. 2). Приведенный расчет показывает, что взрослые кавказские агамы, которые в момент выпуска имели длину тела более 130 мм, к 1989 г. достигли возраста от 8 до 13 лет (табл. 2).

¹ При определении возраста мы исходили не из средних размеров тела, а из максимальных для каждой возрастной группы, т.е. предполагаемый возраст может быть только занижен.



Размеры тела кавказских агам известного возраста: I-VI - число пережитых зимовок. Заштриховано перекрытие размеров

На индивидуально меченых агамах известного возраста мы оценили различия в размерах самцов и самок (табл. 3). Пол животных был определен после наступления половой зрелости при длине тела 105-110 мм (очень редко меньше). До 2 лет самцы и самки растут практически одинаково. В этом возрасте различия в их средних размерах малы и недостоверны. С наступлением половой зрелости, в возрасте около 3 лет, самцы в среднем несколько крупнее самок (хотя различия еще не достоверны), но самцы более старших возрастных групп достоверно крупнее самок.

В естественных популяциях мы не смогли получить достаточного объема данных для построения размерно-возрастной шкалы, поскольку возраст половозрелых животных нам точно не был известен, а повторные отловы агам, помеченных в 1-й год жизни, были единичными. Тем не менее некоторый материал для сравнения с искусственно созданной популяцией Красноводска мы имеем. В частности, в районе пос. Кара-Кала (западный Копетдаг) нами повторно были пойманы осенью две агама в возрасте несколько более 2 полных лет. Перед уходом на зимовку они имели длину тела 105 и 106 мм. К весне следующего года их размеры если и увеличатся, то незначительно и будут такими же, как

Таблица 2

Предполагаемый максимальный возраст кавказских агам (Красноводск)

Максимальный размер агам известного возраста, мм	Пол	Число пережитых зимовок																		
		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII								
		112	123	130	133	137	-	-	-	-	-	-								
№	Пол																			
12	♀		121	-	-	134	137	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	♂		121	-	-	134	140	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	♂		113	-	-	126	126	129	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
55	♀		119	122	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	♀		-	129	131	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
35	♀		-	126	125	128	136	135	135	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36	♂		-	126	129	130	138	133	139	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
56	♂		-	-	131	128	130	139	138	141	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	♂		-	-	139	134	135	135	+	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	♂		-	-	-	-	-	138	-	-	144	147	144	-	-	-	-	-	-	-
18	♂		-	-	-	-	-	-	-	-	144	-	144	-	-	-	-	-	-	-

* + - животные погибли.

Таблица 3

Средние размеры самцов и самок кавказских агам известного возраста (Красноводск)

Показатель	Число пережитых зимовок					
	I	II	III	IV	V	VI
А - самцы						
\bar{x}	60,4±2,1	86,8±1,6	108,2±3,1	120,9±1,8	127,8±0,6	-
Пределы признака	50-67	79-97	92-121	118-131	126-130	130
n	7	11	9	8	5	2
Б - самки						
\bar{x}	61,7±2,9	87,0±2,8	103,2±1,9	115,4±1,9	123,2±1,6	-
Пределы признака	52-79	76-101	97-110	106-126	120-131	-
n	9	8	6	9	6	-
Достоверность различий	Недостовверны	Недостовверны	Недостовверны ($t = 1,3$)	$p < 0,01$ ($t = 2,1$)	$p < 0,01$ ($t = 2,7$)	-

размеры агам этой же возрастной группы в популяции под Красноводском (табл. 1).

Данные по годовичному приросту кавказских агам из популяции западного Копетдага также практически не отличаются от того, что мы наблюдаем в красноводской популяции. Молодые животные размером до 100 мм растут интенсивно: средний годовой прирост индивидуально помеченных особей под Красноводском составил 15,6±2,3 мм, а в районе пос. Кара-Кала - 14,5±2,6 мм. После достижения половозрелости агам рост замедляется.

Изучение меченой популяции кавказских агам в восточном Азербайджане (заповедник Гобустан) показало прежде всего, что ящерицы здесь значительно крупнее, чем в Туркмении (исключение представляет форма *S. caucasius iriannulatus* - см. Ананьева, Атаев, 1984; Панов и др., 1987). В Гобустане почти 89% самцов и 56% самок имели длину тела более 130 мм, а среди таких самцов у 10% длина превышала 150 мм. В западном Копетдаге только в один полевой сезон (1989 г.) были встречены самцы с размером тела более 130 мм (они составля-

Таблица 4

Рост неполовозрелых кавказских агам в Гобустане
(восточный Азербайджан)

Пол	Размеры тела		
	после I зимовки	после II зимовки	после III зимовки
♂	55	—	122
♀	61	91	117
♂	—	94	119
♂	—	91	115
♂	—	93	118
\bar{x}	—	92.2±0,8	118,5±1,3

Таблица 5

Средние размеры (в мм) головы у кавказских агам известного возраста (Красноводск)

Показатель	Число пережитых зимовок					
	I	II	III	IV	V	VI
Длина						
\bar{x}	17,2±0,4	23,0±0,4	25,4±0,3	28,9±0,7	29,7±0,7	31,8±0,7
Пределы признака	14–19	20–26	23,5–28	26–34	27–34	30–35
n	18	25	18	12	9	6
Ширина						
\bar{x}	13,5±0,3	17,8±0,4	20,0±0,3	23,0±0,6	23,8±0,9	24,3±0,9
Пределы признака	11–16	12–21	18,5–22	20–26	21–29	21–27
n	19	25	18	12	9	6

ли 33%), а самки таких размеров вообще не найдены. В искусственной популяции под Красноводском в эту размерную группу входили около 30% самцов и 10% самок.

Молодых агам в популяции Гобустана очень мало: на нашем опытном участке за три весенних сезона было поймано только шесть молодых, переживших одну зиму (8,6% от общего числа пойманных). Это обстоятельство не дало возможности составить размерно-возрастную шкалу местных агам, аналогичную полученной для популяции под Красноводском. В Гобустане мы смогли получить только сведения о годичном приросте меченых животных.

Годичный прирост кавказских агам размером 91–100 мм (по нашей шкале сюда входят животные в возрасте около 2 лет) в популяции под Красноводском составляет $15,6 \pm 2,3$ мм, а в Гобустане — $26,2 \pm 0,87$ мм ($t = 4,3, p < 0,005$). Таким образом, в первые 2–3 года жизни агамы из Гобустана по темпам роста значительно опережают агам из красноводской популяции. Этот вывод подтверждают сведения по росту пяти неполовозрелых кавказских агам, из которых двух мы поймали сеголетками, а трех других по размеру мы отнесли к животным, пережившим две зимы (табл. 4).

После третьей зимовки агамы из Гобустана сильно опережали по размерам агам того же возраста из Туркмении (ср. с табл. 1). По средним размерам агамы из Гобустана после третьей зимовки отличаются от агам из искусственной популяции под Красноводском, переживших 4 зимы (различия не достоверны, $t = 0,78$).

Помимо возрастных изменений общих размеров кавказских агам были прослежены также изменения четырех других признаков: длины и ширины головы,

Среднее число преанальных пор у кавказских агам разных размеров из популяций Краснодарска, Кара-Калы и Гобустана (в скобках – число измеренных особей)

Размерная группа, мм	Число рядов преанальных пор		
	Краснодарск	Кара-Кала	Гобустан
101–110	3,0±0,4 (5)	–	–
111–120	3,7±0,2 (13)	3,4±0,3 (5)	3,7±0,3 (3)
121–130	4,3±0,2 (21)	4,0±0,4 (5)	4,0±0,4 (4)
131–140	5,4±0,4 (8)	–	5,4±0,2 (10)
141–150	–	–	6,0±0,2 (20)
151–160	–	–	6,7±0,3 (7)

Таблица 7

Размеры "брюшной мозоли" у кавказских агам из популяций Краснодарска и Гобустана (в скобках – число исследованных экземпляров)

Размерная группа*, мм	Краснодарск	Гобустан
106–115	18,4 × 6,9 (10)	–
116–125	20,8 × 10,7 (25)	26,4 × 11,6 (5)
126–135	23,7 × 10,9 (19)	30,0 × 16,3 (3)
136–145	29,4 × 15,8 (5)	36,9 × 19,6 (10)
146–155	–	41,3 × 22,1 (12)

* Мы вынуждены принять другие границы размерных групп, чтобы увеличить численность сравниваемых выборок.

а у самцов – числа рядов преанальных пор и размеров мозолистых образований на брюхе (так называемой "брюшной мозоли").

В табл. 5 приведены средние показатели длины и ширины головы у кавказских агам известного возраста. Рост головы коррелирует с ростом тела, но у сеголеток отношение длины головы к длине тела больше, чем у особей более старших возрастов. У первых голова составляет 27–30% длины тела, в прочих возрастных группах – от 23 до 26% у разных индивидов. Отношение длины и ширины головы в течение жизни практически не меняется, оставаясь в пределах 1,4–1,2 : 1, в среднем 1,3 : 1.

Повторные промеры агам с длиной тела более 130 мм (возраст которых достоверно не известен), показали, что длина и ширина головы у них ежегодно увеличивается примерно на 1 мм (точнее на живом животном измерить невозможно). Это служит еще одним доказательством постоянного роста кавказских агам в любом возрасте.

У половозрелых самцов хорошо заметны ороговевшие чешуи преанальных пор и "пластинка" мозолистых чешуй на брюхе, возникающая в результате выделения веществ кератиновой природы после начала голокриновой секреции (Дильмухамедов, 1985; рис. 1). Число преанальных пор увеличивается с возрастом и, соответственно, с увеличением общих размеров тела агам (табл. 6). Из таблицы видно, что различия между числом рядов преанальных пор у кавказских агам одной размерной группы из разных популяций практически нет.

Несколько иная картина предстает при рассмотрении "брюшной мозоли". Она также увеличивается с возрастом, но в разных популяциях размеры ее отличаются настолько сильно, что могут служить популяционным или даже подвидовым признаком. Размеры брюшной мозоли у кавказских агам из популяции Гобустана

на значительно больше, чем у агам туркменских популяций тех же размерных групп (табл. 7, рисунок).

Следует отметить, что у крупных кавказских агам, обитающих в лессовых каньонах в долине р. Сумбар (юго-западная Туркмения, форма *S. c. triannulata*), площадь, занимаемая "брюшной мозолью", меньше таковой у крупных агам из Гобустана и у сравнительно мелких ящериц из искусственной популяции Красноводска. В целом у кавказских агам с длиной тела от 131 до 155 мм средний размер брюшной мозоли составляет в популяции Гобустана $38,5 \pm 0,95 \times 20,7 \pm 0,65$ ($n = 24$, пределы признаков $28-47 \times 13-27$), в популяции Красноводска $29,7 \pm 0,46 \times 15,9 \pm 0,43$ ($n = 10$, пределы признаков $27-32 \times 14-18$), в популяции из долины р. Сумбар $24,7 \pm 0,69 \times 7,7 \pm 0,45$ ($n = 6$, пределы признаков $22-27 \times 7-10$).

Исследование роста кавказских агам в индивидуально меченых популяциях дало возможность составить шкалу, с помощью которой можно точно определить возраст молодых животных (размер тела до 92 мм) и возраст половозрелых с точностью до 2 (размеры тела до 116 мм) или до 3 лет (размеры тела более 117 мм).

В искусственной популяции под Красноводском кавказские агамы живут в условиях низкого популяционного давления. Сравнение этих агам с ящерицами из естественной популяции из западного Копетдага показало, что по характеру роста те и другие фактически не различаются. Минимальные размеры агам, дифференцируемых по полу, в этих популяциях практически одинаковы: под Красноводском самцы — 99 мм, самки — 103 мм, в западном Копетдаге — 99 и 100 мм соответственно. Сходный характер имеют соотношения размеров и в группах трехлетних животных. Из этого можно сделать предположение, что генотипически эти популяции не отличаются друг от друга.

Вместе с тем сравнение характера роста агам из разных географических популяций показало, что в принципе он может быть различным: агамы из популяции Гобустана растут быстрее закаспийских, так что размеры двухлетних животных из этого района Закавказья соответствуют размерам трехлетних животных из популяций Большого Балхана (искусственная популяция Красноводска) и западного Копетдага.

Наши исследования меченых популяций кавказской агамы подтвердили постоянный в течение всей жизни рост этих животных. Мы также предполагаем, что продолжительность жизни кавказской агамы может достигать 12–13 лет. Сравнение роста агам в искусственно созданной популяции Красноводска и в естественной популяции из Гобустана показало, что генетически запрограммирован не предельный размер животных, который связан с возрастом, а характер роста, хорошо выявляемый в первые 3 года жизни. В дальнейшем рост замедляется, и животных с длиной тела более 120 мм уже трудно с достаточной вероятностью отнести к определенной возрастной группе.

На Большом Балхане и в искусственно созданной популяции Красноводска нам попадались очень крупные экземпляры (до 148 мм), т.е. потенциальные возможности роста у этих агам имеются, но редко реализуются, так как для этого животное должно, вероятно, достичь возраста свыше 10 лет (табл. 2). С гобустанскими агамы по размерам тела сравнимы только "мадауские" агамы из популяций, обитающий в долине Сумбара и Атрека (форма *S. c. triannulata*), у которых средние размеры самцов составляют $135,3 \pm 1,7$ мм, самок — $126,1 \pm 2,04$ мм. Данными о характере роста этих агам мы не располагаем, однако Атаев (1985), выделяя у этого подвида три возрастные группы, относит к полувзрослым животным с размером тела от 89 до 116 мм. Напомним, что максимальный размер полувзрослых агам в западном Копетдаге и Большом Балхане определен нами как 100 мм. Агамы больших размеров в этих регионах оказываются уже половозрелыми. Таким образом, вполне возможно, что крупные размеры мадауских

Средние размеры тела кавказских агам в разных популяциях
(в скобках – число особей)

Годы	Красноводск		Западный Копетдаг				Гобустан	
	самцы	самки	ущелье Пархай		урочище Калалегёз		самцы	самки
			самцы	самки	самцы	самки		
1984	–	–	–	–	118,3±2,4 (3)	113,7±3,0 (6)	–	–
1985	131,7±2,6 (13)	121,9±1,7 (17)	–	–	125,0±1,7 (5)	109,5±2,0 (6)	–	–
1986	132,0±3,1 (5)	126,0±3,2 (3)	115,0±4,3 (7)	109,3±2,6 (11)	121,8±2,0 (9)	110,4±2,0 (9)	142,8±1,6 (20)	124,6±2,8 (28)
1987	122,5±5,5 (8)	114,6±2,4 (7)	114,5±1,5 (10)	107,9±2,6 (7)	117,0±3,3 (4)	111,6±2,6 (7)	142,3±2,3 (18)	131,1±2,2 (17)
1988	122,2±2,1 (26)	116,6±2,3 (17)	118,0±2,9 (6)	111,5±1,8 (6)	–	–	140,8±2,1 (30)	128,3±2,1 (27)
1989	126,9±1,9 (22)	120,4±2,2 (19)	126,0±2,2 (6)	114,4±2,2 (8)	–	–	–	–

агам также обусловлены большей скоростью их роста, как это имеет место в популяции Гобустана. Мадауские агамы от всех изученных нами популяций отличаются также наименьшими размерами "брюшной мозоли". Максимальную по площади "брюшную мозоль" имеют агамы из Гобустана. По нашему мнению, этот параметр, как и скорость роста, также может быть фактом, свидетельствующим о генотипических межпопуляционных различиях и, возможно, подвидовой дифференциации "кавказских" агам.

Продолжительность жизни может определять демографическую структуру популяции кавказских агам. Долголетие (если оно реализуется) может привести к формированию стабильной популяции. Численность животных в таких популяциях меняется из года в год незначительно – в основном за счет вхождения в семью молодых самок. Такую картину мы наблюдаем в гобустанской популяции (Панов, Зыкова, 1989). В популяциях "долгожителей" на территории у каждого самца живут, как правило, две или более самок. В популяциях, где продолжительность жизни по тем или иным причинам меньше (что ведет к периодическому появлению вакантных территорий), изменения численности выражены ярче. Здесь преобладают относительно мелкие животные, существующие в составе моногамных семей.

В связи с тем, что средний размер тела часто используется при межпопуляционных сравнениях (Ананьева, Атаев, 1984; Атаев, 1985), мы остановимся на таящихся здесь опасностях подробнее. При сравнении средних размеров кавказских агам, пойманных за все годы исследований, мы получили следующие результаты. В красноводской популяции средние размеры самцов 122,2 мм, самок – 116,3 мм, в западном Копетдаге, соответственно 115,0 мм и 109,0 мм. Анализ динамики этих показателей во времени свидетельствует о том, что средние размеры тела при одноразовой выборке не дают адекватных метрических характеристик популяции, поскольку зависят от ее демографической структуры. В качестве примера приведем данные по средним размерам кавказских агам из популяции западного Копетдага, Гобустана и искусственной популяции Красноводска, полученные в разные годы (табл. 8).

В туркменских популяциях средние размеры кавказских агам из года в год меняются. Под Красноводском популяция находится в процессе становления. Там в 1985 г. были выпущены животные, пойманные совершенно случайно в раз-

ных районах Большого Балхана. С появлением новых, родившихся в месте выпуска агам произошло омолаживание популяции и, как следствие, — снижение среднего размера животных. Затем популяция начала стабилизироваться, а средние размеры агам стали увеличиваться.

Меньшие средние размеры тела и причины их изменений в популяциях западного Копетдага связаны, вероятно, с меньшей продолжительностью жизни местных агам из-за высокого и неравномерного из года в год оборота популяции (вследствие каких-то внешних причин). В то же время в Гобустане средние размеры агам меняются по годам незначительно, что говорит о большей продолжительности жизни основной массы животных и о стабильности состава популяции на протяжении всего периода наблюдений.

Таким образом, анализ размеров кавказских агам в динамике с очевидностью показывает, что они могут отражать как генотипически детерминированные свойства популяций, так и происходящие в них демографические процессы. В связи с этим следует с большой осторожностью использовать размерные признаки при изучении географической изменчивости долгоживущих рептилий, обладающих типичными признаками К-стратегов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Атаев Ч., 1984. *Stellio caucasicus triannulatus* ssp. nov. — новый подвид кавказской агамы из юго-западной Туркмении // Тр. ЗИН АН СССР, 24. Л., 4—11.
- Атаев Ч., 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1—343.
- Дильмухамедов М.Е., 1985. О секреторной функции покровов рептилий // Сб. "Вопросы герпетологии", VI Всес. герпетол. конф. Л.: Наука, 1—71.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., 1989. Динамика социальных отношений в популяциях кавказской агамы *Stellio caucasicus* Eichw. // Вопросы герпетологии, VII Всес. герпетол. конф. Киев: Наукова думка, 184—185.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Гаузер М.Е., Васильев В.И., 1987. Зона интерградации разных форм *Stellio caucasicus* в юго-западной Туркмении // Зоол. ж., 66, 3. 402—412.

ИЭМЭЖ АН СССР, Москва

Поступила в редакцию
1 февраля 1990 г.

L.Yu. ZYKOVA, E.N. PANOV

LONG-TERM STUDY OF GROWTH OF CAUCASIAN AGAMA *STELLIO CAUCASICUS*

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, USSR Academy of Sciences, Moscow

Summary

The growth of Caucasian agamas of the known age was examined during 6 years observations of individually marked animals in the artificial population near the town of Krasnovodsk. The results made it possible to determine the age of individuals of size up to 92 mm with the accuracy up to one year, those with the size up to 116 mm with the accuracy up to two years and animals of bigger sizes with the accuracy up to three years. Comparative data on males and females growth are obtained. Caucasian agama continue growing during the whole life, which sometimes is 12—13 years. The comparison of growth of marked animals from natural and artificial populations of Kopetdag and Gobustan (Azerbaijan) showed that genetically coded is not the final size, connected with an age, but the pattern of growth during the first three years. The analysis of dynamics of size shows that they can express both genotypically determined characters of a population and demographical processes. In this connection, the measurements should be used with care the studying geographical variations of long-living reptiles, possessing typical characteristics of K-strateges.