



Возрастная структура и особенности роста согдианской круглоголовки *Phrynocephalus sogdianus* (Reptilia, Agamidae)

А.А. Кидов*, А.А. Иванов, Р.А. Иволга и Т.Э. Кондратова

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, ул. Тимирязевская 49, Москва, 127550 Россия; e-mail: kidov@rgau-msha.ru

Представлена 8 февраля 2023; после доработки 16 марта 2023; принята 21 марта 2023.

РЕЗЮМЕ

В работе приведены результаты изучения возраста и роста согдианской круглоголовки *Phrynocephalus sogdianus* методом скелетохронологии. Были изучены 29 взрослых особей (14 самок и 15 самцов) из окрестностей поселка Учкызыл (Термезский район, Сурхандарьинская область, Узбекистан). У всех животных на срезах трубчатых костей присутствовала сеголеточная линия (линия вылупления), появляющаяся вскоре после выхода из яйца. Большую часть выборки составляли годовалые и двухлетние экземпляры (89.7%). Возраст самок и самцов варьировал в пределах 1–3 лет, в среднем 1.53 и 1.71 лет соответственно. Ожидаемая продолжительность жизни у переживших одну зимовку самок составила 2.25 лет, у самцов – 2.06 лет. Самки и самцы не различались по длине тела. Длина тела самцов зависела от возраста. Самцы в возрасте года и двух лет статистически значимо различались по длине тела между собой. *Phrynocephalus sogdianus* имеет высокие темпы роста (коэффициент роста k составляет 2.84 у самок и 1.40 у самцов), превышающие этот показатель у других круглоголовок.

Ключевые слова: агамовые ящерицы, скелетохронология, Узбекистан, Центральная Азия

Age structure and growth features of the Tajikistan toadhead agama *Phrynocephalus sogdianus* (Reptilia, Agamidae)

A.A. Kidov*, A.A. Ivanov, R.A. Ivolga and T.E. Kondratova

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Timiryazevskaya St. 49, 127550 Moscow, Russia; e-mail: kidov@rgau-msha.ru

Submitted February 8, 2023; revised March 16, 2023; accepted March 21, 2023.

ABSTRACT

The paper presents the results of age and growth studying of the Tajikistan toadhead agama *Phrynocephalus sogdianus* by skeletochronology. A total of 29 adult individuals (14 females and 15 males) from the vicinity of Uchkyzil (Termez district, Surkhandarya region, Uzbekistan) were studied. All animals, on the section of tubular bones had a birth (hatching) line appearing shortly after the lizards hatching. The majority of the sample consisted of one-year-old and two-year-old specimens (89.7%). The age of females and males varied between 1–3 years, averaging 1.53 and 1.71 years, respectively. The expected calculated life expectancy for females after one wintering was 2.25 years, for males 2.06 years. Females and males did not differ in body length. The length of the males' body depended on their age. Males aged one and two years statistically significantly differed in size among

* Автор-корреспондент / Corresponding author

themselves. The authors note that *P. sogdianus* has very high growth rates (growth coefficient k is 2.84 in females and 1.40 in males), exceeding that of other toadhead agamas.

Keywords: agama lizards, skeletochronology, Uzbekistan, Central Asia

ВВЕДЕНИЕ

Круглоголовки рода *Phrynocephalus* Каур, 1825 являются наиболее динамично изучаемой группой рептилий, что обусловлено их высоким таксономическим разнообразием, массовостью многих видов и широким распространением в аридных ландшафтах Евразии (Dunayev 1996). Длительное время считалось, что все круглоголовки принадлежат к числу очень быстро созревающих и недолго живущих животных (Богданов [Bogdanov] 1962, 1965; Шаммаков и др. [Shammakov et al.] 1973). Накопленные к настоящему времени данные позволяют утверждать, что это представление справедливо лишь отчасти (Смирин и Ананьева [Smirina and Ananjeva] 2001). Для многих видов установлено, что максимальная продолжительность их жизни может достигать 5 и более лет как в природе (Çiçek et al. 2012; Smirina and Ananjeva 2017; Lu et al. 2018; Ma et al. 2022), так и в условиях лаборатории (Кидов и др. [Kidov et al.] 2020).

Согдианская круглоголовка *P. sogdianus* Серпов, 1959 (Рис. 1) является наиболее массовым пресмыкающимся незакрепленных песков юга Таджикистана и Узбекистана (Банников и др.

[Bannikov et al.] 1977; Ржепаковский [Rzhepakovskiy] 1981; Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 2004). Несмотря на многочисленность, вид трудно назвать хорошо изученным. Так, для *P. sogdianus* остаются неизвестными такие важные демографические показатели, как динамика роста, средний возраст и продолжительность жизни. Целью настоящего исследования являлось определение возрастной структуры и выявление особенностей роста у согдианской круглоголовки на юге Узбекистана.

Сокращения учреждений. РГАУ–МСХА (RSAU–MTAA), Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева (Москва, Россия).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили 29 половозрелых особей *P. sogdianus*, отловленных во II декаде апреля 2019 г. в окрестностях поселка городского типа Учкызыл (Термезский район, Сурхандарьинская область, Узбекистан) (37°35' с.ш., 67°21' в.д.) (Рис. 2) и хранящиеся в фондах Зоологического музея имени



Рис. 1. Взрослый самец *Phrynocephalus sogdianus*.

Fig. 2. Adult male of *Phrynocephalus sogdianus*.



Рис. 2. Биотоп *Phrynocephalus sogdianus* в окрестностях пос. Учкызыл (Термезский район, Сурхандарьинская область, Узбекистан).

Fig. 2. Habitat of *Phrynocephalus sogdianus* in the vicinity of Uchkyzil settlement (Termez district, Surkhandarya region, Uzbekistan).

Н.М. Кулагина при кафедре зоологии РГАУ–МСХА. Половую принадлежность ящериц определяли по вторичным половым признакам (утолщение основания хвоста у самцов), а в сомнительных случаях – при изучении гонад вскрытых животных.

У зафиксированных в 70% растворе этанола круглоголовов измеряли длину тела (SVL) и извлекали бедренные кости для изготовления срезов, окрашенных гематоксилином Эрлиха, и определения возраста по стандартной методике (Смирин [Smirina] 1974; Смирин [Smirina] 1989a). Готовые срезы изучали под электронным микроскопом Микромед Р-1 при 100–400-кратном увеличении. Индивидуальный возраст особей определяли подсчетом линий задержанного роста, сформировавшихся в периосте в периоды гибернаций. Фотографии поперечных срезов выполнены при 100-кратном увеличении цифровой камерой Levenhuk M500 BASE.

Статистическую обработку данных выполняли в программах Microsoft Excel и STATISTICA 12. Рассчитывали среднее арифметическое и его стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также диапазон изменений признаков (min-max). Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли при помощи критериев Лиллиефорса и Левена. Статистическую значимость различий длины тела в разных половозрастных группах и возрастного состава в зависимости от половой принадлежности определяли, используя t-критерий Стьюдента (t_{st}) и непараметрический U-критерий Манна-Уитни ($U_{мп}$) соответственно. Для выявления зависимости длины тела ящериц от возраста рассчитывали коэффициент линейной корреляции Пирсона (r).

Рост круглоголовов описывали уравнением фон Бергаланфи (Bertalanffy 1938):

$$SVL_t = SVL_{max} - (SVL_{max} - SVL_0) * e^{-k*(t-t_0)},$$

где SVL_t – средняя длина тела в определенном возрасте; SVL_{max} – предельная длина тела (может отличаться от максимальной зарегистрированной длины тела); SVL_0 – средняя длина тела вышедших из яйца ящериц; k – коэффициент роста; t – количество зимовок; t_0 – длительность инкубации.

За SVL_0 мы принимали данные о средней длине тела недавно вылупившихся из яиц сего-

летков, отловленных в природе – 21.50 мм (Ржепаковский [Rzhepakovskiy] 1981). По сведениям Банникова с соавторами [Bannikov et al.] (1977), *P. sogdianus* откладывают яйца с конца апреля, а молодь вылупляется с середины июня. Так как изученные нами сборы круглоголовов были осуществлены в апреле, t_0 считали равным длительности инкубации яиц – 0,1 год.

Значения SVL_{max} и k и их стандартные отклонения были рассчитаны с помощью нелинейного оценивания.

Годовая оценка выживаемости половозрелых круглоголовов была определена по формуле Робсона и Чапмена (Robson and Chapman 1961):

$$S = T/(T + n - 1),$$

где S – годовая оценка выживаемости; $T = n_{i+1} + 2n_{i+2} + 3n_{i+3} + \dots$; $n = \sum n_i$, где n_i – число особей в возрастной группе i (начиная с 1+).

Ожидаемую продолжительность жизни особей, переживших одну зимовку, рассчитывали по формуле Себера (Seber 1973):

$$ESP = 0.5 + 1/(1 - S),$$

где ESP – ожидаемая продолжительность жизни; S – показатель выживаемости. ESP может отличаться от максимального зарегистрированного возраста изученных особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изученная выборка *P. sogdianus* содержала 14 самок и 15 самцов. На всех полученных срезах трубчатых костей сохранялась сеголетняя линия (линия вылупления), появляющаяся вскоре после выхода из яйца (Смирин [Smirina] 1974; Смирин и Ананьева [Smirina and Ananjeva] 2001). Линия вылупления отличалась от остальных линий задержанного роста предшествующим ей слабохроматофильным слоем в кости с относительно высоким количеством остеоцитов (Рис. 3).

Подавляющее большинство в изученной выборке составили годовалые и двухлетние особи – 89.7% (26 особей). Возраст самок варьировал в пределах 1–3 лет (в среднем 1.53 ± 0.640), при этом трехлетки составили лишь 14.3% (2 особи). Возраст самцов находился в том же диапазоне (в среднем 1.71 ± 0.726), а трехлетней

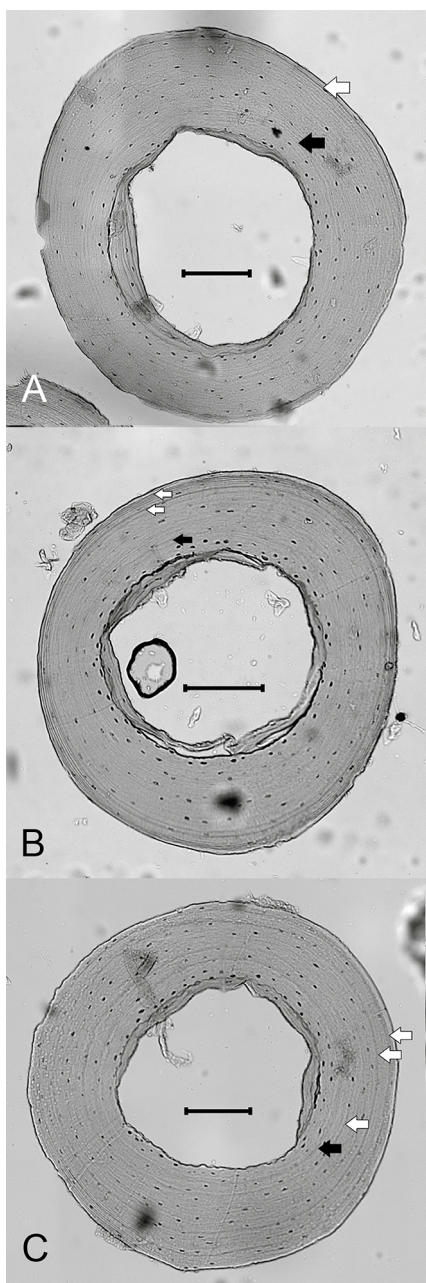


Рис. 3. Поперечные срезы костей бедра самок *Phrynocephalus sogdianus*: А – однолетняя особь (самка, SVL=40.18 мм); В – двухлетняя особь (самец, SVL=34.48 мм); С – трехлетняя особь (самец, SVL=39.04 мм). Черной стрелкой отмечена сеголеточная линия (линия вылупления). Шкала на всех рисунках составляет 0.1 мм.

Fig. 3. Cross sections of femoral bones from *Phrynocephalus sogdianus* females: А – one-year-old individual (female, SVL=40.18 mm); В – two-year-old individual (male, SVL=34.48 mm); С – three-year-old individual (male, SVL=39.04 mm). The black arrow marks the juvenile line (hatching line). The bar in all figures is 0.1 mm.

была только одна ящерица (6.7%). Мы не выявили статистически значимых различий по возрастной структуре самок и самцов ($U_{\text{эмп}} = 91.00$, $p = 0.499$).

Ожидаемая продолжительность жизни после первой зимовки у самок составила 2.25 лет ($S = 0.43$), у самцов – 2.06 лет ($S = 0.36$).

Длина тела самок в изученной выборке варьировала в интервале 32.39–42.68 мм (37.41 ± 3.102), а у самцов – 31.33–42.77 мм (36.56 ± 3.503). При этом достоверных различий по этому признаку между ними не было выявлено ($t_{\text{st}} = 0.69$, $p = 0.497$). Годовалые и двухлетние самки статистически значимо не отличались по длине тела ($t_{\text{st}} = -0.44$, $p = 0.670$), а самцы этих же возрастов различались между собой ($t_{\text{st}} = -2.52$, $p = 0.027$) (табл. 1). Мы выявили статистически значимую зависимость длины тела от возраста только у самцов ($r = 0.57$, $p < 0.05$).

Рассчитанная предельная длина тела самок ($SVL_{\text{max}} = 37.99 \pm 1.189$, $p \leq 0.001$) была меньше, чем у самцов ($SVL_{\text{max}} = 39.87 \pm 1.873$, $p \leq 0.001$), при этом темпы роста первых были выше (Рис. 4).

Таким образом, максимальная продолжительность жизни согдианской круглоголовки совпадает с близкородственной и схожей по

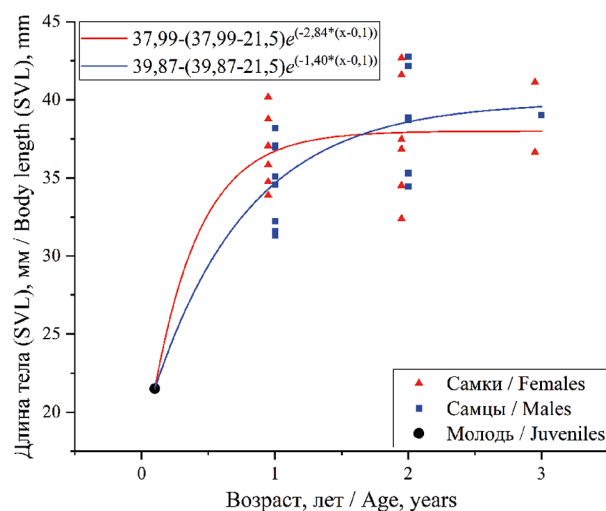


Рис. 4. Траектории роста у обоих полов *Phrynocephalus sogdianus* в соответствии с измеренной длиной тела (SVL) в каждой возрастной группе.

Fig. 4. Growth trajectories in both sexes of *Phrynocephalus sogdianus* according to measured body length (SVL) in each age group.

Таблица 1. Длина тела *Phrynocephalus sogdianus* в разных половозрастных группах.**Table 1.** Body length of *Phrynocephalus sogdianus* in different age and sex groups.

Возрастная группа Age group	Длина тела (SVL), мм Body length (SVL), mm		
	Самцы Males	Самки Females	Самцы + самки Males + females
1+	34.63 ± 2.672 (8) 31.33–38.20	36.74 ± 2.405 (6) 33.89–40.18	35.54 ± 2.692 (14) 31.33–40.18
2+	38.72 ± 3.406 (6) 34.48–42.77	37.58 ± 3.975 (6) 32.39–42.68	38.15 ± 3.579 (12) 32.39–42.77
3+	39.04 (1)	38.88 ± 3.168 (2) 36.64–41.12	38.93 ± 2.242 (3) 36.64–41.12

Примечание. Над чертой $M \pm SD$ (n), под чертой min–max.

Note. Above the line $M \pm SD$ (n), below the line min–max

размерам *P. interscapularis* Lichtenstein et Martens, 1856 (Smirina and Ananjeva 2017), а также с некоторыми другими видами, включая существенно более крупных *P. guttatus* (Gmelin, 1789) (Кидов и др. [Kidov et al.] 2020) и *P. przewalskii* Strauch, 1876 (самки) (Zhao et al. 2020). В целом же *P. sogdianus* можно считать одним из наименее долгоживущих представителей рода. Так, максимальная продолжительность жизни составляет 4 года у *P. przewalskii* (самцы) (Zhao et al. 2020), 5 лет у *P. horvathi* (Méhely, 1894) (Çiçek et al. 2012), *P. melanurus* Eichwald, 1831 (Смирин и Ананьева [Smirina and Ananjeva] 2001) и *P. versicolor* Strauch, 1876 (Smirina 1989b), а *P. valangalii* Strauch, 1876 из провинции Ганьсу (Китай) доживают до 6 лет (Lu et al. 2018) (Табл. 2).

Учитывая, что достижение половой зрелости у согдианской круглоголовки происходит уже после первой зимовки (Богданов [Bogdanov] 1962, 1965; Банников и др. [Bannikov et al.] 1977), можно считать, что подавляющее большинство самок принимают участие в размножении в течение двух сезонов, значительно реже – трех сезонов. Известно (Банников и др. [Bannikov et al.] 1977), что размножение согдианской круглоголовки в целом по ареалу длится с середины апреля до середины июня. За этот период самки производят до 4 кладок, каждая из которых содержит только по 1 яйцу. Таким образом, низкая плодовитость согдианской круглоголовки компенсируется увеличенным числом кладок. Молодь, вылупившаяся из яйца в первых генерациях репродуктивного сезона, имеет более длительный период активности и, соответственно, больший прирост по длине тела

(сеголетки способны достичь размеров взрослых ящериц), чем особи, вылупившиеся из следующих генераций, что находит свое отражение в расстояниях между линией вылупления и первой линией задержанного роста (Рис. 3).

Согдианская круглоголовка имеет очень высокие темпы роста (k составляет 2.84 ± 1.509 , $p = 0.082$ у самок и 1.40 ± 0.413 , $p = 0.004$ у самцов) в сравнении с некоторыми другими исследованными представителями рода. Так, коэффициент роста у *P. horvathi* равняется 0.60 (Çiçek et al. 2012), а у *P. valangalii* 0.38–0.45 у самок и 0.49–0.53 у самцов (Lu et al. 2018; Ma et al. 2022). Близкие к *P. sogdianus* темпы роста имеют только низогорные популяции *P. przewalskii* (k составляет 1.64 у самок и 1.95 у самцов) (Zhao et al. 2020) (Табл. 2).

Рост самок *P. sogdianus* по достижении половой зрелости затухает, что приводит к отсутствию различий в размерах между животными разных возрастных групп. Это же явление характерно почти для всех изученных круглоголовок других видов (Smirina 1989b; Смирин и Ананьева [Smirina and Ananjeva] 2001; Qu et al. 2011; Çiçek et al. 2012; Smirina and Ananjeva 2017; Zhao et al. 2020; Ma et al. 2022), за исключением *P. guttatus* (Кидов и др. [Kidov et al.] 2020). В то же время самцы согдианской круглоголовки растут в течение всей жизни.

Таким образом, для согдианской круглоголовки характерны интенсивный рост в первый год жизни и его существенное замедление после первой зимовки, а также низкая продолжительность жизни в сравнении с остальными представителями рода.

Таблица 2. Сравнение размеров тела и характеристик роста у некоторых видов *Phrynoscephalus*.
Table 2. Comparison of body size and growth characteristics in some *Phrynoscephalus* species.

Вид Species	Локалитет Location	Пол Gender	Длина тела (SVL) в возрастной группе, мм Body length (SVL) in the age group, mm					Предельная длина тела, мм Maximum body length, mm	<i>k</i>	Источник Source
			1 год 1 year	2 года 2 year	3 года 3 year	4 года 4 year	5 лет 5 year			
<i>P. gottatus</i>	Пос. Песчаный, Ставропольский край, Россия Peschany settlement, Stavropol krai, Russia	Самцы Males	36.0–44.0	46.5	–	–	–	–	–	Кидов и др., [Kidov et al.] 2020
		Самки Females	35.0	45.0–49.0	52.0	–	–	–	–	
<i>P. horvathi</i>	Гор. Аралык, провинция Ыгдыр, Турция Aralık town, Igdir prov- ince, Turkey	Самцы Males	22.01–28.73	34.33	38.08–46.55	44.04–45.81	49.36	51.29	0.60	Çiçek et al. 2012
		Самки Females	–	38.08–44.86	–	44.26–51.72	54.03			
<i>P. melanurus</i>	Казахстан Kazakhstan	Самцы + самки Males + females	38.1–43.2	45.0–53.2	48.5–55.8	48.0–54.9	56.0	–	–	Смирнова и Апаньева [Smirnova and Apanjeva] 2001
		Самцы Males	38.2–40.8	45.0–54.4	54.0–55.8	48.0–54.9	56.0	–	–	Apanjeva et al. 2003
		Самки Females	38.2–43.2	51.2	48.5	–	–	–	–	
<i>P. przewalskii</i>	Уезд Алашань-Цзоци, аймак Алашань, автономный район Внутренняя Монголия, Китай Alxa Left banner, Alashan league, Inner Mongolia, China	Самцы Males	–	–	–	–	–	56.17	0.275	Zhao et al. 2014
		Самки Females	–	–	–	–	–	51.13	0.286	
		Самцы Males	–	–	–	–	–	48.47–70.25	0.406–1.952	Zhao et al. 2020
		Самки Females	–	–	–	–	–	49.00–67.08	0.511–1.432	
<i>P. sogdianus</i>	Пос. Учкнзыл, Термезский район, Сурхандарьинская область, Узбекистан Uchqizil settlement, Ter- miz district, Surxondaryo region, Uzbekistan	Самцы Males	31.33–38.20	34.48–42.77	39.04	–	–	39.87	1.40	Наши данные Our data
		Самки Females	33.89–40.18	32.39–42.68	36.64–41.12	–	–	37.99	2.84	

Вид Species	Локалитет Location	Пол Gender	Длина тела (SVL) в возрастной группе, мм Body length (SVL) in the age group, mm					Предельная длина тела, мм Maximum body length, mm	<i>k</i>	Источник Source
			1 год 1 year	2 года 2 year	3 года 3 year	4 года 4 year	5 лет 5 year			
<i>P. tlangalii</i>	Река Мацой, провинция Ганьсу, Китай Hei He river, Gansu province, China	Самцы Males	В среднем Average 41.83	В среднем Average 50.96	В среднем Average 55.86	В среднем Average 58.22	–	63.60	0.49	Ma et al. 2022
		Самки Females	В среднем Average 39.9	В среднем Average 51.33	В среднем Average – 56.89	В среднем Average 59.11	В среднем Average 61.00	69.25	0.38	
	Провинция Ганьсу, Китай Gansu province, China	Самцы + самки Males + females	–	–	–	–	–	64.0	0.53	Lu et al. 2018
	Провинция Цинхай, Китай Qinghai province, China	Самцы + самки Males + females	–	–	–	–	–	70.2	0.45	

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность А.В. Тюкаеву (Москва) за помощь в сборе материала в природе, а также С.М. Ляпкову (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за конструктивную критику и консультативную помощь при интерпретации полученных данных. Работа выполнена за счет средств Программы развития РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030».

ЛИТЕРАТУРА

- Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A. and Barabanov A.V. 2004. Colored Atlas of the Reptiles of the North Eurasia (Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation Status). Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 232 p. [In Russian].
- Ananjeva N.B., Smirina E.M. and Nikitina N.G. 2003. Dentition of *Phrynocephalus melanurus*: does tooth number depend on body size and/or age? *Russian Journal of Herpetology*, **10**(1): 1–6.
- Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K. and Szczerbak N.N. 1977. A Guide of Amphibians and Reptiles of Fauna of USSR. Prosveshchenie, Moscow, 415 p. [In Russian].
- Bertalanffy L., von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws. II). *Human Biology*, **10**: 181–213.
- Bogdanov O.P. 1962. Reptiles of Turkmenistan. Izdatel'stvo AN TSSR, Ashkhabad, 236 p. [In Russian].
- Bogdanov O.P. 1965. Ecology of reptiles of Central Asia. Nauka, Tashkent, 260 p. [In Russian].
- Brushko Z.K. 1995. Lizards of desert regions of Kazakhstan. Konzhyk, Almaty, 231 p. [In Russian].
- Çiçek K., Kumaş M., Ayaz D. and Tok C.V. 2012. Preliminary data on the age structure of *Phrynocephalus horvathi* in Mount Ararat (Northeastern Anatolia, Turkey). *Biharean Biologist*, **6**(2): 112–115.
- Dunayev E.A. 1996. On the possible use of the ethological features in the taxonomy and phylogeny of toad agamas, *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae). *Russian Journal of Herpetology*, **3**(1): 32–38.
- Kidov A.A., Khayrutdinov I.Z., Ivanov A.A. and Kidova E.A. 2020. Age structure and growth of the spotted toadhead agama, *Phrynocephalus guttatus* (Reptilia, Sauria, Agamidae) in Terek sand massif (Eastern Ciscaucasia). *University proceedings. Volga region. Natural Sciences*, **3**(31): 56–67. [In Russian]. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-3-5>

- Lu H.-L., Xu C.-X., Jin Y.-T., Hero J.-M. and Du W.-G. 2018.** Proximate causes of altitudinal differences in body size in an agamid lizard. *Ecology and Evolution*, **8**(1): 645–654. <https://doi.org/10.1002/ece3.3686>
- Ma M., Luo S., Tang X. and Chen Q. 2022.** Age structure and growth pattern of a high-altitude lizard population based on age determination by skeletochronology. *Journal of Experimental Zoology. Part A: Ecological and Integrative Physiology*, **337**(5): 491–500. <https://doi.org/10.1002/jez.2583>
- Qu Y.-F., Gao J.-F., Mao L.-X. and Ji X. 2011.** Sexual dimorphism and female reproduction in two sympatric toad-headed lizards, *Phrynocephalus frontalis* and *P. versicolor* (Agamidae). *Animal Biology*, **61**(2): 139–151. <https://doi.org/10.1163/157075511X566470>
- Robson D.S. and Chapman D.G. 1961.** Catch curves and mortality rates. *Transactions of the American Fisheries Society*, **90**(2): 181–189. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1961\)90\[181:CCAMR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1961)90[181:CCAMR]2.0.CO;2)
- Rzhepakovskiy V.T. 1981.** Materials for the study of the ecology of the Tajikistan toadhead agama in south-western Tajikistan. Fifth herpetological conference: The problems of herpetology. Abstracts. Nauka, Leningrad: 114–115. [In Russian].
- Seber G.A.F. 1973.** The estimation of animal abundance and related parameters. Griffin, London, 506 p.
- Shammakov S.M., Atayev Ch.A. and Kamalova Z.Ya. 1973.** Ecology of *Phrynocephalus raddei* in Turkmenia. *Ekologiya*, **6**: 80–83. [in Russian].
- Smirina E.M. 1974.** Prospects of age determination by bone layers in reptilia. *Zoologicheskii Zhurnal*, **53**(1): 111–117. [In Russian].
- Smirina E.M. 1989a.** A technique for determining the age of amphibians and reptiles by layers in bones. In: I.S. Darevsky et al. (Eds). A Guide to the Study of Amphibians and Reptiles. Academy of Sciences of USSR, Kiev: 144–153. [In Russian].
- Smirina E.M. 1989b.** Age structure of population of *Phrynocephalus versicolor* in the Transaltai Gobi. First World Congress of Herpetology (11–19 September 1989, Canterbury). Canterbury, 12 p.
- Smirina E.M. and Ananjeva N.B. 2001.** On shortterm life span of small desert lizards (by the example of agamids. *Zoologicheskii Zhurnal*, **80**(1): 115–117. [In Russian].
- Smirina E.M. and Ananjeva N.B. 2017.** On the longevity, growth and reproductive characteristics of Lichtenstein's toadhead agama, *Phrynocephalus interscapularis* Lichtenstein, 1856 (Agamidae, Sauria). *Amphibia-Reptilia*, **38**(1): 31–39. <https://doi.org/10.1163/15685381-00003080>
- Zhao W. and Liu N.-F. 2014.** The Proximate Causes of Sexual Size Dimorphism in *Phrynocephalus przewalskii*. *PLoS ONE*, **9**(1): e85963. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085963>
- Zhao W., Zhao Y., Guo R., Qi Y., Wang X. and Li N. 2020.** Age and annual growth rate cause spatial variation in body size in *Phrynocephalus przewalskii* (Agamid). *Ecology and Evolution*, **10**(24): 14189–14195. <https://doi.org/10.1002/ece3.7013>