

УДК 598.1.

К ВОПРОСУ О ГОРНЫХ КОЛЬЦЕХВОСТЫХ АГАМАХ КОМПЛЕКСА «*LAUDAKIA CAUCASIA*» (AGAMIDAE, SAURIA)

Н.Б. Ананьева, С.А. Калябина-Хауф

Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: azemiops@zin.ru

ВВЕДЕНИЕ

Семейство агамовых ящериц в Палеарктике представлено одним комплексом родов: *Pseudotrapelus*, *Trapelus*, *Laudakia* и *Phrynocephalus* (подсемейство Agaminae). Род горных кольцехвостых агам (*Laudakia* Gray, 1845) включает 16 видов, распространенных в горно-скалистых ландшафтах аридной зоны от Греции и дельты р. Нил на западе через Малую, Переднюю и Среднюю Азию до большой излучины р. Брахмапутра на востоке и до Гобийского Алтая на северо-востоке (Ананьева, Петерс, 1990; Ананьева, 2004; Ананьева и др., 2004). Для всех видов характерна приуроченность к аридным горным системам, связанная с морфологическими и экологическими адаптациями обитателей скал.

Данные изучения морфологии и биогеографии, а также результаты биохимического анализа и исследований митохондриальной ДНК (Ананьева, Соколова, 1990; Ananjeva, Tuniyev, 1994; Macey et al., 1998, 2000) дают основания для выделения в составе рода по меньшей мере трех комплексов видов: «caucasia»-комплекс, «himalayana»-комплекс и «stellio»-комплекс. К комплексу «caucasia» относятся виды *L. caucasia*, *L. microlepis* и *L. erythrogastra* (Macey et al., 2000 a). Согласно схеме филогенетических связей агамовых ящериц африканско-западно-азиатского подсемейства Agaminae, построенной на основе анализа митохондриальной ДНК, род *Laudakia* не монофилетичен (рис. 1). Клада *Laudakia* индийского происхождения, к которой относятся виды *L. nupta*, *L. tuberculata* и *L. sacra*, формирует сестринский таксон по отношению к другим видам *Laudakia*, а также исследованным видам рода *Phrynocephalus*. Данные анализа митохондриальной ДНК подтверждают точку зрения о самостоятельности вида *L. sacra* (Ананьева, Петерс, 1990; Ananjeva et al., 1990) и опровергают мнение об отнесении этой формы в ранге подвида к виду *L. tuberculata*. Напомним, что Х. Байг (Baig, 1992) предложил новую комбинацию *L. tuberculata sacra* (Smith, 1935).

Полученные результаты, демонстрирующие сестринские взаимоотношения видов рода *Phrynocephalus* и *Laudakia*, подтверждают высказанную ранее гипотезу (Ананьева, Соколова, 1990) о том, что агамы родов *Phrynocephalus* и *Laudakia* филогенетически ближе друг к другу, чем к роду *Trapelus*. Обособленное положение вида *L. stellio* в системе горных агам было ранее показано в исследованиях по биохимической филогении (Joger, Arano, 1987), а гипотеза о различном происхождении эволюционных ветвей рода *Laudakia* высказана в статье Н.Б. Ананьевой и Г. Петерса (1990).

Клада, состоящая из широкоареального вида *L. stellio* и видов рода *Phrynocephalus*, представляет собой сестринскую группу по отношению к группе западноазиатских горных агам рода *Laudakia*, к которой относятся *L. microlepis*,

L. caucasia, *L. erythrogastra* (см. рис. 1). Последняя группа видов имеет достоверную бутстрап-поддержку и соответствует комплексу «*L. caucasia*», который был ранее обозначен на основании морфологических и биогеографических данных (Ananjeva, Tuniyev, 1994).

Кавказская агама (*L. caucasia* (Eichwald, 1831)) и мелкочешуйная агама (*L. microlepis* (Blanford, 1874)) демонстрируют значительное морфологическое сходство. Автор описания мелкочешуйной агамы, В. Блэнфорд (Blanford, 1874) отмечал, что отмечал, что новый вид чрезвычайно сходен с кавказской агамой, за исключением одного признака. Чешуи у *L. microlepis* значительно мельче, что отражено в латинском названии вида, и вокруг середины тела насчитывается, как правило, более 200 чешуй, тогда как у *L. caucasia* – 150 – 160 чешуй (Boulenger, 1885). Эта форма обычно рассматривалась в качестве самостоя-

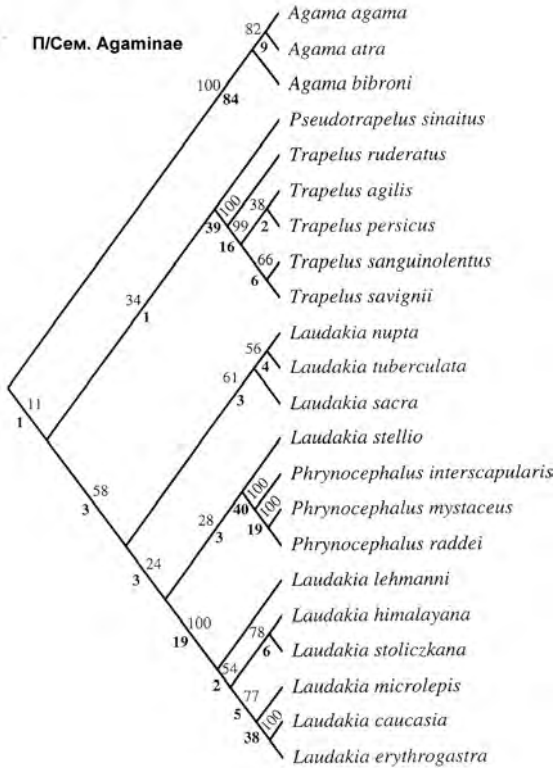


Рис. 1. Филогенетические взаимоотношения внутри подсемейства Agaminae (Macey et al., 2000 a)

тельного вида (Boulenger, 1885; Wermuth, 1967; Anderson, 1968), хотя иногда авторы склонялись к точке зрения об ее подвидовом ранге (Anderson, 1974; Банников и др., 1977).

Кавказская агама распространена в восточной части Кавказа, Северо-Восточной Турции, в Северном Иране, Ираке, Афганистане, Северо-Западном Пакистане и на юге Средней Азии (рис. 2, 3, 4). Географическая изменчивость затрагивает морфометрические признаки, такие как длина тела, относительная длина хвоста, пропорции головы (Ананьева, Орлова, 1979). Самостоятельный подвид кавказской агамы – мадауская агама, *L. caucasia triannulata* (Ананьева, Атаев, 1984) был описан из Мешедских песков у пос. Мадау в Туркменистане. Выделение этой формы основано на таких диагностических признаках, как количество чешуй вокруг середины тела (188 – 190), что соответствует промежуточному состоянию этого признака у *L. c. caucasia* и *L. microlepis*. *L. c. triannulata* отличается от номи-

К ВОПРОСУ О ГОРНЫХ КОЛЬЦЕХВОСТЫХ АГАМАХ

нативного подвида комплексом морфологических признаков: большей длиной тела и хвоста, большим количеством чешуй в одном кольце хвоста, наличием в сегментах хвоста групп из трех колец, чешуями с более выраженной ребристостью.

Мелкочешуйная агама известна из горных районов южной, центральной и восточной части Иранского плато. Зона симпатрии этих двух видов предположительно возможна в горах северо-восточного Хорасана, однако точные сведения и документированные сборы отсутствуют (Anderson, 1999).

Виды этого комплекса в современной герпетологии и филогеографии рассматриваются

как модельная группа для понимания фрагментационных паттернов (Macey et al., 1998, 2000 a, b). Важные результаты были получены при исследовании фрагмента митохондриальной ДНК длиной более 1700 оснований, включающего ND1, ND2, COI и восемь генов тРНК у представителей 12 популяций, представляющих все виды и подвиды комплекса «*L. s. caucasia*». В качестве «внешней группы» были использованы виды *L. himalayana* и *L. lehmanni* памирско-гиндукушской горной системы.

В цикле исследований Панова и Зыковой (Панов, Зыкова, 1995 a, б, 2003) мадаускую агаму, а также кавказских агам популяций долины нижнего течения р. Сумбар, хребтов Кюрендаг, Малый и Большой Балхан и Карагез предложили рассматривать как гибридные формы («*caucasia* s. str.» × «*microlepis*»). Данный вывод основан на анализе признаков окра-

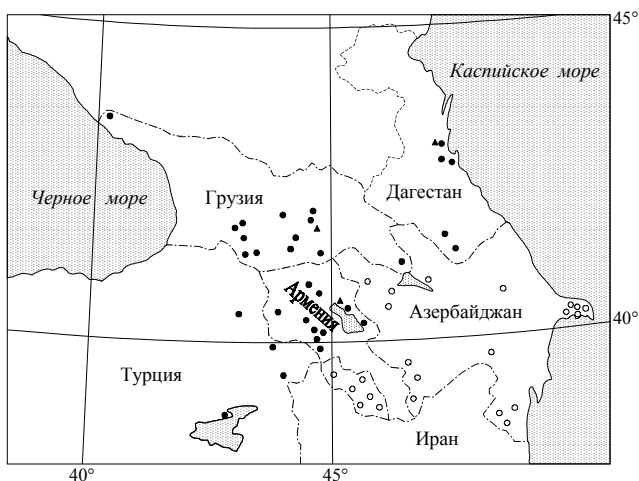


Рис. 2. Распространение кавказской агамы, *Laudakia caucasia*, на Кавказе и в Турции: ▲ – популяции, из которых взяты выборки для настоящего исследования; ○ – популяции, из которых взята сборная выборка для настоящего исследования

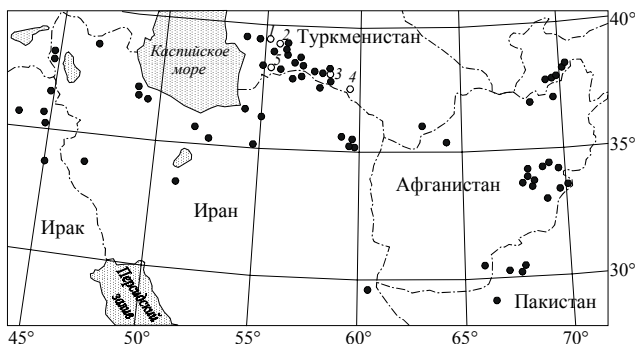


Рис. 3. Распространение кавказской агамы, *Laudakia caucasia*, в Средней Азии, Иране, Ираке, Афганистане и Пакистане. Туркмения: 1 – Большой Балхан, 2 – Малый Балхан, 3 – Фируза, 4 – Восточный Копетдаг, 5 – Мешедские пески (Мадау)

ски, морфометрических характеристик и признаков фоллидоза. В этих же работах *L. caucasica* и *L. microlepis* рассматриваются как два хорошо дифференцированных вида с частично перекрывающимися ареалами. В исследованиях Бейга (Baig, 1992) *L. caucasica* и *L. microlepis* также рассматриваются в качестве самостоятельных видов, а для подвида «*triannulata*» предложена новая комбинация *L. microlepis triannulatus* в составе вида *L. microlepis*. На основании анализа митохондриального генома (Macey et al., 1998) форма «*triannulata*» рассматривается в качестве синонима подвида *L. c. caucasica*. Таким образом, в данном случае мы столкнулись с противоречивыми результатами, полученными разными исследователями, и «конфликтом»

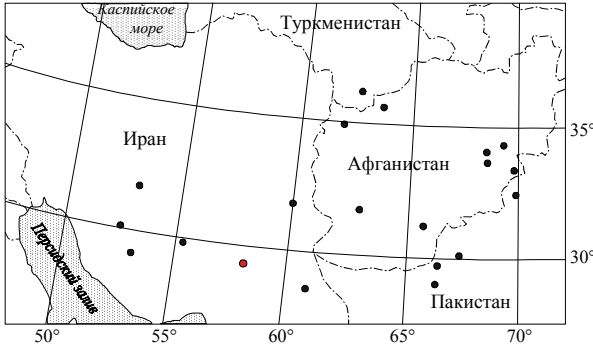


Рис. 4. Распространение мелкочешуйной агамы, *Laudakia microlepis*

между данными молекулярного и морфологического анализа.

В настоящей работе приводятся результаты морфологического и молекулярного анализа форм комплекса «*Laudakia caucasica*» и обсуждаются вопросы их таксономического ранга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящего исследования послужили коллекции кавказской агамы (*L. caucasica*) и мелкочешуйной агамы (*L. microlepis*) из Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН РАН; ZISP), Музея зоологии позвоночных Калифорнийского университета (University of California, Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, California; MVZ), Отделения герпетологии Калифорнийской академии наук (Department of Herpetology, California Academy of Sciences, San Francisco, California;

CAS), Отделения зоологии Гетеборгского университета (Department of Zoology, University of Göteborg, Sweden; GU).

Для изучения использовались серийные материалы (всего 146 экземпляров, из которых 65 самок, 37 самцов, 44 молодых особей) (табл. 1, 2) из

Таблица 1
Соотношение самцов, самок и неполовозрелых особей в исследованных популяциях агам комплекса «*Laudakia caucasica*»

№	Популяция	Самки	Самцы	Неполовозрелые	Всего
1	Дагестан	8	8	2	18
2	Армения	10	4	0	14
3	Азербайджан	11	0	16	27
4	Грузия	2	1	3	6
5	Иран <i>L. c. caucasica</i>	9	3	5	17
6	Туркмения: В. Копетдаг	8	4	0	12
7	Б. Балхан	3	1	10	14
8	М. Балхан	1	2	4	7
9	Мадау (<i>L. c. triannulata</i>)	13	8	2	23
10	Иран (<i>L. microlepis</i>)	0	6	2	8

К ВОПРОСУ О ГОРНЫХ КОЛЬЦЕХВОСТЫХ АГАМАХ

разных географических точек (см. рис. 2 – 4). Изучались экземпляры, фиксированные в 10%-ном растворе формалина с последующим переносом в 70%-ный раствор этилового спирта. Для обработки полученных данных были использованы кластерный анализ (метод средневзвешенных двух групп и евклидовы расстояния) и факторный анализ. Обработка и анализ данных осуществлялись посредством программного продукта Statistica for Windows 4. 3 В.

Таблица 2
Список коллекционных экземпляров, исследованных в настоящей работе

Регион	Место хранения	Инвент	Кол-во, экз.
<i>Laudakia caucasia caucasia</i>			
Дагестан, Буinakский район, Кумторкала (42° 58' с. ш., 47° 30' в. д.)	ZISP	20587	8
	CAS	182807 – 182809, 182814 – 182816	6
Армения, оз. Севан, 1900 м н. у. м. (40° 30' с. ш., 45° 30' в. д.)	CAS	194309 – 194317	9
Грузия, Тбилиское море (41° 42' с. ш., 44° 45' в. д.)	MVZ	218720, 218760 – 218764	6
Юг Центрального Ирана, провинция Керманшах, 2100 – 2400 м н. у. м. (40 – 65 км к северо-востоку от гор Загрос)	GU	36 – 39, 41 – 44, 52 – 54, P 151 – P 152, P 178 – P 179, P 175, P 176	17
Туркмения, Восточный Копетдаг, 20 км к югу от пос. Калининский, 50 – 60 км к юго-востоку от г. Ашхабада (37° 5' с. ш., 58° 23' в. д.)	CAS	182927 – 182938	12
Туркмения, Красноводская обл., 40 км к востоку от Небит-Дага, Большой Балхан: северный склон (39° 45' с. ш., 54° 33' в. д.) южный склон (39° 31' с. ш., 54° 33' в. д.)	CAS	184556 – 184566	11
		184493 – 184495	3
Туркмения, Красноводская обл., подножье Малого Балхана, 50 м н. у. м. (39° 14' с. ш., 54° 58' в. д.)	CAS	184827, 184852 – 184857	7
Азербайджан (сборная выборка)	ZISP	20113	27
<i>Laudakia caucasia triannulata</i>			
Туркмения, Красноводская обл., между Шарлоук и Мадау (38°10' с. ш., 54°45' в. д.)	ZISP	–	18
	CAS	179103 – 179107	5
<i>Laudakia microlepis</i>			
Юг Центрального Ирана, провинция Керман, 65 км северо-восточнее Сирджан по дороге к Керман, перевал Ханеш-Зарх, 2750 м н. у. м. (type locality)	GU	P 120 – P 127	8

Для всех экземпляров были изучены следующие признаки фоллидоза: количество надглазничных чешуй (*SO*), количество верхнегубных чешуй (*SL*), количество нижнегубных чешуй (*IL*), количество чешуй вокруг середины тела (*St*), количество чешуй вокруг 9 – 10 кольца на хвосте (*IX – XI*), число колец в сегменте хвоста (*NA*), число чешуй в одном кольце в основании хвоста (*BT*), число подпальцевых пластинок на нижней поверхности четвертого пальца задней конечности (*SDL₄*), число подпальцевых пластинок на нижней поверхности третьего пальца передней конечности (*SDL₃*), число рядов чешуй между горловой складкой и анальным отверстием (*AGFS*), число чешуй в спинной полосе – минимальное и максимальное (*Min*, *Max*), число рядов преанальных чешуй у самцов (их наличие / отсутствие у самок и неполовозрелых) и размер брюшной мозоли.

Данные, полученные по выборкам самцов, самок и молодых особей, объединялись на основании ранее имеющихся результатов (Ананьева, Орлова, 1979) об отсутствии полового диморфизма в признаках фolidоза у этого вида. Факторный анализ проводился как с матрицей средних значений признаков чешуйного покрова, так и с использованием полной матрицы значений признаков для каждой исследованной особи. При обработке каждого экземпляра отмечалось состояние и килеватость чешуй боковых секторов тела, а также килеватость чешуй спинной полосы.

Исследования митохондриального генома проводились в молекулярной лаборатории биологического факультета Университета Дж. Вашингтона, Сант-Луис, Миссури, США в рамках совместного проекта по исследованию биогеографии ящериц Палеарктики. Лабораторные протоколы, номера ваучерных экземпляров в музейных коллекциях и выравненные сиквенсы представлены в статьях Мэйси с соавторами (Macey et al., 1998, 2000 *a, b*). Сиквенсы депонированы в ГенБанке (номера AF028676-AF028687). Анализ нуклеотидного состава, уровня транзиций и трансверсий, а также реконструкцию филогений производили с использованием специализированной статистической программы Пауп (PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony) (ver. 4.0b10; Swafford, 1993). Статистический бутстрап (bootstrap)-анализ использовали для тестирования достоверности всех полученных узлов деревьев (при этом лишь значения выше 70% признавались достоверными).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные анализа митохондриальной ДНК

Построенное филогенетическое древо (рис. 5) с достоверной поддержкой всех узлов показало монофилию всех видов комплекса «*Laudakia caucasia*», к которому относятся *L. microlepis*, *L. caucasia* и *L. erythragastra*. Более южная *L. microlepis* представляет собой сестринский таксон по отношению к кладам *L. microlepis* и *L. caucasia*. Внутри вида *L. caucasia* выделяются три клады – две монофилетические клады туркменских выборок и одна кавказская клада (Macey et al., 1998, 2000 *b*). Чрезвычайно важно отметить положение выборки кавказской агамы из Эльбурса (Иран) в филогенетическом древе, изучение которой оказалось принципиальным для тестирования викариантных гипотез (Macey et al., 2000 *b*). Она представляет собой сестринскую линию по отношению ко всем туркменским агамам (Малый и Большой Балхан, Копетдаг). Агамы из Западного Копетдага – это сестринская группа по отношению к агамам Машедских песков, описанным как самостоятельный подвид *L. c. triannulata*. Согласно филогенетическим представлениям, эти данные, свидетельствующие о положении *L. c. triannulata* внутри линии *L. caucasia* из Туркмении, не позволяют признавать самостоятельность указанного подвида. Таким образом, результаты анализа молекулярной ДНК подтверждают самостоятельность вида *L. microlepis* и противоречат выводу Байга (1992) об отнесении формы «*triannulata*» (новая комбинация *L. m. triannulatus*) к виду *L. microlepis*.

Эти данные легли в основу биогеографической реконструкции формирования ареала кавказской агамы (Macey et al., 2000 *b*). Авторами была предложена кладограмма ареалов, связывающая их формирование со сдвигами тектонической ак-

К ВОПРОСУ О ГОРНЫХ КОЛЬЦЕХВОСТЫХ АГАМАХ

тивности в области Иранского плато за последние 10 млн лет. Сжатие Иранского плато (в направлении в севера на юг), которое произошло 9 млн лет назад в результате столкновения Арабской и Индийской плит с Евразией, привело к изоляции *L. microlepis* внутри комплекса «*L. caucasia*». На втором этапе формирования современного ареала (3 – 4 млн лет назад) резкое поднятие Восточного Копетдага на северо-восточной периферии Иранского плато привело к изоляции *L. erythrogastra*. На третьем этапе поднятие Малого Кавказа и гор Эльбурса (2 – 3 млн лет назад) отделило кавказские популяции от «восточной» группы кавказских агам, населяющих Туркмению.

В силу ограничений метода анализа митохондриального генома (митохондриальная ДНК наследуется по материнской линии) проведенные исследования не могут ни подтвердить, ни опровергнуть гипотезу о гибридном происхождении формы «*trainulata*» («*caucasia* s. str.» × «*microlepis*»), высказанную Е.Н. Пановым и Л.А. Зыковой (Панов, Зыкова, 1995 а, б, 2003).

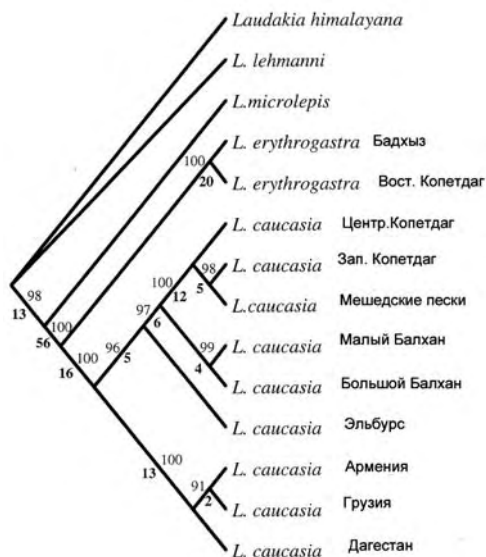


Рис. 5. Филогенетические взаимоотношения внутри подсемейства комплекса «*Laudakia caucasia*» (Macey et al., 2000 b)

Данные анализа морфологических признаков

Данные по частоте встречаемости дополнительных чешуй колец хвоста (один из диагностических признаков, отличающих мадауских агам) показали, что отдельные дополнительные чешуи встречаются также в хвосте кавказских агам популяций Туркмении (Восточный Копетдаг, Большой Балхан) и Ирана. Такие чешуи есть не у всех особей данных популяций, а только у одной особи в популяциях Восточного Копетдага из 12 и Большого Балхана из 14 изученных. В выборке из Ирана рассматриваемые чешуи отмечены у двух особей из 17 исследованных. В случае многочисленности дополнительных чешуй они складываются в незамкнутые либо замкнутые кольца. Этим мадауские агамы отличаются от номинативного подвида (табл. 3). Интересны вариации в проявлении признака «трехкольчатости» (три кольца в одном сегменте хвоста). У 19 особей из 23 изученных «трехкольчатость» отмечена, начиная с 16 – 23 кольца. У некоторых из этих агам нет хорошо различимых трех колец в сегменте, однако заметны многочисленные дополнительные неправильные чешуйки разного размера и формы, образующие неправильную незамыкающуюся кайму на проксимальной стороне сегментов хвоста. У четырех особей все сегменты состоят из двух колец, а дополнительные чешуйки

крайне малочисленны. Необходимо отметить, что у агам вида *L. microlepis* из Ирана подобных дополнительных чешуй в сегментах хвоста обнаружено не было. Все сегменты хвоста этих особей состоят из двух колец.

Таблица 3

Средние значения признаков фolidоза изученных популяций агам «*Laudakia caucasia*»

Регион	<i>SL</i>	<i>IL</i>	<i>SO</i>	<i>St</i>	<i>IX-Xt</i>	<i>NA</i>	<i>BT</i>	<i>SDL₄</i>	<i>SDL₃</i>	<i>AGFS</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>
Дагестан	12.95	12.66	10.73	149.11	21.39	2.00	35.82	21.20	17.14	114.13	7.32	10.90
Азербайджан	12.90	12.85	10.03	137.14	20.00	2.00	32.15	21.18	16.63	106.44	6.22	9.93
Армения	12.55	13.50	10.10	143.55	21.04	2.00	33.90	21.60	17.03	101.36	7.15	9.07
Грузия	13.30	12.0	10.33	142.66	20.83	2.00	35.83	21.50	16.80	100.33	6.50	10.16
Туркмения:												
Вост. Копетдаг	13.30	12.16	10.25	149.00	22.80	2.08	38.00	24.16	19.50	109.60	5.60	10.50
Б. Балхан	13.20	12.70	9.35	148.85	20.64	2.07	34.71	23.35	18.78	103.42	6.28	10.35
М. Балхан	13.71	12.71	10.14	166.57	22.42	2.00	36.42	22.85	19.42	104.71	6.57	10.71
Иран (<i>L. c. caucasia</i>)	12.82	12.53	10.47	156.83	21.56	2.06	36.44	23.59	18.24	107.94	6.71	10.53
Мадау (<i>L. c. triannulata</i>)	14.52	13.91	10.04	166.23	23.04	2.83	42.77	29.22	22.80	117.19	6.70	10.73
Иран (<i>L. microlepis</i>)	14.50	15.58	10.00	189.92	23.30	2.00	40.58	22.75	17.25	113.08	8.15	12.17

Примечание. *SL* – верхнегубные чешуи, *IL* – нижнегубные чешуи, *SO* – надглазничные чешуи, *St* – количество чешуй вокруг середины тела, *IX – Xt* – количество чешуй вокруг 9 – 10 кольца на хвосте, *NA* – число колец в сегменте хвоста, *BT* – число чешуй в одном кольце в основании хвоста, *SDL₄* – число подпальцевых пластинок на нижней поверхности четвертого пальца задней конечности, *SDL₃* – число подпальцевых пластинок на нижней поверхности третьего пальца передней конечности, *AGFS* – число рядов чешуй между горловой складкой и анальным отверстием, *Min / Max* – минимальное и максимальное число чешуй в спинной полосе.

Число чешуй вокруг середины тела – один из важнейших признаков, используемый в систематике комплекса (в частности, при разделении *L. caucasia* и *L. microlepis* и при выделении формы *L. c. triannulata*). Наименьшее количество чешуй вокруг середины тела наблюдается в популяциях кавказской агамы на Кавказе. Наибольшие значения этого признака отмечены у *L. microlepis*, где максимальное значение достигает 207 чешуй вокруг середины тела. Промежуточное положение между популяциями *L. c. caucasia* и *L. microlepis* по этому признаку занимают мадауские агамы и агамы номинативного подвида из Туркмении (Малого Балхана). Различия по количеству чешуй вокруг середины тела у агам этих популяций незначительны и сопоставимы по значениям (см. табл. 3).

Сходства и различия форм комплекса «*Laudakia caucasia*» по совокупности признаков фolidоза

Для исследования взаимоотношений агамовых ящериц комплекса «*L. caucasia*» по совокупности признаков фolidоза были проведены кластерный и факторный анализы (рис. 6, 7).

Результаты кластерного анализа. Кластерный анализ показал, что все исследованные популяции горных кольцевых агам комплекса «*Laudakia caucasia*» четко разделяются на два кластера, которые представлены *L. microlepis*, с одной стороны, и *L. caucasia*, с другой (см. рис. 6). В свою очередь кластер, который представлен агамы вида *L. caucasia*, подразделяется на два кластера с достаточно

К ВОПРОСУ О ГОРНЫХ КОЛЬЦЕХВОСТЫХ АГАМАХ

большой степенью различий. Это, с одной стороны, кавказские агамы популяций Грузии, Азербайджана, Армении, Дагестана, Туркмении (Восточный Копетдаг, Большой Балхан) и Ирана, а с другой, – популяция мадауской агамы и популяция кавказской агамы Туркмении (Малый Балхан), объединенные во второй кластер.

Рассматривая кластер, представленный агамы номинативного подвида *L. caucasia*, можно видеть, что эта группа по сравнению с остальными является однородной, но выборки кавказской агамы имеют некоторые различия. Несколько обособлены популяции агам Кавказа (Грузии, Армении, Азербайджана), популяции агам Туркмении и Ирана, популяция агам Дагестана, с большей или меньшей степенью сходств и различий между ними (см. рис. 6).

Результаты факторного анализа. Факторный анализ при использовании матрицы средних значений признаков фоллидоза выявил три хорошо обособленные друг от друга группы в составе комплекса «*Laudakia caucasia*», представленные видом *L. microlepis*, подвидом *L. c. caucasia* и подвидом *L. c. triannulata* (см. рис. 7).

Все три образованных «облака» приблизительно равноудалены друг от друга и четко обособлены. «Облако» *L. c. caucasia* образовано совокупностью всех исследованных популяций номинативного подвида. Следует отметить, что популяции агам из Армении, Азербайджана и Грузии сгруппированы вместе и расположены обособленно от остальных изученных популяций *L. c. caucasia* в пределах «облака». Популяция агам из Дагестана несколько обособлена от закавказских популяций.

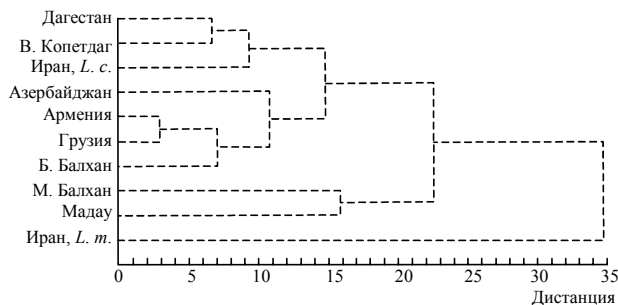


Рис. 6. Результаты кластерного анализа популяций агам комплекса «*Laudakia caucasia*» по совокупности признаков фоллидоза

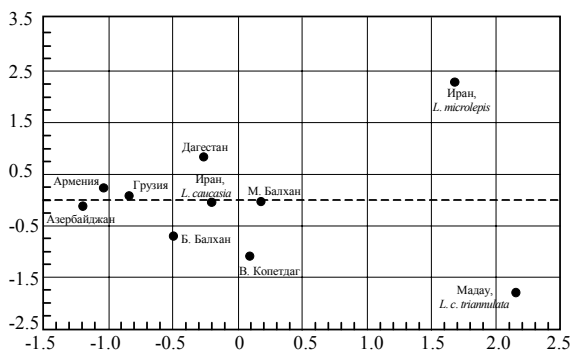


Рис. 7. Результаты факторного анализа популяций агам комплекса «*Laudakia caucasia*» по совокупности признаков фоллидоза

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные морфологического и молекулярного анализа показали как совпадения, так и противоречия в трактовке таксономического статуса изученных форм. Изучение горных кольцехвостых агам комплекса «*Laudakia caucasia*»

по совокупности признаков внешней морфологии, в том числе и признаков фоллидоза с применением кластерного и факторного анализа показали, что внутри этого комплекса выделяются две (данные кластерного анализа) или три (данные факторного анализа) самостоятельные независимые группы с большой степенью различий между ними: *L. caucasia* и *L. microlepis*, а в случае факторного анализа – также группа «*L. c. triannulata*» (см. рис. 7). Объединение мадауских агам с кавказскими агамы из Малого Балхана по результатам кластерного анализа представляется интересным. Поскольку этот результат противоречит данным факторного анализа, в дальнейшем необходим более детальный анализ указанных популяций на предмет сходств и различий между ними. Сходство мадауской агамы и кавказской агамы из Малого Балхана основано лишь на одном признаке – количестве чешуй вокруг середины тела. Несмотря на то что этот признак – один из наиболее важных в диагностике форм комплекса «*L. caucasia*», базировать только на нем вывод о сходстве названных двух форм нельзя. По ряду других признаков (числу чешуй в основании хвоста, количеству рядов чешуй между горловой складкой и клоакой, числу *SL*-чешуй, количеству чешуй вокруг IX – X кольца хвоста, числу колец в сегменте хвоста, количеству подпальцевых пластинок на пальцах) эти две формы очень сильно различаются. Как было показано выше, самостоятельность подвида «*L. c. triannulata*» не подтверждается результатами анализа митохондриальной ДНК.

L. caucasia и *L. microlepis* имеют четкие различия по ряду морфологических признаков: мозолистым образованиям, числу чешуй вокруг середины тела, фоллидозу боков туловища и головы. Мозолистые образования в большей степени развиты у мелкочешуйной агамы, они покрывают большую часть брюха, а также обнаружены и на кисти, ступне, предплечье, голени и внутренней поверхности бедра исследованных особей, тогда как оба подвида кавказской агамы имеют только четко очерченную небольших размеров мозоль на брюхе. Более того, у мелкочешуйной агамы степень развития данных образований значительно выше, чем у кавказской агамы, в том числе и преанальных мозолистых чешуй. Было также показано, что в целом самцы с хорошо развитыми мозолистыми железами имеют более развитые папиллярные образования (Смирнова, 2003). Полученные данные подтверждают точку зрения о видовом статусе *L. microlepis* (Панов, Зыкова, 1995, 2003; Baig, 1992; Macey et al., 2000). Отметим, однако, что в работах Х. Байга (1992), а также Е.Н. Панова и Л.А. Зыковой (1995 б, 2004) идет речь о частично перекрывающихся ареалах этих двух хорошо дифференцированных видов, что противоречит данным предшествующих исследований (Blanford, 1874; Anderson, 1974) и полученными нами результатам. Х. Байг (Baig, 1992) расширил ареал *L. microlepis* на Северный Афганистан и южные районы Туркмении, основываясь на литературных данных, и постулировал дифференциацию этого вида на два подвида: *L. m. microlepis* и *L. m. triannulata*. Согласно этой точке зрения, представители обоих подвидов встречаются в Туркмении (Baig, 1992), что не подтверждается всеми предшествующими и нашими данными, как молекулярными, так и морфологическими.

Предположение о гибридогенной природе популяции агам Мешедских песков (Панов, Зыкова, 2003) представляется весьма интересным, хотя эта гипотеза и нуждается в дополнительных аргументах, которые могут быть получены в результате

К ВОПРОСУ О ГОРНЫХ КОЛЬЦЕХВОСТЫХ АГАМАХ

применения специальных молекулярных методов (например, метода анализа микросателлитной ДНК).

Исследованные нами агамы из южной Туркмении и северного Ирана относятся к номинативному подвиду кавказской агамы, что не подтверждает представлений о северном распространении *L. microlepis*. Кроме того, наши данные свидетельствуют о том, что популяция кавказских агам из Мадау, рассматриваемая в качестве самостоятельного подвида, по совокупности изученных признаков относится к виду *L. caucasia*, а не к *L. microlepis*, как предполагал Байг (Baig, 1992). Полученные нами результаты о самостоятельности *L. microlepis*, а также о принадлежности агам из Мадау к *L. caucasia* совпадают с данными филогенетического анализа комплекса видов «*Laudakia caucasia*» Иранского плато (Macey et al., 1998, 2000 b). При анализе нуклеотидных последовательностей 8 генов митохондриального генома было показано, что *L. caucasia* и *L. microlepis* генетически хорошо обособлены друг от друга, а форма «*triannulata*» имеет небольшие генетические различия (всего 4 пары оснований) с кавказской агамой. Эти данные опровергают результаты факторного анализа морфологических признаков, по которым форму «*triannulata*» следовало бы рассматривать в качестве самостоятельного подвида. Более того, морфологически данная форма по большинству исследованных признаков не имеет достоверных различий с кавказской агамой, за исключением фоллидоза хвоста и количества чешуй вокруг середины тела.

Отдельного обсуждения требует гипотеза о двух стадиях гибридогенного формообразования в эволюции комплекса видов кавказских агам, населяющих западные предгорья Копетдага («*caucasia*» × «*triannulata*»), и самой формы «*triannulata*» («*caucasia*» × «*microlepis*»), высказанная Е.Н. Пановым и Л.А. Зыковой (1995 а, б, 2003) на основании изучения изменчивости и дифференциации популяций данного комплекса видов. Это интересное предположение, которое сами авторы склонны считать вполне определенным лишь после получения результатов сравнительно-генетического анализа, могло бы оказаться верным лишь в том случае, если бы было доказано существование *L. microlepis* в Южной Туркмении и Северном Иране, постулируемое Х. Байгом (Baig, 1992).

Авторы искренне благодарят за предоставление коллекционных материалов, послуживших основой для настоящей работы, А. Левитона (A. Leviton) и Е. Виндума (J. Vindum) (CAS, USA), Т. Папенфуса (T. Papenfuss) (MVZ, USA), Г. Нильсона (G. Nilson) и Растегар Поуани (Rastegar Pouyani) (GU, Sweden).

Работа подготовлена с использованием коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН рег. N 2-20), контракт с Роснаукой №02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070).

Исследования были осуществлены при финансовой поддержке Грантов РФФИ (проекты 05-04-48156а, РФФИ-ГФЕН 05-04-39003а, 06-04-63037-к) и Программы Президента РФ по поддержке научных школ (НШ 4212.2006.4).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Ананьева Н.Б. Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов молекулярных и морфологических исследований // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124, №1. С. 44 – 57.

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение, природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2004. 232 с.
- Ананьева Н.Б., Орлова В.Ф. Распространение и географическая изменчивость кавказской агамы, *Agama caucasia* (Eichwald, 1831) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 89. С. 4 – 17.
- Ананьева Н.Б., Атаев Ч.А. Новый подвид кавказской агамы *Stellio caucasicus triannulatus* ssp. nov. из юго-западной Туркмении // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1984. Т. 124. С. 4 – 11.
- Ананьева Н.Б., Петерс Г. *Stellio sacer* (Smith, 1935) – самостоятельный вид азиатских горных агам (Sauria, Agamidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 207. С. 3 – 11.
- Ананьева Н.Б., Соколова Т. М. Положение рода *Phrynoscephalus* в системе агамовых ящериц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 207. С. 12 – 22.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 414 с.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.А. Изменчивость и дифференциация популяций в комплексе *Laudakia caucasia* (Reptilia, Agamidae) // Успехи современной биологии. 1995 а. Т. 115, № 3. С. 293 – 315.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.А. Парапатрическая гибридизация в комплексе *Laudakia caucasia* (Reptilia, Agamidae) в юго-западном Туркменистане // Успехи современной биологии. 1995 б. Т. 115, № 6. С. 655 – 667.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.А. Горные агамы Евразии. М.: Лазурь, 2003. С. 1 – 303.
- Смирнова Ю.А. Дermalные папиллы в покровах горных кольцевостых агам рода *Laudakia* (Sauria: Agamidae) // Современная герпетология. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003. Вып. 2. С. 124 – 137.
- Ananjeva N.B., Tuniyev B.S. Some aspects of historical biogeography of Asian rock agamids // Rus. J. Herp. 1994. Vol. 1, № 1. P. 42 – 53.
- Ananjeva N.B., Peters G., Macey J.R., Papenfuss T. *Stellio sacer* (Smith, 1935) – a distinct species of Asiatic Rock agamid from Tibet // Asiatic Herpetol Research. 1990. Vol. 3. P. 104 – 115.
- Anderson S.C. The lizards of Iran. Contribution to Herpetology. №15, Soc. Study Amphib. Reptiles. 1999. 442 p.
- Anderson S.C. Zoogeographic analysis of the lizards fauna of Iran / The Cambridge history of Iran. L., 1968. Vol. 1. The Land of Iran. P. 305 – 371.
- Anderson S.C. Preliminary key of the turtles, lizards and amphisbaenians of Iran // Fieldiana Zoology. 1974. Vol. 65, № 4. P. 27 – 44.
- Baig Kh. J. Systematic studies of the *Stellio*-group of agama (Sauria, Agamidae): Ph. D. Thesis. Islamabad: Quaid-i-Azam Univ, 1992. P. 1 – 286.
- Blanford W.T. Description of new lizards from Persia and Baluchistan // Ann. Mag. Nat. Hist. 1874. Vol. 3, 4th ser. P. 453 – 455.
- Boulenger G.A. Catalogue of lizards in the British Museum (Nat. Hist.) I. Gekkonidae, Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae, Agamidae. London: Taylor a. Francis, 1885. 436 p.
- Dujsebajeva T.N. The histology of callous scales in the males of agamid lizards, *Laudakia caucasia* and *Laudakia himalayana* (Reptilia, Agamidae) // Abstracts Sec. Asian Herp. Meeting. Ashgabat, 1995. P. 21.
- Joger U., Arano B. Biochemical phylogeny of the *Agama* genus group // Proc. 4th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp. Nijmegen, 1987. P. 215 – 218.
- Macey J.R., Schulte J.A., Ananjeva N.B., Larson A., Rastegar-Pouyani N., Shammakova S., Papenfuss T.J. Phylogenetic relationships among agamid lizards of the *Laudakia caucasia* Complex: testing hypothesis of fragmentation and an area cladogram for the Iranian Plateau // Mol. Phylogenetic and Evol. 1998. Vol. 10, № 1. P. 118 – 131.

К ВОПРОСУ О ГОРНЫХ КОЛЬЦЕХВОСТЫХ АГАМАХ

Macey R.J., Schulte J.A., Larson A., Ananjeva N.B., Wang Y., Rastegar-Pouyani N., Pethiyagoda R., Papenfuss T.J. Evaluating Trans-Tethys Migration: An Example Using Acrodont Lizard // Systematic Biology. 2000 a. Vol. 49. P. 233 – 256.

Macey J.R., Schulte J.A., Kami H.G., Ananjeva N.B., Larson A., Papenfuss T.J. Testing hypotheses for vicariant separation in the agamid lizard *Laudakia caucasia* from mountain ranges of the Northern Iranian plateau // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2000 b. Vol. 14, № 3. P. 479 – 483.

Wermuth H. Agamidae // Das Tierreich. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Berlin, 1967. Lief. 86. 127 s.

ON THE PROBLEMS OF THE ROCK AGAMAS OF *LAUDAKIA CAUCASIA* –COMPLEX (AGAMIDAE, SAURIA)

N.B. Ananjeva, S.A. Kalyabina-Hauf

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
Universitetskaya nab., 1, 199034 Sankt-Petersburg, Russia
E-mail: azemiops@zin.ru

Review of recent results of study of the *Laudakia caucasia* species group is presented. Monophyly and species status of *L. microlepis* and *L. caucasia* are supported by both molecular and morphological data. Recognition of subspecies, *L. c. triannulata* is not confirmed by results of DNA analysis. Eastern Caucasian agamas from Turkmenistan differs by more high number of midbody scales and body size in comparison with western agamas (the Caucasus) Results of DNA analysis are used for testing hypotheses on biogeographic fragmentation and an area cladogram for the Iranian Plateau.

Key words: rock ring-tailed agamas, *Laudakia caucasia*, phylogeny, biogeography, geographic distribution, subspecies structure, morphology, mitochondrial DNA analysis.