

УДК 598.112.3:591.9

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СИСТЕМАТИКА  
КРУГЛОГОЛОВКИ-ВЕРТИХВОСТКИ — *PHRYNOCEPHALUS*  
*GUTTATUS* (REPTILIA, AGAMIDAE)

Г. И. ШЕНБРОТ, Д. В. СЕМЕНОВ

Анализ данных о распространении, внутривидовой изменчивости и родственных связях *Ph. guttatus* показал, что современный ее ареал уже, чем предполагалось ранее. В результате сравнения с семью выборками этого вида из разных мест обитания подтверждена видовая самостоятельность зайсанской круглоголовки (*Ph. melanurus*) и круглоголовки Молчанова (*Ph. moltschanovi*). Круглоголовка-вертихвостка представлена номинативным подвидом в западной части ареала и подвидом *Ph. g. kuschakewitschi* в Семиречье.

Круглоголовка-вертихвостка, *Phrynocephalus guttatus* (Gmel., 1789) — один из наиболее полно изученных представителей рода. Тем не менее вопросы ее систематического статуса остаются предметом научной дискуссии (Peters, 1984), и предвидение Бедряги (1907) о том, что круглоголовка-вертихвостка, «пожалуй, готовит герпетологам еще многие трудности и сюрпризы», вполне оправдывается.

Впервые круглоголовка-вертихвостка была описана в 1771 г. И. Лепехиным из Рын-песков; его описание сопровождается прекрасными рисунками, но названия этому виду Лепехин не дал. Лишь позднее для этого описания было предложено название *Lacerta guttata* (Gmelin, 1789), признанное и Доденом (Daudin, 1808). Однако Паллас (Pallas, 1811) описал этот же вид под названием *L. caudivolvula*. Двигубский (1832) приводит оба названия как соответствующие разным видам. В то время как Гравенхорст (Gravenhorst, 1838) еще дает название *guttatus*, Лихтенштейн (Lichtenstein, 1823), Эйхвальд (Eichwald, 1831) и последующие авторы до Терентьева и Чернова (1949) в качестве латинского названия круглоголовки-вертихвостки используют *caudivolvulus*.

Гравенхорст (1838) предположил, что Лихтенштейн (1823) и Эйхвальд (1831) использовали название *ocellatus* Licht., 1823 для обозначения вида, описанного Лепехиным. Вероятно, поэтому последующие авторы сводили название *ocellatus* в синонимы круглоголовки-вертихвостки. По Буланже (Boulanger, 1885), круглоголовка-вертихвостка представлена двумя подвидами: номинативным и *ocellatus*. Такого деления придерживается и Никольский (1905). Оба эти автора называют последний подвид семиреченской формой, хотя в первоописании (Lichtenstein, 1823) область его распространения ограничена Средней Азией «от Бухары до Каракум». В 1841 г. Эйхвальд свел свой вид *Ph. reticulatus* Eichw., 1831 в подвиды круглоголовки-вертихвостки. Позднее Бедряга (Никольский, 1905) описал еще один семиреченский подвид — *Ph. caudivolvulus incertus*. Таким образом, у Бедряги (1909) мы находим четыре подвида круглоголовки-вертихвостки — *caudivolvulus*, *ocellatus*, *incertus*, *reticulatus*.

В 1913 г. Никольский добавляет к этому списку подвид *moltschanovi* из Северо-Западного Кызылкума. Кроме того, Бедряга (1909) считал близкими к круглоголовке-вертихвостке виды: *Ph. kuschakewitschi* Vdr.,



1905, *Ph. suschkini* Vdr., 1905, *Ph. alpherakii* Vdr., 1905, *Ph. acutirostris* Vdr., 1909. Царевский (1926), проведя ревизию рода, показал, что форма *reticulatus* является самостоятельным видом, таксон *ocellatus* должен быть упразднен, а *moltchanovi* — сведен в синонимы номинативной формы, так как его типовые экземпляры не отличаются от последней по указанным в первоописании признакам. Кроме того, он свел в подвиды круглоголовки-вертихвостки *Ph. alpherakii* и *Ph. kuschakewitschi*. Таким образом, и по Царевскому вид представлен четырьмя подвидами, причем все, кроме номинативного, обитают в Семиречье.

Однако позднее Царевский (Carevskij, 1929) приходит к выводу о видовой самостоятельности круглоголовки Кушакевича. Шинтиков (1928), считает, что все псаммобионтные круглоголовки Семиречья, кроме песчаной, ушастой и Кушакевича (т. е. формы *alpherakii*, *incertus*, *acutirostris*) представляют собой круглоголовку-вертихвостку. Терентьев и Чернов (1949) вновь сводят круглоголовку Кушакевича в подвиды последней; названия *alpherakii*, *bedriagai* Tzar., 1926 и *bergi* Elpatevskij, 1907 эти авторы считают синонимами *Ph. caudivolvulus*. Только два подвида круглоголовки-вертихвостки признают и авторы последней герпетофаунистической сводки (Банников и др., 1977). Однако в 1983 г. популяции европейской части ареала от правого берега Волги до Предкавказья включительно предложено выделить в самостоятельный подвид *Ph. g. kalmykus* (Бадмаева, Шербак, 1983). Кроме того, была показана видовая самостоятельность популяций из Северо-Западного Кызылкума — *Ph. moltchanovi* (Семенов, Шенброт, 1982).

Ревизия центральноазиатской части рода, проведенная Петерсом (Peters, 1984), также внесла существенные изменения в современные представления о систематике круглоголовки-вертихвостки. Во-первых, Петерс восстанавливает видовой статус круглоголовки Кушакевича и приходит к заключению, что к этому виду принадлежат все семиреченские популяции, ранее относимые к *Ph. guttatus*; во-вторых, он доказывает видовую самостоятельность круглоголовки Альфераки *Ph. alpherakii*, описанной из Хоргоса и на основании коллекций Венского естественного исторического музея расширяет ее ареал до среднего течения р. Или, т. е. включает вид в фауну СССР; далее Петерс предположил, что в Зайсанской котловине обитает самостоятельный вид, определявшийся ранее то как *Ph. guttatus*, то как *Ph. versicolor* Str., 1876, и предложил для него название *Ph. salenskyi* Vdr., 1907.

Наше исследование, посвященное таксономии пестрой круглоголовки, подтвердило видовой статус зайсанской круглоголовки, правильное название которой — *Ph. melanurus* Eichwald, 1831 (Семенов, и др., 1987). Таким образом, представления об ареале и систематике круглоголовки-вертихвостки, существовавшие к 1977 г. (Банников и др., 1977), претерпели сильные изменения. Следует отметить, что авторы, изучавшие систематику этого вида (в том числе, Семенов, Шенброт, 1982; Бадмаева, Шербак, 1983; Peters, 1984), ограничивали свои исследования лишь какой-либо частью его ареала. На наш взгляд, назрела необходимость проведения сравнительного исследования, охватывающего весь ареал вида. Такой попыткой и является предлагаемая работа.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для статистического анализа использованы следующие выборки круглоголовки-вертихвостки и близких форм, хранящиеся в Зоологическом музее МГУ (ЗМ МГУ), в Зоологическом институте АН СССР (ЗИН) и в Институте зоологии АН КазССР (ИЗ).

I. Червлёные буруны, Ногайский р-н ДагАССР, ЗИН (19 ♂♂, 14 ♀♀).

II. Окрестности пос. Смушково, Юстинский р-н КалмАССР, ЗМ МГУ (17, 14).



- III. Окрестности Астрахани, ЗМ МГУ (21, 15).  
 IV. Пески То-Сум, КазССР, ЗМ МГУ (13, 9).  
 V. Окрестности г. Челкар, КазССР, ЗМ МГУ (15, 11).  
 VI. Северо-западное побережье Капчагая, разъезд Боктер, Талгарский р-н КазССР, ИЗ (10, 13).  
 VII. Побережье оз. Балхаш и р. Или, ЗМ МГУ (19, 13).  
 VIII. Берег Бухтарминского водохранилища, Зайсанская котловина, ЗМ МГУ (14, 20) — круглоголовка зайсанская.  
 IX. Урочище Кемпыртюбе, Северо-Западный Кызылкум, ЗМ МГУ (14, 12) — круглоголовка Молчанова.

Всего обработано 263 экз., для каждого из них определено значение 37 признаков, в том числе длина тела (1)<sup>1</sup>, хвоста, конечностей, голени, IV пальца задней лапы; длина, высота и ширина головы; расстояние от центра теменного щитка до верхнего края ноздри; расстояние между внутренними краями ноздрей. На основании этих промеров определяли индексы: отношение длины туловища к длине хвоста (2); длина голени (3), IV пальца задней лапы (4), передней (5) и задней (6) конечностей и головы (7) к длине туловища; ширины головы к ее высоте (8); ширины головы к ее длине (9); ширины шляпки к ширине головы (10); расстояния между ноздрями к ширине головы (11); расстояния от центра теменного щитка до верхнего края ноздри к длине головы (12).

Подсчитывали количество верхне- и нижнегубных щитков (13, 14), максимальное число чешуй в ряду поперек шляпки (15), количество чешуй в ряду между теменным и верхненосовым щитками (16), число рядов ребрышек на подпальцевых пластинках III пальца задней лапы (17), количество подглазничных (18) и межносковых (19) рядов чешуй. Регистрировали наличие выраженных парных расширенных чешуй на нижней стороне хвоста (20), выраженных крупных щитков в затылочной области (21), темной окраски на груди (22), выраженных ребрышек (23) и шипиков (24) на чешуе груди, а также стертость когтя (25) и наличие белой продольной полосы или ее фрагментов на верхней стороне хвоста (26).

В отличие от нашей предыдущей работы (Семенов и др., 1987), при сравнении по каждому признаку в качестве меры дистанции использован «коэффициент различия» Майра (1971):

$$CD_{ij} = \frac{|\bar{M}_i - \bar{M}_j|}{\sigma_i + \sigma_j},$$

где  $\bar{M}$  и  $\sigma$  — среднее значение признака и среднее квадратическое отклонение соответственно для  $i$ -й и  $j$ -й выборок.

Этот коэффициент представляет собой дистанции, взвешенные по сумме стандартных отклонений сравниваемых выборок, т. е. он придает каждому признаку вес тем больший, чем более значим данный признак для дискриминации сравниваемых популяций. Обобщенные дистанции рассчитаны как евклидовы расстояния только по тем признакам, величина «коэффициента различия» которых хотя бы для одной пары выборок превышала пороговый уровень в 1,28, соответствующий 75-процентному критерию разделения подвидов (Майр, 1971). Кластер-диаграммы построены отдельно для самок и самцов по матрицам обобщенных дистанций парно-групповым методом без взвешивания (Sokal, Sneath, 1963). Часть статистических расчетов проведена на ЭВМ серии ЕС по стандартным программам BMDP-77.

Кроме девяти указанных выборок, просмотрены коллекционные материалы по круглоголовке-вертихвостке и близким формам из коллекций ЗМ МГУ, ЗИН и ИЗ, а также сборы Ю. М. Ковальской и И. В. Лукья-

<sup>1</sup> Числа соответствуют нумерации признаков в таблицах.



новой из Волго-Уральского междуречья — типовой территории вида. На основании этих данных, а также списков коллекций Института зоологии АН УССР, литературных данных (Банников и др., 1977; Апаньева, 1981) и сведений, любезно предоставленных авторам З. К. Брушко, составлена карта ареала круглоголовки-вертихвостки.

Мы выражаем глубокую признательность З. К. Брушко и Р. А. Кубыкину за предоставленные коллекционные материалы и сведения о распространении круглоголовок в Казахстане, а также за ценные указания по рукописи статьи. За оказанную помощь в работе мы сердечно благодарим Н. Б. Апаньеву, Н. М. Большакова, Л. Я. Боркина, М. Л. Голубева, Л. К. Иогансен, Ю. М. Ковальскую, И. В. Лукьянову и В. Ф. Орлову.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты, приведенные в табл. 1—7 и на дендрограммах (рис. 1, А, Б), в первую очередь подтверждают видовую самостоятельность круглоголовок из Северо-Западного Кызылкума — IX (*Ph. moltschanovi*) и из Зайсанской котловины — VIII (*Ph. melanurus*). Остальные выборки образуют довольно компактную группу. Анализ признаков, по которым пары выборок расходятся на уровне, равном или превышающем 75-процентный критерий Майра (табл. 7), показывает, что для большинства пар можно найти различия, достигающие масштаба подвидовых; это характеризует высокий уровень межпопуляционного полиморфизма в рассматриваемой группе и недостаточность констатации различий между двумя выборками для таксономических заключений (что неоднократно имело место в истории изучения систематики вида).

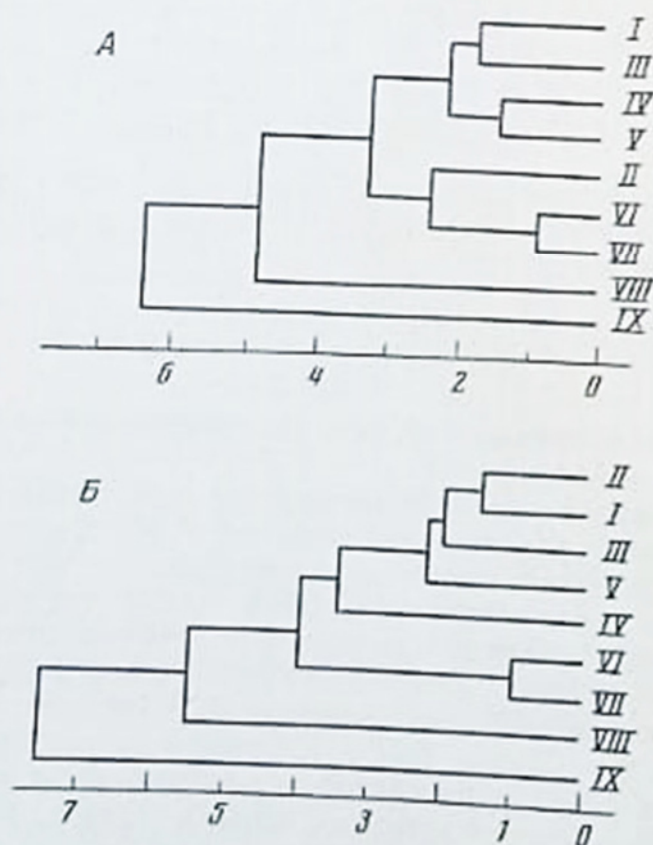


Рис. 1. Дендрограммы, отражающие фенетическое сходство сравниваемых выборок круглоголовок: А — самцы, Б — самки. Нумерация выборок в тексте; по шкале отложен показатель фенетического различия выборок

Две семиреченские популяции (VI и VII), соответствующие *Ph. kuschakewitschi sensu Peters*, образуют единую группу (рис. 1, А, Б) и практически не различаются между собой (табл. 7). Однако от остальных их видовой самостоятельности (рис. 1). Более того, мы не можем указать ни одного признака, по которому эти две популяции на подвидовом уровне



Размеры и пропорции тела самцов круглоротолодок

Признак*	Выборки											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX			
1	45,6±0,61 40,5-49,9	50,0±0,68 45,1-55,0	43,9±0,50 40,6-48,1	46,0±0,96 39,8-52,0	43,5±0,40 40,1-46,9	44,9±0,67 41,2-48,9	46,3±0,40 41,5-48,8	53,9±0,61 49,0-56,2	45,3±0,66 41,8-49,2			
2	72,3±0,7 68-79	67,7±0,7 63-69	72,3±0,8 66-80	74,9±1,4 68-79	73,7±0,7 70-79	64,8±1,1 60-70	64,4±0,6 59-69	74,9±0,9 69-80	70,2±0,6 65-73			
3	27,9±0,2 27-29	27,9±0,1 27-29	26,7±0,2 25-28	26,2±0,2 24-27	26,7±0,2 26-29	27,2±0,3 25-29	27,7±0,2 26-30	25,1±0,2 24-26	27,2±0,2 26-28			
4	19,7±0,2 18-22	18,6±0,2 17-20	18,9±0,3 17-21	17,9±0,2 17-19	18,4±0,2 17-20	18,4±0,6 17-21	18,6±0,2 17-21	17,3±0,2 16-19	17,5±0,3 16-19			
5	30,6±0,2 28-32	28,9±0,3 26-31	29,0±0,2 27-31	29,1±0,3 27-31	28,6±0,4 26-30	29,8±0,4 27-32	29,2±0,3 27-32	28,1±0,3 26-30	30,6±0,4 27-33			
6	52,3±0,3 50-54	53,2±0,3 51-55	51,7±0,5 50-57	50,0±0,6 47-54	51,1±0,3 49-54	51,0±0,8 46-54	52,0±0,4 49-55	48,5±0,4 46-51	52,5±0,4 50-55			
7	24,9±0,1 24-26	24,1±0,1 23-25	24,5±0,1 24-25	23,6±0,3 22-25	24,2±0,2 23-25	25,6±0,2 25-27	25,4±0,1 24-27	25,2±0,2 24-27	24,7±0,1 24-26			
8	171,5±1,2 161-180	163,7±0,7 158-169	173,9±1,1 163-181	170,5±1,9 158-179	168,2±1,6 158-182	167,3±1,4 159-176	164,8±2,3 155-188	161,2±1,4,3 157-182	161,4±2,8 128-172			
9	86,7±0,5 83-90	86,5±0,5 82-92	85,2±0,4 83-90	86,5±0,8 82-89	86,2±0,6 82-90	85,9±0,9 80-89	86,1±0,6 82-93	81,6±0,6 79-84	89,4±0,6 88-96			
10	84,3±0,7 79-89	80,7±0,7 76-86	87,9±0,5 84-93	84,4±1,0 79-90	85,8±0,7 82-91	80,9±1,0 77-87	84,0±0,9 77-90	84,8±0,8 82-93	89,0±0,8 82-94			
11	15,7±0,2 13-17	15,8±0,2 15-18	16,8±0,2 15-19	16,4±0,8 14-18	15,1±0,4 12-18	14,6±0,3 13-16	14,4±0,3 13-17	17,2±0,4 15-19	16,2±0,2 15-18			
12	54,9±0,5 53-61	55,6±0,5 51-60	55,0±0,4 52-59	60,5±0,6 58-64	57,3±0,5 54-60	57,4±0,7 53-60	57,9±0,5 55-61	58,3±0,5 56-61	60,4±0,8 52-63			

\* Признак 1 — в мм, признаки 2-12 — в %; названные признаки см. в тексте.



не отличались бы от всех остальных рассмотренных популяций круглоголовки-вертихвостки (табл. 7). Наиболее выраженное отличие семиреченской формы от западных популяций — относительно более длинный хвост как у самцов (табл. 1), так и у самок (табл. 4); на это различие указывает и Петерс (1984), однако хиатуса по данному признаку нет (табл. 1, 4, 7).

По абсолютной длине тела отличие семиреченских выборок от западных не достигает подвидового уровня ни в одном случае (табл. 7). Сам Петерс (1984) отмечает, что признаки фolidоза и окраски трудно использовать для диагноза круглоголовки Кушакевича. Действительно, по числу чешуй поперек шляпки семиреченские популяции хорошо отличаются только от западно-казахстанских (IV и V; табл. 2, 5, 7), по остальным признакам различия еще менее существенны. Других (кроме перечисленных) отличий круглоголовки Кушакевича Петерс (1984) не называет. Указываемый в литературе отличительный признак круглоголовки Кушакевича — белая продольная полоса на верхней стороне хвоста (Банников и др., 1977; Бадмаева, Щербак, 1983) — не характерен для круглоголовки Кушакевича *sensu* Peters (табл. 3, 6; Peters, 1984). Этот признак отмечается у отдельных особей из разных популяций, в том числе относящихся к номинативному подвиду. По нашим данным, рассматриваемый признак подвержен значительной межпопуляционной изменчивости также и у близкой пестрой круглоголовки и, по-видимому, не может служить для диагностических целей.

Таким образом, проведенное сравнение не дает оснований считать семиреченские популяции отдельным видом. Однако по совокупности рассмотренных признаков (рис. 1, А, Б) они все же отличаются от популяции европейской части СССР и Западного и Центрального Казахстана, поэтому, учитывая также значительный разрыв ареала (Peters, 1984), можно принять подвидовой статус семиреченской формы. Следует отметить, что по Петерсу (1984) ареал круглоголовки Кушакевича заходит на территорию Китая, простираясь до окрестностей Кульджи и оз. Эбинур.

Петерс (1984) восстанавливает видовую самостоятельность круглоголовки Альфераки, основываясь главным образом на типовой серии, собранной в окрестностях Аягуза. Мы проанализировали типовую серию в свете характеристики, данной Петерсом, и можем отметить следующее. Приведенные Петерсом (1984) различия между *Ph. alpherakii* и *Ph. kuschakewitschi* по числу чешуй вдоль середины горла и по относительной длине задних конечностей не только не дают хиатуса, но и не удовлетворяют уровню в 75%: *CD* равно соответственно 0,85 и 0,17 (последнее — для самцов). Кроме того, последнее различие и не достоверно как для самцов, так и для самок. Различия в форме головы и надглазничной чешуи между рассматриваемыми круглоголовками трудноуловимы и, очевидно, носят субъективный характер. У круглоголовок типовой серии *Ph. alpherakii*, действительно, несколько меньше рядов межчешуйных чешуй, но только у 8 из 17 экз. их меньше 3, а среднее число межчешуйных рядов чешуй —  $2,5 \pm 0,15$  — не выходит существенно за рамки изменчивости этого признака в исследованных нами выборках (табл. 2, 5). По относительной длине головы Петерс сближает *Ph. alpherakii* с *Ph. guttatus*, в противоположность *Ph. kuschakewitschi*. Но по нашим данным (табл. 1, 4, 7), этот признак надежно разделяет только самок двух последних форм. Не обнаружено и заметных отличий рассматриваемой выборки от выборок круглоголовки-вертихвостки по характеру ребристости подпальцевых пластин.

Таким образом, нам удалось обнаружить лишь слабые различия между выборками, относимыми к *Ph. alpherakii* и *Ph. kuschakewitschi*. Эти различия никак не позволяют считать первую самостоятельным видом или подвидом. Следует учитывать также и симпатрию двух форм, отме-



Количественные признаки фоллидоза самцов круглоголовак (нумерация и пояснения в тексте)

Признак	Выборки								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
13	13,4±0,31 11-16	13,5±0,24 12-15	13,4±0,21 11-15	12,7±0,33 11-15	12,1±0,27 10-14	13,6±0,50 11-15	13,5±0,22 12-15	14,2±0,28 13-16	11,6±0,29 10-14
14	13,0±0,26 10-15	13,2±0,23 12-15	13,6±0,24 12-16	13,0±0,23 12-15	12,3±0,30 10-14	13,8±0,49 11-16	13,3±0,20 12-15	14,0±0,18 13-15	11,6±0,27 10-13
15	26,4±0,35 23-28	29,6±0,34 27-32	27,4±0,50 24-32	23,2±0,32 21-25	23,5±0,32 22-26	29,5±0,67 28-35	30,1±0,42 26-33	27,1±0,77 22-31	23,8±0,30 22-25
16	13,2±0,31 11-15	13,8±0,30 12-16	13,0±0,28 10-15	10,9±0,32 9-13	12,1±0,32 10-14	13,9±0,28 13-15	14,0±0,31 11-16	13,7±0,29 12-15	10,7±0,22 9-12
17	4,3±0,42 1-2,5	4,1±0,04 1-1,5	4,3±0,09 1-2	4,4±0,13 1-2	4,2±0,08 1-2	1,3±0,11 1-1,5	1,4±0,08 1-2	1,1±0,08 1-2	1,5±0,11 1-2
18	3,9±0,05 3,5-4	4,1±0,08 3,5-5	3,8±0,08 3-4,5	3,7±0,12 3-4	3,3±0,11 3-4	4,0±0,12 3-4,5	3,9±0,09 3-5	4,1±0,08 4-5	3,5±0,12 3-4
19	3,2±0,08 2,5-3,5	3,3±0,09 3-4	3,3±0,08 3-4	2,9±0,09 2-3,5	2,9±0,07 2-3	2,8±0,16 2,5-3,5	3,0±0,06 2,5-3,5	3,1±0,11 2,5-4	3,0±0,03 2,5-3

Таблица 3

Встречаемость некоторых признаков самцов круглоголовак\*

Признак	Выборки								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
20	0	0	9,7	0	0	0	5,3	0	85,7
21	0	0	66,7	46,2	46,7	0	0	0	0
22	0	82,4	23,8	38,5	6,7	40,0	42,1	100,0	14,3
23	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	28,6	35,7
24	73,7	88,2	100,0	92,3	100,0	100,0	100,0	92,9	28,6
25	0	5,9	0	0	0	0	0	0	100,0
26	42,1	29,4	9,7	38,5	53,3	10,0	21,1	50,0	0

\* Указана доля особей (%), обладающих данным признаком. Названия признаков и пояснения в тексте.

Размеры и пропорции тела самок круглоголовак\*

Признак	Выборки											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX			
1	47,2±1,29 41,1—53,9	50,0±1,25 41,0—55,3	45,8±1,06 39,7—54,0	46,0±1,53 40,2—51,8	43,8±1,07 39,8—50,6	45,4±0,58 41,9—48,9	46,2±0,46 43,1—48,7	51,2±0,57 45,1—55,7	44,3±0,64 40,3—49,4			
2	80,3±1,7 72—88	77,0±1,4 68—84	82,2±1,4 67—89	81,8±1,5 76—89	81,4±1,24 75—88	70,5±0,8 66—75	71,8±0,8 67—78	83,9±1,1 77—89	77,6±0,8 73—83			
3	26,3±0,5 23—30	26,3±0,3 24—30	25,2±0,3 23—27	25,1±0,5 22—28	24,9±0,3 24—26	26,2±0,2 25—28	26,4±0,2 26—27	23,8±0,2 22—25	25,7±0,2 25—27			
4	18,9±0,6 16—23	18,4±0,5 16—22	17,8±0,5 16—22	17,5±0,5 15—20	17,4±0,4 15—19	17,9±0,3 16—20	17,7±0,2 17—19	16,1±0,3 14—19	16,4±0,3 15—18			
5	29,2±0,5 27—33	28,3±0,5 26—30	27,5±0,3 25—30	28,0±0,5 26—30	27,6±0,3 26—30	28,9±0,4 27—31	28,7±0,3 27—31	27,3±0,2 26—29	28,7±0,2 27—30			
6	49,9±0,9 46—57	50,9±0,7 46—56	49,2±0,5 47—53	47,8±0,9 43—52	48,0±0,6 44—52	49,1±0,5 46—52	49,8±0,5 48—53	46,4±0,4 43—49	49,8±0,3 48—52			
7	24,4±0,2 23—26	24,0±0,2 23—25	23,8±0,2 21—25	23,8±0,3 23—25	23,9±0,2 23—25	25,5±0,4 24—26	25,5±0,4 24—26	24,3±0,2 23—26	23,9±0,2 23—25			
8	172,3±1,8 163—185	167,0±1,1 161—177	171,1±1,4 163—181	170,6±2,7 161—186	171,9±2,2 155—179	164,8±1,7 154—176	167,1±1,2 163—177	162,4±1,0 155—172	167,8±1,3 160—176			
9	88,3±0,6 86—93	87,4±0,7 83—92	86,0±0,3 82—88	85,2±0,9 82—86	87,2±0,6 85—92	87,8±0,7 84—93	86,6±0,4 85—89	84,4±0,3 81—87	88,9±0,6 86—92			
10	82,4±0,7 79—86	80,4±0,8 76—85	87,2±0,5 83—91	85,4±1,3 79—93	87,1±0,9 84—94	80,4±0,9 75—86	81,4±0,5 78—84	84,3±0,5 80—87	88,0±0,5 85—91			
11	15,3±0,3 13—17	15,8±0,3 15—18	16,2±0,3 14—18	16,1±0,4 15—18	15,0±0,2 14—17	13,9±0,1 13—15	14,3±0,3 12—16	16,1±0,7 15—18	15,7±0,3 13—17			
12	55,9±0,4 53—59	55,8±0,5 53—59	54,4±0,5 50—58	59,8±0,9 56—65	57,5±0,6 54—61	57,7±0,5 54—61	56,8±0,7 52—61	59,0±0,4 55—64	61,2±0,4 59—63			

\* См. примечание к табл. 1.



Количественные признаки фоллидоза самок круглоголовак (показания в тексте)

Признак	Выборки								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
13	12,9±0,22 12-15	13,1±0,22 12-14	13,0±0,26 11-15	12,1±0,35 10-13	12,6±0,28 11-14	14,0±0,30 12-16	14,1±0,31 12-16	13,7±0,19 12-15	11,8±0,39 10-15
14	13,1±0,25 12-15	12,9±0,22 11-14	13,8±0,25 12-15	12,3±0,33 11-14	12,2±0,35 11-14	14,0±0,34 12-17	13,3±0,41 12-16	13,7±0,13 13-15	11,6±0,23 10-13
15	26,8±0,45 23-29	29,6±0,39 28-33	27,5±0,42 25-31	23,7±0,62 21-27	24,5±0,45 22-26	28,8±0,54 26-32	31,0±0,52 28-33	25,0±0,34 23-29	23,7±0,57 20-26
16	13,1±0,25 12-15	13,9±0,22 12-15	13,1±0,30 10-15	11,2±0,32 10-12	11,6±0,43 10-14	14,4±0,24 13-16	14,4±0,33 13-17	13,2±0,29 11-16	11,3±0,28 10-13
17	1,3±0,11 0,5-2	1,1±0,06 1-1,5	1,3±0,09 1-2	1,4±0,14 1-2	1,6±0,17 1-2,5	1,4±0,10 1-2	1,6±0,11 1-2	1,1±0,4 1-1,5	4,3±0,02 1-2
18	3,9±0,09 3-4,5	3,9±0,08 3-4	3,9±0,09 3-4,5	3,6±0,15 3-4	3,3±0,10 3-4	4,2±0,17 3-5	4,1±0,14 3-5	4,0±0,08 3,5-5	3,6±0,14 3-4
19	3,1±0,06 3-3,5	3,2±0,11 3-4,5	3,3±0,11 3-4,5	2,8±0,08 2,5-3	3,1±0,11 2,5-4	2,7±0,11 2-3	3,0±0,11 2,5-4	3,2±0,9 2,5-4,5	3 3

Таблица 6

Встречаемость некоторых признаков у самок круглоголовак (показания в табл. 3 и в тексте)

Признак	Выборки								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
20	0	0	0	0	0	0	0	0	75,0
21	0	14,3	56,3	22,2	27,3	0	0	0	0
22	0	28,6	6,3	33,3	9,1	0	0	100,0	8,3
23	100,0	100,0	100,0	100,0	90,9	100,0	100,0	58,3	8,3
24	78,6	100,0	93,8	100,0	81,8	100,0	100,0	75,0	0
25	0	0	0	0	0	0	0	0	100,0
26	21,4	28,6	12,5	0	63,6	45,4	6,7	58,3	0



Таблица 7  
 Признаки, различия по которым между парами выборок достигают подвидового уровня \* ( $CD \geq 1,28$ ); правая верхняя половина таблицы — самцы, левая нижняя — самки; нумерация выборок и признаков в тексте

Выборки	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
I	—	22	—	—	—	21	2, 21	1, 3, 4, 22, 23	2, 20, 23
II	—	—	10	3, 15	1, 15	7	—	3, 6, 22	2, 6, 10, 15, 16, 20
III	—	—	—	—	—	21	—	1, 22, 23	23, 25
IV	—	15, 16	—	—	—	7, 15, 16	2, 15, 16	1, 16, 22, 23	23, 25
V	—	15	—	—	—	2, 15, 21	2, 15, 16	1, 16, 22, 23	23, 25
VI	—	7	2, 7	2, 7, 15, 16	2, 7	—	—	1, 2, 22, 23	15, 16, 20, 23, 24, 25
VII	—	7	7, 10, 21	2, 7, 15, 16, 21	2, 7, 15	—	—	1, 2, 3, 22, 23	15, 16, 20, 23, 24, 25
VIII	22, 23	15, 22	22	22	12, 22	2, 3, 22, 23	2, 3, 5, 22, 23	1, 2, 3, 22, 23	1, 3, 9, 14, 16, 20, 22, 25
IX	20, 23, 24, 25	6, 10, 15, 16, 20, 23, 24, 25	6, 23, 24, 25	6, 20, 23, 25	6, 20, 23, 24, 25	2, 6, 7, 10, 15, 16, 20, 23, 24, 25	6, 7, 10, 15, 16, 20, 23, 24, 25	1, 3, 6, 9, 14, 20, 22, 25	

\*  $CD \geq 1,28$ ; над диагональю — самцы, под диагональю — самки; полужирный курсив — признаки, полужирный курсив — признаки в тексте.



чаемую Петерсом (1984). Полевые наблюдения З. К. Брушко (устное сообщение) в долине среднего течения р. Или также подтверждают единообразие обитающих там популяций круглоголовки-вертихвостки. Мы считаем, что нет оснований для пересмотра точки зрения Терентьева и Чернова (1949) об идентичности круглоголовки-вертихвостки и круглоголовки Альфераки.

Петерс (1984) в результате анализа экземпляров *Ph. acutirostris*, хранящихся под № 5548 и 8161 (ЗИН), приходит к заключению, что эти особи представляют предгорные популяции круглоголовки Кушакевича. Мы просмотрели все коллекционные материалы по этой форме в ЗИНе и согласны с выводом Петерса о ее близости к семиреченским популяциям рассматриваемой группы. Следует, однако, отметить, что среди экземпляров выборок № 5547 и 10037 есть круглоголовки, соответствующие *Ph. versicolor paraskivi* (Семенов и др., 1987). Можно предположить, что пестрая круглоголовка и круглоголовка-вертихвостка, два близких и довольно трудно различимых в фиксированном состоянии вида, симпатричны в долине верховья р. Или. К сожалению, в нашем распоряжении имеются лишь сборы почти столетней давности, которые не дают возможности сделать окончательный вывод как о таксономическом статусе *Ph. acutirostris*, так и о ситуации с круглоголовками группы «*guttatus*» в Северо-Западном Китае. Следует отметить, что существует выраженный разрыв ареала между областью распространения популяций Южного Прибалхашья и долины верховья р. Или в Северо-Западном Китае (рис. 2).

Просмотр типовых экземпляров *Ph. suschkini*, *bergi*, *incertus* показал их соответствие *Ph. g. kuschakewitschi*.

Дополнительных разъяснений требует вопрос о номенклатуре семиреченской формы круглоголовки-вертихвостки. Петерс называет ее «*Ph. kuschakewitschi* Bedriaga, 1907» и сводит в ее синонимы «*Ph. bergi* Elpatjevskij, 1906», т. е. ранее опубликованное название. Однако сохранение первого названия правомочно, если учесть, что, во-первых, описание *Ph. bergi* было опубликовано Елпатьевским не в 1906, а в 1907 г., а, во-вторых, годом описания круглоголовки Кушакевича, как и ряда других таксонов Бедряги, следует считать не 1907, а 1905 г., когда Никольский опубликовал ряд первоописаний Бедряги в «*Herpetologia rossica*». Одновременно были опубликованы и другие синонимы семиреченской формы — *incertus*, *suschkini*, *alpherakii* — закрепление за этой формой названия *kuschakewitschi* вытекает из права первого ревизирующего (Международный кодекс зоологической номенклатуры, 1985, ст. 24а).

Ситуация с западными популяциями вида (I—V) также представляет определенные трудности. Результаты проведенного сравнения (табл. 7, рис. 1, А, Б) не позволяют выделить среди них выборки или группы выборок подвидового ранга. По ряду признаков (табл. 7) круглоголовки из Калмыкии на подвидовом уровне отличаются от других выборок. Ранее было показано, что популяция из Калмыкии несколько сильнее отличается от остальных, чем это можно было бы ожидать, исходя только из ее географического положения (Семенов, Шенброт, 1985). Однако нельзя указать ни одного признака, по которому эта выборка отличалась бы от всех остальных, как по самцам, так и по самкам (табл. 7). Таким образом, мы не можем рассматривать популяцию из Калмыкии как отдельный подвид. Тем более нет оснований для выделения подвида, включающего калмыцкую и дагестанскую популяции, так как не найдено отличий подвидового уровня между последней и западно-казахстанскими и астраханской выборками. В свою очередь, выборка из окрестностей Астрахани не отличается на подвидовом уровне от западно-казахстанских. Просмотр коллекционных материалов из районов, близких к типовой территории (пос. Кульсары Эмбенского р-на Гурьевской обл.; окрестности Урды Западно-Казахстанской обл.; левобережные Астра-



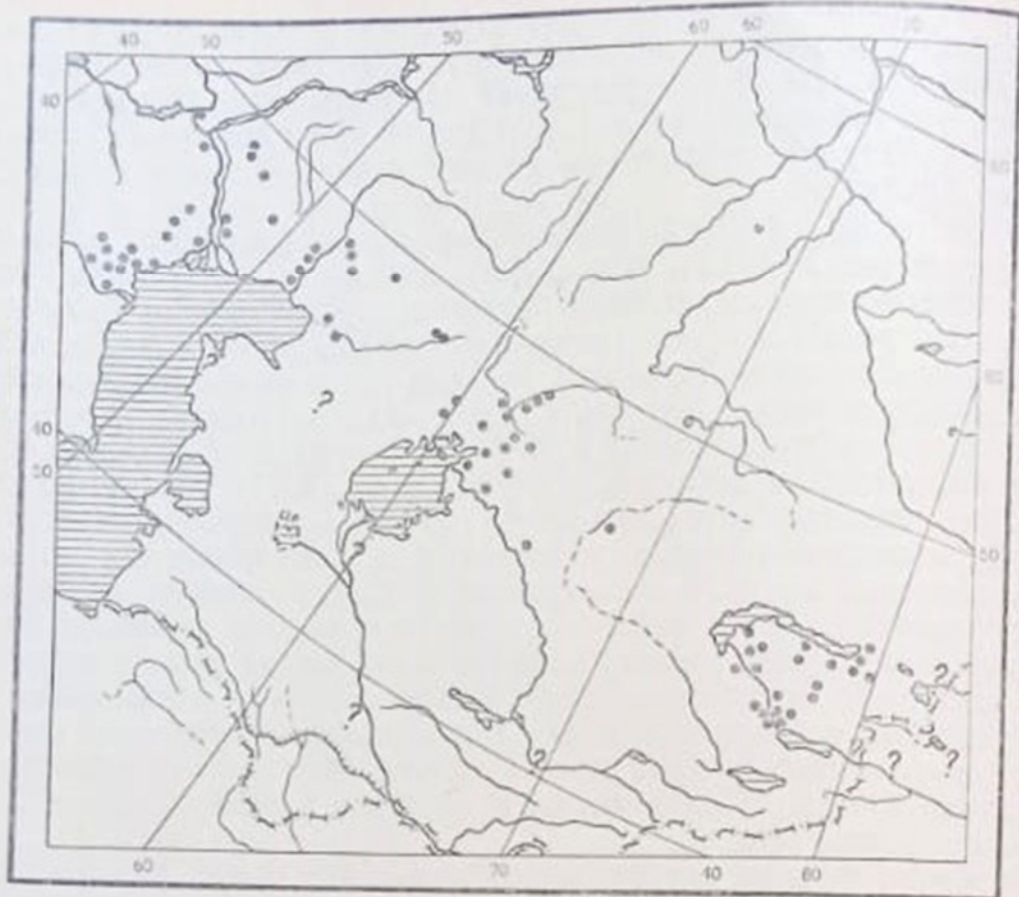


Рис. 2. Ареал круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus*). Вопросительным знаком отмечены сомнительные места сборов (возможные ошибки этикетирования или коллекции, нуждающиеся в таксономическом уточнении)

ханские пески; Прикаспийские пески в окрестностях станции Ганюшкино) не выявил существенных отличий между ними и выборками III—V.

Бадмаева и Щербак (1983) описали *Ph. guttatus kalmykus* на основании сравнения выборок самок круглоголовки-вертихвостки из пяти районов: междуречья Урала и Эмбы (ошибочно принимаемого авторами за типовую территорию вида), междуречья Волги и Урала (являющегося типовой территорией вида в соответствии с маршрутом Лепехина, 1771), Северной и Южной Калмыкии и Ставрополя — по 12 признакам пропорций тела и фolidоза. При этом, по собственным данным авторов (табл. 2 упомянутой работы), каждая из пар сравниваемых выборок достоверно различается по какому-нибудь признаку, причем, за двумя исключениями, не менее, чем по четырем признакам (следует отметить, что популяции одного подвида пестрой круглоголовки могут достоверно различаться между собой по 24 из 37 признаков, т. е. сами по себе достоверные статистические различия не могут служить обоснованием валидности таксона (Семенов, 1986).

Тем не менее Бадмаева и Щербак выделяют новый подвид на основании достоверных различий по четырем признакам. Пересчет их данных показывает, что различия только по двум из этих признаков достигают подвидового уровня (при сравнении выборок из Северной Калмыкии и междуречья Урала и Эмбы) — число чешуй поперек шляпки ( $CD=1,34$ ) и подпальцевых чешуй ( $CD=1,65$ ). В то же время ставропольские круглоголовки на этом уровне не отличаются от приуральских выборок ни по одному из приведенных авторами признаков. Таким образом, результаты нашего сравнения полностью согласуются с данными Бадмаевой и Щербака (1983), но мы не можем согласиться с выводом этих авторов о выделении европейских популяций от правобережья Волги до Предкавказья включительно в самостоятельный подвид.



В заключение мы остановимся на некоторых сомнительных точках ареала круглоголовки-вертихвостки (Банников и др., 1977). Находки из Северо-Западного Кызылкума относятся к круглоголовке Молчанова (Семенов, Шенброт, 1982), а из Зайсанской котловины — к Зайсанской круглоголовке (Peters, 1984; Семенов и др., 1987). Проверка экземпляров с этикетками «Нукус» (№ 12225), «Ходжент» (Ферганская долина) (№ 5024 и № 4902), «Чарджуй» (Чарджоу) (№ 15590) — все ЗИН — показала, что эти круглоголовки, несмотря на плохую сохранность, соответствуют круглоголовке-вертихвостке. Трудно сказать, идет ли в этих случаях речь об ошибках этикетирования или эти ящерицы действительно были отловлены в указанных районах, однако соответствующие точки могут быть исключены из современного ареала вида (рис. 2), если учесть давность сроков сбора и отсутствие более поздних подтверждений из этих мест (Богданов, 1960; Шаммаков, 1981). Еще ряд точек сбора круглоголовки-вертихвостки нуждается в уточнении (рис. 2).

#### ВЫВОДЫ

Современный ареал круглоголовки-вертихвостки включает Дагестан, Калмыкию, Ставропольский край, Ростовскую, Волгоградскую области, Казахстан (до Алакульской котловины на востоке), а также, очевидно, Северо-Западный Китай (в районе верхнего течения р. Или). Популяции Зайсанской котловины представляют близкий к круглоголовке-вертихвостке вид — зайсанскую круглоголовку *Ph. melanurus* (= *salenskyi*, *haeckeli*, *isseli*, *bedriagai*). В Северо-Западном Кызылкуме обитает другой вид группы «*guttatus*» — *Ph. moltschanovi* (= *Ph. caudivolvulus moltschanovi*). Ареал круглоголовки-вертихвостки имеет два значительных разрыва. Первый отделяет западные популяции от популяций Южного Прибалхашья, второй — популяции из Южного Прибалхашья от популяций долины верховья р. Или в Северо-Западном Китае. Круглоголовка-вертихвостка характеризуется высокой межпопуляционной изменчивостью и имеет два близких друг к другу подвида: *Ph. g. guttatus* Gmel., 1789 (= *Ph. c. caudivolvulus*, *Ph. g. kalmykus*) в западной части ареала и *Ph. g. kuschakewitschi* Bdr., 1905 (= *Ph. caudivolvulus kuschakewitschi*, *Ph. c. incertus*, *Ph. c. ocellatus sensu Boulenger*, *Ph. suschkini*, *Ph. alpherakii*, *Ph. c. alpherakii*, *Ph. acutirostris*, *Ph. bergi*) в Семиречье и, предположительно, в Северо-Западном Китае.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бадмаева В. М., Щербак Н. Н., 1983. Новый подвид круглоголовки-вертихвостки — *Phrynoscephalus guttatus kalmykus* ssp. n. (Sauria, Agamidae) из Калмыкии. — Вестн. зоол., 6, 34—37.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1—414.
- Бедрага Я. В., 1907. Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. зоол., 3, ч. 1. Земноводные и пресмыкающиеся, 2. СПб., 73—278. — 1909. То же, там же, 3, 279—502.
- Богданов О. П., 1960. Земноводные и пресмыкающиеся. Фауна Узбекской ССР. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1—260.
- Двигубский И., 1832. Опыт естественной истории всех животных Российской империи, 3. Гады. СПб., 1—101.
- Елпатьевский В. С., 1907. Пресмыкающиеся и земноводные, собранные Балхашской экспедицией в 1903 г. на берегах Балхаша и р. Или. — Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. о-ва, 4. Научные результаты Аральской экспедиции, 7, 49—59.
- Лепехин И., 1771. Дневные записки путешествия доктора и Акад. наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского Государства в 1768 и 1769 году. СПб., 1—537.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1—454.
- Никольский А. М., 1905. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи. СПб., 1—517. — 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа. Тифлис: Изд-во Кавказск. муз., 1—272.



- Семёнов Д. В., 1986. Материалы по изменчивости и внутривидовой систематике пестрой круглоголовки (*Phrynocephalus versicolor* Str.) в Монголии.— В кн.: Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике. М., 157—173.
- Семёнов Д. В., Брушко З. К., Кубыкин Р. А., Шенброт Г. И., 1987. Таксономический и природоохранный статус пестрой круглоголовки на территории СССР (Reptilia, Agamidae).— Зоол. ж., 66, 1, 98—103.
- Семёнов Д. В., Шенброт Г. И., 1982. О видовой самостоятельности круглоголовки Молчанова — *Phrynocephalus moltschanovi* (Reptilia, Agamidae).— Зоол. ж., 61, 8, 1194—1204.— 1985. Меж- и внутривидовая фенотипическая изменчивость круглоголовки-вертихвостки.— В кн.: Фенетика популяций. М., 183—184.
- Терентьев П. В., Чернов С. А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Сов. наука, 1—340.
- Царевский С. Ф., 1926. К систематике и распространению ящериц из рода *Phrynocephalus* (Reptilia).— Докл. АН СССР, сер. А, ноябрь, 211—214.
- Шаммаков С., 1981. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1—311.
- Шнитников В. Н., 1928. Пресмыкающиеся Семиречья.— Тр. О-ва изуч. Казахстана, 8, 3, 1—85.
- Ananjeva N. B., 1981. *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) — geflecter Krötenkopf.— In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, 1. Wiesbaden: Akad. Verlagsgesellschaft, 180—202.
- Bedriaga J., 1907. Neu Saurier aus Russisch-Asien.— Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, 1905, 10, 210—243.
- Boulanger G. A., 1885. Catalogue of the lizards in the British Museum. Sec. adit. V, 1. London, 1—436.
- Carevskij S., 1929. Contribution to the classification and distribution of the lizards of the genus *Phrynocephalus*.— Докл. АН СССР, А, 17, 415—418.
- Daudin F. M., 1808. Histoire naturelle des Reptiles, 3. Paris. 1—452.
- Eichwald E., 1831. Zoologia specialis. 3. Vilnae, 186—187.— 1841. Fauna Caspio-Caucasia, nonnullis observationibus novis illustravit. Petropoli, 1—290.
- Gmelin J. F., 1789. Caroli a Linné ... Systema Naturae. Ed. 13, 1, 3. Lugduni, Apud J. B., Delamolliere, 1078.
- Gravenhorst J. L. C., 1838. Beiträge zur genauern Kenntniss einiger Eidechsen-Gattungen.— Noba Acta Physico-Medica Acad. Caesareae Leopoldino-Carolinae, 18, 2, 711—784.
- Lichtenstein H., 1823. Naturhistorischer Anhand.— In: Eversmann E., Reise von Orenburg nach Buchara. СПб, 113—150.
- Pallas P. S., 1811. Zoographia Rosso-Asiatica, 3. Petropol, 1—428.
- Peters G., 1984. Die Krötenkopffagamen Zentralasiens (Agamidae: *Phrynocephalus*). Mitt. Zool. Mus. Berlin, 60, 1, 23—67.
- Sokal R. R., Sneath P. H. A., 1963. Principles of numerical taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman and Co, 1—359.

ИЭМЭЖ АН СССР  
(Москва)

Поступила в редакцию  
29 октября 1985 г.

## PRESENT DISTRIBUTION AND TAXONOMY OF *PHRYNOCEPHALUS GUTTATUS* (REPTILIA, AGAMIDAE)

G. I. SHENBROT, D. V. SEMENOV

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

### Summary

Examination of 360 specimens of the genus *Phrynocephalus* lizards belonging to nine populations attributed to *Ph. guttatus* was carried out. Species validity of *Ph. melanurus* confirmed. *Ph. guttatus* is represented by the nominative subspecies in the western part of the range (= *Ph. c. caudivolvulus*, *Ph. g. kalmykus*) and by *Ph. g. kuschakewitschi* (= *Ph. caudivolvulus kuschakewitschi*, *Ph. c. incertus*, *Ph. c. ocellatus* sensu Boulenger, *Ph. suschkini*, *Ph. alpherakii*, *Ph. c. alpherakii*, *Ph. acutirostris*, *Ph. bergi*) in Semirechye and, presumably, in North-Western China.