

## О РОДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ, *MEGALOCHILUS MYSTACEUS* (PALLAS, 1776)

Н. Б. Ананьева

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

Ушастая круглоголовка, *Phrynocephalus mystaceus*, наиболее крупный по размерам вид рода *Phrynocephalus*, была описана П. С. Палласом (Pallas, 1776) из Нарынских степей и Кумского песчаного массива как *Lacerta mystacea*. Ареал вида охватывает восточное Предкавказье, территорию к югу от Астрахани и область междуречья Волга—Урал, простирается в Казахстан и Среднюю Азию и захватывает северо-восточные и восточные части Ирана и северного Афганистана (Wermuth, 1967; Банников и др., 1977).

Своеобразный внешний облик и крупные размеры тела (длина тела с хвостом до 240 мм) выделяют ушастую круглоголовку среди остальных видов рода. Во всех определителях и сводках, имеющих определительные ключи (Boulenger, 1885; Никольский, 1915; Терентьев и Чернов, 1949; Банников и др., 1977), *Ph. mystaceus* попадает в первую же тезу, исключаящую остальные виды рода. На основании этого признака: „губные отростки в углах рта вытянуты в удлиненные зубчатые отростки, направленные назад“, в 1831 году И. Эйхвальдом был описан самостоятельный род *Megalochilus*, типовым видом которого он считал *M. auritus* (= *mystaceus*). Этот род в дальнейшем признавался самостоятельным такими крупными зоологами, как Д. Грей (Gray, 1845, К. Ф. Кесслер (1878), М. Н. Богданов (1882), А. М. Никольский (1886, 1887), К. Н. Россигов (1890) и Н. А. Зарудный (1891), хотя впоследствии его свели в синонимы рода *Phrynocephalus* (Никольский, 1915; Wermuth, 1967).

При изучении морфологии черепа и изменчивости признаков фolidоза ящериц рода *Phrynocephalus* мы пришли к выводу, что выделение И. Эйхвальдом рода *Megalochilus* следует считать правомочным и целесообразно возратить ушастой круглоголовке родовой статус и самостоятельное родовое название *Megalochilus* Eichwald 1831.

Центральное положение в диагнозе И. Эйхвальда (Eichwald, 1831) занимает наиболее бросающийся признак — большая складка кожи в углах рта, свободный край которой усажен длинными коническими чешуями. Кроме того, следует отметить и некоторые другие признаки, которым обычно уделяется меньше внимания. Среди особенностей фolidоза *Megalochilus* характерно строение чешуйчатого покрова пальцев, связанное с рытьем нор, движением и своеобразным зарыванием в песок (Чернов, 1959). На нижней стороне четвертого пальца задней конечности продольный ряд подпальцевых пластинок, снабженных одним резким ребрышком. На третьем и

четвертом пальце задней ноги длинные, плоские, треугольные чешуи, которые, по мнению В. А. Фаусека (1906), служат в качестве „песчаных лыж“ для передвижения по сыпучему субстрату. С. А. Чернов (1959), придавая серьезное таксономическое значение строению пальцев ног у круглоголовок, отмечал своеобразие морфологического приспособления пальцев и ступни ушастой круглоголовки к рытью в песчаном субстрате. В своих рассуждениях он обращал внимание на тот факт, что у песчаной круглоголовки, *Phrynocephalus interscapularis*, также обитающей в песчаных пустынях, принципиально иные приспособления пальцев и ступни к рытью.

Кроме того, под гленарной впадиной ящериц рода *Megalochilus* расположена крупная округлая чешуйка, напоминающая пятнышко. Этот признак, отсутствующий у других круглоголовок, обычно не упоминается в видовых описаниях (Boulenger, 1885; Никольский, 1915; Терентьев и Чернов, 1949; Банников и др., 1977).

Значительные отличия обнаружены в черепе ушастой круглоголовки по сравнению с видами рода *Phrynocephalus*. Череп ящериц рода *Megalochilus* мощный, сильно окостеневший, очень широкий, отличается резко выраженной гетеродонтностью, особой формой верхнечелюстной кости и особым положением затылочного сочленения (Ананьева, 1977; Апаньева, 1981). Зубная система обнаруживает далеко продвинувшуюся дифференциацию. На праемахилляре размещается один конический зуб, на maxillare за „резцом“ следует сильно выступающий „клык“ и обычно 8 „коренных“ зубов. Передние „коренные“ более мелкие и быстро стирающиеся, а задние — более крупные и сохраняющиеся более длительное время. Это дало основание Н. В. Шибанову (1941) дифференцировать их на „ложнокоренные“ и „коренные“, продолжая аналогию с гетеродонтной зубной системой млекопитающих. Длина зубного ряда относительно невелика в связи с редуцированным числом зубов, maxillare имеет необычную конфигурацию: *crista dentalis* этой кости образует дугу с перпендикулярно ориентированными отростками, *processus praemaxillaris* и *processus praefrontalis* (вклейка, рис. 1).

Особое расположение большого затылочного отверстия и затылочного мышелка (они сдвинуты вперед по отношению к заднему краю челюсти, образованным чешуйчатыми, квадратными костями и отростками теменной кости (вклейка, рис. 1) обуславливает, вероятно, большую жесткость шейного отдела позвоночника этой ящерицы по сравнению с другими видами круглоголовок и агам. Вероятно, малая подвижность шейного отдела при мощных коротких и изогнутых челюстях с малым количеством зубов различной формы и значительной величины более надежно обеспечивает удержание крупной и подвижной добычи, которая не может выскользнуть из плотно сомкнутых челюстей. В условиях барханных песков с редкой растительностью и скудной энтомофауной, где обитает ушастая круглоголовка, это становится особенно важным.

Характерен для черепа ящериц рода *Megalochilus* также относительно малый размер теменного отверстия (вклейка, рис. 1).

Завершая обсуждение морфологических особенностей ушастой круглоголовки, следует остановиться на результатах проведенного недавно анализа строения слухового рецептора (Прокофьева, 1985). В ходе этого исследования были показаны заметные отличия в строении слухового сосочка ушастой круглоголовки, которые выражаются в максимальных размерах и типе волосковых клеток.

## Возможные пути формирования ареала рода *Megalochilus*

Род *Megalochilus* или ушастая круглоголовка — это псаммофильный род аридной и семиаридной зоны Евразии, возникновение и становление которого неразрывно связано с формированием песчаных пустынь. Рассмотрим историю формирования пустынных ландшафтов на Азиатском материке.

Современная географическая зональность постепенно сформировалась после резкого перехода к условиям кайнозойской ледниковой эпохи, который произошел около 35 миллионов лет назад и датируется границей эоцена и олигоцена (Квасов, 1985). Обобщение накопленных за последние годы геологических, палинологических, фаунистических, палеогеографических и флористических данных (Агаханянц, 1981) свидетельствует о древности аридного режима равнин центра Евразии, ставших аридными задолго до решающих фаз альпийского орогенеза. Аридный режим установился в Центральной Азии с мелового времени, а на равнинах Средней Азии — с эоцена, устойчиво с конца миоцена (Агаханянц, 1981). Центральная Азия — одна из древнейших участков суши, на котором континентальный режим господствовал большую часть послепалеозойского времени (Петров, 1973). Очень широко распространены здесь глубокие межгорные впадины, отличающиеся большой площадью, окончателно были оформлены в период кайнозойской складчатости, когда четвертичные отложения, представленные континентальными толщами рыхлых дельтовых отложений, грубоскелетным элювием песчано-галечных пустынных равнин и пролювиальных подгорных равнин, подвергались золотой переработке (Петров, 1973). Так, одна из величайших песчаных пустынь мира — Такла-Макан, имеющая мощность золотых песков до 300 м, образовалась за счет развевания четвертичных аллювиальных и пролювиальных отложений предгорных впадин — Кунь-Луна и Восточного Тянь-Шаня в плейстоцене — голоцене и современности. Образование золотых песков в Центральной Азии в наши дни способствуют резко засушливый климат (менее 50 мм осадков в год) и активный ветровой режим (Петров, 1973).

Традиционно считается, что пустынная зона песков Средней Азии, охватывающая низменные равнины, — наиболее молодая в геологическом отношении: низменные Каракумы, Муюнкумы, Приаральские Каракумы и другие пустыни образовались в раннечетвертичный период, другие золотые пески связаны с современными долинами и дельтами рек Аму-Дары, Сыр-Дары, Мургаба и Теджена (Петров, 1973). На основании более древнего происхождения центральноазиатских песчаных пустынь было выдвинуто предположение о внедрении герпетофауны этих пустынь через проход между Алайским и Заалайским хребтами в Среднюю Азию (Никольский, 1916). Изучение истории формирования фауны чешуйчатых рептилий Средней Азии и Казахстана (Чхиквадзе и др., 1983) дает основание предполагать, что вплоть до среднего или позднего плиоцена герпетофауны Центральной Азии и Турана представляли собой более или менее единое целое. С. А. Чернов на основании проведенного им тщательного зоогеографического анализа (1959) предположил, что эта первоначально единая фауна разделилась в результате активных горообразовательных процессов, отделивших пустыни Центральной и Средней Азии. В дальнейшем два очага формирования пустынной герпетофауны, среднеазиатский и центральноазиатский, вероятно, развивались в значительной степени независимо друг от друга. Начало формирования современной герпетофауны Средней Азии С. А. Чернов предположительно датировал концом миоцена — нижним плиоценом. Аргументируя свои представления о самостоятельности формирования среднеазиатского очага формирования герпетофауны песчаных пустынь, С. А. Чернов (1959) указывал высокую степень видового и даже родового эндемизма.

К выводу о существовании в Средней Азии древнего очага формирования фауны млекопитающих песчаных пустынь, который развивался независимо от центральноазиатского (Монголо-Кашгарского) еще ранее пришел В. Г. Гептнер (1938). В связи с этим интересно было бы осмыслить происхождение рода *Phrynocephalus*, который может быть представлен двумя основными комплексами видов: ирано-туранским и центральноазиатским (Peters, 1984); барьер между ними образован горными системами Памиро-Алая и Тянь-Шаня. Р. Вайтман (Whiteman, 1978) высказал предположение о вероятном возникновении *Phrynocephalus* в раннем миоцене Центральной Азии, хотя на иллюстрирующей его рассуждения карте генезиса ареалов видов

этого рода центром происхождения указан юг Каракумов. Современное распространение рода *Megalochilus* свидетельствует об отсутствии представляющих его видов в пустынях Центральной Азии. Можно предположить, что, по-видимому, разделение родов *Phrynocephalus* и *Megalochilus* произошло от общей предковой формы в позднем миоцене — раннем плиоцене на территории юга Каракумов. По мнению Б. А. Федоровича (1946), корни типичных современных песчано-пустынных ассоциаций также следует искать в миоцене на территории Каракумов.

В связи с неполнотой палеонтологической летописи эволюционная история рода *Phrynocephalus* рисуется преимущественно на основании данных биогеографии и изучения филогенетических связей. По современным представлениям о филогении агамовых ящериц (Moody, 1980), род *Phrynocephalus* относится к особой подтрибе *Phrynocephalini* трибы *Agamini*, входящей в одно из 7 подсемейств — *Agaminae*. Сходство морфологии и географического распространения позволяет предположить общее происхождение родов *Tapelus* и *Phrynocephalus*. Самые древние остатки собственно агам известны из палеоцена Китая (Hou, 1974), хотя С. Муиди (Moody) склонен считать их более близкими к меловым *Mimeosaurus* из верхнего мела Монголии (Estes, 1983). Кроме того, есть указания на находки агам (*Agama/Stellio*) в верхнем эоцене или нижнем олигоцене, а также верхнем миоцене Франции (Estes, 1983). Остатки *Phrynocephalus* известны пока только из плиоцена Турции (Зерова и Чхиквадзе, 1984). Как уже было сказано, к тому времени, вероятно, можно отнести разделение родов *Phrynocephalus* и *Megalochilus*.

Предковая форма современных круглоголовок, по-видимому, обитала в условиях плотных грунтов, о чем свидетельствует более позднее возникновение песчаных ландшафтов и современное обитание большинства видов рода *Phrynocephalus* на твердых грунтах. При учете климатических факторов в генезисе ареалов пустынных видов важно дифференцировать аридные ландшафты вообще и песчаные пустыни как частное. Формирование золотых песков происходит на территориях с достаточно длительным существованием аридного климата в результате разрушения коренных пород. Аридная климата привела к формированию золотых песков, занявших в плиоцене огромную площадь на территории Средней Азии. В новых условиях дивергенция круглоголовок была связана с максимально рациональным использованием разнообразных типов биотопов: песчаных барханов и межрядовых понижений, солончаков, такыров и т. д. Адаптивная радиация круглоголовок в условиях симпатрии, по мнению Г. Петерса (Peters, 1984), могла сопровождаться усилением различий в размерах тела, которое, вероятно, играло важную роль в эволюции рода *Megalochilus*. На сыпучих барханах с крутыми склонами выжидали наиболее крупные особи, способные рыть неосыпающиеся глубокие норы, защищающие от летнего зноя и низких зимних температур. В Дагестане зимние убежища взрослых ушастых круглоголовок достигают 100—120 см глубины и 130—180 см длины, и даже сеголетки способны зарыться вглубь на 90 см при общей длине норы до 110 см (Хонякина, 1962). В Туркмении (Шаммаков, 1981) длина нор достигает 90 см, а расширенный конец достигает влажного песка, где температура никогда не поднимается выше 35°С (Захидов, 1938). Приспособление псаммофильных ящериц пустынь Средней Азии к рытью нор, по мнению С. А. Чернова (1959), свидетельствует о большой древности этого очага.

Заселение ящерицами рода *Megalochilus* открытых незакрепленных песков, объединенных кормовыми ресурсами по сравнению с покрытыми растительностью участками пустынь, привело к увеличению размеров индивидуальных участков. Пространственные отношения у этих ящериц включают в себя разделение территории на большие, слабо перекрывающиеся и строго охраняемые самцами участки (Семенов, 1977; Полюнова и Лобачев, 1981). Они значительно отличаются от территориальных отношений видов рода *Phrynocephalus*, для которых отмечено сильное перекрывание участков и полное отсутствие их охраны (Семенов, 1985). Ушастая круглоголовка — ставший хрестоматийным пример демонстративного поведения, которое, по мнению Г. В. Полюновой (1982, 1983), значительно менее ритуализировано по сравнению с другими изученными в этом отношении агамовыми ящерицами. Хорошо известная поза угрозы (Фаусек, 1906; Никоцкий, 1915; Шнитников, 1928; Mertens, 1946, 1952; Ананьева, 1972; Ananjewa, 1981; Полюнова, 1982) чрезвычайно эффективна благодаря крупным размерам ящерицы и яркой окраске слизистой оболочки широко открытой пасти и расправленных складок в углах рта.

Современное распространение рода *Megalochilus* целиком связано с барханными песками Средней Азии, Казахстана и аридной полосы Северного Кавказа, северного

Прикаспия до окрестностей Махачкалы и Ногайской степи на западе. Ареал его лежит на территории, абсолютный максимум температуры поверхности почвы которой превышает  $+65^{\circ}\text{C}$  (Шкадова, 1979, рис. 6). С другой стороны, он ограничен нулевой изотермой (глубина проникновения температуры  $0^{\circ}\text{C}$  в почву) в 100 см, причем для территории Туркмении нулевая изотерма вдвое меньше (Шкадова, 1979, рис. 23), что коррелирует с изменением глубины нор ушастой круглоголовки по направлению к югу (Хонякина, 1962; Шаммаков, 1981).

Основная часть ареала рода *Megalochilus* сформировалась, по-видимому, в конце неогена, когда эти ящерицы заняли всю равнинную часть Средней Азии до Каспийского моря на западе до Балхаша на востоке и от предгорий Копетдага и Гиндукуша на юге до Нарынских песков на севере. Его первоначально арало-каспийское (туранское) происхождение и распространение единодушно признается зоогеографами (Чернов, 1954; 1959; Верещагин, 1966; Anderson, 1968; Рустамов и Шербак, 1985). Проникновение на Кавказ происходило, вероятнее всего, в обход Каспия с севера (Чернов, 1954; Даревский, 1957).

Во время регрессий Каспия происходили значительные сокращения северной его части (Квасов, 1975), и сухопутная связь между Предкавказьем и Закаспием способствовала проникновению в Предкавказье целого ряда растений и животных песчаных пустынь Средней Азии. Волны миграции туранских элементов в Предкавказье, вероятно, соответствовали неоднократным регрессиям Каспийского моря, а их окончательное там закрепление стало возможным в период постхвалынской (мангышлакской) регрессии, поскольку во время предшествующей ей хвалынской трансгрессии уровень моря поднимался на большую высоту и были затоплены большие участки современной суши (Квасов, 1975; Ананьева и Царук, 1986).

Дальнейшему расширению ареала *Megalochilus* на восток и на юг препятствовал альпийский орогенез. Горобразование в южной части ареала отрезало путь к проникновению в песчаные пустыни Пакистана и западного Индостана, а образование Памиро-Алая и Тянь-Шаня закрыло путь к центральноазиатским пустыням. Обход гор Средней Азии с севера и вселение в Центральную Азию были невозможны по экологическим причинам, дальнейшему проникновению рода на запад препятствовали ландшафты северного Причерноморья.

В конце плиоцена можно предположить первичный разрыв сплошного ареала хребтами Большой и Малый Балхан, Туаркыр, Каратау (на Мангышлаке), платовыми равнинными плато Устюрт, Кызылкумов и Краснодарского полуострова (Петров, 1973). Как связующее звено между туркменскими и европейскими популяциями гипотетически можно рассматривать реликтовую популяцию в Кур-Кизиле (Булюккум) и Сайгыр-Куме, в центральной части Мангышлака, сохранившуюся на небольших песчаных массивах у подножия плато Устюрт и хребта Каратау (рис. 1).

В четвертичное время, при завершении формирования ареала в азиатской части, когда ушастая круглоголовка достигла Катта-Кумов (окрестности Термеза) и Бий-Кумов (окрестности озера Алаколь) в европейской части ареала происходит вторичный разрыв. Плейстоценовое оледенение в европейской части страны привело к резкому смещению как растительных зон на юге Русской равнины, так и растительных поясов на Кавказе, в результате чего некогда единый северокаспийский участок ареала рода *Megalochilus* распался на ряд изолятов. Некоторое расширение ареала рода в предгорьях Северного Кавказа в западном направлении, по-видимому, произошло в постгляциальную жеротермическую эпоху голоцена, когда по Терско-Кумским пескам ушастая круглоголовка достигла современной границы Дагестанской ССР и Ставропольского края. Возможно, ее ареал достигал приазовской низменности, где, по указанию К. Н. Россикова (1890), реликтовая популяция сохранялась в окрестностях Тихорецка до конца XIX века. Сохранению ушастой круглоголовки в окрестностях Махачкалы (бархан Сарыкум) способствует особый ветровой режим, препятствующий развеванию бархана (Хонякина, 1962).

Таким образом, в настоящее время ареал рода *Megalochilus* представлен рядом изолированных популяций, распространение которых в рамках указанных выше климатических барьеров целиком связано с массивами подвижных песков (рис. 2), где они заселяют барханы с редкой пустынной растительностью (селин, саксаул, кандым, житняк пустынный, княк).

В связи с вышеизложенным возникает вопрос о таксономическом ранге форм *Megalochilus mystaceus mystaceus* (Pallas 1776) и *Megalochilus*

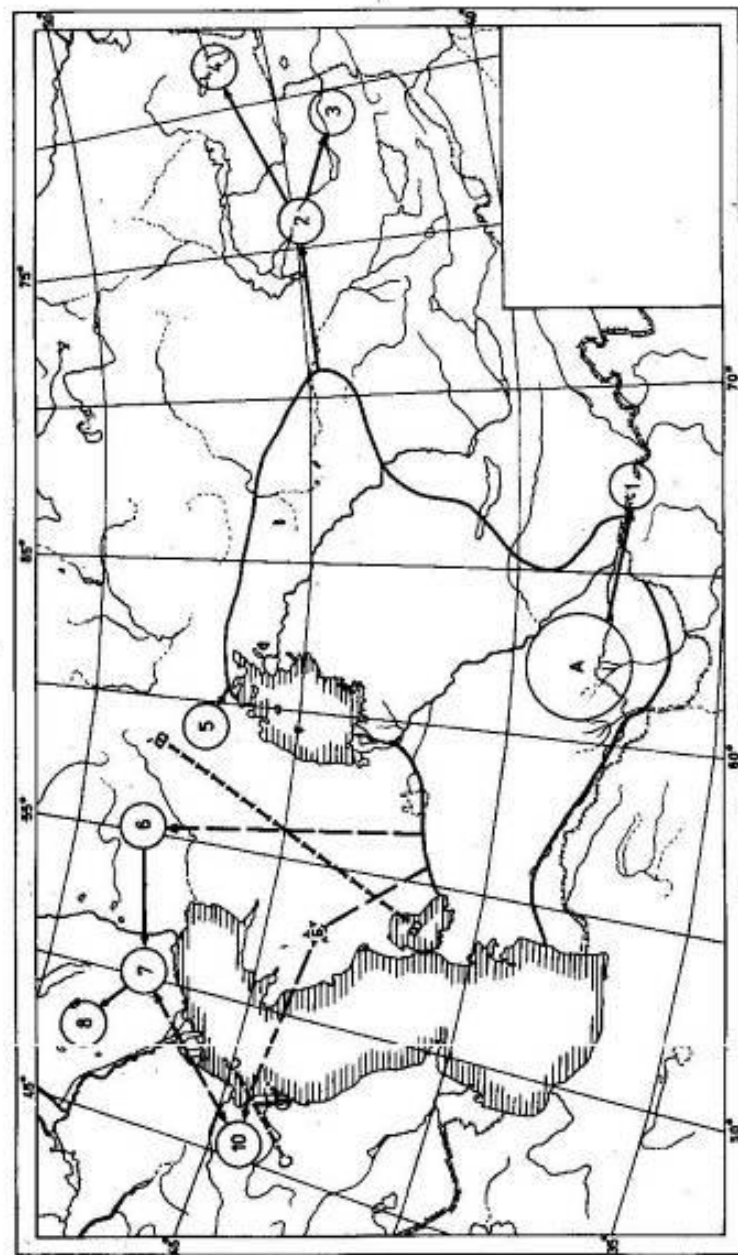


Рис. 1. Предполагаемая схема генезиса ареала рода *Megalochilus*.

А — центр колонизации; 1 — 3 — третично-палеоценовые популяции Кур-Кизил (Булюккум) и Сайгыр-Куме; 4 — 6 — предполагаемые первичного разрыва ареала рода *Megalochilus* в третичном периоде; СС — вторичный разрыв ареала в азиатской части; 7 — 10 — основные вторичные от хвалынского от хвалынского периода пути на распространения; 1 — Каттакум, 2 — Сары-Шынк-Отраз, 3 — Ишдык-Алеса, 4 — Бийкум, 5 — 6 — х-м Барсуки, 6 — Эвбалетские пески, 7 — Волжско-Уральские пески, 8 — Нарынские пески, 9 — Кумгорала, 10 — Терско-Кумские пески.

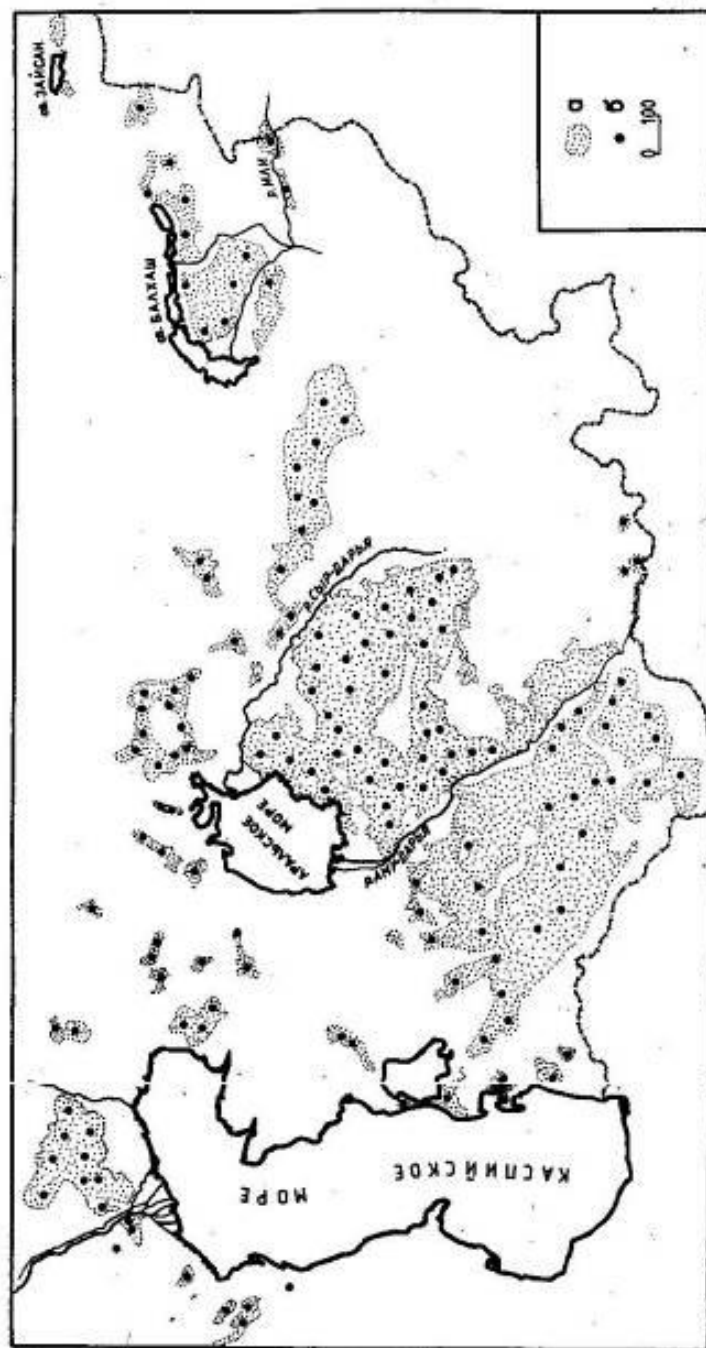


Рис. 2. Зависимость распространения рода *Megalochilus* от распределения барханных песков.

*mystaceus galli* (Krassowsky 1932). Правильность выделения этих двух подвидов Д. Б. Красовским (Krassowsky, 1932) была подтверждена последующими исследованиями возрастной и географической изменчивости ушастой круглоголовки (Шибанов, 1941; Хонякина, 1965; Wermuth, 1967), а точка зрения о клинальной изменчивости этой формы (Вельдре, 1964) в настоящее время отклонена. Отметим также, что в рамках номинативного подвида Д. Б. Красовский выделял форму *P. mystaceus mystaceus* (Pall.) *patio dagestanica*, не имеющую таксономического значения (Wermuth, 1967; Ananjewa, 1981). Интересны в этой связи данные, полученные при изучении внешней морфологии и признаков фolidоза ушастой круглоголовки, завезенной из Дагестана (Кумторкала) на северный берег Апшеронского полуострова (мыс Бильга) и успешно там акклиматизировавшейся (Верещагин, 1966; Алекперов и Галаева, 1974). Сравнение ушастых круглоголовок из разных частей ареала показало (Алекперов и Галаева, 1974), что за 11 поколений основные признаки, положенные в основу разделения подвидов (форма морды спереди — «профиль» головы, форма «шляпки», размеры кожной складки в углах рта, пропорции хвоста и конечностей, степень ребристости чешуй, размер роговых зубчиков по бокам пальцев, рисунок окраски спинной стороны тела и горла) остались неизменными. Значительно изменились размеры ящериц (самцов), что авторы объясняют переселением ящериц в более южные районы и улучшением условий их существования. На основании стойких морфологических различий можно пересмотреть таксономический статус подвидов ушастой круглоголовки и говорить о видовой самостоятельности двух форм: *Megalochilus mystaceus* (Pallas, 1776) и *Megalochilus galli* (Krassowsky, 1932). В этом случае изолированная популяция из Кумторкалы может рассматриваться как подвид *Megalochilus mystaceus dagestanica* (Krassowsky, 1932).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агаханянц О. Е. Аридные горы СССР. М., Мысль, 1981, 270 с.  
 Алекперов А. М. и Галаева Н. М. Морфология ушастой круглоголовки, акклиматизированной на Апшероне. — Учен. зап. Кавк. ун-та им. С. М. Кирова, 1974, сер. биол., 2, с. 63—66.  
 Ананьева Н. Б. Демонстративное поведение ящериц. — Вопр. психологии, 1972, 3, с. 96—105.  
 Ананьева Н. Б. Таксономические различия в строении черепа и зубной системы агамовых ящериц (Sauria, Agamidae) — Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 7, с. 1062—1070.  
 Ананьева Н. Б. и Царук О. И. О таксономическом положении степной агамы, *Trapelus sanguinolentus* (Pallas, 1814) в Предкавказье. — Изв. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, т. 158.  
 Банников А. Г., Даревский И. С., Нищенко В. Г., Рустамов А. К. и Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., Просвещение, 1977, 414 с.  
 Богданов М. Н. Очерки природы Хивинского оазиса и пустыни Кизыл-Кум. 1882. Ташкент, тип. Ф. В. Базилевского, 155 с.  
 Вельдре С. Р. О реальности подвидов ушастой круглоголовки. — Вести. ЛГУ (биол.), 1964, т. 3, № 1, с. 34—40.  
 Верещагин Н. К. Опыт переселения ящериц. — Природа, 1966, № 11, с. 75—77.  
 Гептнер В. Г. Зоогеографические особенности фауны пустыни Туркестана и ее происхождение. — Бюлл. МОИП, 1938, сер. биол. 47, № 5—6, с. 329—342.  
 Даревский И. С. Туранские элементы в герпетофауне Закавказья и вероятные пути их проникновения из Средней Азии. — Изв. АН Арм. ССР, 1957, т. 10, № 12, с. 69—77.

- Зарудный Н. (Zarudnoi). Recherches zoologiques dans la confree trans-caspienne.— Bull. Soc. Imp. Natur., Moscow, 1891, nov. sec., tom 4, p. 288—315.
- Зерова Г. А. и Чхиквадзе В. М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР.— Изв. АН Груз. ССР, 1984, сер. биол., т. 10, № 5, с. 319—326.
- Захидов Т. З. Биология рептилий Южных Кызылкумов и хребта Нуратау.— Тр. САГУ, 1938, сер. 8-а, зоол., Ташкент, вып. 4, с. 11—29.
- Квасов Д. Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., Наука, 1975, 278 с.
- Квасов Д. Д. Резкие изменения климата в кайнозое и их влияние на развитие фауны.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, т. 130, с. 95—110.
- Кесслер К. Ф. Путешествие по Закавказскому краю в 1875 году с зоологической целью.— Тр. С.-Петербургск. о-ва естествоиспыт., 1878, т. 8, с. 1—200.
- Никольский А. М. Материал к познанию фауны позвоночных животных северо-восточной Персии и Закаспийской области.— Тр. СПб о-ва естествоиспыт., 1886, т. 17, № 1, с. 379—406.
- Никольский А. М. О фауне позвоночных животных дна Балхашской котловины.— Тр. СПб о-ва естествоиспыт., 1887, т. 19, с. 59—188.
- Никольский А. М. Пресмыкающиеся (Reptilia). т. I. Chelonia и Sauria. В сер.: Фауна России и сопредельных стран. Петроград, изд. Акад. Наук, 1915, VI + 532 с.
- Никольский А. М. Пресмыкающиеся (Reptilia). т. II. Ophidia. В сер.: Фауна России и сопредельных стран. Петроград, 1916, 350 с.
- Петров М. П. Пустыни земного шара. Л., Наука, 1973, 435 с.
- Полынова Г. В. Демонстрационное поведение ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus*.— Зоол. ж., 1982, т. 61, вып. 5, с. 734—741.
- Полынова Г. В. Пространственные отношения в популяциях пустынных ящериц.— В кн.: Поведение животных в сообществах. Мат. III Всесоюз. конф. повед. жив., 1983, т. 3, с. 149—151.
- Полынова Г. В. и Лобачев В. С. Территориальные отношения у ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*).— Зоол. ж., 1981, т. 61, вып. 11, с. 1649—1657.
- Прокофьева Л. И. Строение слухового рецептора рептилий.— В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. VI Всесоюз. герпетол. конф., Л., Наука, 1985, с. 172—173.
- Россики К. Н. В горах северо-западного Кавказа. (Поездка в Загдан и к истокам р. Большой Лябы с зоогеографической целью).— Изв. Имп. Русск. геогр. о-ва, 1890, т. 26, с. 193—256.
- Рустамов А. К. и Шербак Н. Н. Герпетологическое районирование Средней Азии.— В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. VI Всесоюз. герпетол. конф., Л., Наука, 1985, с. 181—182.
- Семенов Д. В. Индивидуальные участки некоторых видов пустынных ящериц.— В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф., 1977, с. 191—192.
- Семенов Д. В. Особенности пространственного распределения особей и связанного с ним поведения у круглоголовок.— В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. VI Всесоюз. герпетол. конф., Л., Наука, 1985, с. 190.
- Фаусек В. А. Биологические наблюдения в Закаспийской области.— Зап. Русск. геогр. о-ва, 1905, т. 26, № 2, с. 1—192.
- Федорович Б. А. Войсры палеографии равнин Средней Азии.— Тр. Ин-та географии АН СССР, 1946, т. 37, с. 152—174.
- Хонякина З. П. Распределение и местообитание ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* Pall. в районе Кумторкалы. Дагестанской ССР.— Учен. зап. Даг. ун-та, 1962, т. 11, с. 115—131.
- Хонякина З. П. Некоторые морфолого-меристические особенности ушастой круглоголовки Дагестана.— Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 8, с. 1272—1274.
- Чернов С. А. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга—Урал.— Тр. ЗИН АН СССР, 1954, т. 16, с. 137—158.
- Чернов С. А. Пресмыкающиеся.— В сер.: Фауна Таджикской ССР, т. 18 (Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТаджССР, т. 48), Сталинабад, 1959, 203 с.
- Чхиквадзе В. М., Шаммаков С. М. и Зерова Г. А. К истории формирования фауны чешуйчатых рептилий (Squamata) Средней Азии и Казахстана.— Изв. АН ТуркмССР, 1983, сер. биол. наук, № 2, с. 3—8.
- Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад, Ылым, 1981, 312 с.
- Шибанов Н. В. К вопросу о возрастной изменчивости и географических расах ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* (Pall.).— Тр. гос. зоол. муз. Моск. ун-та, 1941, № 6, с. 203—210.
- Шкадова А. К. Температурный режим почв на территории СССР. Л., Гидрометеоиздат, 1979, 240 с.
- Шнитников В. Н. Пресмыкающиеся Семиречья.— Тр. о-ва изуч. Казахстана, 1928, Кызыл-Орда, т. 8, вып. 3, с. 1—85.
- Ananjeva N. B. *Phrynocephalus* Kaup 1825 — Krötenkopf-Agamen.— In: W. Böhm (ed.). Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 1981. Bd. I. Ecschen (Sauria) I, p. 178—509.
- Anderson S. C. Zoogeographic analysis of the lizards fauna of Iran.— In: The Cambridge history of Iran, vol. I. The Land of Iran, London, 1968, p. 305—371.
- Boulenger G. A. Catalogue of the lizards in the British Museum (Nat. Hist.) vol. I. Gekkonidae, Eublepharidae, Uroplatae, Pygopodidae, Agamidae. London, Taylor & Francis, 1885, XII+436 p.
- Eichwald E. Zoologia specialis quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum rossiae in universum et poloniae in specie. Ps. 3, Vilnae, 1831, 404 p.
- Estes R. Sauria terrestria, Amphibia.— In: P. P. Wellhofer (ed.). Handbuch der Paläoherpetologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.— New York, 1983, Teil 10 A, 249 p.
- Gray J. E. Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum. London, 1845, XXVII+289 p.
- Hou L. Paleocene lizards from Anhui.— China vert. pals., 1974, 12, p. 193—204.
- Krassowsky D. B. Beitrag zur Systematik von *Phrynocephalus mystaceus*.— (Pall.) — Zool. Anz., 1932, Bd. 97, nr. 7/8, S. 225—228.
- Mertens R. Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien.— Abh. Senck. Natur. Ges., 1946, Frankfurt am Main, 471, p. 1—108.
- Mertens R. Der „Bartige Krötenkopf“ und seine Warnstellung.— Natur und Volk, 1952, Bd. 82, 1, S. 15—19.
- Moody S. Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia, Lacertilia). Ph. D. Thesis, Univ. Ann Arbor, Michigan, 1980, 373 p.
- Pallas P. S. Reise durch verschiedene Provinzen der Russischen Reiches. 1776, Tl. 3, St. Peterburg, 760 S.
- Peters G. Die Krötenkopflagamen Zentralasiens (Agamidae: *Phrynocephalus*). Mitt. zool. Mus. Berl., 1984, Bd. 60, 1, S. 23—67.
- Wermuth H. Agamidae.— In: Das Tierreich. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Berlin, 1967, Lief. 86, XIY+127 S.

## ON THE VALIDITY OF MEGALOCHILUS MYSTACEUS (PALLAS, 1776)

N. B. Ananjeva

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

The validity of the genus *Megalochilus* described by Eichwald (1831) is restored. The generic name has been offered for *Phrynocephalus mystaceus*, which present a taxon of generic rank. The descriptions of morphological differences between *Megalochilus* and *Phrynocephalus* are given. The genesis of the area of *Megalochilus* in relation to formation of sand desert in arid and semiarid regions of Eurasia is discussed.