

УДК 598.112.2(57.063.7)

Таксономия, филогения и распространение *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) (Reptilia: Agamidae)**Е. А. Дунаев, Е. Н. Соловьева, Н. А. Поярков***Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1-12
E-mail: dunayeve@mail.ru*

Поступила в редакцию 26.10.2019 г., после доработки 05.12.2019 г., принята 09.12.2019 г.

Выявлено 7 качественных признаков фолидоза, по которым филогенетические группы круглоголовок-вертихвосток, *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*), достоверно отличаются друг от друга, и на их основании построен диагностический ключ для различения представителей группы. Молекулярно-филогенетический анализ по данным фрагмента гена *COI* мтДНК подтвердил дифференциацию *Ph. melanurus* на две линии, также с высокими поддержками выделяются *Ph. incertus* и *Ph. kushakewitschi*, тогда как подвид *Ph. g. kalmykus* на полученной дендрограмме представляет собой отдельную линию, близкую номинативному подвиду *Ph. g. guttatus*, а *Ph. g. salsatus* попадает в кладу *Ph. g. guttatus*.

Ключевые слова: *Phrynocephalus guttatus*, молекулярно-генетический анализ, филогения, фолидоз.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-16-34>**ВВЕДЕНИЕ**

Таксономия круглоголовок (*Phrynocephalus*, Agamidae) традиционно считается одним из наиболее сложных вопросов герпетологической систематики (Бедряга, 1907, с. 136; Никольский, 1915, с. 139; Терентьев, Чернов, 1940, с. 5; Терентьев, Чернов, 1949, с. 4, 150; Щербак, 1973, с. 218; Банников и др., 1977, с. 118; Голубев, 1989, с. 64; Ананьева и др., 1998, с. 257; Ананьева и др., 2004, с. 56; Peters, 1984, р. 64 и др.). Только для одной из групп рода *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) в общей сложности описано около 30 таксонов (Barabanov, Ananjeva, 2007). Состав этого комплекса до сих пор оставался дискуссионным, несмотря на активное его изучение различными методами: от морфологических (Шенброт, Семенов, 1987; Peters, 1984 и др.) до кариологических и биохимических (Лихнова, 1992; Mezhhzherin, Golubev, 1993 и др.). Наиболее существенными проблемами при этом стали высокая степень морфологической изменчивости и выбор диагностических признаков, а также формирование экологических субстратных рас (Дунаев, 2009; Dunayev, 1995), многим из которых в разное время присваивали самостоятельный таксономический статус, нуждающийся в серьезной экологической и географической «экспертизе», анализе возрастной изменчивости.

Сложная палеобиогеографическая история формирования современной структуры этого комплекса (Дунаев, 2009; Ananjeva, Tuniyev, 1992) и первые попытки ее интерпретации на основе молекулярно-генетических исследований (Dunayev et al., 2009; Melnikov et al., 2009; Melvill et al.,

2009) позволили лишь приблизиться к пониманию проблем систематики данной группы.

В частности, по данным таксономической ревизии круглоголовок (Barabanov, Ananjeva, 2007), вид *Ph. guttatus* включает четыре подвида: *Ph. g. alpherakii*, *Ph. g. guttatus*, *Ph. g. melanurus* и *Ph. g. salsatus*. Прочие формы неясного таксономического статуса сводятся в синонимы к вышеперечисленным четырем подвидам. Так, форма «*moltschanovi*» рассматривается как невалидный таксон и сводится в синонимы с *Ph. g. guttatus*, как и *Ph. g. kalmykus*; а формы «*kushakewitschi*» и «*incertus*» – в синонимы с *Ph. g. melanurus*.

Позднее на основании молекулярно-генетических данных некоторым из вышеперечисленных синонимизированных форм был присвоен подвидовой статус (*Ph. g. incerta*, *Ph. g. kushakewitschi*, *Ph. g. melanurus*), а *Ph. alpherakii* – видовой (Melvill et al., 2009).

Данные Е. Н. Соловьевой с соавт. (2014) свидетельствуют о том, что в группе круглоголовок-вертихвосток выделяются три субклады, из которых две объединяют виды Семиречья (*Ph. kushakewitschi*, *Ph. incertus*) и Джунгарии (*Ph. melanurus*), а третья – виды из западной части ареала (*Ph. guttatus*, *Ph. moltschanovi*) и Илийской долины (*Ph. alpherakii*). В этой работе была подтверждена обособленность *Ph. moltschanovi* от *Ph. guttatus* и дифференциация забалхашских форм (*Ph. kushakewitschi*, *Ph. incertus*).

Кроме того, комплекс *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) является единственным «осколком» центральноазиатской фауны кругло-

головок (Чернов, 1948, с. 136; 1959, с. 189) в Средней Азии и Казахстане, где, тем не менее, он распространился на значительной по площади территории (от Джунгарии до Предкавказья). Решение вопросов, связанных с характером его расселения, может помочь также в изучении формирования аридной фауны среднеазиатских ящериц в целом.

Задача статьи – обобщить данные по изменчивости мтДНК маркеров и ряда морфологических признаков широкоареального видового комплекса *Ph. guttatus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Морфологический анализ. В морфологической обработке был проанализирован 3341 коллекционный экземпляр из 400 инвентарных номеров, хранящихся в трех музеях: Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге (ZISP), Зоологическом музее им. Н. Н. Щербака Национального научно-природоведческого музея Национальной академии наук Украины в Киеве (IZANU) и Зоологическом музее МГУ в Москве (ZMMU) (табл. 1).

Были исследованы следующие качественные и количественные параметры фolidоза (ранее в герпетологической литературе применительно к роду *Phrynocephalus* они не рассматривались): 1 – относительные размеры подбородочного щитка, 2 – форма подбородочного щитка, 3 – относительные размеры нижнечелюстных щитков, 4 – количество чешуй от нижнечелюстного щитка до края рта, 5 – количество чешуй по центру между носовыми щитками, 6 – количество верхнечелюстных щитков, 7 и 8 – относительные размеры верхнечелюстного щитка, 9 – форма верхнечелюстного щитка, 10 – количество верхнегубных щитков, касающихся подбородочного щитка по внешнему краю, 11 – размеры спинных чешуй, 12 – относительные размеры чешуи затылочной и теменной областей, 13 – число и форма поперечных полосок на вентральной стороне хвоста у самок и молодых особей, 14 – количество верхнегубных чешуй, касающихся подбородочного (центрального нижнегубного) щитка, 18 – чешуи над центральным верхнегубным щитком.

Также были исследованы качественные признаки окраски взрослых и ювенильных особей. Прижизненная окраска животных описывалась по наблюдениям в природе и оригинальным фотографиям. Особое внимание уделяли оценке окраски вентральной стороны хвоста, которую описывали по коллекционным материалам ЗМ МГУ, сохранившим пигментацию (1075 экземпляров из 81 выборки со всего ареала), а также по собственным наблюдениям в природе. Изучены следующие качественные параметры окраски: 15 – окраска хвоста

сверху, 16 – наличие рисунка между передней и задней конечностями, 17 – парные пятна на спине (табл. 2). При описании цветов придерживались таблицы А. С. Бондарцева (1954).

Молекулярно-генетический анализ. В молекулярном анализе были использованы образцы тканей 57 круглоголовых (табл. 3). Исследованные экземпляры депонированы в герпетологических коллекциях Научно-исследовательского Зоологического музея Московского государственного университета (ZMMU). В ходе молекулярного анализа исследовали последовательности фрагмента митохондриального гена субъединицы I цитохром *c* оксидазы (*COI*), широко применяемого в таксономических исследованиях рептилий, в том числе семейства Agamidae (Соловьева и др., 2011, 2012, 2014; Назаров, Поярков, 2013; Nazarov et al., 2012; Hartmann et al., 2013; Murphy et al., 2013).

ДНК выделяли из печени, крови и хвостов, хранившихся в 70%-ном или 96%-ном этаноле, или высушенных шкурок стандартным фенол-хлороформным методом (Sambrook et al., 1989). Полученный экстракт ДНК амплифицировали в полимеразной цепной реакции (ПЦР). Амплификацию проводили на аппарате MyCycler BioRad (Bio-Rad, США). ПЦР фрагмента гена *COI* осуществляли с использованием стандартной для низших позвоночных пары праймеров: VF1d (5'-TTCTCAACCAACCACAA(R)GA(Y)AT(Y)GG-3') и VR1d (5'-TAGACTTCTGGGTGGCC(R)AA(R)AA(Y)-3') по протоколу, разработанному Н. В. Ивановой с соавторами (Ivanova et al., 2006). Длина амплифицированного фрагмента ДНК составила 680 п. н. Выделение ДНК и амплификация фрагментов проводились в кабинете «Молекулярных методов в зоологии» кафедры Зоологии позвоночных МГУ им. М. В. Ломоносова. Для выполнения секвенирования амплифицированных фрагментов ПЦР-продукты передавались в лабораторию ВГНКИ и ЦКП «Геном» (Москва, Россия). Значительная часть образцов была проанализирована по гену *COI* в Canadian Center of DNA Barcoding, ON, Canada (Гуэлф, Канада).

Выравнивание последовательностей производилось в программах Bioedit 7.1.3.0 (Hall, 1999) и Seqman 5.06 (Burland, 1999). Филогенетические деревья были реконструированы в процессе Байесова анализа (Bayesian analysis) в программе Mr. Bayes 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001; Ronquist, Huelsenbeck, 2003; Altekari et al., 2004) и максимального правдоподобия (ML, Maximum Likelihood) – Treefinder (Jobb, 2011). Для байесова анализа использовали следующие параметры: 10 млн генераций, число марковских цепей – 8. Сходимость оценивали с помощью статистики ESS (эффективный

Таблица 1. Объем (перечень инвентарных номеров – инв. №, общее число экземпляров – экз.) исследованного коллекционного материала принятых к настоящему времени таксонов *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*)
Table 1. Volume of the studied collection material of *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) taxa accepted to date (the list of inventory numbers – inv. no., total number of individuals – ind.)

Таксоны	Музеи					
	ZISP		IZANU		ZMMU	
	инв. №	экз.	инв. №	экз.	инв. №	экз.
<i>Ph. guttatus guttatus</i>	4910, 4956, 4957, 4993–4995, 5005, 5012, 5013, 5020, 5032, 5042, 5185, 6106, 7988, 8736, 9179, 9180, 9434, 10391, 10393, 10659, 10882, 11099, 11100, 12168, 12224, 12226, 12227, 12285, 12672, 12676, 12726, 13196, 13206, 13426, 14865, 15044, 15050, 15312, 15468, 15650, 15701, 15748, 15763, 15915, 15933, 15996, 16302, 16325, 16326, 16364, 16374, 16538, 16871, 16906, 17410, 18762, 18765, 19004, 19175, 19458, 22015, 22141, 22426, 22482, 22694, 23411, 23416, 23417	406	403, 404, 704, 705, 709, 3059, 3060, 3087, 3101, 3308, 3665	98	1866, 1885, 2090–2093, 2095, 2096, 3171, 3816, 4054, 5155, 5172, 6141, 6229, 6245, 6350, 6706, 7723–7725, 7732, 7819, 7821, 7834, 7838, 7839, 7942, 8708, 8709, 8711, 8753, 8873, 8959, 9164, 10168, 10473, 10851, 12174, 11345, 13463, 12108, 12168, 12169, 12172, 12174, 12175, 14053	340
<i>Ph. guttatus salsatus</i>			3643	6	2105, 6918, 6919, 7936, 12797	16
<i>Ph. alpherakii</i>	5788, 5795, 7863, 9602, 10038, 15217, 16568, 18761, 19133, 19292, 19428, 20695, 21723, 24755, 24756	119	1063, 2941, 3088–3090, 3094, 3237, 3334, 3345, 3374, 3640, 3786	148	2104, 2110, 2112, 4067, 5442, 5443, 5938, 5944, 6568, 12179, 12180, 12326, 12333–12335, 12508, 12511, 12512, 12666–12677, 12769, 12811, 13086	111
<i>Ph. moltschanovi</i>	10832, 11316, 12225, 19585	7	3352, 3353, 3542, 3763	61	2133, 4473–4476, 6179, 8705, 8706, 12942	42
<i>Ph. guttatus kalmykus</i>	19787, 19788, 20061, 21927, 21948, 22227, 22234, 22427, 22428, 22473	265	163, 2625, 3542	16	3458, 3459, 7289, 11016, 11070, 11071, 11763, 11764, 12170, 12766	72
<i>Ph. incertus</i>	4850, 4856, 4863, 4868, 4868a, 4849, 4871, 4902, 4904, 5001, 5024, 6751, 6839, 10015, 10384, 12155–12164, 12166, 12167, 12177–12179, 14875, 15216–15218, 16215, 16825, 17330, 18306, 18490, 18767, 20635, 23263, 24727	202	64, 71, 799, 2944, 2977, 2978, 2988, 3410, 3635–3639, 3784	198	2111, 2076, 2080, 2829, 5916, 5947, 5990, 5992, 7816, 8160, 8710, 8712, 12515, 12516, 12901, 12902, 13088	239
<i>Ph. kuschakewitschi</i>	4900, 4900a, 12165, 19294, 19195, 19291, 19294, 19295, 20656, 22603, 22604, 24728	36	65, 798, 2945, 3383, 3579, 3641, 3642, 3660, 3769	200	5942, 5925, 7779, 11309, 12171, 12173, 12176, 12325, 12513, 12514	69
<i>Ph. melanurus</i>	5155, 5163, 5164, 5171, 7035, 8178, 8179, 10603–10606, 17498, 19288, 19508, 20624, 20680–20682, 21575, 22149, 24859–24862	175	1030, 1215, 3569, 3659, 3764	69	3733, 4103, 4104, 5185, 5611, 5961, 6158–6161, 6567, 6648, 6649, 6878, 6879, 6881, 8715, 8716, 11310, 12177, 12327, 12328, 12332, 12509, 12510, 12577, 12767, 12956, 13711–13713	446

размер выборки) в Tracer 1.4 (Rambaut, Drummond, 2007). Для проверки устойчивости клад полученной в ходе ML-анализа дендрограммы применяли процедуру бутстрэп с 1000 псевдорепликациями (BS).

Для укоренения были выбраны последовательности *Ph. interscapularis* (KF691704) представителя отдельного подрода *Microphrynocephalus*, филогенетически достаточно удаленного от анализируемой группы (Соловьева и др., 2014). NET-дистанции и некорректированные *p*-дистан-

ции были посчитаны в программе MEGA 5.1 (Tamura et al., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологический анализ. Удалось выявить 7 качественных признаков фолидоза, по которым филогенетические группы круглоголовков-вертихвосток достоверно отличаются друг от друга, они суммированы на рис. 1, 2 и в табл. 2. Эти признаки могут служить в качестве диагностических и

Таблица 2. Встречаемость (P, %) диагностических признаков (N) у разных таксонов (SP) *Phrynoscephalus* (superspecies *guttatus*)
Table 2. Occurrence (P, %) of diagnostic characters (N) in several taxa (SP) of *Phrynoscephalus* (superspecies *guttatus*)

N	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2
SP	81.73	52/9	62.50	52/9	73.08	52/9	84.91	52/9	92.45	52/9	55.36	56/2	55.36	56/2	—	—	—	—
mel	17.74	31/11	9.68	31/11	4.84	31/11	16.67	31/11	20.00	31/11	90.74	54/7	98.15	54/7	91.18	35/4	82.86	35/4
gut	19.05	21/7	0.00	21/7	0.00	21/7	14.29	21/7	66.67	21/7	35.46	55/5	2.73	55/5	—	—	—	—
kal	50.00	12/5	0.00	12/5	0.00	12/5	23.81	12/5	47.62	12/5	2.99	67/3	0.0	67/3	—	—	—	—
kush	39.29	17/7	14.29	17/7	7.14	17/7	42.86	17/7	92.86	17/7	33.33	12/4	0.0	12/4	—	—	—	—
inc	41.67	23/6	8.33	23/6	0.00	23/6	21.74	23/6	69.87	23/6	14.36	101/5	11.39	101/5	—	—	—	—
sal	22.22	9/3	11.11	9/3	0.00	9/3	22.22	9/3	77.78	9/3	92.86	14/4	83.57	14/4	12.50	8/3	12.50	8/3
mol	100	15/8	0.00	15/8	16.67	15/8	43.75	15/8	56.25	15/8	46.67	15/7	0.0	15/7	—	—	—	—
N	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
SP	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2	P	n1/n2
mel	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
alph	31.43	35/4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
gut	—	—	96.00	48/4	86.00	48/4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
kal	—	—	100	45/7	91.11	45/7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
kush	—	—	16.67	15/5	20.0	15/5	8.73	96/6	14.00	50/6	89.31	159/9	80.25	159/9	—	—	—	—
inc	—	—	83.06	62/3	8.06	62/3	76.06	75/3	56.00	75/3	42.41	222/11	63.39	222/11	—	—	—	—
sal	75.00	8/3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
mol	—	—	91.67	24/8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	54.00	24/8	73.13	24/8

Примечание. Признаки 1–7 исследовались у всех доступных выборок; признаки 8–18 исследовались для попарных сравнений в тех случаях, когда данные признаки имели диагностическую ценность для разграничения отдельных таксонов. N: 1 – ширина подбородочного щитка заметно больше его длины, 2 – овальная или трапециевидная форма подбородочного щитка с прямой верхней, 3 – подбородочного щитка касается не менее двух (2–4) мелких чешуй или передние нижнечелюстные щитки заметно мельче соседних нижнечелюстных, 4 – от нижнечелюстного щитка до края рта расположено не менее 3.5 (3.5–5) чешуй, 5 – по центру между носовыми щитками не менее 3.5 (3.5–5) чешуй, 6 – верхнеушной щиток один, 7 – ширина верхнечелюстного щитка (расстояние между боковыми краями) меньше ширины нижнечелюстного, 8 – длина верхнечелюстного щитка (между его верхним и нижним краями) равна или меньше диаметра глаз, 9 – бобовидная (закругленная с боков) форма верхнечелюстного щитка, 10 – ширина подбородочного щитка по внешнему краю равна ширине 2–3 верхнеушных щитков над ним, 11 – центральные чешуи крупные спинно-боковых, 12 – чешуи затылочной и теменной областей мельче центральные-спинных, 13 – 2–4 темные сплошные или разорванные в середине (обычно ближе к проксимальной части) поперечные полосы на вентральной стороне хвоста (не учитывая дистального почернения) у самок и молодых особей, 14 – подбородочного (центральное нижнеушного) щитка касаются два верхнеушных, 15 – наличие сплошной продольной белой полосы сверху хвоста, 16 – наличие контрастной белой боковой полосы или линии пятен между передней и задней конечностями, 17 – наличие 6–7 пар черных пятен вдоль позвоночного хребта по спине, 18 – наличие вертикального ряда из 2–3 расширенных чешуй над центральным верхнеушным до нижнечелюстных (иногда и между нижнечелюстными) SP (виды): mel – *Ph. incertus*; n1 – число исследованных экземпляров, n2 – число выборок. kusch – *Ph. kuschakewitschi*, mol – *Ph. moltschanovi*, sal – *Ph. moltschanovi*, inc – *Ph. guttatus salsatus*, gut – *Ph. guttatus guttatus*, kal – *Ph. guttatus kalmykus*, kusch – *Ph. kuschakewitschi*, mol – *Ph. moltschanovi*, sal – *Ph. moltschanovi*, inc – *Ph. guttatus salsatus*, gut – *Ph. guttatus guttatus*, kal – *Ph. guttatus kalmykus*.

Note. Traits 1–7 were studied in all available series; traits 8–18 were studied for pairwise comparisons in those cases when these traits were of diagnostic value for distinguishing individual taxa. N: 1 – the width of the chin shield is noticeably greater than its length, 2 – oval or trapezoidal shape of the chin with a straight top, 3 – the chin shield touches at least two (2–4) small scales or the anterior mandibular shield noticeably smaller than the neighboring mandibular, 4 – not less than 3.5 (3.5–5) scales are located from the lower nasal shield to the edge of the mouth, 5 – at least 3.5 (3.5–5) scales are at the center between nasal shields, 6 – one upper nasal shield, 7 – the width of the upper nasal shield (distance between side edges) less than the width of the lower nasal shield, 8 – the length of the upper nasal shield (between its upper and lower edges) is equal or less than the eye diameter, 9 – bean-shaped (rounded laterally) form of the upper nasal shield, 10 – the width of the chin shield along the outer edge is equal to the width of 2–3 upper labial shields above it, 11 – central dorsal scales larger than dorsolateral scales, 12 – scales of the occipital and parietal areas are smaller than the central dorsal scales, 13 – 2–4 dark transverse stripes continuous or torn in the middle (usually closer to the proximal part) on the ventral side of the tail (not considering distal blackening) in females and young individuals, 14 – two upper labials touch chin shield (central lower labial), 15 – the presence of a continuous longitudinal white strip on the upper part of the tail, 16 – the presence of a contrasting white lateral stripe or line of spots between the front and rear limbs, 17 – the presence of 6–7 pairs of black spots along the spine on the back, 18 – the presence of a vertical row of 2–3 dilated scales above the central upper labial to the lower nasals (sometimes between the lower nasals). SP (species): mel – *Ph. melanurus*, alph – *Ph. alpherakii*, gut – *Ph. guttatus guttatus*, kal – *Ph. kuschakewitschi*, mol – *Ph. moltschanovi*, sal – *Ph. moltschanovi*, inc – *Ph. guttatus salsatus*, gut – *Ph. guttatus guttatus*, kal – *Ph. guttatus kalmykus*, kusch – *Ph. kuschakewitschi*, mol – number of series.

Таблица 3. Список образцов, использованных в молекулярно-генетическом анализе
Table 3. List of samples used in molecular-genetic analysis

Номер выборки	<i>n</i>	Вид	Локалитет	№ последовательности в Генбанке
ZMMU-R-12512	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, Ташкарасу	МК461343
ZMMU R-12506	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан	МК461339
ZMMU R-12180	2	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, долина р. Чарын, Улькен-Богеты	МК461333, МК461334
ZMMU-R-12326	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, долина р. Или	МК461337
ZMMU-R-12335	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, Сюгатинская долина	МК461336
ZMMU-R-12334	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, Сюгатинская долина	МК461335
ZMMU-R-12511	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, Илийская долина, северный берег, горы Катутау	МК461338
ZMMU R-12667	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, Сюгатинская долина	МК461341
ZMMU R-12670	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, Сюгатинская долина	KF691729
ZMMU R-12811	1	<i>Ph. alpherakii</i>	Казахстан, Талды-Курган, 10 км от предгорий Актау	МК461342
ZMMU R-12168	2	<i>Ph. guttatus guttatus</i>	Казахстан, пески Кумжарган, 210 км к югу от г. Актюбинска	МК461385, МК461386
ZMMU R-12169	1	<i>Ph. guttatus guttatus</i>	Казахстан, близ Аральского моря	МК461381
ZMMU R-12174	3	<i>Ph. guttatus guttatus</i>	Россия, Астраханская обл., Досанг	МК461392, МК461393, KF691731
ZMMU R-12175	2	<i>Ph. guttatus guttatus</i>	Казахстан, пески Малые Барсуки	МК461368, МК461369
ZMMU R-12172	2	<i>Ph. guttatus guttatus</i>	Казахстан, пески Большие Барсуки	МК461394, MN548101
ZMMU R-12938	1	<i>Ph. guttatus guttatus</i>	Россия, берег оз. Эльтон	МК461469
ZMMU R-12170	1	<i>Ph. guttatus kalmykus</i>	Россия, Калмыкия	МК461383
ZMMU R-6918	1	<i>Ph. guttatus salsatus</i>	Туркмения, солончак Казахлышор	МК461460
ZMMU R-12797	1	<i>Ph. guttatus salsatus</i>	Туркмения, солончак Казахлышор	МК461454
ZMMU R-12179	1	<i>Ph. incertus</i>	Казахстан, Кызыл-Мурун	МК461373
ZMMU R-12333	1	<i>Ph. incertus</i>	Казахстан, правый берег р. Или, близ Хоргоса	МК461409
ZMMU R-12666	1	<i>Ph. incertus</i>	Казахстан, правый берег р. Или, Жаркент-Хоргос	МК461459
ZMMU R-13088	3	<i>Ph. incertus</i>	Казахстан, север Прибалхашье, Оргадерессин	KF691728
ZMMU R-13086	4	<i>Ph. incertus</i>	Казахстан, Алтын-Эмель	МК461441–МК461444
ZMMU R-12769	1	<i>Ph. incertus</i>	Казахстан, правый берег Капчагайского вдхр.	МК461453
ZMMU R-12674	1	<i>Ph. incertus</i>	Казахстан, Илийская котловина, пески Усек	МК461457
ZMMU R-12673	1	<i>Ph. incertus</i>	Казахстан, Илийская котловина, близ Нижнего Пиджима	МК461458
ZMMU R-12173	2	<i>Ph. kuschakewitschi</i>	Восточный Казахстан, пески у слияния р. Шагантогай и р. Эмель	KF691727, МК461395
ZMMU R-12176	2	<i>Ph. kuschakewitschi</i>	Казахстан, Алматинская обл.	МК461358, МК461359
ZMMU R-12171	1	<i>Ph. kuschakewitschi</i>	Казахстан, восточный берег Алаколь, д. Жарбулак	МК461362
RuHF-087a	1	<i>Ph. melanurus 1</i>	Казахстан, пески Айгыркум	МК461377
RuHF-087b	1	<i>Ph. melanurus 1</i>	Казахстан, Черный Иртыш	МК461378
ZMMU-R-12510	1	<i>Ph. melanurus 1</i>	Казахстан, западный берег Кухтарминского вдхр., пески Кызылкум	МК461427
ZMMU-R-12332	1	<i>Ph. melanurus 1</i>	Казахстан, близ Кызылкумов, западный берег вдхр. Бухтарма	KF691725
ZMMU-R-12509	1	<i>Ph. melanurus 1</i>	Казахстан, пос. Зайсан	МК461426
ZMMU R-12767	1	<i>Ph. melanurus 1</i>	Казахстан, р. Каратал	МК461452
ZMMU-R-12328	1	<i>Ph. melanurus 2</i>	Казахстан, Джунгарские ворота	MF567976
ZMMU-R-12327	2	<i>Ph. melanurus 2</i>	Казахстан, Алакольская котловина	KF691726, МК461428
ZMMU R-12177	1	<i>Ph. melanurus 2</i>	Казахстан, оз. Жаланашколь	МК461384
ZMMU R-12784	1	<i>Ph. melanurus 2</i>	Казахстан, Джунгарские ворота	МК461456
ZMMU R-12776	1	<i>Ph. moltschanovi</i>	Казахстан, Аральск	МК461455
ZMMU R-12942	1	<i>Ph. moltschanovi</i>	Узбекистан, Бельтау	KF691730

вместе с признаками окраски достаточно надежно разграничивают исследованные филетические линии. Они используются нами далее в определительной таблице таксонов комплекса *Ph. guttatus*.

Молекулярно-генетическая дифференциация комплекса *Ph. guttatus*. Молекулярно-генетические дистанции. Максимальные NET-дистанции – между *Ph. incertus* и *Ph. moltschanovi*

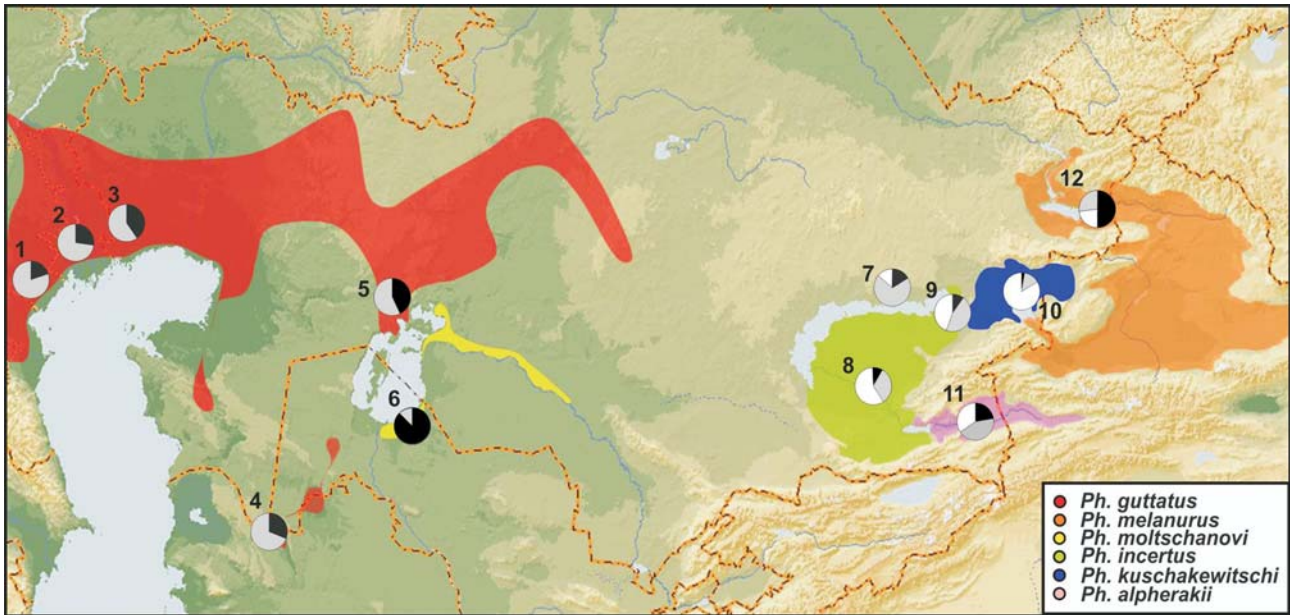


Рис. 1. Соотношения характера проявления белой верхнехвостовой продольной полосы (черный сектор – полоса отсутствует, серый сектор – заметна только в области темных поперечных хвостовых полос, белый сектор – выражена по всей длине хвоста) в разных популяциях круглоголовок *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*): 1 – *Ph. guttatus guttatus* (Россия: Дагестан, Ставрополье), 2 – *Ph. guttatus guttatus* и *Ph. guttatus kalmykus* (Россия: Калмыкия, Астраханская область, правобережье р. Волга), 3 – *Ph. guttatus guttatus* (Россия: Астраханская область, левобережье р. Волга; Западный Казахстан), 4 – *Ph. guttatus salsatus* (Северная Туркмения: Казахлышор), 5 – *Ph. guttatus guttatus* (Центральный Казахстан), 6 – *Ph. moltschanovi* (Узбекистан: Каракалпакия), 7 – *Ph. incertus* (Казахстан: Северный Балхаш, Ортадерессин), 8 – *Ph. incertus* (Казахстан: Юго-Западный Балхаш, Илийская котловина), 9 – *Ph. incertus* (Казахстан: Восточный Балхаш), 10 – *Ph. kuschakewitschi* (Казахстан: Алакольская котловина), 11 – *Ph. alpherakii* (Восточный Казахстан: Илийская котловина), 12 – *Ph. melanurus* (Восточный Казахстан: Зайсанская котловина)

Fig. 1. Ratios of the pattern of manifestation of white uppertail longitudinal stripe (black sector – no strip, gray sector – visible only in the area of dark transverse tail stripes, white sector – expressed along the entire length of the tail) in different populations of *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*): 1 – *Ph. guttatus guttatus* (Russia: Dagestan, Stavropol), 2 – *Ph. guttatus guttatus* and *Ph. guttatus kalmykus* (Russia: Kalmykia, Astrakhan region, the right bank of the Volga river), 3 – *Ph. guttatus guttatus* (Russia: Astrakhan region, the left bank of the Volga river; West Kazakhstan), 4 – *Ph. guttatus salsatus* (North Turkmenistan: Kazakhlyshor), 5 – *Ph. guttatus guttatus* (Central Kazakhstan), 6 – *Ph. moltschanovi* (Uzbekistan: Karakalpak), 7 – *Ph. incertus* (Kazakhstan: North Balkhash, Ortaderessin), 8 – *Ph. incertus* (Kazakhstan: Southwestern Balkhash, Ili valley), 9 – *Ph. incertus* (Kazakhstan: East Balkhash), 10 – *Ph. kuschakewitschi* (Kazakhstan: Alakol basin), 11 – *Ph. alpherakii* (East Kazakhstan: Ili valley), 12 – *Ph. melanurus* (East Kazakhstan: Zaisan depression)

(7.30%) и между *Ph. incertus* и *Ph. g. salsatus* (6.68%). Минимальные NET-дистанции – между *Ph. g. guttatus*, *Ph. g. salsatus* и *Ph. g. kalmykus* (0.40 – 0.96%). Максимальные межгрупповые некорректированные *p*-дистанции – между *Ph. moltschanovi* и *Ph. incertus* (8.20%) и между *Ph. moltschanovi* и *Ph. kuschakewitschi* (7.26%), а внутригрупповые – в *Ph. moltschanovi* (0.96%) и *Ph. alpherakii* (0.93%). Минимальные межгрупповые некорректированные *p*-дистанции – между *Ph. g. guttatus*, *Ph. g. salsatus* и *Ph. g. kalmykus* (0.60 – 0.90%), а внутригрупповые – в *Ph. g. salsatus* и *Ph. melanurus* (0.14%).

Филогенетические связи комплекса *Ph. guttatus*. По данным молекулярно-генетического анализа, среди круглоголовок-вертихвосток выделяются 3 субклады (рис. 3). В первую входят две фи-

логенетические линии, относящиеся к джунгарским *Ph. melanurus*. Вторая субклада объединяет виды Семиречья – *Ph. incertus* и *Ph. kuschakewitschi*, а последняя субклада включает виды западной части ареала – *Ph. guttatus* и *Ph. moltschanovi*, а также *Ph. alpherakii* из Илийской долины. Данная топология филогенетического дерева в общем согласуется со схемой филогенетических связей Е. Н. Соловьевой с соавторами (2014): подтверждается обособление трех основных субклад и видовой уровень дифференциации *Ph. incertus* и *Ph. kuschakewitschi*. Однако имеются различия в порядке ответвления основных субклад, по результатам данной работы первыми обособились *Ph. melanurus*. Несколько популяций из долины р. Или сгруппировались с *Ph. incertus* вместо *Ph. alpherakii* (рис. 4).

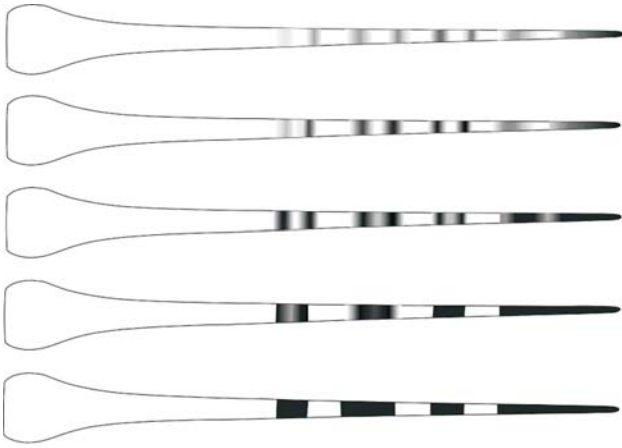


Рис. 2. Схема возрастных изменений рисунка вентральной стороны хвоста у круглоголовок *Phrynocephalus guttatus* complex (нижний рисунок – juvenis, верхний – senex, остальные – adultus разных полов; по материалам № R-3459, 7289 ZMMU из Калмыкии)

Fig. 2. Scheme of age-related changes in the pattern of the ventral side of the tail in *Phrynocephalus guttatus* complex (juvenis on the bottom figure, senex on the upper ones, the others being adultus of various sexes; based on materials no. R-3459, 7289 ZMMU from Kalmykia)

Со значимой поддержкой ранее сведенный в синонимы подвид *Ph. g. kalmykus* на полученной дендрограмме представляет собой отдельную линию, близкую номинативному подвиду *Ph. g. guttatus*, а *Ph. g. salsatus*, напротив, попадает в кладу *Ph. g. guttatus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные материалы позволяют аргументированно говорить о видовой самостоятельности *Ph. melanurus*, отвергая мнение (Varabanov, Anapjeva, 2007) о подвидовом статусе таксона. Этот вид, отличающийся от остальных рядом значимых диагностических признаков (см. табл. 2, рис. 5), занимает базальное положение на филогенетической схеме комплекса изученных видов (см. рис. 3). Можно считать также доказанным предположение о принадлежности популяций из Алакольской (Джунгарские ворота) и Зайсанской котловин к субстратным расам *Ph. melanurus* (Дунаев, 2009), обитающих на щебнистых и песчаных грунтах (Dunayev, 1995) соответственно. Распространение этого вида в Восточном Казахстане изучено достаточно хорошо, хотя на территории Китая все известные находки сосредоточены вдоль северных и южных предгорных песчаных и щебнистых равнин (см. рис. 5), что, вероятно, объясняется недостаточно полной изученностью *Ph. melanurus* в Китае. Данные митохондриальной ДНК демонстрируют выраженную обособлен-

ность популяций из Джунгарских ворот (см. рис. 3), по матрице NET-дистанций на 2.2% отличающиеся от остальных представителей *Ph. melanurus* (табл. 4), а по средним некорректированным *p*-дистанциям – на 2.7% (табл. 5).

Согласно опубликованным ранее данным, по временам дивергенции внутри рода круглоголовок (Solovyeva et al., 2018) дивергенция основных линий комплекса *Ph. guttatus* происходила между 5.01 и 1.98 млн л. назад, т. е. на протяжении плиоцена и в раннем плейстоцене. Таким образом, сложная генетическая структура *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) в Балхашской котловине может объясняться плиоценовыми изменениями рельефа этой территории, когда мигрирующие во времени и пространстве разновеликие озера Балхашской низины создавали местные аллювиальные проходы (зоогеографические мосты) в разные ее части и способствовали формированию там крупных песков, которые достигли значительных площадей во второй половине антропогена (Джуркашев, 1972). Именно смена миграционных потоков в процессе геоморфологической динамики рельефа приводила к изоляции ряда популяций (например, на песках Ортадерессин в 30 км восточнее г. Балхаш – № R-13088 ZMMU, SR-2944, 2988 IZANU – Дунаев, 2009) и заметной дивергенции *Ph. kuschakewitschi* из Алакольской котловины от семиреченских популяций (см. рис. 6).

Тот факт, что несколько популяций из долины р. Или (см. рис. 4, 6) оказались в кладе *Ph. incertus*, может свидетельствовать о следах гибридизации *Ph. incertus* и *Ph. alpheraki*. В то же время группа *Ph. guttatus* – одна из самых молодых в роде *Phrynocephalus* (Solovyeva et al., 2018), т. е. наши результаты могут объясняться и неполной сортировкой линий. Требуются дальнейшие исследования маркеров яДНК круглоголовок-вертихвосток из этой области, чтобы можно было сделать более точные выводы.

Генетические отличия популяций вдоль р. Каратал позволили J. Melville с соавт. (2009) восстановить таксон *Ph. g. incertus* без диагностической аргументации. Наши данные (см. рис. 3) подтверждают восстановление *Ph. incertus* на правах вида (Milto, Varabanov, 2012), распространенного не только вдоль р. Каратал, но и по всему Семиречью (см. рис. 6), и свидетельствуют о неоднородности его генетической структуры (для *Ph. incertus* среднегрупповая *p*-дистанция = 0.83, выше, чем, например, для *Ph. guttatus* s. str. – см. табл. 5). Так, в частности, популяции из Ортадерессин (см. выше) отличаются от семиреченских отсутствием ромбовидных узоров сверху хвоста (обрамлений темных пятен в форме белых дуго-

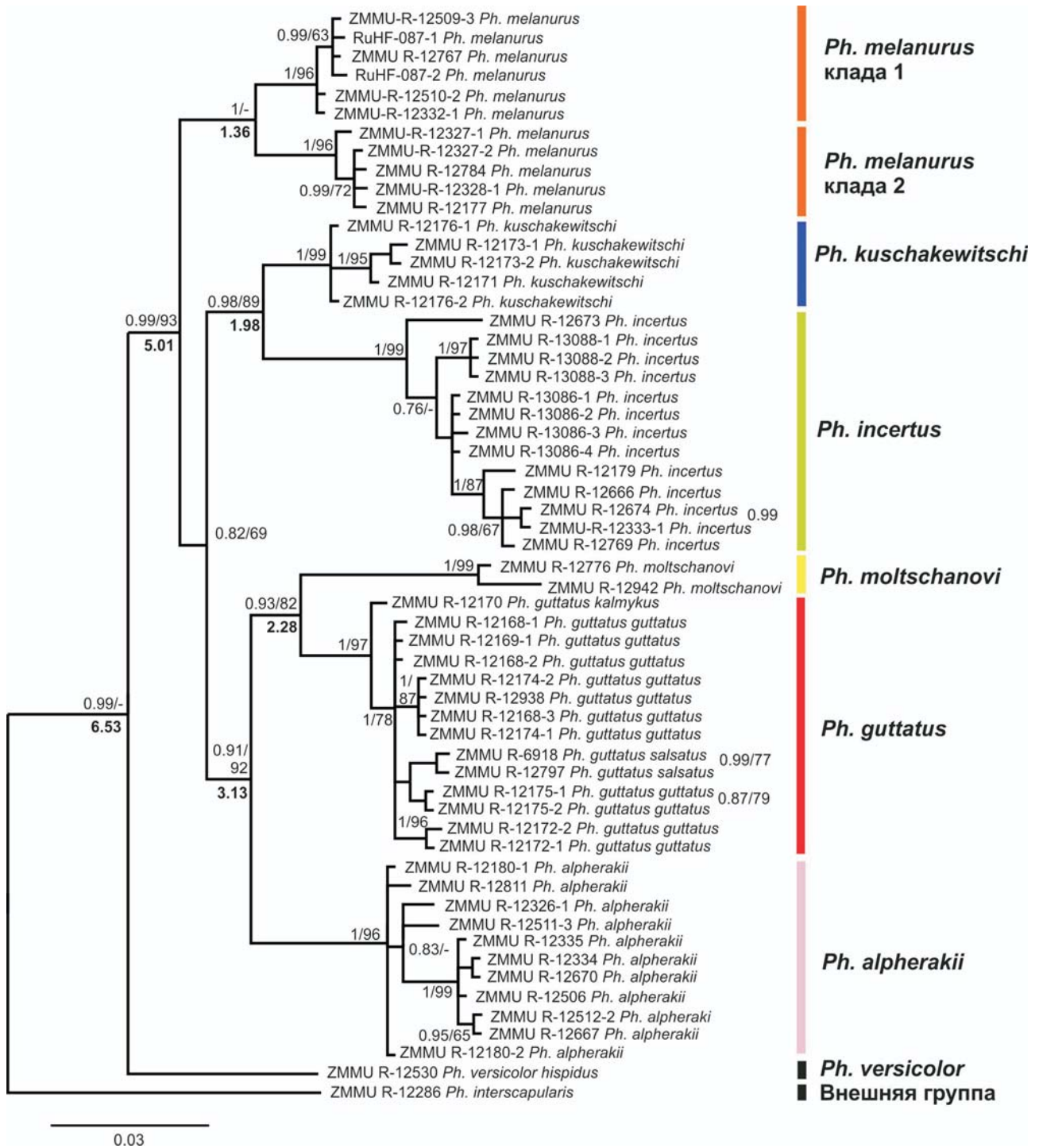


Рис. 3. Филогенетическая схема круглоголовок-вертихвосток, полученная на основе анализа генетических последовательностей фрагмента гена *COI*, над узлами указаны байесовы постериорные вероятности (ВА) и бутстрэп-поддержки (BS), под узлами – молекулярные датировки в млн лет по данным мтДНК (датировки указаны по Solovyeva et al., 2018)

Fig. 3. Phylogenetic scheme of spotted toad-headed agamas obtained from analysis of the sequences of a fragment of the *COI* gene, Bayesian posterior probabilities (BA) and bootstrap values (BS) are shown above the nodes, molecular dating in MYA according mtDNA data (molecular dating from Solovyeva et al., 2018) are shown below the nodes

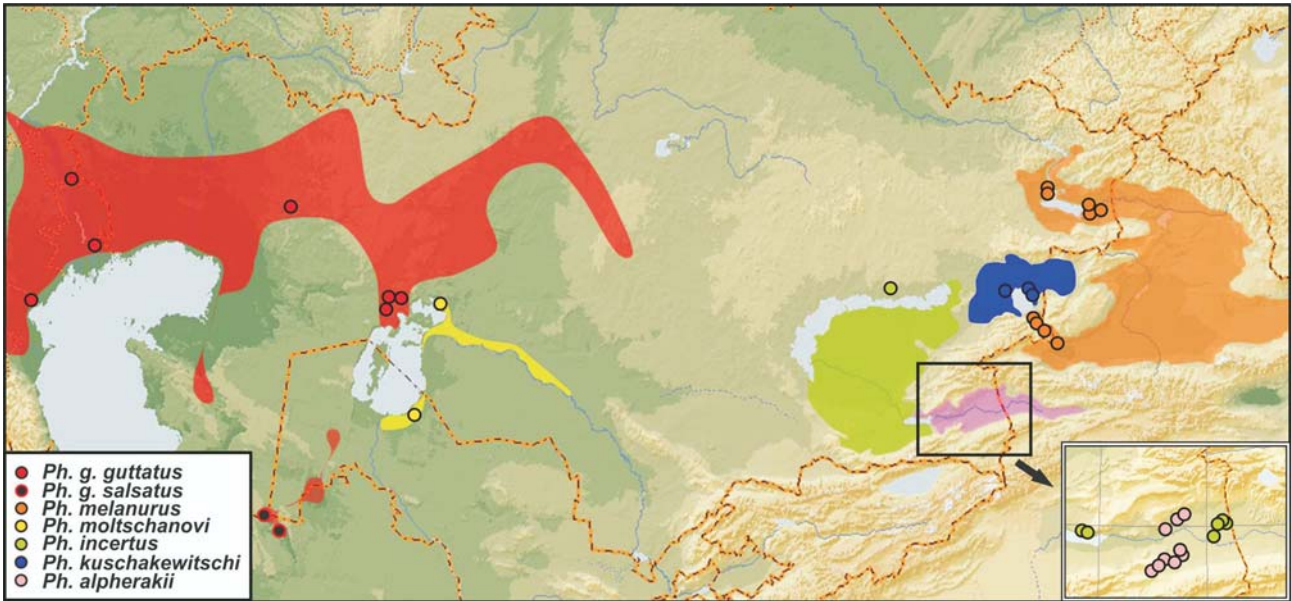


Рис. 4. Распространение мтДНК гаплотипов
Fig. 4. mtDNA haplotype distribution

видных линий по бокам хвоста), а также наличием всего 2-3 чешуй, касающихся центрального верхнегубного щитка сверху (у семиреченских *Ph. incertus* центрального верхнегубного щитка сверху касается 3–5 чешуй).

Морфологические отличия *Ph. incertus* от *Ph. kuschakewitschi* не менее весомы, хотя и обладают заметной степенью изменчивости, как, например, характер выраженности белой продольной полосы на хвосте (см. рис. 1: 7–10, табл. 2).

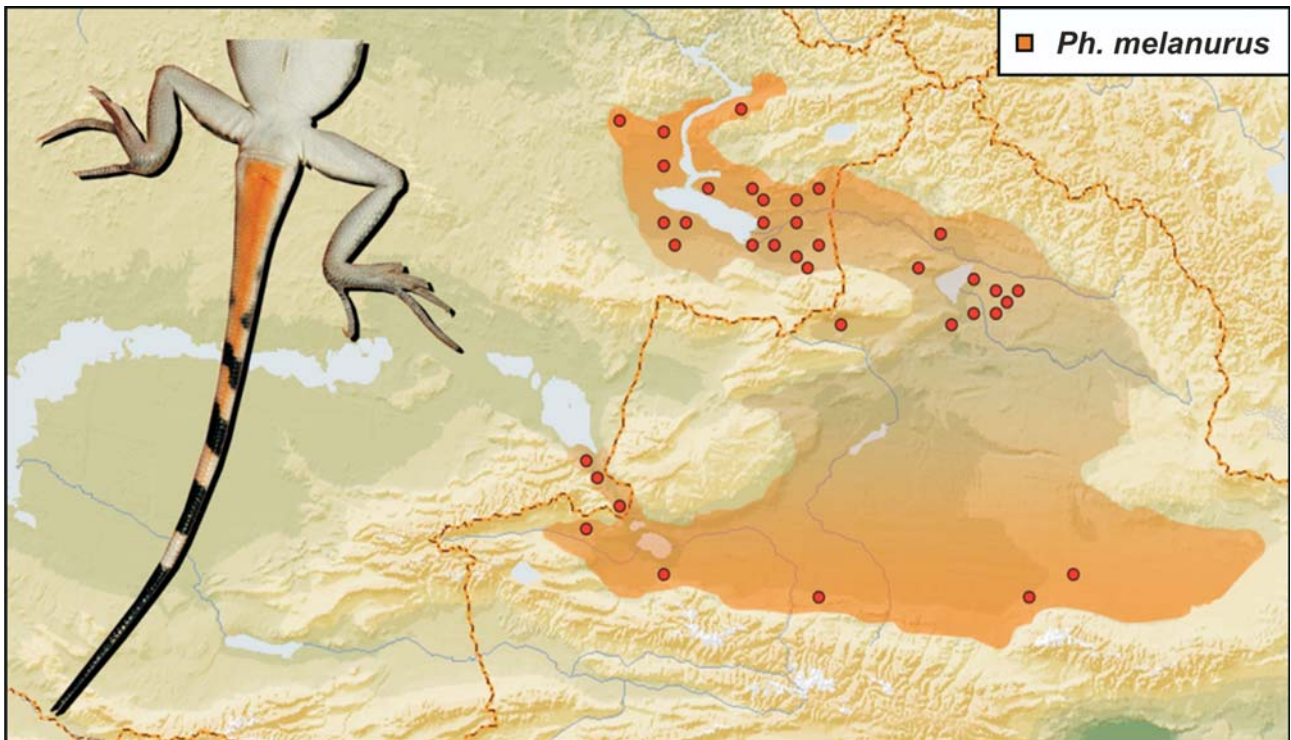


Рис. 5. Современное распространение и диагностический признак (окраска вентральной стороны хвоста молодых особей) *Ph. melanurus*
Fig. 5. Modern distribution and a diagnostic feature (coloration of the ventral side of the tail of young individuals) of *Ph. melanurus*

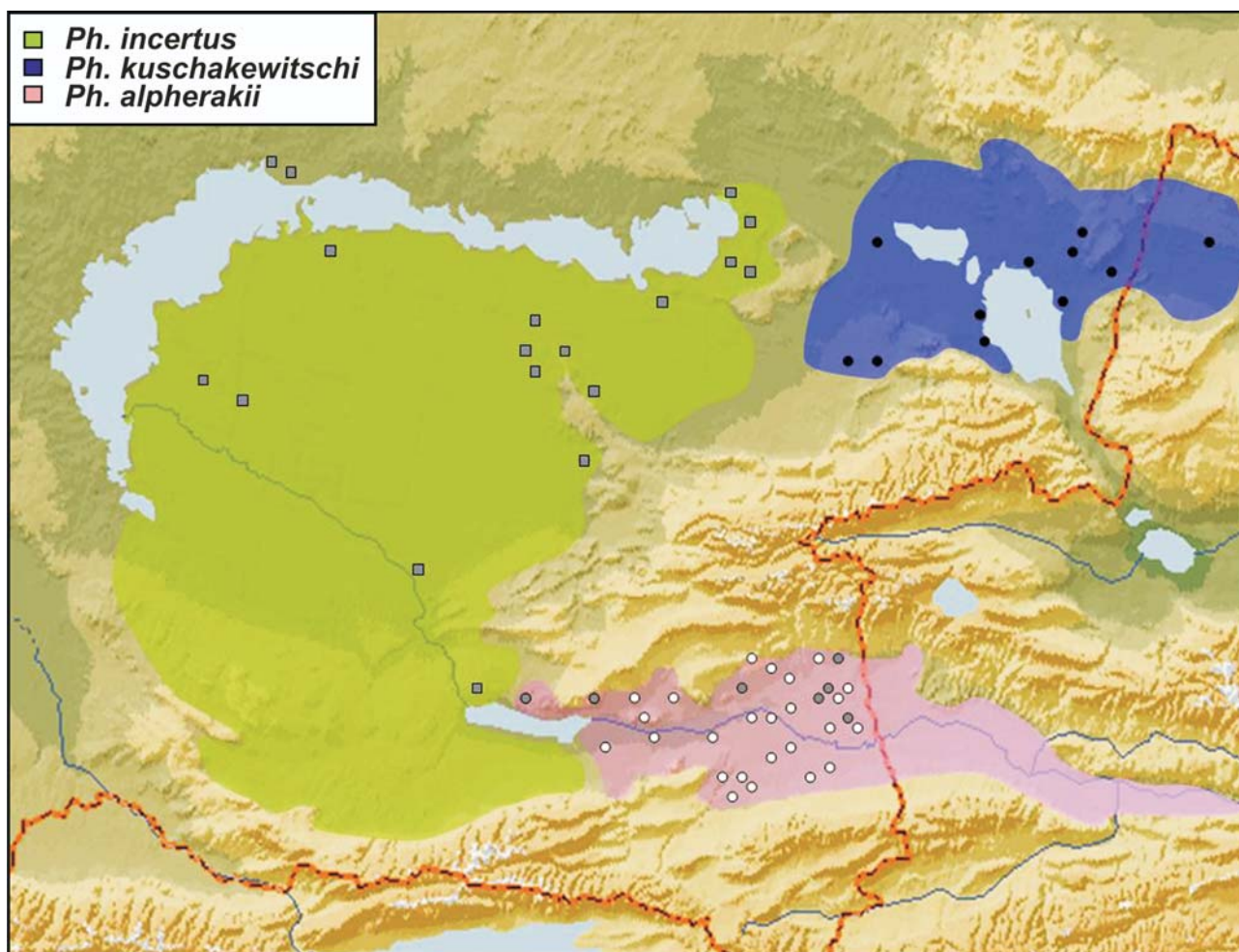


Рис. 6. Современное распространение *Ph. kuschakewitschi* (черные точки), *Ph. incertus* (серые квадраты) и *Ph. alpherakii* (белые точки). Серые точки на территории ареала *Ph. alpherakii* обозначают локалитеты, где обнаружены морфологические *Ph. alpherakii* с мтДНК *Ph. incertus*

Fig. 6. Modern distribution of *Ph. kuschakewitschi* (black dots), *Ph. incertus* (gray squares) and *Ph. alpherakii* (white dots). Gray dots in the *Ph. alpherakii* area denote the localities where morphological *Ph. alpherakii* with mtDNA of *Ph. incertus* were found

Таблица 4. NET-дистанции по последовательностям фрагмента гена *COI* (%), над диагональю – значение ошибки
Table 4. NET distances for sequences of a fragment of the *COI* gene (%), standard error estimates are shown above the diagonal

Вид		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ph. g. guttatus</i>	1		0.26	0.23	0.81	0.72	0.92	0.80	0.83	0.91
<i>Ph. g. kalmykus</i>	2	0.53		0.36	0.83	0.74	0.90	0.76	0.82	0.89
<i>Ph. g. salsatus</i>	3	0.40	0.90		0.87	0.81	1.05	0.92	0.91	1.02
<i>Ph. moltschanovi</i>	4	4.36	4.45	4.48		0.85	1.12	0.98	1.05	0.99
<i>Ph. alpherakii</i>	5	4.21	4.17	4.54	5.74		0.88	0.79	0.79	0.88
<i>Ph. incertus</i>	6	6.19	6.18	6.68	7.30	6.27		0.74	0.82	0.84
<i>Ph. kuschakewitschi</i>	7	4.74	4.31	5.35	6.54	4.56	4.05		0.73	0.83
<i>Ph. melanurus 1</i>	8	5.23	5.19	5.36	6.66	4.98	4.48	3.92		0.64
<i>Ph. melanurus 2</i>	9	5.40	5.32	5.66	5.72	5.51	4.34	4.38	2.48	

Табл. 5. Средние некорректированные *p*-дистанции по последовательностям фрагмента гена *COI* (%); под диагональю – средние между группами, по диагонали – средняя дистанция внутри группы, над диагональю – значение ошибки для средних *p*-дистанций между группами

Table 5. Mean uncorrected *p*-distances for sequences of a fragment of the *COI* gene (%); the values below the diagonal correspond to the average uncorrected *p*-distances between groups, those on the diagonal correspond to the average uncorrected in-group *p*-distances, standard error estimates are shown above the diagonal

Вид		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ph. g. guttatus</i>	1	0.41	0.28	0.24	–	0.81	0.76	0.94	0.81	0.91	0.83
<i>Ph. g. kalmykus</i>	2	0.73	–	0.37	–	0.81	0.76	0.91	0.77	0.89	0.81
<i>Ph. g. salsatus</i>	3	0.60	0.90	0.0	–	0.87	0.82	1.04	0.91	1.00	0.90
<i>Ph. guttatus</i> (вкл. <i>Ph. g. salsatus</i> и <i>Ph. g. kalmykus</i>)	4	–	–	–	0.51	1.03	0.96	1.20	1.11	1.12	1.13
<i>Ph. moltschanovi</i>	5	5.04	4.93	4.95	4.59	0.96	0.89	1.14	1.00	0.99	1.05
<i>Ph. alpherakii</i>	6	4.88	4.63	5.00	4.56	6.68	0.93	0.94	0.83	0.90	0.83
<i>Ph. incertus</i>	7	6.81	6.60	7.10	6.54	8.20	7.15	0.85	0.76	0.83	0.82
<i>Ph. kuschakewitschi</i>	8	5.18	4.55	5.59	5.55	7.26	5.26	4.72	0.49	0.86	0.75
<i>Ph. melanurus 1</i>	9	5.68	5.39	5.73	5.21	6.27	6.04	4.83	4.69	0.14	0.64
<i>Ph. melanurus 2</i>	10	5.51	5.26	5.43	5.46	7.21	5.51	4.97	4.23	2.62	0.14

Встречаемость основного диагностического признака (2 – 4 темные поперечные полосы на вентральной стороне хвоста) также варьирует от 2.08 до 15.38% в разных популяциях *Ph. kuschakewitschi* и от 71.17 до 80.95% – у *Ph. incertus*. Однако учет половозрастных особенностей и деталей рисунка позволяет повысить диагностическую ценность признаков как у этих, так и у других таксонов изучаемого комплекса (см. рис. 2).

В качестве валидного таксона *Ph. g. incertus* был применен П. В. Терентьевым и С. А. Черновым (1936, с. 46) для популяций из Восточного Казахстана и Северо-Восточного Узбекистана (на восток от Каратау). Круглоголовки-вертихвостки из Узбекистана (окрестности Ташкента, Ходжента и Каратау) известны по коллекционным материалам (№ R-7816, 12901, 12902 ZMMU; 4902, 5024, 5029 ZISP и 4903 ZISP соответственно), но в настоящее время отсутствуют в данном регионе. История появления этих коллекций в музеях подробно была описана ранее (Дунаев, 2009). По всей видимости, ареал таксона был заметно шире, но фрагментировался и сократился сначала в связи с геоморфологическими трансформациями территории, а потом и под влиянием антропогенного изменения ландшафтов.

Ph. incertus с *Ph. moltschanovi* сближают некоторые признаки рисунка спины (Дунаев, 2009). В то же время ряд популяций, морфологически относимых к *Ph. alpherakii*, обладают митотипом, характерным для *Ph. incertus* (ZMMU R-12179, 12333, 12666, 12673, 12674, 12769, 13086) (см. рис. 4, 6). Последний феномен объясняется, видимо, проникновением *Ph. incertus* по правому берегу р. Или в Илийскую котловину и гибридизацией этих таксонов в прошлом, когда в результате меан-

дрирования р. Или формировались огромные песчаные массивы (Стародубцев, Богданец, 2010), интенсивность накопления которых до сих пор достигает 11 млн т ежегодно (Стародубцев, 1985; Starodubtsev et al., 2004), игравшие роль зоогеографических мостов.

Ph. moltschanovi распространен, возможно, не только в районе Бельтау (Узбекистан, Юго-Восточный Арал). Согласно результатам наших исследований, полученных на основе анализа генетических последовательностей фрагмента гена *COI*, бельтауские и восточноаральские популяции (R-12776 ZMMU: Северо-Восточный Арал: Аральск) объединяются в одну кладу и принадлежат к одному таксону – *Ph. moltschanovi* (см. рис. 4), что, вероятно, также явилось следствием гибридизации территориально близких форм. Встречаемость одного из основных диагностических признаков (см. табл. 2: 18) варьирует в разных популяциях *Ph. moltschanovi* от 68.75 до 77.50%.

Генетические исследования не подтверждают подвидовой статус *Ph. g. kalmykus*, который встречается не только в Калмыкии, но и в сопредельных правокумских песках Ставрополя (см. рис. 4, R-12766 ZMMU) и других территориях Предкавказья. Средние некорректированные *p*-дистанции между особями *Ph. g. guttatus* колеблются около 0.41%, а между *Ph. g. kalmykus* и прочими особями *Ph. guttatus* – около 0.6 – 0.9%, т. е. незначительно выше (см. табл. 5). Морфологические признаки также не позволяют достоверно дифференцировать его от номинативного подвида (см. табл. 2).

Несмотря на крайне низкий уровень генетической обособленности *Ph. guttatus salsatus* (см. рис. 3, табл. 4, 5), морфологическая изоляция этого

таксона оказывается значительной. Распространение *Ph. guttatus salsatus* почти не изучено. До недавнего времени этот таксон был известен лишь по типовым материалам (Голубев и др., 1995) из солончака Казахлышор (=Гызыклышор, Северная Туркмения) под чинком Устюрта (R-6918, 6919, 7936 ZMMU, SR-3643 [RE-21/1-5] IZANU). В 2007 г. туркменские зоологи обнаружили этот вид на возвышенности Капланкыр (вблизи впадины Карашор) и на севере солончака Узыншор, отодвинув границу его ареала на 65–70 км к юго-востоку от типового локалитета (Шаммаков, Атаев, 2007). В 2012 и 2017 гг. узбекские зоологи казахлышорскую круглоголовку нашли и на Северо-Восточном Устюрте (Абдураупов и др., 2015; Дуйсебаева и др., 2017; Нуриджанов и др., 2019).

Находки *Ph. guttatus* с территории Устюрта были известны давно. Однако материалы А. А. Кейзерлинга 1842 г. (№ 4958 ZISP) не подкрепляются экспедиционными маршрутами исследователя: не удается найти указаний о поездках А. А. Кейзерлинга или его коллег южнее 51° с. ш. (Райков, 1959 и др.), где и расположен Устюрт, хотя путь их исследований в этом регионе доподлинно не известен. Вместе с тем, Д. Д. Букинич, вполне вероятно, собрал коллекции (R-2105 ZMMU) именно на Северо-Восточном Устюрте, где он достоверно экскурсировал, хотя и годом позже (в 1915 г.) указанного в этикетках срока (Голубев и др., 1995). Давняя фиксация коллекционных образцов не позволяет однозначно установить наличие главного диагностического признака (розовых подмышечных пятен), хотя по многим другим показателям эти ящерицы близки к *Ph. guttatus salsatus*. В случае добавления материалов Д. Д. Букинича к исследованным нами выборкам *Ph. guttatus salsatus* существенно меняется встречаемость лишь одного из диагностических признаков (см. табл. 2: 8 – с 12.50 до 50.00%), в то время как остальные остаются почти на том же уровне (см. табл. 2: 9 – с 12.50 до 7.14%, 10 – с 75.00 до 78.57%).

Западнее Устюрта (Мангышлак) в 1874 г. путешествовал В. Е. Яковлев, но собранные им круглоголовки (№ 5032 ZISP) относятся к номинативному подвиду. Остальные же причисляемые к *Ph. guttatus* материалы, в частности из района Чарджоу (=Чарджуй, Чарджев, Туркменобад), в действительности принадлежат *Ph. ocellatus* (= *Ph. reticulatus*): № 15590 ZISP (сборы В. Лаздина 19.04.1916 [дата ошибочна, материалы относятся к 1915 г.]), R-2697 ZMMU (сборы Н. Н. Бобринского 30.03.1914).

Определительная таблица таксонов *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*)

- 1 (2) Подхвостье сеголеток от хромово-оранжевого (*aurantiacus*) до оранжево-красного (*aurantiaco-ruber*); взрослые особи имеют сплошное почернение нижней стороны головы, груди и части брюха (наиболее интенсивно выражено у самцов); подбородочный щиток обычно трапецевидной или овальной формы, снизу (между нижнечелюстными щитками) его касаются, как правило, две или более чешуи и/или передний нижнечелюстной щиток заметно мельче соседнего нижнечелюстного – *Ph. melanurus* (Восточный Казахстан: Зайсанская и Алакольская котловины, Китай: Синдзян-Уйгурский АО).
- 2 (1) Подхвостье сеголеток без оранжевых оттенков: белое, желтоватое (*flavidus*), лимонно-желтое (*citrinus*) или желтоваторыжее (*flavido-rufus*, *rufescens*); брюхо и грудь белые, нижняя сторона головы белая, иногда с редким и мелким серым крапом или «мраморным» рисунком; подбородочный щиток, как правило, трех- или пятиугольный, с клиновидной вершиной, снизу его касается обычно одна чешуйка и (или только) передние нижнечелюстные щитки, размер которых сопоставим или заметно крупнее соседних нижнечелюстных 3.
- 3 (5) Ящерицы обладают розовыми (*auranticoroseus*, *roseolo-lilacinus*, *roseolo-violaceus*) подмышечными пятнами, иногда с голубоватым (бледно-сиреневым – *caeruleus*, *plumbeus*, *pallido-syringeus*) обрамлением сверху; верхненосовой щиток один, его ширина (расстояние между боковыми краями) обычно заметно меньше ширины нижненосового щитка 5.
- 4 (3) Розовые подмышечные пятна отсутствуют; верхненосовых щитков два (реже три), а если один, то его ширина, как правило, почти соответствует ширине нижнечелюстного щитка 7.
- 5 (6) Дистальная часть хвоста молодых особей снизу белая, взрослые ящерицы имеют по 3-4 (5) черных пятна (поперечные полосы) на нижней стороне хвоста; длина верхненосового щитка (между его верхним и нижним краями) бобовидной формы (с закругленными боковыми краями) равна или

меньше диаметра ноздри; ширина подбородочного щитка по внешнему краю, как правило, равна ширине 2-3 верхнегубных щитков над ним – *Ph. alpherakii* (Восточный Казахстан: Илийская котловина от Капчагая до Хоргоса, Западный Китай: Кульджинская равнина).

- 6 (5) Дистальная часть хвоста молодых особей снизу черная, взрослые ящерицы имеют по 0 – 2 (3) серых (часто слабо выраженных) пятен (поперечных полос) на нижней стороне хвоста; длина верхнеустьевых щитков, постепенно суживающегося (заостряющегося) к внешнему краю, как правило, больше диаметра ноздри; ширина подбородочного щитка по внешнему краю обычно равна ширине межчелюстного или 1.5 верхнегубных щитков над подбородочным – *Ph. guttatus salsatus* (Северная Туркмения: Капланкыр, Казахлышор, Узыншор; Узбекистан: Устюрт).
- 7 (8) Чешуи по бокам затылочной области обычно мелкие, по размеру сопоставимы с центрально-спинными (в середине хребта); у многих особей популяции хорошо выражена сплошная продольная белая полоса по середине хвоста сверху; длина хвоста взрослых самок 60 – 75 мм 9.
- 8 (7) Группа чешуй на боках затылочной области, как правило, заметно крупнее центрально-спинных; сплошная белая полоса вдоль хвоста сверху отсутствует (заметна лишь в области темных поперечных хвостовых полос), длина хвоста взрослых самок до 60 (крайне редко до 65) мм 11.
- 9 (10) Центрально-спинные чешуи крупнее соседних спинно-боковых; у самок и молодых особей вентральная часть хвоста, как правило, с 5 – 7 темными сплошными или разорванными в проксимальной части поперечными полосками (почернение дистального участка хвоста не учитывается); продольная белая полоса, расположенная сверху хвоста, часто сплошная и широкая (не нитевидная); подбородочного (центрального нижнечелюстного) щитка обычно касается три верхнегубных – *Ph. kuschakewitschi* (Восточный Казахстан: Алакольская котловина; Западный Китай: Эмельская [Эминская] долина).
- 10 (9) Центрально-спинные чешуи одинаковы по размеру с соседними спинно-боковыми; у самок и молодых особей вентральная часть

хвоста обычно с 3-4 темными сплошными или разорванными в проксимальной части поперечными полосками (почернение дистального участка хвоста не учитывается); продольная белая полоса сверху хвоста не редко пунктирная или отсутствует (если сплошная, то обычно тонкая, нитевидная); подбородочного (центрального нижнечелюстного) щитка, как правило, касается два верхнегубных – *Ph. incertus* (Восточный Казахстан: Северный и Восточный Балхаш, Семиречье, Илийская котловина до Капчагая).

- 11(12) От центрального верхнегубного щитка до уровня нижнеустьевых (иногда и выше – между нижнеустьевыми) расположен ряд из 2-3 расширенных чешуй, по спинной стороне (от шеи до тазовой области) обычно находится 6-7 пар черных пятен – *Ph. g. moltschanovi* (Узбекистан: Каракалпакия, Бельтау; предположительно и Казахстан: Восточный Арал).
- 12(11) Над центральным верхнегубным щитком расширенные чешуи отсутствуют, по спинной стороне черные пятна отсутствуют или заметны лишь три пары серых пятен (часто поперечно вытянутых), окантованных черной линией – *Ph. guttatus guttatus* (Южная Россия, Западный и Центральный Казахстан, включая Приаралье и часть Зааралья).

Благодарности

Авторы благодарны коллегам, принимавшим участие в полевой работе, сборе материала и обсуждении результатов, сборщикам и посредникам в получении материалов, использованных в работе, а также лицам, помогавшим в доступе к коллекциям: Н. Б. Ананьевой, К. Д. Мильто, М. В. Голубеву, В. Ф. Орловой, Т. Н. Дуйсебаевой, М. А. Чириковой, О. В. Белялову, Ю. А. Зиме, Е. Н. Гниденко, П. В. Сорокину, М. Е. Черняховскому. Авторы признательны А. Б. Борисенко, Н. В. Ивановой и П. Д. Н. Эберу за помощь в получении последовательностей COI.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00050) и по теме НИР Зоологического музея Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова № АААА-А16-116021660077-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдураунов Т. В., Пестов М. В., Нуриджанов А. С., Царук О. И., Киришей Т. 2015. Предварительный обзор современной герпетофауны Южной части Каракалпакского Устюрта // Биологические и структурно-функциональные основы изучения и сохранения биоразнообразия Узбекистан : материалы респ. науч. конф. Ташкент : Ин-т генофонда растительного и животного мира АН Узбекистана. С. 17 – 22.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. 1998. Энциклопедия природы России. Земноводные и пресмыкающиеся. М. : АБФ. 576 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение. 415 с.
- Бедряга Я. В. 1907. Земноводные и пресмыкающиеся // Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. Зоологический. СПб. : Императ. Академия наук. Т. 3, ч. 1, вып. 2. С. 134 – 278.
- Бондарцев А. С. 1954. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М. ; Л.: Изд-во АН СССР. 28 с.
- Голубев М. Л. 1989. Три спорных вопроса систематики и номенклатуры круглголовок фауны СССР (*Phrynocephalus*, Agamidae) // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 7-й Всесоюз. герпетол. конф. Киев : Наук. думка. С. 44 – 45.
- Голубев М. Л., Горелов Ю. К., Дунаев Е. А., Котенко Т. И. 1995. О находке круглголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus* (Gmel.) (Sauria, Agamidae) в Туркмении и ее таксономическом статусе // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100, вып. 3. С. 31 – 39.
- Джуркашев Т. Н. 1972. Антропогенная история Балхаш-Алакольской впадины. Алма-Ата : Наука КазССР. 126 с.
- Дуйсебаева Т. Н., Нуриджанов Д. А., Плахов К. Н., Шестопал А. А., Чирикова М. А. 2017. Редкие ящерицы Арало-Каспийского водораздела // Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна : материалы II междунар. конф., посвящ. памяти выдающегося натуралиста и путешественника Николая Алексеевича Зарудного. Оренбург : Университет. С. 184 – 189.
- Дунаев Е. А. 2009. Систематика и палеогеография : концептуальный синтез на примере *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) (Reptilia: Agamidae) // Эволюция и систематика : Ламарк и Дарвин в современных исследованиях : сб. тр. Зоол. музея МГУ. М. : Изд-во МГУ. Т. 50. С. 275 – 298.
- Лихнова О. П. 1992. Биохимический полиморфизм, систематика и филогения ящериц рода *Phrynocephalus* (Agamidae, Reptilia) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Назаров Р. А., Поярко Н. А. 2013. Таксономическая ревизия рода *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev, 1984 (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) с описанием нового вида из Средней Азии // Зоол. журн. Т. 92, № 11. С. 1312 – 1332.
- Никольский А. М. 1915. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 1. Chelonia и Sauria // Фауна России и сопредельных стран. Пг. : Императ. Академия наук. С. 139.
- Нуриджанов Д. А., Абдураунов Т. В., Грицына М. А. 2019. Результаты герпетологических исследований южной и центральной частей плато Устюрт и Сарыкамьшской котловины (Республика Узбекистан) // Вестн. Тюм. гос. ун-та. Экология и природопользование. Т. 5, № 1. С. 74 – 99.
- Райков Б. Е. 1959. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина : материалы к истории эволюционной идеи в России. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. Т. IV. 627 с.
- Соловьева Е. Н., Поярко Н. А., Дунаев Е. А., Дуйсебаева Т. Н., Банникова А. А. 2011. Молекулярная дифференциация и систематика надвидового комплекса такырной круглголовки *Phrynocephalus* superspecies *helioscopus* (Pallas, 1771) (Reptilia : Agamidae) // Генетика. Т. 47, № 7. С. 952 – 967.
- Соловьева Е. Н., Дунаев Е. А., Поярко Н. А. 2012. Подвидовая систематика комплекса такырной круглголовки (*Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771)) (Squamata, Agamidae) // Зоол. журн. Т. 91, № 11. С. 1 – 20.
- Соловьева Е. Н., Поярко Н. А., Дунаев Е. А., Назаров Р. А., Лебедев В. С., Банникова А. А. 2014. Филогенетические связи и внутривидовая систематика круглголовок *Phrynocephalus* (Reptilia, Squamata, Agamidae) по данным анализа генов митохондриальной ДНК // Докл. РАН. Т. 455, № 4. С. 484 – 489.
- Стародубцев В. М. 1985. Влияние орошения на мелиоративные качества речного стока. Алма-Ата : Наука КазССР. 168 с.
- Стародубцев В. М., Богданец В. А. 2010. Формирование новой дельты р. Или в Капчагайском водохранилище // Аридные экосистемы. Т. 16, № 4. С. 25 – 29.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1936. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М. : Учпедгиз. 96 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1940. Определитель пресмыкающихся и земноводных фауны СССР. Л. : Учпедгиз. 184 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. Л. : Сов. наука. 340 с.
- Чернов С. А. 1948. Пресмыкающиеся – Reptilia // Животный мир СССР. Т. 2. Зона пустынь. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. С. 127 – 161.
- Чернов С. А. 1959. Фауна Таджикской ССР. Т. 17. Пресмыкающиеся // Тр. Ин-та зоологии и пара-

- зитологии им. акад. Е. Н. Павловского. Сталинобад. Т. 98. 204 с.
- Шаммаков С., Атаев К. 2007. Новые места находок круглоголовки-вертихвостки в Северном Туркменистане // Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 54 – 55.
- Шенброт Г. И., Семенов Д. В. 1987. Современное распространение и систематика круглоголовки-вертихвостки – *Phrynocephalus guttatus* (Reptilia, Agamidae) // Зоол. журн. Т. 66, вып. 2. С. 259 – 272.
- Щербак Н. Н. 1973. Актуальные вопросы изучения пресмыкающихся фауны СССР // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 218 – 222.
- Altekar G., Dwarkadas S., Huelsenbeck J. P., Ronquist F. 2004. Parallel Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference // Bioinformatics. Vol. 20, № 3. P. 407 – 415.
- Ananjeva N. B., Tuniyev B. S. 1992. Historical Biogeography of the *Phrynocephalus* Species of the USSR // Asiatic Herpetological Research. Vol. 4. P. 76 – 98.
- Barabanov A. V., Ananjeva N. B. 2007. Catalogue of the Available Scientific Species-group Names for Lizards of the Genus *Phrynocephalus* Kaup, 1825 (Reptilia, Sauria, Agamidae) // Zootaxa. Vol. 1399. P. 1 – 56.
- Burland T. G. 1999. DNASTAR's Lasergene Sequence Analysis Software // Methods in Molecular Biology. Vol. 132. P. 71 – 91.
- Dunayev E. A. 1995. Reviewed description of types of *Phrynocephalus trauchi* Nikolsky, 1899 (Squamata, Agamidae) and materials on the history of its study, distribution, and variability // Russ. J. of Herpetology. Vol. 2, № 2, P. 87 – 94.
- Dunayev E. A., Poyarkov N. A., Matrosova V. A., Solovyeva E. N., Dujsebajeva T. N., Munkhbayar Kh. 2009. Phylogeographic Patterns in *Phrynocephalus guttatus* – *Phrynocephalus versicolor* Species Complex (Reptilia : Agamidae) from Central Asia // 15th European Congress of Herpetology. Kuşadası, Aydın, Turkey.
- Hall T. A. 1999. BioEdit : A User-friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT // Nucleotide. Vol. 41. P. 95 – 98.
- Hartmann T., Geissler P., Poyarkov N.A., Ihlow F., Galoyan E.A., Rödder D., Böhme W. 2013. A New Species of the Genus *Calotes* Cuvier, 1817 (Squamata : Agamidae) from Southern Vietnam // Zootaxa. Vol. 3599, № 3. P. 246 – 260.
- Huelsenbeck J., Ronquist F. 2001. MRBAYES : Bayesian Inference of Phylogenetic Trees // Bioinformatics. Vol. 17, № 8. P. 754 – 755.
- Ivanova N. V., de Waard J., Hebert P. D. N. 2006. An Inexpensive, Automation Friendly Protocol for Recovering High Quality DNA // Molecular Ecology Notes. Vol. 6, iss. 4. P. 998 – 1002.
- Jobb G. 2011. TREEFINDER : March 2011. Available at: <http://www.treefinder.de> (accessed 25 May 2019).
- Melnikov D. A., Fu J., Ananjeva N. B. 2009. On the Systematics, Phylogeography and Hybridization of Toad Agamas *Ph. guttatus-versicolor* Complex // The Sino-Russian Seminar “Study and Conservation of Eurasian Amphibians and Reptiles : Results and Plans of Cooperation”. St. Petersburg : Zoological Institute RAS. P. 33.
- Melville J., Hale J., Mantziou G., Ananjeva N. B., Milto K., Clemann N. 2009. Historical Biogeography, Phylogenetic Relationships and Intraspecific Diversity of Agamid Lizards in the Central Asian Deserts of Kazakhstan and Uzbekistan // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 53, № 1. P. 99 – 112.
- Mezhzherin S., Golubev M. 1993. Allozyme Variation and Genetic Relationships Within the *Phrynocephalus guttatus* Species Group (Sauria : Agamidae) in the Former USSR // Asiatic Herpetological Research. Vol. 5. P. 59 – 64.
- Milto K. D., Barabanov A. V. 2012. A Catalogue of the Agamid and Chamaeleonid Types in the Collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg // Russ. J. of Herpetology. Vol. 19, № 2. P. 155 – 170.
- Murphy R. W., Crawford A. J., Bauer A. M., Che J., Donnellan S. C., Fritz U., Haddad C. F. B., Nagy Z. T., Poyarkov N. A., Vences M., Wang W.-Z., Zhang Y.-P. 2013. Cold Code : The Global Initiative to DNA Barcode Amphibians and Nonavian Reptiles // Molecular Ecology Resources. Vol. 13, № 2. P. 161 – 167.
- Nazarov R. A., Poyarkov N. A., Orlov N. L., Phung T. M., Nguyen T. T., Hoang D. M., Ziegler T. 2012. Two New Cryptic Species of the *Cyrtodactylus irregularis* Complex (Squamata: Gekkonidae) from Southern Vietnam // Zootaxa. Vol. 3302. P. 1 – 24.
- Peters G. 1984. Die Krötenkopffagamen Zentralasiens (Agamidae : *Phrynocephalus*) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Bd. 60, h. 1. S. 23 – 67.
- Rambaut A., Drummond A. J. 2007. Tracer v1.5 // Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees. Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> (accessed 25 May 2019).
- Ronquist F., Huelsenbeck J. Ph. 2003. MrBayes 3 : Bayesian Phylogenetic Inference Under Mixed Models // Bioinformatics. Vol. 19, № 12. P. 1572 – 1574.
- Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. 1989. Molecular Cloning : A Laboratory Manual. Second ed. New York : Cold Spring Harbour Laboratory Press. 385 p.
- Starodubtsev V. M., Fedorenko O. L., Petrenko L. R. 2004. Dams and Environment : Effects on Soils. Kiev : Nora-Druk. 84 p.
- Solovyeva E. N., Lebedev V. S., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Bannikova A. A., Che J., Murphy R. W., Poyarkov N. A. 2018. Cenozoic Aridization in Central Eurasia Shaped Diversification of Toad-headed Agamas (*Phrynocephalus*; Agamidae, Reptilia) // PeerJ. Vol. 6. eP. 4543.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. 2011. MEGA5 : Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. Vol. 28, iss. 10. P. 2731 – 2739.

Образец для цитирования:

Дунаев Е. А., Соловьева Е. Н., Поярков Н. А. 2020. Таксономия, филогения и распространение *Phrynoscephalus* (superspecies *guttatus*) (Reptilia: Agamidae) // Современная герпетология. Т. 20, вып. 1/2. С. 16– 34. DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-16-34>

**Taxonomy, Phylogeny and Distribution
of *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) (Reptilia: Agamidae)**

Evgeniy A. Dunayev, <https://orcid.org/0000-0002-2447-4476>; dunayeve@mail.ru
Evgeniya N. Solovyeva, <https://orcid.org/0000-0001-7564-9187>; anolis@yandex.ru
Nikolay A. Poyarkov, <https://orcid.org/0000-0002-7576-2283>; n.poyarkov@gmail.com

Lomonosov Moscow State University
1-12 Leninskie Gory, Moscow 119234, Russia

Received 26 October 2019, revised 5 December 2019, accepted 9 December 2019

7 qualitative pholidosis characters were revealed, according to which the phylogenetic groups of spotted toad-headed agamas, *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*), reliably differ from each other, and a diagnostic key was designed based thereon for distinguishing representatives of the group. Molecular phylogenetic analysis of a fragment of the *COI* gene of mtDNA confirmed the differentiation of *Ph. melanurus* in two lineages; also *Ph. incertus* and *Ph. kuschakewitschi* stand apart with high supports. The subspecies *Ph. g. kalmykus* on the obtained dendrogram represents a separate lineage close to the nominative subspecies *Ph. g. guttatus*, whereas *Ph. g. salsatus*, by contrast, falls into one clade with *Ph. g. guttatus*.

Keywords: *Phrynocephalus guttatus*, molecular analysis, phylogeny, pholidosis.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-16-34>

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution 4.0 License

Acknowledgements: This work was supported by the Russian Science Foundation (project No. 19-14-00050) and as part of the research topic of the Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University No. AAAA-A16-116021660077-3.

REFERENCES

- Abdaraupov T. V., Pestov M. V., Nuridzhanov A. S., Tsaruk O. I., Kirshey T. Preliminary Survey of Modern Herpetofauna of South Part of Kara-Kalpak Ustyurt. In: *Biological and Structural-Functional Basics of Research and Conservation of Biodiversity of Uzbekistan: Conference materials*. Tashkent, Incnbnen genofonda ras-titel'nogo i zhivotnogo mira AN Uzbekistana Publ., 2015, p. 17–22 (in Russian).
- Ananjeva N. B., Borkin L. J., Darevsky I. S., Orlov N. L. *Amphibians and Reptiles. Encyclopedia of Nature of Russia*. Moscow, ABF Publ., 1998. 576 p. (in Russian).
- Ananjeva N. B., Orlov N. L., Khalikov R. G., Darevsky I. S., Ryabov S. A., Barabanov A. V. *Colored Atlas of the Reptiles of the North Eurasia (Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation Status)*. St. Petersburg, Zool. Institute of RAS Publ., 2004. 232 p. (in Russian).
- Bannikov A. G., Darevsky I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Szczerbak N. N. *Opredelitel zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR* [A Guide of Amphibians and Reptiles of Fauna of USSR]. Moscow, Prosveshchenie Publ., 1977. 415 p. (in Russian).
- Bedyaga Ya. V. *Amphibians and Reptiles. Scientific Results of N. M. Przhevalsky's Travels in Central Asia, Ser. Zoological*. Saint Petersburg, L'academie Impere-riale des Sciences, 1907, vol. III, pt. 1, iss. 2, pp. 134–278 (in Russian).
- Bondartsev A. S. *Shkala cvetov (posobie dlja biologov pri nauchnyh i nauchno-prikladnyh issledovani-jah)* [The Color Scale (A Manual for Biologists in Scientific and Applied Research)]. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1954. 28 p. (in Russian).
- Golubev M. L. Three Controversial Issues of Systematics and Nomenclature of Toad-headed Agamas of the Fauna of the USSR (*Phrynocephalus*, Agamidae). *The Problems of Herpetology: Theses of Communications of 7th Herpetological Conference*. Kiev, Naukova dumka Publ., 1989, p. 44–45 (in Russian).
- Golubev M. L., Gorelov Yu. K., Dunayev E. A., Kotenko T. I. About the Discovery of Spotted Toad-headed Agama *Phrynocephalus guttatus* (Gmel.) (Sauria, Agamidae) in Turkmenistan and its Taxonomic Status. *Bull. of Moscow Society of Naturalists, Biological Ser.*, 1995, vol. 100, iss. 3, p. 31–39 (in Russian).
- Dzhurkashev T. N. *Antropogenovaja istorija Balhash-Alakol'skoj vpadiny* [Anthropogenic History of the Balhash-Alakol Depression]. Almaty, Nauka KazSSR Publ., 1972, 126 p. (in Russian).
- Duysebaeva T. N., Nuridzhanov D. A., Plakhov K. N., Shestopal A. A., Chirikova M. A. Rare lizards of the Aral-Caspian Watershed. *Space-time Dynamics of Biota and*

Ecosystems of the Aral-Caspian Basin: Materials of the II International Conference Dedicated to the Memory of the Outstanding Naturalist and Traveler Nikolai Alekseevich Zarudny. Orenburg, Universitet Publ., 2017, pp. 184–189 (in Russian).

Dunayev E. A. Systematics and Paleogeography: Conceptual Synthesis Using an Example of *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) (Reptilia: Agamidae). *Evolution and Systematics: Lamarck and Darwin in Modern Research: Proceedings of the Zoological Museum of Moscow State University*, 2009, vol. 50, pp. 275–298 (in Russian).

Likhnova O. P. *Biokhimičeskii polimorfizm, sistematika i filogeniia iashcherits roda Phrynocephalus (Agamidae, Reptilia)* [Biochemical Polymorphism, Systematics and Phylogeny of Lizards of the Genus *Phrynocephalus* (Agamidae, Reptilia)]. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 1992. 24 p. (in Russian).

Nazarov R. A., Poyarkov N. A. Taxonomic Revision of the Genus *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev, 1984 (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) with a Description of a New Species from Central Asia. *Zoologicheskii zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 11, p. 1312–1332 (in Russian).

Nikolsky A. M. Reptiles (Reptilia). Vol. 1. Chelonia et Sauria. *Faune de la Russie et des Pays Limitrophes*. Petrograd, L'academie Imperiale des Sciences, 1915, pp. 139 (in Russian).

Nuridzhanov D. A., Abduraupov T. V., Gritsyna M. A. The Results of Herpetological Studies of the Southern and Central Parts of the Ustyurt Plateau and the Sarykamysh Basin (Republic of Uzbekistan). *Bulletin of the Tyumen State University, Ser. Ecology and Nature Management*, 2019, vol. 5, no. 1, pp. 74–99 (in Russian).

Raykov B. E. *Russian Evolutionary Biologists Before Darwin: Materials on the History of the Evolutionary Idea in Russia*. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1959, vol. IV. 627 p. (in Russian).

Solovyeva E. N., Poyarkov N. A., Dunayev E. A., Dujsebajeva T. N., Bannikova A. A. Molecular Differentiation and Taxonomy of the Sunwatcher Toad Headed Agama Species complex *Phrynocephalus* Superspecies *helioscopus* (Pallas, 1771) (Reptilia: Agamidae). *Russian J. of Genetics*, 2011, vol. 47, no. 7, pp. 842–856.

Solovyeva E. N., Dunayev E. A., Poyarkov N. A. Interspecific Taxonomy of Sunwatcher Toad Head Agama Species Complex (*Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771)) (Squamata, Agamidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 91, no. 11, pp. 1–20 (in Russian).

Solovyeva E. N., Poyarkov N. A., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Lebedev V. S., Bannikova A. A. Phylogenetic Relationships and Subgeneric Taxonomy of Toad Headed Agamas *Phrynocephalus* (Reptilia, Squamata, Agamidae) as Determined by Mitochondrial DNA Sequencing. *Doklady Biological Sciences*, 2014, vol. 455, pp. 119–124.

Starodubtsev V. M. *Vliianie orosheniia na meliorativnye kachestva rechnogo stoka* [The Impact of Irrigation on the Reclamation Quality of River Flow]. Alma-Ata, Nauka KazSSR Publ., 1985. 168 p. (in Russian).

Starodubtsev V. M., Bogdanets V. A. Formation of a New Ili River Delta in the Kapchagai Reservoir. *Arid ecosystems*, 2010, vol. 16, no. 4, pp. 25–29 (in Russian).

Terentyev P. V., Chernov S. A. *Kratkii opredelitel' zemnovodnykh i presmykaiushchikhsia SSSR* [A Brief Guide to Amphibians and Reptiles of the USSR]. Moscow, Uchpedgiz Publ., 1936. 96 p. (in Russian).

Terentyev P. V., Chernov S. A. *Opredelitel' presmykaiushchikhsia i zemnovodnykh fauny SSSR* [A Guide to Amphibians and Reptiles of the USSR]. Moscow, Uchpedgiz Publ., 1940. 184 p. (in Russian).

Terentyev P. V., Chernov S. A. *Opredelitel' presmykaiushchikhsia i zemnovodnykh* [A Guide to Amphibians and Reptiles]. Leningrad, Sovetskaya nauka Publ., 1949. 340 p. (in Russian).

Chernov S. A. Reptiles – Reptilia. *Zhivotnyi mir SSSR. T. 2. Zona pustyn'* [Fauna of the USSR. Vol. 2: Desert Zone]. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1948, pp. 127–161 (in Russian).

Chernov S. A. Fauna of the Tajik SSR, vol. 17: Reptiles. *Writings of the Institute of Zoology and Parasitology named after academician E. N. Pavlovsky*, 1959, vol. 98. 204 p. (in Russian).

Shammakov S., Ataev K. New Findings of the Spotted Toad-headed Agama in Northern Turkmenistan. *Problems of Desert Development*, 2007, no. 1, p. 54–55 (in Russian).

Shenbrot G. I., Semenov D. V. Modern Distribution and Taxonomy of Spotted Toad-headed Agama – *Phrynocephalus guttatus* (Reptilia, Agamidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 1987, vol. 66, no. 2, pp. 259–272 (in Russian).

Scherbak N. N. Actual Problems of Studying Reptiles of the USSR. *The Problems of Herpetology: Abstracts of III All-Soyuz Herpetological Conference*. Leningrad, Nauka Publ., 1973, pp. 218–222 (in Russian).

Altekar G., Dwarkadas S., Huelsenbeck J. P., Ronquist F. Parallel Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics*, 2004, vol. 20, no. 3, pp. 407–415.

Ananjeva N. B., Tuniyev B. S. Historical Biogeography of the *Phrynocephalus* Species of the USSR. *Asiatic Herpetological Research*, 1992, vol. 4, pp. 76–98.

Barabanov A. V., Ananjeva N. B. Catalogue of the Available Scientific Species-group Names for Lizards of the Genus *Phrynocephalus* Kaup, 1825 (Reptilia, Sauria, Agamidae). *Zootaxa*, 2007, vol. 1399, pp. 1–56.

Burland T. G. DNASTAR's Lasergene Sequence Analysis Software. *Methods in Molecular Biology*, 1999, vol. 132, pp. 71–91.

Dunayev E. A. Reviewed description of types of *Phrynocephalus trauchi* Nikolsky, 1899 (Squamata, Agamidae) and materials on the history of its study, distribution, and variability. *Russian J. of Herpetology*, 1995, vol. 2, no. 2, pp. 87–94.

Dunayev E. A., Poyarkov N. A., Matrosova V. A., Solovyeva E. N., Dujsebajeva T. N., Munkhbayar Kh. Phylogeographic Patterns in *Phrynocephalus guttatus* – *Phrynocephalus versicolor* Species Complex (Reptilia:

- Agamidae) from Central Asia. *15th European Congress of Herpetology*. Kuşadası, Aydın, Turkey, 2009.
- Hall T. A. BioEdit: A User-friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. *Nucleotide*, 1999, vol. 41, pp. 95–98.
- Hartmann T., Geissler P., Poyarkov N.A., Ihlow F., Galoyan E.A., Rödder D., Böhme W. A New Species of the Genus *Calotes* Cuvier, 1817 (Squamata: Agamidae) from Southern Vietnam. *Zootaxa*, 2013, vol. 3599, no. 3, pp. 246–260.
- Huelsenbeck J., Ronquist F. MRBAYES: Bayesian Inference of Phylogenetic Trees. *Bioinformatics*, 2001, vol. 17, no. 8, pp. 754–755.
- Ivanova N. V., de Waard J., Hebert P. D. N. An Inexpensive, Automation Friendly Protocol for Recovering High Quality DNA. *Molecular Ecology Notes*, 2006, vol. 6, iss. 4, pp. 998–1002.
- Jobb G. *TREEFINDER: March 2011*. Available at: <http://www.treefinder.de> (accessed 25 May 2019).
- Melnikov D. A., Fu J., Ananjeva N. B. On the Systematics, Phylogeography and Hybridization of Toad Agamas *Ph. guttatus-versicolor* Complex. In: *The Sino-Russian Seminar “Study and Conservation of Eurasian Amphibians and Reptiles: Results and Plans of Cooperation”*. St. Petersburg, Zoological Institute RAS Publ., 2009, pp. 33.
- Melvill J., Hale J., Mantziou G., Ananjeva N. B., Milto K., Clemann N. Historical Biogeography, Phylogenetic Relationships and Intraspecific Diversity of Agamid Lizards in the Central Asian Deserts of Kazakhstan and Uzbekistan. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, vol. 53, no. 1, pp. 99–112.
- Mezhzherin S., Golubev M. Allozyme Variation and Genetic Relationships Within the *Phrynocephalus guttatus* Species Group (Sauria: Agamidae) in the Former USSR. *Asiatic Herpetological Research*, 1993, vol. 5, pp. 59–64.
- Milto K. D., Barabanov A. V. A Catalogue of the Agamid and Chamaeleonid Types in the Collection of the Collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg. *Russian J. of Herpetology*, 2012, vol. 19, no. 2, pp. 155–170.
- Murphy R. W., Crawford A. J., Bauer A. M., Che J., Donnellan S. C., Fritz U., Haddad C. F. B., Nagy Z. T., Poyarkov N. A., Vences M., Wang W.-Z., Zhang Y.-P. Cold Code: The Global Initiative to DNA Barcode Amphibians and Nonavian Reptiles. *Molecular Ecology Resources*, 2013, vol. 13, no. 2, pp. 161–167.
- Nazarov R. A., Poyarkov N. A., Orlov N. L., Phung T. M., Nguyen T. T., Hoang D. M., Ziegler T. Two New Cryptic Species of the *Cyrtodactylus irregularis* Complex (Squamata: Gekkonidae) from Southern Vietnam. *Zootaxa*, 2012, vol. 3302, pp. 1–24.
- Peters G. Die Krötenkopffagamen Zentralasiens (Agamidae: *Phrynocephalus*). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 1984, Bd. 60, H. 1, S. 23–67.
- Rambaut A., Drummond A. J. Tracer v1.5. *Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees*, 2007. Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> (accessed 25 May 2019).
- Ronquist F., Huelsenbeck J. Ph. MrBayes 3: Bayesian Phylogenetic Inference Under Mixed Models. *Bioinformatics*, 2003, vol. 19, no. 12, pp. 1572–1574.
- Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Second ed. New York, Cold Spring Harbour Laboratory Press, 1989. 385 p.
- Starodubtsev V. M., Fedorenko O. L., Petrenko L. R. *Dams and Environment: Effects on Soils*. Kiev, Nora-Druk, 2004. 84 p.
- Solovyeva E. N., Lebedev V. S., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Bannikova A. A., Che J., Murphy R. W., Poyarkov N. A. Cenozoic Aridization in Central Eurasia Shaped Diversification of Toad-headed Agamas (*Phrynocephalus*; Agamidae, Reptilia). *PeerJ*, 2018, vol. 6, ep. 4543.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, 2011, vol. 28, iss. 10, pp. 2731–2739.

Cite this article as:

Dunayev E. A., Solovyeva E. N., Poyarkov N. A. Taxonomy, Phylogeny and Distribution of *Phrynocephalus* (super-species *guttatus*) (Reptilia: Agamidae). *Current Studies in Herpetology*, 2020, vol. 20, iss. 1–2, pp. 16–34 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-16-34>
