

Оригинальная статья

УДК 591.525(598.112.3)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-52-63>

СПЕЦИФИЧНОСТЬ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ КРАЕВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НОМИНАТИВНОГО ПОДВИДА УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*) (AGAMIDAE, REPTILIA)

Г. В. Полынова , О. Е. Полынова

Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы
Россия, 117198, г. Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6

Поступила в редакцию 31.03.2023 г., после доработки 14.09.2023 г., принята 24.09.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

Аннотация. Рассматривается вероятность проявления правила Фостера, или островного эффекта, у популяции номинативного подвида ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776), обитающей на изолированном песчаном массиве Сарыкум, Дагестан. Материал по морфометрическим данным, длине тела и длине хвоста, собран в двух точках ареала номинативного подвида. На песчаном массиве Сарыкум представлены данные мая 2021 г. Во второй точке ареала, окрестностях пос. Досанг Астраханской области, данные получены в течение весенних полевых сезонов 2010 – 2014 гг. Обработка материалов показывает, что половозрелые особи популяции на Сарыкуме достоверно мельче ящериц той же возрастной группы из Астраханской области. Анализ опубликованных сведений подтверждает максимально мелкие размеры этой популяции номинативного подвида. Таким образом, популяция ушастой круглоголовки на песчаном массиве Сарыкум может быть примером островного сдвига, при котором крупные животные имеют тенденцию становиться карликами, а мелкие – гигантами. В данном случае мы имеем дело с карликовостью самого крупного вида круглоголовок на изолированной территории песчаного массива Сарыкум. Следует отметить, что неполовозрелые особи популяций не имеют размерных отличий от других популяций ареала, что может свидетельствовать о физиологическом размерном оптимуме этой возрастной группы.

Ключевые слова: ушастая круглоголовка, размеры особей, островной эффект, Сарыкум

Финансирование. Работа выполнена в рамках Программы стратегического академического лидерства Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы.

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по этике Медицинского института Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы (протокол № 4 от 20.01.2022 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Полынова Г. В., Полынова О. Е. Специфичность размерной структуры краевых популяций номинативного подвида ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) (Agamidae, Reptilia) // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 52 – 63. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-52-63>

 Для корреспонденции. Институт экологии Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы.

ORCID и e-mail адреса: Полынова Галина Вячеславовна: <https://orcid.org/0000-0003-0217-5771>, galinapolynova@mail.ru;
Полынова Ольга Евгеньевна: <https://orcid.org/0000-0001-8856-545X>, olgapolynova@yandex.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Ушастая круглоголовка – один из наиболее известных видов отечественной герпетофауны. Согласно Красному списку МСОП (Международный союз охраны природы) вид включает в себя четыре подвида (Dujsebayaeva et al., 2019). Из них в России встречается один, номинативный, *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776, который обитает в Европе от Восточного Предкавказья и юга Астраханской области до Волго-Уральских песков включительно. Второй подвид *Phrynocephalus m. galli* Krassowsky, 1932 отмечается на большей части территории Казахстана и Средней Азии; третий, *Phrynocephalus m. aurantiacocaudatus* Senenov & Shenbrot, 1990, встречается в Восточном Казахстане (восточнее р. Или) (Семенов, Шенброт, 1990), а четвертый – *Phrynocephalus mystaceus khorasanus* Solovyeva et al. 2018 (Solovyeva et al., 2018) обитает в Иране. Кроме того, в 1932 г. Д. М. Красовским была представлена форма *P. m. mystaceus natio dagestanica*, не имеющая таксономического значения, но позже предложенная как самостоятельный подвид *Megalochilus mystaceus dagestanica* Krassowsky, 1932 отдельно выделенного рода *Megalochilus* с единственным видом *Megalochilus mystaceus* (Ананьева, 1986).

На разделение вида на подвиды существует и другая точка зрения. Согласно последним исследованиям по молекулярной филогении рода *Phrynocephalus* (Macey et al., 2018), подвид *Phrynocephalus m. galli* не выделяется, как не выделяется и *M. mystaceus dagestanica*. В этом случае на территории России, а также в Средней Азии и Казахстане все популяции принадлежат к номинативному подвиду.

Ушастая круглоголовка вполне обоснованно внесена в Красные книги почти всех южных территорий России: Дагестана (Красная книга Республики Дагестан, 2020), Калмыкии (Красная книга Калмыкии, 2013), Астраханской области (Красная книга Астраханской области, 2014), Чеченской Республики (Красная книга Чеченской Республики, 2007) и Ставропольского края (Красная книга Ставропольского края, 2002) по категории «редкий или уязвимый вид». Предкавказские популяции ушастой круглоголовки внесены в Красную книгу России (Ананьева, Мазаньева, 2021). В Красном списке МСОП категория статуса – вызывающий наименьшие опасения (Least Concern, LC) (Dujsebayaeva et al., 2019).

Несмотря на высокую популярность среди исследователей, детальных материалов, характеризующих размерные популяционные показатели особей, немного. В основном они все относятся к работам XX в. Наиболее полно описание этой стороны биологии вида дано в работах З. К. Брушко (1995) по Казахстану и З. П. Хонякиной (1965) по Дагестану. В продолжении исследований этих герпетологов мы в рамках изучения экологии популяций собрали материал по размерным характеристикам тела (длина туловища и хвоста) у номинативного подвида ушастой круглоголовки в двух краевых точках его ареала: в районе пос. Досанг Астраханской области и южнее на песчаном массиве Сарыкум в Дагестане. Особый интерес для исследования представляет последняя популяция, живущая в условиях экологического изолята (Полынова, Полынова, 2023). Необходимо также отметить, что в период исследования авторами статьи происходит резкая деградация локальных популяций вида на фоне зарастания песчаных биотопов (Полынова, Полынова, 2021).

Целью нашего исследования являлось выяснение наличия островного эффекта, изменения размеров тела, у популяции вида, изолированно живущей на песчаном массиве Сарыкум.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по морфометрии популяции ушастой круглоголовки в районе пос. Досанг Астраханской области (46°54'58.9" с.ш., 47°55'53.1" в.д.) собран в первой декаде мая в течение пяти полевых сезонов 2010 – 2014 гг. За период исследований встречено и померено 55 особей: 13 самцов, 17 самок и 25 неполовозрелых ящериц.

Исследования популяции ушастой круглоголовки на песчаном массиве Сарыкум, Государственный природный заповедник «Дагестанский» (43°00'23.9" с.ш., 47°14'04.3" в.д.), начались в первой декаде мая 2019 г. и продолжены в те же сроки с 2021 г. в последующие полевые сезоны. Работа проводилась на одном и том же поселении вида для изучения динамики его популяционных показателей. В представленной статье мы использовали данные только одного полевого сезона 2021 г., поскольку они вполне репрезентативны и достаточны для сравнения. В этот сезон поймано и промерено 115 особей: 26 самцов, 22 самки и 67 неполовозрелых ящериц.

В процессе работы измеряли два основных размерных параметра: длину тела (L) и длину хвоста (L_{cd}) с точностью до 1.0 мм. Все замеры прижизненные: животных после измерения и мечения временной (спиртовым маркером) и постоянной (отрезанием когтей по определенной схеме) метками отпускали. Для описания половозрастной структуры использован метод построения диаграмм по длине тела животных (Сергеев, 1939). Возрастную структуру поселений оценивали на основе хорошо известных закономерностей постэмбрионального роста и данных других исследователей, проводивших вскрытия и наблюдения за ростом меченных животных (Сергеев, 1939; Хонякина, 1961, 1965; Брушко, 1995; Смирин, Ройтберг, 2012 и др.). Оценка достоверности различий полученных данных проведена с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни (U).

Статистическая обработка выполнена в пакетах программ Excel 10.0 (Microsoft Corp., USA) и Statistica 6.1 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно опубликованным сведениям (Хонякина, 1961, 1967; Брушко, 1995; Красная книга Республики Дагестан, 2020 и др.), в весенний сезон популяция ушастой круглоголовки включает три половозрастные группы: неполовозрелых особей и половозрелых самцов и самок. Сравнение размерных данных двух популяций номинативного подвида ушастой круглоголовки начнем с неполовозрелых особей.

Неполовозрелые особи. Опубликованные по Дагестану материалы говорят о том, что сразу после вылупления молодняк ушастой круглоголовки имеет длину тела 38 – 43 мм, а перед залеганием в спячку в среднем 44 мм (Хонякина, 1961). Исходя из известных сведений по скорости роста этого вида (Сергеев, 1939; Брушков, 1995), перезимовавший молодняк весной должен быть на 3 – 4 мм длиннее осеннего, т. е. иметь длину тела не менее 47 – 48 мм. Таким образом, полученные

нами сведения по длине тела молодняка сарыкумской ушастой круглоголовки, равной 49.2 ± 2.8 (от 40 до 55) мм, соответствуют ранее известным для этой популяции параметрам. Размерный ряд представлен на рис. 1.

Аналогичные материалы по астраханской популяции представлены на рис. 2.

Длина тела майского молодняка в районе пос. Досанг составляет 50.5 ± 4.2 (от 44 до 57) мм. Различие между длиной тела молодняка двух рассмотренных популяций недостоверно (таблица). По длине хвоста ящерицы этого возраста также достоверно не отличаются: Сарыкум – 50.2 ± 4.1 (от 37 до 60) мм и Досанг – 51.7 ± 4.2 (от 42 до 59) мм. Коэффициенты L / L_{cd} у молодняка обеих популяций практически совпадают: 1.0 ± 0.04 и 1.1 ± 0.6 .

Известно, что взрослая самка ушастой круглоголовки обычно делает две кладки за сезон размножения: первую – с середины мая до июня, вторую – в июле (Чернов, 1959; Богданов, 1960; Хонякина, 1961; Шаммаков, 1981). Сроки этих кладок перекрываются, но весной в популяции, как правило, присутствуют две размерные группы молодняка, что определенно прослеживается в описываемых нами материалах (стрелки см. рис. 1 и 2).

Если рассматривать ушастых круглоголовков из Казахстана и Средней Азии как номинативный подвид, то следует привести морфометрические данные животных аналогичной возрастной группы. Они сходны с нашими материалами: в Казахстане длина тела неполовозрелых особей в апреле составляет от 40 до 50 мм (Брушко, 1995), а в Туркмении – длина тела – 44 мм, хвоста – 45 мм (Шаммаков, 1981).

Половозрелые особи. В Дагестане половозрелость круглоголовков наступает в возрасте 22 – 23 месяцев (Хонякина, 1967). В Муюн-Кумах (Казахстан) ушастые круглоголовки становятся половозрелыми на 24-м месяце жизни (Параскив, 1956; Брушко, 1995). А. М. Сергеев (1939) отмечает, что ушастые круглоголовки в Туркмении достигают половой зрелости на втором году жизни.

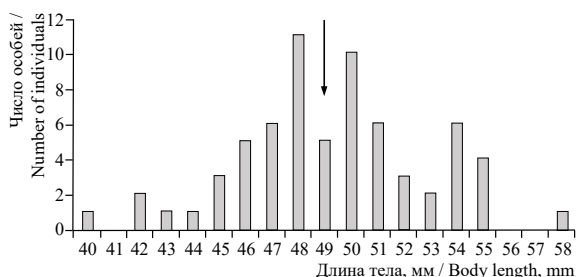


Рис. 1. Длина тела неполовозрелых особей ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2021 г. (Сарыкум)

Fig. 1. Body length of immature individuals of *Phrynocephalus m. mystaceus*, May 2021 (Sarykum)

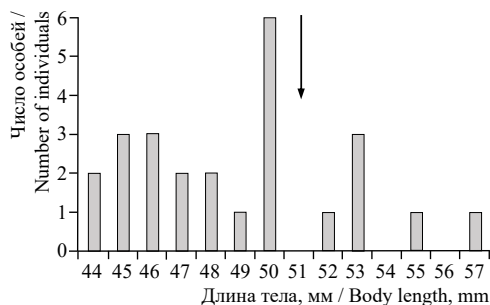


Рис. 2. Длина тела неполовозрелых особей ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Досанг, Астраханская область)

Fig. 2. Body length of immature individuals of *Phrynocephalus m. mystaceus*, May 2010–2014 (Dosang, Astrakhan region)

Достоверность отличий размерных показателей двух популяций ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus* (Сарыкум, май 2021 г. и Досанг, май 2010 – 2014 гг.)

Table. Reliability of differences in the size parameters of two populations of *Phrynocephalus m. mystaceus* (Sarikum, May 2021, and Dosang, May 2010–2014)

Параметр / Parameter	<i>U</i>	<i>p</i>
Длина тела неполовозрелых особей / Body length of immature individuals	696.5	≥0.05
Длина хвоста неполовозрелых особей / Tail length of immature individuals	602.5	≥0.05
Длина тела всех самцов / Body length of all males	0	≤0.01
Длина тела 2-летних самцов / Body length of 2-year-old males	0	≤0.01
Длина тела самцов старше 2 лет / Body length of males over 2 years old	0	≤0.05
Длина хвоста всех самцов / Tail length of all males	4	≤0.01
Длина тела всех самок / Body length of all females	0	≤0.01
Длина тела 2-летних самок / Body length of 2-year-old females	0	≤0.01
Длина тела самок старше 2 лет / Body length of females over 2 years old	0	≤0.01
Средняя длина хвоста самок / Average tail length of females	1.5	≤0.01

Примечание. *U* – критерий Манна – Уитни, *p* – уровень значимости.

Note. *U* – Mann–Whitney criterion, *p* – significance level.

Самцы. Согласно материалам З. П. Хонякиной (1961), на Сарыкуме длина тела взрослого самца ушастой круглоголовки составляет 75 – 82 мм. По нашим данным, средний размер тела самцов находится в тех же пределах и равен 77.6 ± 3.3 (от 72 до 84) мм. Размерный ряд представлен на рис. 3. При этом самцы распадаются на две размерно-возрастные группы (стрелка см. рис. 3): особи на втором году жизни имеют длину тела 75.8 ± 1.7 (от 72 до 78) мм, а животные старше двух лет – 81.6 ± 1.1 (от 80 до 84) мм. Средний размер хвоста всей группы 77.8 ± 7.3 (от 60 до 83) мм. Коэффициент $L / L.cd$ – 1.0 ± 0.1 (от 1.0 до 1.2).

Самцы астраханской популяции значительно крупнее сарыкумских как по длине тела, так и по длине хвоста. Средний размер тела составляет 93.0 ± 5.0 (от 85 до 101) мм. Животные также распадаются на две размерно-возрастные группы (стрелка, рис. 4). Младшая группа, особи на втором году жизни, имеет длину тела

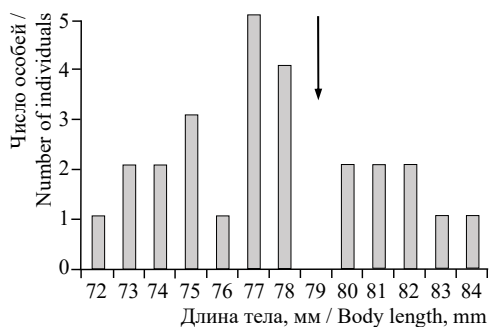


Рис. 3. Длина тела самцов ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Сарыкум)

Fig. 3. Body length of males of *Phrynocephalus m. mystaceus*, May 2010–2014 (Sarykum)

90.0 ± 3.3 (от 85 до 95) мм; а старшая – 100.5 ± 0.7 (100–101). Средний размер хвоста всей группы 82.8 ± 5.2 (от 83 до 101) мм. Коэффициент $L / L.cd$ равен 1.0 ± 0.1 (от 1.0 до 1.2).

Размерные различия двух популяций достоверны как при сравнении выборок всех самцов, так и по размерно-возрастным группам (см. таблицу).

Самки. По материалам З. П. Хонякиной (1961), к концу первого года самки ушастой круглоголовки в Дагестане достигают длины туловища около 58 мм, а к двум годам – около 72 мм. Размерный диапазон на втором году жизни составляет 60 – 72 мм, а на тре-

тьем – 74 – 82 мм. По нашим данным, средний размер тела самок находится в тех же пределах и равен 71.1 ± 5.0 (от 61 до 79) мм. Размерный ряд представлен на рис. 5. При этом самки, как и самцы, распадаются на две размерно-возрастные группы (стрелка см. рис. 5): особи на втором году жизни имеют длину тела 68.2 ± 2.3 (от 61 до 72) мм, а животные старше двух лет – 76.1 ± 1.7 (от 74 до 79) мм. Средний размер хвоста всей группы 68.3 ± 3.8 (от 62 до 78) мм. Коэффициент $L / L.cd - 1.0 \pm 0.1$ (от 1.0 до 1.1).

Самки астраханской популяции, как и самцы, значительно крупнее сарыкумских, и это различие достоверно как при сравнении выборок всех самок, так и по размерно-возрастным группам (см. таблицу). Средний размер тела составляет 91.0 ± 6.8 (от 80 до 102) мм. Размерный ряд представлен на рис. 6. Животные также распадаются на две размерно-возрастные группы (стрелка см. рис. 6). Младшая группа имеет длину тела 87.5 ± 4.8 (от 80 до 95), а старшая – 100.0 ± 1.72 (98 – 102) мм. Средний размер хвоста всей группы 87.6 ± 6.6 (от 76 до 99) мм. Коэффициент $L / L.cd - 1.0 \pm 0.6$ (от 1.0 до 1.2).

Если рассматривать ушастых круглоголовков Казахстана и Средней Азии как номинативный подвид, то следует привести морфометрические данные половозрелых ящериц этих территорий. В Казахстане в среднем течение р. Или длина туловища самцов составляет 81.5 ± 0.74 мм, хвоста – 82.4 ± 0.74 мм, а самок соответственно – 77.8 ± 0.84 и 75.21 ± 1.06 мм. В Южных Таукумах самцы значительно крупнее: 95.71 ± 1.23 и 103.0 ± 2.65 мм, туловище и хвост соответственно (Брушко, 1995). В Центральных Каракумах (Шаммаков, 1981), Юго-восточных Каракумах (Сергеев, 1939), в Северных Кызылкумах (Полынова, Лобачев, 1981) и в Узбекистане (Богданов, 1960) ящерицы также крупнее сарыкумских.

Таким образом, популяция ушастой круглоголовки, обитающая на песчаном массиве Сарыкум, достоверно мельче, чем известные популяции номинативного подвида в других частях ареала, в том числе и в случае, если мы рассматриваем ящериц из Средней Азии и Казахстана как номинативный подвид. Причем

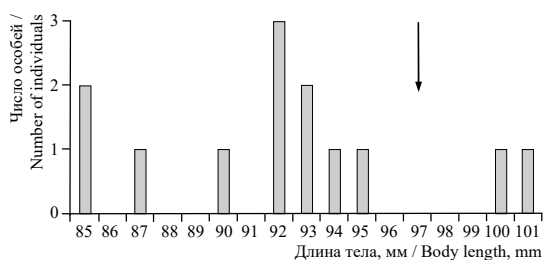


Рис. 4. Длина тела самцов ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Досанг, Астраханская область)

Fig. 4. Body length of *Phrynocephalus m. mystaceus* males, May 2010–2014 (Dosang, Astrakhan region)

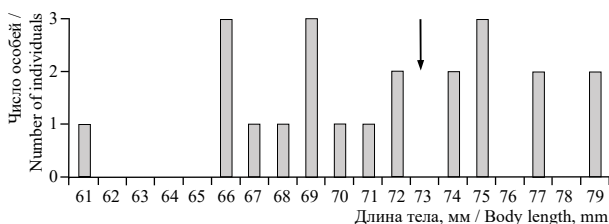


Рис. 5. Длина тела самок ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Сарыкум)

Fig. 5. Body length of *Phrynocephalus m. mystaceus* females, May 2010–2014 (Sarykum)

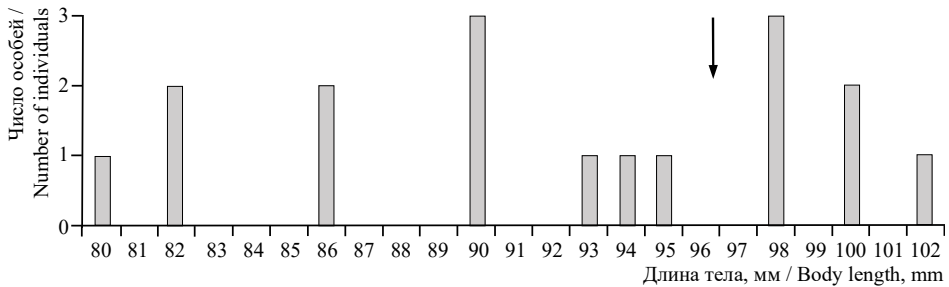


Рис. 6. Длина тела самок ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus m. mystaceus*, май 2010 – 2014 гг. (Досанг, Астраханская область)

Fig. 6. Body length of *Phrynocephalus m. mystaceus* females, May 2010–2014 (Dosang, Astrakhan region)

следует подчеркнуть, что это касается только половозрелых животных. Неполовозрелые ящерицы по всему ареалу примерно одинаковые.

В случае с сарыкумской популяцией ушастой круглоголовки мы, вероятно, имеем дело с известным из зоогеографии правилом Фостера, или островного эффекта (Наймарк, 2021). Это эволюционная закономерность, в соответствии с которой размеры обитателей островов в результате продолжительной изоляции направлены изменяются по сравнению с материковыми родоначальными видами. У некрупных животных чаще всего происходит увеличение размеров (островной гигантизм), а у крупных, наоборот, уменьшение (островная карликовость), хотя варианты изменения могут быть разными, в том числе у разных классов позвоночных. Наиболее четко закономерность выражена у рептилий, несколько меньше у млекопитающих. Островные формы млекопитающих обычно более мелких размеров. Птицы дают на островах как мелкие, так и крупные формы. Правило Фостера, в сущности, не имеет исключений и на примере с северным оленем даже идет в разрез с правилом Бергмана (Гептнер, 1936). Причинами эволюционного изменения размеров могут быть как экологические: изменение уровня пресса хищников, первичной продуктивности, климата, так и эволюционные факторы: на изолированных и особенно на небольших островах из-за увеличения уровня панмиксии скорость эволюции, очевидно, повышена и островной эффект более четкий. Еще один интересный аспект: всесторонний анализ островного эффекта (Benítez-López et al., 2021) говорит о том, что как очень крупные, так и очень мелкие виды на материке эволюционировали в сторону от своего физиологического оптимума, а островное обитание помогло к нему вернуться (Наймарк, 2021).

Возвращаясь к сарыкумской популяции ушастой круглоголовки, можно предположить, что она является примером островной карликовости самого крупного вида рода *Phrynocephalus*. Очень интересен тот факт, что на этапе онтогенеза неполовозрелые особи сохраняют общий, т. е. физиологически оптимальный для вида размер. История формирования ареала вида (Ананьева, 1986) и время формирования и изоляции песчаного массива Сарыкум как территории популяции (Идрисов, 2010) свидетельствуют в пользу того, что мы имеем дело с отдельным островным подвидом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяция на песчаном массиве Сарыкум требует особого внимания исследователей. Развиваясь в условиях длительной изоляции, она приобрела много индивидуальных, специфических черт, одной из которых является достоверно маленький размер половозрелых животных обоих полов. Интерес к этой популяции должен определяться не только тем, что в южных районах вид является краснокнижным, но и тем, что данная популяция может служить объектом изучения микроэволюционных процессов. На наш взгляд, стоит еще раз проверить ее на уровень подвида *Phrynocephalus mystaceus mystaceus natio dagestanica* Krassowsky, 1932.

Авторы благодарят Государственный природный заповедник «Дагестанский» за предоставление возможности научного исследования и студентов Института экологии Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы, принимавших участие в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б. О родовой самостоятельности ушастой круглоголовки *Megalochilus mystaceus* (Pallas, 1776) // Труды Зоологического института АН СССР. 1986. Т. 157. С. 4 – 13.
- Ананьева Н. Б., Мазанаева Л. Ф. Ушастая круглоголовка *Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776 (популяции Предкавказья) // Красная книга Российской Федерации. Животные. 2-е издание. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. С. 439 – 440.
- Богданов О. П. Фауна Узбекской ССР. Т. 1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН Узбекской ССР, 1960. 260 с.
- Брушко З. К. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы: Қонжық, 1995. 232 с.
- Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М.: Биомедгиз, 1936. 548 с.
- Идрисов И. А. К истории формирования и развития песчаного массива Сарыкум // Труды Государственного природного заповедника «Дагестанский». 2010. Вып. 3. С. 19 – 27.
- Красная книга Астраханской области. Астрахань: Астраханский государственный университет, 2014. 413 с.
- Красная книга Калмыкии: в 2 т. Т. 1. Животные. Элиста: Джангар, 2013. 200 с.
- Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Джамалудинов М. А., 2020. 800 с.
- Красная книга Ставропольского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Т. 2. Животные / отв. ред. С. И. Сигида. Ставрополь: Полиграфсервис, 2002. 216 с.
- Красная книга Чеченской Республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Грозный: Южный изд. дом, 2007. 432 с.
- Наймарк Е. Б. Островные карлики и гиганты – результат действия комплекса экологических и эволюционных факторов // Элементы. 2021. URL: https://elementy.ru/novosti_nauki/433805/Ostrovnye_karliki_i_giganty_rezultat_deystviya_kompleksa_ekologicheskikh_i_evolyutsionnykh_faktorov (дата обращения: 26.03.2023).
- Параскив К. П. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1956. 228 с.
- Полынова Г. В., Лобачев В. С. Территориальные отношения у ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) // Зоологический журнал. 1981. Т. 59, № 11. С. 1649 – 1657.
- Полынова Г. В., Полынова О. Е. О вымирании внутривидовой группировки ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776) в зарастающих полупустынях Астраханской области // Принципы экологии. 2021. № 1. С. 43 – 51. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.10442>

Польшова Г. В., Польшова О. Е. Правило Фостера или островной эффект у популяций ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) и быстрой ящурки (*Eremias velox*) (Reptilia, Lacertilia) на песчаном массиве Сарыкум // Современная герпетология. 2023. Т. 23, вып. 3/4. С. 154 – 159. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-154-159>

Семенов Д. В., Шенброт Г. И. Круглоголовки фауны СССР. Описание нового подвида ушастой круглоголовки с замечаниями о таксономическом статусе *Phrynocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae) // Зоологический журнал. 1990. Т. 69, № 5. С. 76 – 81.

Сергеев А. М. Материалы по постэмбриональному росту рептилий // Зоологический журнал. 1939. Т. 28, № 5. С. 888 – 903.

Смирнова Э. М., Ройтберг Е. С. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А. М. Сергеевым // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 11. С. 1291 – 1301.

Хонякина З. П. Материалы по размножению и линьке ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus* Pall.) в Дагестане // Ученые записки Дагестанского государственного университета. Биологические науки. 1961. Т. 7, ч. 2. С. 105 – 133.

Хонякина З. П. Популяции ушастой круглоголовки в Дагестане // Герпетология / отв. ред. Я. Х. Туракулов. Ташкент: Наука Узбекской ССР, 1965. С. 40 – 42.

Хонякина З. П. Продолжительность жизни и динамика популяций ушастых круглоголовок в Дагестане // Вопросы физиологии, биохимии, зоологии и паразитологии. Махачкала: Дагкнигоиздат, 1967. Вып. 2. С. 94 – 96.

Чернов С. А. Фауна Таджикской ССР. Пресмыкающиеся // Труды Института зоологии и паразитологии. 1959. Т. 98. 204 с.

Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1981. 312 с.

Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Mila B., Walkden P., Huijbregts M. A. J., Tobias J. A. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates // Nature Ecology & Evolution. 2021. Vol. 5, iss. 6. P. 768 – 756. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01426-y>

Dujsebayaeva T., Ananjeva N. B., Sattorov T., Nazarov R., Doronin I., Melnikov D., Shestopal A., Nuridjanov D., Tuniyev B., Aghasyan A., Orlov N. L., Tuniyev S., Anderson S., Shi L., Guo X., Wang Y. *Phrynocephalus mystaceus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2019. 2019. Article number e.T157250A744631. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T157250A744631.en>

Macey R. J., Schulte J. A. II, Ananjeva N. B., van Dyke E. T., Wang Y., Orlov N., Shafei S., Robinson M. D., Dujsebayaeva T., Freund G. S., Fischer C. M., Liu D., Papenfuss T. J. A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus* reveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics // Zootaxa. 2018. Vol. 4467, № 1. P. 1 – 81. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4467.1.1>

Solovyeva E. N., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Radjabizadeh M., Poyarkov N. A. Molecular and morphological differentiation of Secret Toad-headed agama, *Phrynocephalus mystaceus*, with the description of a new subspecies from Iran (Reptilia, Agamidae) // ZooKeys. 2018. Iss. 748. P. 97 – 129. <https://doi.org/10.3897/zookeys.748.20507>

**Specific features of the size structure of marginal populations
of the nominative subspecies of the secret toad-headed agama
(*Phrynocephalus mystaceus mystaceus*) (Agamidae, Reptilia)**

G. V. Polynova , O. E. Polynova

*Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba
6 Miklukho-Maklaya St., Moscow 117198, Russia*

Received: March 31, 2023 / revised: September 14, 2023 / accepted: September 24, 2023 / published: March 20, 2024

Abstract. The article considers the probability of Foster's rule, or the island effect manifestation in a population of the nominative subspecies of the secret toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776) living on an isolated sandy massif of Sarykum, Dagestan. Materials on morphometric data, body length and tail length were collected at two points in the habitat of the nominative subspecies. Data on the Sarykum sand massif were collected in May 2021. At the second point of the range, in the vicinity of v. Dosang, the Astrakhan region, data were obtained during the spring field seasons of 2010–2014. Our processing of the materials shows that mature individuals of the population on Sarykum are significantly smaller than lizards of the same age group from the Astrakhan region. Our analysis of the published data confirms the smallest possible size of this population of the nominative subspecies. Thus, the population of the secret toad-headed agama on the Sarykum sandy massif may be a typical example of an island shift, in which large animals tend to become dwarfs, and small ones to become giants, respectively. In this case, we are dealing with dwarfism of the largest species of *Phrynocephalus* genus in the isolated territory of the Sarykum sandy massif. It should be noted that immature individuals of the populations have no dimensional differences from other populations of the habitat, which may indicate the physiological dimensional optimum of this age group.

Keywords: secret toad-headed agama, individual sizes, island rule, Sarykum

Funding: The study was carried out within the framework of the Strategic Academic Leadership Program of the Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba.

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Ethics Committee of Medical Institute of the Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba (protocol No. 4 dated January 20, 2022).

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Polynova G. V., Polynova O. E. Specific features of the size structure of marginal populations of the nominative subspecies of the secret toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus*) (Agamidae, Reptilia). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 52–63 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-52-63>

 *Corresponding author.* Institute of Ecology of the Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Galina V. Polynova: <https://orcid.org/0000-0003-0217-5771>, galinapolynova@mail.ru; Olga E. Polynova: <https://orcid.org/0000-0001-8856-545X>, olgapolynova@yandex.ru.

REFERENCES

- Ananjeva N. B. On the generic independence of the long-eared roundhead *Megalochilus mystaceus* (Pallas, 1776). *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, 1986, vol. 157, pp. 4–13 (in Russian).
- Ananjeva N. B., Mazanaeva K. F. The secret toadheaded agama *Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776 (populations of the Pre-Caucasus). In: *Red Data Book of Russian Federation. Animals*. 2nd edition. Moscow, VNIIE Ecology Publ., 2021, pp. 439–440 (in Russian).
- Bogdanov O. P. *The Fauna of the Uzbek SSR. Vol. 1. Amphibians and Reptiles*. Tashkent, AN UzSSR Publ., 1960. 260 p. (in Russian).
- Brushko Z. K. *Lizards of Kazakhstan Deserts*. Almaty, Konjik, 1995. 232 p. (in Russian).
- Geptner V. G. *Obshchaya zoogeografiya* [General Zoogeography]. Moscow, Biomedgiz, 1936. 548 p. (in Russian).
- Idrisov I. A. On the history of the formation and development of the Sarykum sand massif. *Proceedings of the Dagestan Nature Reserve*, 2010, iss. 3, pp. 19–27 (in Russian).
- Krasnaya kniga Astrakhanskoi oblasti* [Red Book of the Astrakhan Region]. Astrakhan, Astrakhan State University Publ., 2014. 413 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Kalmykii: v 2 t. T. 1. Zhivotnye* [Red Data Book of the Republic of Kalmykia: in 2 vols. Vol. 1. Animals]. Elista, Dzhangar, 2013. 200 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Respubliki Dagestan* [Red Data Book of the Republic of Dagestan]. Mahachkala, Dzhamaludinov M. A., 2020. 800 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraja: Redkie i nakhodiashchiesia pod ugrozoi ischeznoventiia vidy rastenii i zhivotnykh. T. 2. Zhivotnye. Otv. red. S. I. Sigida* [Sigida S. I., ed. Red Book of Stavropol Krai: Rare and Endangered Species of Plants and Animals. Vol. 2. Animals]. Stavropol, Poligrafservis, 2002. 216 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Chechenskoi Respubliki. Redkie i nakhodiashchiesia pod ugrozoi ischeznoventiia vidy rastenii i zhivotnykh* [Red Book of the Chechen Republic. Rare and Endangered Species of Plants and Animals]. Grozny, Yuzhnyi izdatel'skii dom, 2007. 432 p. (in Russian).
- Naimark E. B. Island dwarfs and giants – the result of the action of a complex of ecological and evolutionary factors. *Elements*, 2021. Available at: https://elementy.ru/novosti_nauki/433805/Ostrovnye_karliki_i_giganty_rezultat_deystviya_kompleksa_ekologicheskikh_i_evolyutsionnykh_faktorov (accessed March 16, 2023) (in Russian).
- Paraskiv K. P. *Presmykayushchiesia Kazakhstana* [Reptiles of Kazakhstan]. Alma-Ata, Academy of Sciences of the Kazakh SSR Publ., 1956. 228 p. (in Russian).
- Polynova G. V., Lobachev V. S. Territorial relations of the toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus*). *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 59, no. 11, pp. 1649–1657 (in Russian).
- Polynova G. V., Polynova O. E. On the extinction of the intra-population group of the lizard *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776) in the overgrown semi-deserts of the Astrakhan region. *Principy ekologii*, 2021, no. 1, pp. 43–51 (in Russian). <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.10442>
- Polynova G. V., Polynova O. E. Foster's or island rule in populations of *Phrynocephalus mystaceus* and *Eremias velox* (Reptilia, Lacertilia) on the sandy massif Sarykum. *Current Studies in Herpetology*, 2023, vol. 23, iss. 3–4, pp. 154–159 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-4-154-159>
- Semenov D. V., Shenbrot G. I. Secret toadheaded agamids of the fauna of the USSR. Description of a new subspecies of the long-eared roundhead with notes on the taxonomic status of *Phrynocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 1990, vol. 69, no. 5, pp. 76–81 (in Russian).
- Sergeev A. M. Materials on postembryonic growth of reptiles. *Zoologicheskii zhurnal*, 1939, vol. 28, no. 5, pp. 888–903 (in Russian).

Smirina E. M., Roitberg E. S. On investigations of the reptilian growth in the directions suggested by A. M. Sergeev. *Zoologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 91, no. 11, pp. 1291–1301 (in Russian).

Khonyakina Z. P. Materials on reproduction and molting of the toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus* Pall.) in Dagestan. *Scientific Notes of Dagestan University. Biology Sciences*, 1961, vol. 7, pt. 2, pp. 105–133 (in Russian).

Khonyakina Z. P. Populations of the Toad-headed agama in Dagestan. In: *Gerpetologiya. Otv. red. Ya. Kh. Turakulov* [Turakulov Ya. Kh., ed. Herpetology]. Tashkent, Nauka Uzbek SSR, 1965, pp. 40–42 (in Russian).

Khonyakina Z. P. Life span and population dynamics of Toad-headed agama in Dagestan. *Voprosy fiziologii, biokhimii, zoologii i parazitologii* [Problems of Physiology, Biochemistry, Zoology and Parasitology]. Makhachkala, Dagknigoizdat, 1967, iss. 2, pp. 94–96 (in Russian).

Chernov S. A. Fauna of the Tajik SSR. Reptiles. *Proceedings of the Institute of Zoology and Parasitology, Academy of Sciences of the Tajik SSR*, 1959, vol. 98. 204 p. (in Russian).

Shammakov S. *Reptiles of Plain Turkmenistan*. Ashgabat, Ylym, 1981. 312 p. (in Russian).

Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Mila B., Walkden P., Huijbregts M. A. J., Tobias J. A. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, vol. 5, iss. 6, pp. 768–756. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01426-y>

Dujsebayaeva T., Ananjeva N. B., Sattorov T., Nazarov R., Doronin I., Melnikov D., Shestopal A., Nuridjanov D., Tuniyev B., Aghasyan A., Orlov N. L., Tuniyev S., Anderson S., Shi L., Guo X., Wang Y. *Phrynocephalus mystaceus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*, 2019, article no. e.T157250A744631. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T157250A744631.en>

Macey R. J., Schulte J. A. II, Ananjeva N. B., van Dyke E. T., Wang Y., Orlov N., Shafei S., Robinson M. D., Dujsebayaeva T., Freund G. S., Fischer C. M., Liu D., Papenfuss T. J. A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus* reveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics. *Zootaxa*, 2018, vol. 4467, no. 1, pp. 1–81. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4467.1.1>

Solovyeva E. N., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Radjabizadeh M., Poyarkov N. A. Molecular and morphological differentiation of secret toad-headed agama, *Phrynocephalus mystaceus*, with the description of a new subspecies from Iran (Reptilia, Agamidae). *ZooKeys*, 2018, iss. 748, pp. 97–129. <https://doi.org/10.3897/zookeys.748.20507>