



УДК 575+598.1

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГОРНОЙ КОЛЬЦЕХВОСТОЙ ТУРКЕСТАНСКОЙ АГАМЫ *PARALAUDAKIA LEHMANNI* (NIKOLSKY, 1896): ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОГРАММЫ МАКСЕНТ

Н.Б. Ананьева* и Е.А. Голынский

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru

РЕЗЮМЕ

В современных герпетологических исследованиях все более значимую роль приобретают методы моделирования и прогнозирования потенциального распространения для определения лимитирующих факторов и обоснования природоохранных приоритетов. В настоящей статье описаны результаты анализа и прогноз потенциального распространения среднеазиатского вида кольцехвостых агам – туркестанской агамы (*Paralaudakia lehmanni*), а также анализируются особенности биотопического распределения с помощью программы Maxent (www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent). Мы использовали данные по 19 переменным биоклиматическим параметрам (Bio 1–19), полученным из базы данных WorldClim (<http://www.worldclim.org/current>), а также географические координаты 70 мест находок со всего ареала вида, исследованных в различные периоды. Данный метод позволяет выявлять факторы, оказывающие основное влияние на распространение живых организмов. Построенная модель выявленного распространения *Paralaudakia lehmanni* достаточно производительна (AUC = 0.990 при дисперсии 0.004). Согласно построенной карте, наиболее пригодные для обитания туркестанской агамы местообитания расположены на территории восточного Узбекистана, западного и центрального Таджикистана, а также в сопредельных районах западного Киргизстана и северного Афганистана.

Ключевые слова: агамовые ящерицы, распространение, Таджикистан, Узбекистан, Maxent, *Paralaudakia lehmanni*

ANALYSIS OF DISTRIBUTION OF THE TURKESTAN ROCK AGAMA, *PARALAUDAKIA LEHMANNI* (NIKOLSKY, 1896): USING OF MAXENT MODELING

N.B. Ananjeva* and E.A. Golynsky

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint-Petersburg, Russia,
e-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru

ABSTRACT

Methods of modeling and predicting the potential ranges to determine the limiting factors and conservation priorities are increasingly important in modern herpetological studies. In present paper we provide an analysis and forecast of the potential distribution of the Central Asian rock agamid species, – Turkestan rock agama (*Paralaudakia lehmanni*), and analyze the characteristics of its habitat preference using Maxent (www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent). We used the data from 19 bioclimatic variables (Bio 1–19) obtained from the database WorldClim (<http://www.worldclim.org/current>), and the geographical coordinates of 70 localities from the whole distribution range, explored at different times. This method allows identifying the factors that have a major impact on the distribution of living organisms. The constructed model of distribution of *P. lehmanni* revealed enough good performance (AUC = 0.990 at variance 0.004) and predicted that the most suitable Turkestan rock agama habitats are located in the eastern Uzbekistan, western and central Tajikistan, as well as in adjacent areas of the western Kyrgyzstan and northern Afghanistan.

Key words: agamid lizards, distribution, Tajikistan, Uzbekistan, Maxent, *Paralaudakia lehmanni*

*Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

На географическое распространение и характер ареала экотермных животных и, в частности, пресмыкающихся, оказывают влияние многочисленные переменные, в том числе влажность, температура, солнечная радиация и высота. Анализ экологических параметров, определяющих это влияние, оказывается полезным инструментом в фундаментальной и прикладной зоологии для понимания процессов формирования и изменения ареалов и выработки природоохранных стратегий. Последняя задача приобретает все большую актуальность, поскольку многие виды ландшафтов в настоящее время испытывают значительный и все усиливающийся антропогенный пресс, в результате которого повсеместно сокращается территория естественных местообитаний. Отмечена несомненная важность биоклиматических моделей для экотермных животных с ограниченной климатической толерантностью и более высокой зависимостью от климатических условий (Buckley et al. 2012).

Род горных кольцехвостых агам *Laudakia* Gray, 1845, который в течение долгого времени входил в состав сборного рода *Agama* Daudin 1802, включает 16 видов, распространенных в горно-скалистых ландшафтах аридной зоны от Греции и дельты р. Нил на западе через Малую, Переднюю и Среднюю Азию до большой излучины р. Брахмапутра на востоке и до Гобийского Алтая на северо-востоке (Ананьева и др. 2004). Для всех видов характерна приуроченность к аридным горным системам, связанная с морфологическими и экологическими адаптациями обитателей скал. На основании современных данных анализа митохондриального генома была показана полифилия рода *Laudakia*, что вкупе с анализом морфологических признаков привело к таксономической ревизии рода (Baig et al. 2012). В результате этой ревизии род *Laudakia* был разделен на 3 самостоятельных рода: *Laudakia* Gray, 1845, *Stellagama* Baig, Wagner, Ananjeva et Böhme, 2012, и *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva et Böhme, 2012.

В состав рода *Paralaudakia* входят среднеазиатские виды *P. caucasia* (Eichwald, 1931), *P. erythrogaster* (Nikolsky, 1896), *P. himalayana* (Steindachner, 1867) *P. bochariensis* (Nikolsky, 1897), *P. lehmanni* (Nikolsky, 1896), *P. microlepis* (Blanford, 1874) из южного Ирана, Пакистана и

Афганистана и, наконец, центральноазиатский вид *P. stoliczkana* (Blanford, 1875), для которого характерно наиболее восточное распространение вплоть до Гобийского Алтая (Ананьева и др. 2004).

Туркестанская агама, *Paralaudakia lehmanni* – вид горных кольцехвостых агам, распространение которого ограничено районами среднегорья северного Афганистана, юго-восточного Туркменистана (Кугитанг), восточного Узбекистана, западного и центрального Таджикистана, а также сопредельными районами западного Киргизстана. Северная граница распространения проходит по предгорьям горного хребта Нуратау на западе и Могол-Тау на востоке в Ферганской долине, западная – по горному хребту Кугитанг-Тау, а восточная – по Дарвазскому хребту.

Относительно компактный ареал этой горной агамы, таким образом, практически полностью находится в пределах Средней Азии, точнее, на небольшом участке Памиро-Алайского комплекса горных хребтов. В дополнении и уточнении нуждаются существующие представления об ареале туркестанской агамы, который ранее никогда не был детально картирован и проанализирован. Анализ распространения с применением современных методов анализа ареалов и особенностей биотопической приуроченности определили в связи с этим рамки настоящей статьи, в которую вошли также некоторые факты из истории изучения вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалами для данного исследования послужили коллекции туркестанской агамы из Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН), Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММГУ), материалы собственных полевых исследований в 1980–1985 гг., а также экземпляры, исследованные В.И. Петроченко в период его работы в Нуратинском заповеднике Узбекистана. Часть литературных и коллекционных данных не была учтена при составлении кадастра находок ящериц, так как они либо не имеют точной локализации, либо представленные в них видовые определения оказались ошибочными. Всего в работе была использована информация по 70 точкам находок *Paralaudakia lehmanni*. Определение их географических (десятичных) координат в по-

левых условиях по возможности производилось с помощью GPS навигатора (Garmin); при работе с музейными каталогами и литературными источниками использовали интерактивную карту (www.wikimapia.org), а также www.maps.google.ru и географический справочник <http://www.fallingrain.com/world/index.html>. Географические координаты локалитетов определялись с точностью до четвертого знака после запятой.

При анализе хорологии ящериц была использована программа Maxent 3.3.3e, которая признана одной из наиболее эффективных программ для построения карт потенциального распространения и выявления факторов, определяющих границы распространения вида (наряду с DIVA-GIS) (Доронин 2012; Боркин и Литвинчук 2012; Ficetola et al. 2013; Hosseinian Yousefkhani et al. 2013). С ее помощью, на основании 19 переменных биоклиматических показателей была построена карта наиболее вероятной области распространения ящериц и определен вклад каждого фактора в построение модели. В качестве тестовых было взято 25% данных по точкам. Для моделирования была использована климатическая база WorldClim (www.worldclim.org) (минимальное разрешение 30 arc-seconds или ~ 1 км на пиксель), которая позволяет провести интерполяцию наблюдаемых данных с 1950 по 2000 гг. (Табл. 1). В результате была построена карта, на которой с помощью градиций цвета обозначается вероятность нахождения вида в конкретной точке. Окончательная обработка карты происходила с помощью программы DIVA-GIS 7.5.0. Также была произведена оценка на чувствительность метода и определена степень влияния отдельных биоклиматических параметров на формирование карты ареала.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

История описания. А.М. Никольский в описании туркестанской агамы (1896) сообщает, что этот вид был отмечен еще А.А. Штраухом по экземплярам, доставленным в Зоологический музей в 1842 г. А.И. Леманом, но оставался не описанным. Типовую территорию А.М. Никольский определяет как «*prov. Ferganensi nec non in Bucharia*» (Никольский 1896: XIV). Коллектировал этот новый вид Д.К. Глазунов в 1892 году в «Самаркандской области и в Бухаре» (*ibid.*: XIII). Х. Вермут (Wermuth 1967) добавляет к определе-

нию типового местообитания Туркестан. А.Г. Банников и др (1977) повторяют А.М. Никольского почти дословно – Фергана и горная Бухара. П.В. Терентьев и С.А. Чернов (1949), Н.Б. Ананьева и др. (2004) уточняют – Фергана и горная Бухара, Узбекистан.

Чтобы правильно интерпретировать старые географические названия, следует напомнить, что во времена описания исследуемого вида в состав Туркестана входили территории следующих современных государств: Узбекистана, Туркмении, Таджикистана, Киргизии и Казахстана, Синьцзян-Уйгурский автономный район Китая, тюркоязычные регионы юга Сибири, а также север Афганистана и Ирана. На территории Западного Туркестана, присоединённого к Российской империи, в 1867 году было образовано Туркестанское генерал-губернаторство. В середине 1920-х годов термин Туркестан постепенно вышел из употребления и был заменён термином Средняя Азия [http://ru.wikipedia.org/wiki/Туркестан_\(регион\)](http://ru.wikipedia.org/wiki/Туркестан_(регион)).

Первые находки этой ящерицы были среди научных сборов отправленной в Бухару политико-научной миссии, состоявшей из ее начальника, горного инженера К.Ф. Бутенева, ориенталиста Н.В. Ханькова, натуралиста А.И. Лемана и др. Эта известная под названием Бухарской экспедиция 1841 г. прославилась как одно из первых исследований природных богатств Средней Азии и изданием многих весьма ценных естественно-исторических и географических работ о Бухаре. Среди последних важную роль играет «Описание Бухарского ханства» Н.В. Ханькова (1843), не потерявшее научного значения и по настоящее время.

Чтобы точнее описать ареал вида и возможные места сборов А.И. Лемана в Бухаре, мы обратились к маршруту экспедиции. Еще в мае 1841 г. из Оренбурга выехало два посольства: одно под началом майора К.Ф. Бутенева – в Бухару, а другое, под руководством капитана П.А. Никифорова – в Хиву. К.Ф. Бутенев создал самостоятельный исследовательский отряд (ученые Н.Ф. Ханьков и А.И. Леман, горный инженер Ф. Богословский, топограф И. Яковлев), который от Бухары пошел на восток к Самарканду, а оттуда двинулся вверх по Зеравшанской долине в направлении современного Таджикистана. Результатом экспедиции стала подробная карта Бухарских земель. Отправившийся в путешествие в качестве «частного

Таблица 1. Биоклиматические параметры, использованные для построения модели.**Table 1.** Bioclimatic variables used in Maxent modeling.

Шифр (Cipher)	Описание (Description)
BIO1	Среднегодовая температура (Annual average temperature)
BIO2	Средняя дневная разница температур (минимальная температура – максимальная температура) (Annual daily temperature difference (minimal temperature – maximal temperature))
BIO3	Изотермальность (Isothermal parameter) (BIO2/BIO7)(*100)
BIO4	Температурная сезонность (стандартная девиация *100) (Temperature seasonality (standard deviation * 100))
BIO5	Максимальная температура самого теплого месяца (Maximum temperature of the warmest month)
BIO6	Минимальная температура самого холодного месяца (Minimum temperature of the coldest month)
BIO7	Годовой размах температур (BIO5–BIO6) (Annual temperature scale (BIO5–BIO6))
BIO8	Средняя температура самой влажной четверти года (Average temperature of the wettest quarter of the year)
BIO9	Средняя температура самой сухой четверти года (Average temperature of the driest quarter of the year)
BIO10	Средняя температура самой теплой четверти года (Average temperature of the warmest quarter of the year)
BIO11	Средняя температура самой холодной четверти года (Average temperature of the coldest quarter of the year)
BIO12	Среднегодовые осадки (Average annual precipitation)
BIO13	Осадки самого влажного месяца (Precipitation of the wettest month)
BIO14	Осадки самого сухого месяца (Precipitation of the driest month)
BIO15	Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) (Seasonality of precipitation (coefficient of variation))
BIO16	Осадки самой влажной четверти года (Precipitation of the wettest quarter of the year)
BIO17	Осадки самой сухой четверти года (Precipitation of the driest quarter of the year)
BIO18	Осадки самой теплой четверти года (Precipitation of warmest quarter of the year)
BIO19	Осадки самой холодной четверти года (Precipitation of the coldest quarter of the year)

лица» молодой (27 лет) ученый Александр Леман был уже известным в России зоологом. Получив блестящее медицинское и естественнонаучное образование в Дерпте, в знаменитом не только в России, но и в Европе университете, он вскоре стал учеником академика К.М. Бэра, с которым совершил ряд экспедиций, в том числе и за Полярный круг, на Новую Землю. В 1839–1840 годах он принял участие в хивинском походе, организованном В.А. Перовским, во время которого собрал богатые коллекции фауны и флоры в Северном Приаралье и на Мангышлаке. Способности натуралиста удачно сочетались у А.И. Лемана с даром художника. В июле 1841 года миссия К.Ф. Бутенева добралась до Бухары, а в августе «горная партия», в которую вошли также А.И. Леман и Н.В. Ханыков, отправилась вверх по долине реки Зеравшан. В сентябре 1841 года экспедиция двинулась из Самарканда в Пенджикент и, перейдя на правый берег реки Зеравшан, занялась обследованием горных пород. Здесь А.И. Леманом были обнаружены и впервые описаны остатки окаменевших двустворчатых моллюсков. На обратном пути в Бухару экспедиция на целый месяц задержалась в Самарканде, где А.И. Леман снова делает множество карандашных набросков исторических памятников. В начале 1842 года миссия К.Ф. Бутенева вернулась в Оренбург. Несмотря на кратковременность Зеравшанской экспедиции, А.И. Леманом и его товарищами были собраны богатые сведения по зоологии, ботанике, геологии и этнографии края. По сути дела, эту поездку можно считать первой настоящей исследовательской экспедицией на территории современных Узбекистана и Таджикистана (Дубовицкий 2007). В честь этого выдающегося ученого, который скончался в возрасте 29 лет при возвращении из экспедиции, А.М. Никольским (1896) была названа туркестанская агама.

Учитывая сезонную активность пресмыкающихся, сборы А.И. Лемана могли быть приурочены к региону между Бухарой, долиной реки Зеравшан, Самаркандом и Пенджикентом.

Н.А. Северцов (1873) рассматривал этот вид в своем опыте районирования как индикатор юго-западного зоологического участка, а именно, как вид характерный для гор, ограничивающий этот участок с юга.

Распространение. Ареал *Paralaudakia lehmanni* ограничен горными аридными районами юго-вос-

точной части Средней Азии, на север до Ферганской долины, на юг до северного Афганистана, на запад до гор и предгорий юго-восточного Туркменистана (Кугитангтау) и Нуратау на северо-востоке; на восток до Дарвазского хребта. Туркестанская агама обычна в восточном Узбекистане, западном Таджикистане и в соседних районах Киргизии (Чернов 1959; Богданов 1960; Банников и др. 1977; Саид-Алиев 1979; Еремченко и др. 1992; Ананьева и др. 2004). Северная граница ареала проходит по предгорьям хребта Моголтау в Ферганской долине, где в узбекской ее части вид впервые указан в 1971–72 гг. на северном склоне Алайского хребта в окрестностях поселка Чашма (2000 м н.у.м.) (Саттаров 1993). Западная граница распространения проходит по хребтам Нуратау (северо-западное продолжение Туркестанского хребта) и Кугитангтау, а восточная ограничена Дарвазским хребтом. Есть отдельные находки в северном Афганистане, на территории которого прогнозируется наличие подходящих метеообитаний.

Данные для построения карты включают 70 точек находок *P. lehmanni* в Средней Азии (Табл. 2). Согласно полученной ГИС-карте ядро ареала расположено в пределах западного Таджикистана. Сам рисунок ареала состоит из двух почти полностью отделенных друг от друга частей, что может свидетельствовать о его фрагментации на северную и южную части (Рис. 1). Граница между ними проходит по Гиссарскому и Зеравшанскому хребтам. В настоящий момент северная и южная части ареала почти полностью изолированы друг от друга географически, обмен между ними возможен на южной оконечности Гиссарского хребта. По обе его стороны, как в Сурхандарьинской, так и в Кашкадарьинской областях Узбекистана она известна (точки по причине наличия вариантов не удалось референцировать).

Созданная модель подтверждает высказанную ранее точку зрения (Чернов 1959) о том, что в пределах Памиро-Алая распространение агама на восток не известно далее пос. Тавиль-Дара (Товиль-Дора; Чернов 1959), то есть ареал не простирается на основную территорию Западного Памира с характерной для этой горной системы высоких крутосклонных хребтов почти широтно-го простираения, разделенных глубокими ущельями (восточные отрезки хребтов Петра Первого и Дарвазского, а также Ванчский, смыкающиеся на востоке с меридиональным хребтом Академии

Таблица 2. Координаты локалитетов *Paralaudakia lehmanni*, использованные в этом исследовании.
Table 2. Coordinates of localities of *Paralaudakia lehmanni* used in this study.

№	Локалитет (Locality)	Широта (Latitude)	Долгота (Longitude)	№	Локалитет (Locality)	Широта (Latitude)	Долгота (Longitude)
1	окрестности села Коргон (Korgon village neighborhood)	39.9000	69.9167	36	Зидды (Ziddi)	39.0464	68.8244
2	окрестности села Сулюкта (Sulyukta village neighborhood)	39.9303	69.5697	37	кишлак Додон (Dodon village)	40.3333	72.2641
3	окрестности села Тогуз-Булак (Toguz-Bulak village neighborhood)	39.8577	69.7357	38	кишлак Топохур (Tokhokur village)	38.3814	68.3711
4	окрестности села Баткен (Batken village neighborhood)	40.0500	70.8333	39	по дороге Тавильдара – Калан-хумб, перевал Хабурабат (Tavildara-Kalai-humb road, Chaburabat pass)	38.6278	70.7175
5	окрестности села Ранат-1, Ферганская долина (Ranat-1 village neighborhood, Fergana valley)	39.9000	70.2000	40	перевал Шахристан (Shakhristan pass)	39.6512	68.6897
6	окрестности села Вуадиль, Ферганская долина (Vuadil village neighborhood, Fergana valley)	40.1739	71.7275	41	ущелье Куччак (Kunchak gorge)	40.2034	70.4048
7	пещера Канигут (Kanigut Cave)	40.0116	70.3458	42	кишлак Верхний Дальян (Verkhny Dalyan village)	68.9944	68.9944
8	окрестности кишлака Айвадж (Aivajdz village neighborhood)	36.9789	68.0325	43	окрестности Ленинабада (Ходжент) (Leninabad (Khodzhent) neighborhood,	40.2178	69.7250
9	окрестности поселка Носир-Хосроу (Nosir-Khosrou village neighborhood)	37.4122	68.1881	44	окрестности пос. Ким (Kim village neighborhood)	40.2000	70.4667
10	окрестности поселка Кызылкала (Kysylkala village neighborhood)	37.8000	68.6500	45	окрестности кишлака Сурх (Surkh village neighborhood)	40.0042	70.6095
11	Окрестности поселка Ганджин (Ganjin village neighborhood)	37.9333	68.5667	46	поселок АлтинТопкан (Altin-Topkan village)	40.6450	69.5967
12	окрестности кишлака Дашти-Джум (Dashti-Djum village neighborhood)	37.9381	70.1414	47	кишлак Ошоба (Oshoba village)	40.7333	70.4333
13	Хирманджю (Khirmandjou)	37.8914	70.1678	48	кишлак Пангаз (Pangaz village)	40.7531	70.2698
14	Шуроабат (Shuroabad)	37.8403	70.0492	49	кишлак Обиашт (Obiyasht village)	40.8567	70.4663
15	Муминабад (Muminabad)	38.1078	70.0308	50	кишлак Чорху (Chorkhu village)	39.9629	70.5820
16	Советск (Советский) (Sovetsk)	38.0458	69.5881	51	Кызыл-Танги, по долине реки Бюрган (Kyzyl-Tangi, in Byurgan River valley)	40.0225	68.8334
17	Карбаншаит (Karbanshait)	37.7778	69.5578	52	окрестности кишлака Акташ, южные склоны Моголтау (Aktash village neighborhood, southern slopes of Mogoltau)	40.2462	69.4089

Таблица 2 (продолжение)
Table 2 (continued)

№	Локалитет (Locality)	Широта (Latitude)	Долгота (Longitude)	№	Локалитет (Locality)	Широта (Latitude)	Долгота (Longitude)
18	гора Ходжи-Мумин (Khoji-Mumin Mount)	37.7270	69.6416	53	окрестности кишлака Еры (Eri village neighborhood)	39.5083	67.8697
19	поселок Пархар (Parkhar village)	37.4922	69.4017	54	по долине р. Кштутдарья у озера Хуштарига (Kshutdarya River valley, near Khushtariga Lake)	39.2958	68.0196
20	Дангар (Dangar)	38.0964	69.3356	55	урочище Кусавлисай (Urochische Kusavilsai)	39.5969	68.6231
21	Муллокони (Mullokon)	38.6315	69.9674	56	бассейн р. Зеравшан в районе Маргузорских озер (Zeravshan River basin, in region of Marguzor lakes)	39.1580	67.8426
22	Сарихисор (Sarhisor)	38.5389	69.8306	57	Базардепе (Bazardere)	37.7986	66.3959
23	Бальджуан (Baljuan)	38.3108	69.6669	58	Свинцовый рудник, между Гаурдаком и Базардепе (Svintzovyi rudnik, between Gaurdak and Bazardere)	37.8646	66.4557
24	Туткаул (Tutkaul)	38.3000	69.2833	59	окрестности села Заамин (Zaamin village neighborhood)	39.9490	68.4038
25	Нурек (Nurek)	38.3883	69.3250	60	окрестности села Ак-Мечеть (Ak-Mechet village neighborhood)	40.4000	66.3333
26	окрестности Орджоникидзебада (vicinity of Ordjonikidzeabad town)	38.5531	69.0197	61	перевал Чормазақ (Chormazak pass)	38.4214	69.1806
27	кишлак Ромит (Romit village)	38.7278	69.3100	62	Душанбе (Dushanbe)	38.6085	68.7468
28	поселок Кокташ (Koktash village)	38.4422	68.7769	63	хребет Петра Первого, у Гарни (Petri Pervyi mountain ridge, near Garni)	39.0240	70.6223
29	поселок Ляур (Lyaug village)	38.3789	68.7042	64	50 км NE Таликана (50 km NE Talikan)	37.0185	69.9829
30	поселок Есанбай (Esanbai village)	38.0778	68.3767	65	50 км E Таликана (50 km E Talikan)	36.7543	70.1012
31	поселок Каратаг (Karatag village)	38.6189	68.3353	66	Нурекское водохранилище, кишлак Нолинг (Nurek water pool, Noling village)	38.4425	69.4797
32	поселок Шурхок (Shurhok village)	38.6883	68.3333	67	хребет Нурагау, окрестности. поселка Янгикшпалак, Иланчисай (Nuratau mountain ridge, Yangikishlak village neighborhood, Ilanchisai)	40.5155	67.2695
33	поселок Пуштумиена (Pushumiena village)	38.7000	68.3667	68	хребет Нурагау, северные склоны Ак-Тау, 55 км от Илгыхана, окрестности. поселка Сарай-Булак (Nuratau mountain ridge, northern slopes of Ak-Tau, 55 km from Ishtykhan, Sarai-Bulak village neighborhood)	40.1083	67.0036
34	Лабиджай (Labijai)	38.7333	68.3500	69	Северный Кугитанг, окрестности. поселка Ходжапиль (northern Kugitang, Khojapil village neighborhood)	37.9500	66.6500
35	поселок Гажни (Gazhni village)	38.8283	68.8125	70	северные склоны Нурагау, урочище Ухум, Каррасай (northern slopes of Nuratau mountain ridge, urochische Ukhum, Karrisai)	40.5052	66.7842

Наук; южнее – хребты Язгулемский, Рушанский, Шугнанский и Шахдаринский). Согласно полученным данным (Рис. 1; Табл. 1–3), на рисунок ареала оказывают влияние данные некоторых биоклиматических параметров. Следующие параметры: среднегодовая температура, температурная сезонность, максимальная температура самого теплого месяца, средняя температура самой теплой четверти года (лета), осадки самой влажной четверти года – не оказали никакого влияния на создание прогноза. Параметры следующей группы (высота, средняя дневная разница температур, изотермальность, минимальная температура самого холодного месяца, осадковая сезонность, осадки самой сухой четверти года, средняя температура самой сухой четверти года, осадки самого влажного месяца) существенной значимости не имеют, их влияние составило 2.9, 2.1, 1.1, 1.1, 0.7, 0.6, 0.3 и 0.1 соответственно. Наиболее существенными для формирования ареала оказываются осадки самой холодной четверти года (41.2%), средняя температура самой сухой четверти года (12.4) и осадки самого сухого месяца (10.2%). Несколько меньший вклад в формирование картины распространения вносят следующие параметры: средняя температура самой влажной четверти года (8.7%), годовой температурный перепад (7.2%), осадки самой теплой четверти года (7%) и среднегодовые осадки (4.3%) (Табл. 3).

Созданная модель демонстрирует высокую степень совпадения с представлениями о рас-

пространении туркестанской агамы в районах предгорий в восточном Узбекистане, западном Таджикистане и в соседних районах Киргизии, которые представляют собой регионы с наиболее подходящими для *P. lehmanni* местообитаниями. Отдельные потенциальные точки распространения показаны на территории Казахстана (Рис. 1), что не подтверждается современными исследованиями (Брушко 1995). Следует отметить, что по данным Параскива (1956), туркестанская агама была найдена этим автором в 1951 г. в горах хребта Пистели-Тау в южных Кызал-Кумах (южный Казахстан). В дальнейшем это местонахождение, для которого Параскивом (1956) также была отмечена находка гюрзы, *Macrovipera lebetina* (Linnaeus, 1758), стало относиться к Узбекистану.

Согласно данным о прогнозируемом ареале, на северо-западе Пакистана не следует ожидать находок этого вида (Рис. 1). В то же самое время довольно обширная часть территории Афганистана, согласно созданной модели, может рассматриваться как зона потенциального распространения туркестанской агамы. Отсутствие находок естественным образом объясняется малой изученностью этой территории, а также ее слабой доступностью для исследователей. Несмотря на то, что основанная на неверном определении коллекционных экземпляров информация о местонахождении вида в Бадххизе исключена из анализа, Максент все равно показывает низкую вероятность (19–37%) находки агамы в северо-

Таблица 3. Относительное значение переменных, использованных в модели Максент.

Table 3. Relative importance of variables used in Maxent model.

Описание параметра (Description of parameter)	Процентный вклад (Percentage contribution)
Осадки самой холодной четверти года (Precipitation of the coldest quarter of the year)	39.9
Средняя температура самой сухой четверти года (Average temperature of the driest quarter of the year)	15.7
Осадки самого сухого месяца (Precipitation of the driest month)	7.7
Средняя температура самой влажной четверти года (Average temperature of the wettest quarter of the year)	6.5
Годовой размах температур (Annual temperature scale)	6.1
Осадки самой теплой четверти года (Precipitation of warmest quarter of the year)	6
Среднегодовые осадки (Average annual precipitation)	4.8
Средняя дневная разница температур (Annual daily temperature difference)	4.4

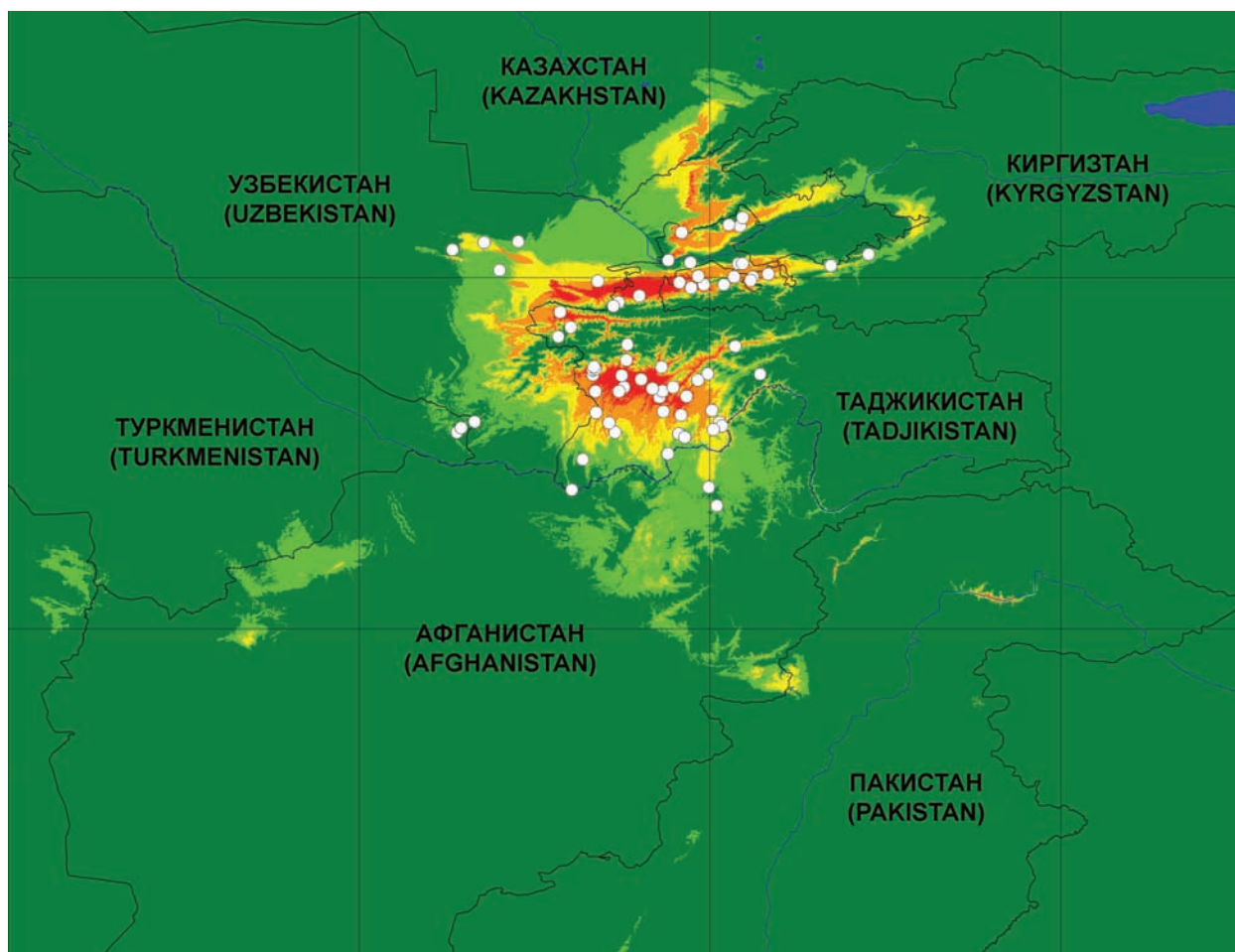


Рис. 1. Модель потенциального распространения туркестанской агамы, *Paralaudakia lehmanni* в Средней Азии, созданная с использованием программы Maxent 3.3.3k. Цветная заливка обозначает области вероятного распространения *Paralaudakia lehmanni* с высокой (100–74%; красный цвет), средней (74–56%; оранжевый цвет), низкой (56–37%; желтый цвет) и крайне низкой (37–19%; светло-зеленый цвет) вероятностью встречи. Кругами белого цвета обозначены точки находок.

Fig. 1. Potential distribution modeling of *Paralaudakia lehmanni* in Central Asia obtained with Maxent 3.3.3k. Colors in the map designate different suitability values: high (100–74%; red), medium (74–56%; orange), low (56–37%; yellow), and extremely low (37–19%; light-green). Localities are marked by white circles.

восточном Иране. Отметим, что в фауне Ирана этот вид не отмечен (Anderson 1999). Как было показано выше, первые сборы туркестанской агамы А.И. Леманом, скорее всего, зарегистрированы в условно названной нами «северной» части ареала вида, расположенной в современном Узбекистане, между Бухарой, долиной реки Зеравшан, Самаркандом и Пенджикентом.

Кроме выявленного вклада климатических параметров, для понимания характеристики ареала следует проанализировать известные данные о биотопической приуроченности и иные

эко-этологические характеристики туркестанской агамы. Вид *P. lehmanni* в большей части своих местообитаний тесно связан с нагорной ксерофитной растительностью, представленной *Platanus orientalis*, *Juglans regia* и др. Встречаются агамы в ксерофитных предгорьях, садах, на выположенных и относительно крутых склонах, среди крупного обломочного материала и скальных выходов. В горных кишлаках они обитают на развалинах и сложенных из камней заборах. Следует отметить арбореальный образ жизни этой ящерицы, который проявляется значительно

чаще, чем у *P. caucasia* на Кавказе и в Копетдаге и у *P. erythrogaster* в Бадхызе. По сравнению с этими видами *P. lehmanni* практически постоянно использует деревья и кустарники, что позволяет охарактеризовать этот вид одновременно как петрофильный и семиарбореальный. За исключением беременных самок во время и непосредственно откладкой яиц, все взрослые и неполовозрелые особи отмечались только на деревьях в южной части своего ареала, на Гиссарском хребте и хребте Петра Великого (Ананьева and Tuniyev 1994). Здесь они забираются на высоту до 8–15 м на деревья, где агама кормятся и происходит баскинг. Агамам этого рода (Ананьева и др. 1997) и, в частности, туркестанской, свойственна факультативная растительность, они охотно поедают ягоды тутовника.

В настоящее время активно проводится анализ и прогнозирование ареалов различных видов пресмыкающихся и, в том числе, горных кольцехвостых агам рода *Paralaudakia*, собирается информация по видам этого рода. Полученные данные и их сравнительный анализ будет иметь существенное значение для изучения симпатрических видов и анализа экологических ниш симпатриантов, в которых станет возможным выявление биоклиматических параметров, определяющих видовые различия, наряду с биотическими факторами, в частности, с ярко выраженной территориальностью горных агам. Современные исследователи получили результаты моделирования пригодности условий окружающей среды при анализе распространения кавказской агамы, *Paralaudakia caucasia* в Западной и Средней Азии (Hosseiniian Yousefkhani et al. 2013), которая на определенном участке своего ареала симпатрична с близким видом *Paralaudakia microlepis*. Известно, что у симпатрических видов рода *Paralaudakia* существуют высотные и биотопические различия, которые определяют различные параметры экологических ниш этих видов. Отметим, что горные агама имеют лишь небольшие совпадения ареалов (Ананьева 1981), в частности, это относится и к паре *P. bochariensis* – *P. lehmanni*, которая на первый взгляд явно отличается по высотному предпочтению. Эти виды, относящиеся, вероятно, к различным внутривидовым комплексам, были найдены симпатрично в Таджикистане (горный хребет Сурхку, недалеко от г. Нурек). В этих горах первый из пары видов предпочитает биотопы на

высоте 900–1400 м: крутые склоны и обломочный материал карстового массива с многочисленными щелями и трещинами, служащие убежищами для ящериц-петрофилов. Симпатрический вид *P. lehmanni*, как было указано выше, ведет полудревесный образ жизни, населяет сады и кустарники в оврагах и на выположенных террасах в предгорьях. В другой части ареала, в долине реки Туполанг на южном склоне Гиссарского хребта та же пара видов обнаруживает следующие высотные предпочтения: *P. lehmanni* населяет высоты 500–900 м, а *P. bochariensis* – высоты 800–1000 м. Кроме этого, выявлены биотопические различия: *P. lehmanni* предпочитает облесенные участки с листовыми лесами и кустарниками (*Ampelopsis vitifolia*) на галечных террасах, тогда как *P. bochariensis* обитают на открытых скалах неподалеку от реки. Симпатрические виды встречаются рядом друг с другом в экотонах этих биотопов (Ананьева and Tuniyev 1994). Те же виды симпатричны в Кугитанг-Тау в восточном Туркменистане, где ярко выражена вертикальная зональность горного хребта (Атаев 1985). *Paralaudakia lehmanni* найдена на этом хребте на высоте 800–1200 м, верхняя граница ее высотного распространения не превышает 2600 м. Этот полудревесный вид часто проникает на равнину вдоль отдельных групп скального обломочного материала. Отметим, что согласно данным Андерсона и Левитона (Anderson and Leviton 1969) *P. lehmanni* и *P. himalayana* симпатричны на высоте 457 м в Гиндукуше, неподалеку от Мазари-Шарифа (Афганистан).

Напомним, что согласно полученной модели, наиболее существенными для формирования ареала туркестанской агамы оказываются осадки самой холодной четверти года (41.2%), средняя температура самой сухой четверти года (12.4) и осадки самого сухого месяца (10.2%). Полученные ранее аналогичные данные для кавказской агамы (Hosseiniian Yousefkhani et al. 2013) выявили сходную картину следующих наиболее существенных для формирования ареала факторов: количество зимних осадков (34.6), максимальные температуры (20.9) и летние осадки (18.2).

Планируемый в будущем анализ и прогнозирование распространения симпатрических видов агам позволит обогатить эти сведения и выделить биоклиматические параметры, как общие для видов рода *Paralaudakia*, так и определяющие их отличия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.Л. Орлову, Б.С. Туниеву и И.В. Доронину за консультации, В.И. Петроченко за предоставленные данные, В.В. Боброву и С.Н. Литвинчуку за рецензирование рукописи статьи. Исследование выполнено при финансовой поддержке программы «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика»), гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ 6560.2012.4) и гранта РФФИ (12-04-00057-а).

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьева Н.Б.** 1981. К изучению симпатрических видов (на примере рептилий). В кн.: Я.М. Галл (Ред.). Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Наука, Ленинград: 15–26.
- Ананьева Н.Б., Мясникова Н.Ф. и Агасян А.Л.** 2006. Анализ распространения персидской круглоголовки, *Phrynoscephalus persicus* (Agamidae, Sauria) в долине реки Аракс: опыт ГИС-картирования. *Современная герпетология*, 5/6: 18–40.
- Ананьева Н.Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л., Орлова В.Ф., Семенов Д.В. и Тэрбиш Х.** 1997. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. КМК, Москва, 415 с. (Серия «Позвоночные животные Монголии»).
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А. и Барабанов А.В.** 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, распространение и природоохранный статус). Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург, 232 с.
- Атаев Ч.** 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ылым, Ашхабад, 344 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. и Щербак Н.Н.** 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Просвещение, Москва, 415 с.
- Богданов О.П.** 1960. Земноводные и пресмыкающиеся. Фауна Узбекской ССР. Т. I. Издательство АН Узбекской ССР, Ташкент, 260 с.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н.** 2012 (2011). О туркестанском углозубе (*Hynobius turkestanicus* Nikolsky, 1910) и памирском путешествии Василия Никольского. *Современная герпетология*, 11(3/4): 103–120.
- Брушко З.К.** 1995. Ящерицы пустынь Казахстана. Конжык, Алматы, 231 с.
- Доронин И.В.** 2012. Анализ распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia (praticola)* на Кавказе (опыт применения программы Maxent). В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы V съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского (24–27 сентября 2012, Минск, Беларусь). Право и экономика, Минск: 72–78.
- Дубовицкий В.** 2007. Ликвидация исторической безграмотности. Как экспедиция в Бухару прославила молодого ученого. 05.02.2007. www.fergananews.com/articles/4884
- Еремченко В.К., Панфилов А.М. и Цариненко Е.И.** 1992. Конспект исследований по цитогенетике и систематике некоторых азиатских видов Scincidae и Lacertidae. Илим, Бишкек, 182 с.
- Никольский А.М.** 1896. Заметка о двух новых пресмыкающихся из Туркестана *Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук*, 1: XIII–XV.
- Параскив К.Р.** 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Издательство Академии наук Казахской ССР, Алма-Ата, 229 с.
- Саид-Алиев С.А.** 1979. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Дониш, Душанбе, 146 с.
- Саттаров Т.С.** 1993. Пресмыкающиеся Северного Таджикистана. Дониш, Душанбе, 276 с.
- Северцов Н.А.** 1873. Путешествия по Туркестанскому краю и исследование горной страны Тянь-Шаня, совершенные по поручению Императорского русского географического общества доктором зоологии, членом Императорского Русского Географического и других ученых обществ Н. Северцовым. Типография К.В. Трубникова, Санкт-Петербург, 461 с.
- Терентьев П.В. и Чернов С.А.** 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. Советская наука, Москва, 340 с.
- Ханыков Н.В.** 1843. Описание Бухарского ханства. Типография Императорской Академии наук, Санкт-Петербург, 300 с.
- Чернов С.А.** 1959. Фауна Таджикской ССР. Т. 18: Пресмыкающиеся. Издательство АН Таджикской ССР, Сталинабад, 202 с.
- Anderson S.C.** 1999. The lizards of Iran. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Saint Louis, Missouri, 442 p.
- Anderson S.C. and Leviton A.E.** 1969. Amphibians and reptiles collected by Street Expedition to Afghanistan, 1965. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4th series, 37(2): 25–56.
- Ananjeva N.B. and Tuniyev B.S.** 1994. Some aspects of historical biogeography of Asiatic rock agamids. *Russian Journal of Herpetology*, 1(1): 42–53.
- Baig K.J., Bohme W., Ananjeva N. and Wagner P.** 2012. A morphology-based taxonomic revision of *Laudakia* Gray, 1845 (Squamata: Agamidae). *Vertebrate Zoology*, 62(2): 37–60.
- Bernardes M., Rödder D., Nguyen T.T., Pham C.T., Nguyen T.Q. and Ziegler T.** 2013. Habitat characterization and potential distribution of *Tylototriton vietna-*

- mensis* in northern Vietnam. *Journal of Natural History*, **47**(17–18): 1161–1175.
- Buckley L.B., Hurlbert A.H. and Jetz W. 2012.** Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 873–885.
- Ficetola G.F., Bonardi A., Sindaco R. and Padoa-Schioppa E. 2013.** Estimating patterns of reptile biodiversity in remote regions. *Journal of Biogeography*, **40**(6): 1202–1211.
- Hosseinian Yousefkhani S.S., Ficetola G.F., Rastegar-Pouyani N., Ananjeva N.B., Rastegar-Pouyani E. and Masroor R. 2013.** Modelling environmental suitability for the Caucasian rock agama, *Paralaudakia caucasia* (Sauria: Agamidae) in Western and Central Asia. *Asian Herpetological Research*, **4**(3): 207–213.
- Wermuth H. 1967.** Agamidae. In: R. Mertens and W. Henning (Eds.) *Das Tierreich. Liste der recenten Amphibien und Reptilien*. Lief. 86. Berlin: i–xiv, 1–127.

Представлена 15 августа 2013; принята 10 декабря 2013.