



УДК 598.112.13(535)

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РОДА *PSEUDOTRAPELUS* (AGAMIDAE; SAURIA) И БИОГЕОГРАФИЯ АФРО-АРАВИИ

Д.А. Мельников* и Е.Н. Мельникова

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

РЕЗЮМЕ

Настоящая работа представляет собой обзор таксономической структуры рода *Pseudotrapelus*, до недавнего времени считавшегося монотипическим. Статья основана на большом материале (более 250 экз. со всего ареала рода) и является первой публикацией по псевдотрапелюсам на русском языке. Пять описанных видов псевдотрапелюсов образуют две группы: африканскую (*Ps. sinaitus sensu stricto*) и аравийскую (*Ps. neumanni*, *Ps. aqabensis*, *Ps. dhofarensis* и *Ps. jensvindumi*). Разделение на группы произошло, вероятно, в результате отделения Аравии от Африканского континента 28–23 млн. лет назад. Присоединение Аравии к Африке посредством «гомфотериумного моста» южнее Синайского полуострова 18–15 млн. лет назад привело к вторичному заселению Аравии *Pseudotrapelus* (на этот раз – *Ps. sinaitus*) и образованию зоны симпатрии и, возможно, гибридизации с группой аравийских видов в районе Акабы. Центр современного таксономического разнообразия *Pseudotrapelus* – юго-западная Аравия.

Ключевые слова: Афро-Аравия, биогеография, псевдотрапелюсы, таксономия

TAXONOMIC DIVERSITY OF THE GENUS *PSEUDOTRAPELUS* (AGAMIDAE; SAURIA) AND BIOGEOGRAPHY OF AFRO-ARABIA

D.A. Melnikov* and E.N. Melnikova

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: melnikovda@yandex.ru

ABSTRACT

This is the first annotated check-list on taxonomic structure of *Pseudotrapelus*, a genus that was considered previously to be monotypic. The paper is based on a large collection (more than 250 specimens from the whole range of the genus), and represents the first publication about this genus in Russian. Five *Pseudotrapelus* species are divided into two groups: the African one with *Ps. sinaitus sensu stricto* and the Arabian one with *Ps. neumanni*, *Ps. aqabensis*, *Ps. dhofarensis* and *Ps. jensvindumi*. The division into two groups was caused, probably, by separation of Arabia from Africa 28–23 mya. The collision of these landmasses via the Gomphoterium land bridge, south from the Sinai Peninsula 18–15 mya caused the secondary colonization of Arabia by *Pseudotrapelus* (this time by *Ps. sinaitus*) and formation of the sympatry zone and, probably, hybridization with the Arabian species group in the Aqaba area. South-Western Arabia is the center of recent taxonomic diversity of *Pseudotrapelus*.

Key words: Afro-Arabia, biogeography, *Pseudotrapelus*, taxonomy

*Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

Pseudotrapelus Fitzinger, 1843 – это род палеарктических агам, до недавнего времени рассматриваемый всеми специалистами как монотипический, с одним видом – синайским псевдотрапелюсом *Pseudotrapelus sinaitus* (Heyden, 1827), ранее относимым к роду *Agama* (Daudin, 1802) (Arnold 1980, 1986; Leviton et al. 1992; Schätti and Gasperetti 1994; Schleich et al. 1996; Disi and Böhme 1996; Schätti and Desvoignes 1999). За последние два года были описаны три новых вида псевдотрапелюсов из Аравии: акабский псевдотрапелюс *Pseudotrapelus aqabensis* Melnikov, Nazarov, Ananjeva et Disi, 2012; дофарский псевдотрапелюс *Pseudotrapelus dhofarensis* Melnikov et Pierson, 2012; псевдотрапелюс Йенса Виндума *Pseudotrapelus jensvindumi* Melnikov, Ananjeva et Papenfuss, 2013. Готовится описание еще одного вида из группы *Ps. dhofarensis*, а также переопределение псевдотрапелюса Неуманна *Pseudotrapelus neumanni* (Tornier, 1905) – оба из Аравии. Аравийские виды составляют морфологически обособленную группу, отличающуюся от *Ps. sinaitus* относительной длиной третьего и четвертого пальцев задней конечности и количеством и расположением преанальных пор. По результатам молекулярно-генетического анализа африканско-ближневосточный *Ps. sinaitus sensu stricto* является сестринским по отношению к группе аравийских видов (Melnikov et al. 2013a). Таким образом, на настоящий момент род *Pseudotrapelus* насчитывает не менее пяти видов, которые распространены от северной Африки до южной Аравии, через Синайский полуостров. Настоящая публикация это первая обобщающая работа по таксономической структуре рода, основанная на большом материале, и она является первой статьей по этой группе на русском языке.

Сокращения учреждений. CAS – Калифорнская академия наук, Сан-Франциско, США; FMNH – Музей естественной истории Филда, Чикаго, США; MCZ – Музей сравнительной зоологии, Гарвард, США; MNHG – Музей естественной истории Женевы, Женева, Швейцария; MVZ – Музей зоологии позвоночных Университета Калифорнии, Беркли, США; NMP – Национальный музей природы Праги, Прага, Чехия; NMNH – Национальный музей естественной истории, Париж, Франция; NMW – Националь-

ный музей естественной истории Вены, Вена, Германия; SMF – Музей естественной истории Сенкенберг, Франкфурт-на-Майне, Германия; ZFMK – Зоологический исследовательский музей Александра Кенига, Бонн, Германия; ZISP – Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия; ZMB – Зоологический музей Берлина, Берлин, Германия; ZMMU – Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами изучены типовые экземпляры всех таксонов рода *Pseudotrapelus* (см. Melnikov et al. 2012a). Остальной материал составил более 250 экз. псевдотрапелюсов со всего ареала рода из тринадцати американских и европейских герпетологических коллекций, это практически все псевдотрапелюсы, имеющиеся в мировых коллекциях (Приложение 1). Материал исследовали по стандартным для группы морфологическим признакам, описанным ранее (Melnikov et al. 2012a).

Молекулярно-генетический анализ был выполнен в лаборатории молекулярной систематики ЗИН РАН. Всего было получено и проанализировано более 150 последовательностей по двум митохондриальным (мтДНК, COI и ND2) и одному ядерному (ядДНК, RAG1) генам всех видов псевдотрапелюсов (Melnikov et al. in prep.). Лабораторные протоколы и условия анализа были опубликованы ранее (Melville et al. 2009; Melnikov et al. 2013a).

СИСТЕМАТИКА

Семейство Agamidae Spix, 1825

Род *Pseudotrapelus* Fitzinger, 1843

***Pseudotrapelus sinaitus* (Heyden, 1827) – синайский псевдотрапелюс**

Agama sinaita: Heyden 1827, p. 10, pl. 3.

Agama sinaitica: Ruppell 1845, p. 10.

Agama isolepis Boulenger: Schmidt 1953, p. 258.

Pseudotrapelus sinaita: Moody 1980, p. 302.

Agama (Pseudotrapelus) sinaita: Arnold 1986c, p. 415.

Голотип. SMF 997, взрослый самец.

Типовая территория. Синай (Рис. 1).

Диагноз (ревизованный). Затылочные чешуи не увеличены, шесть неразделенных преанальных

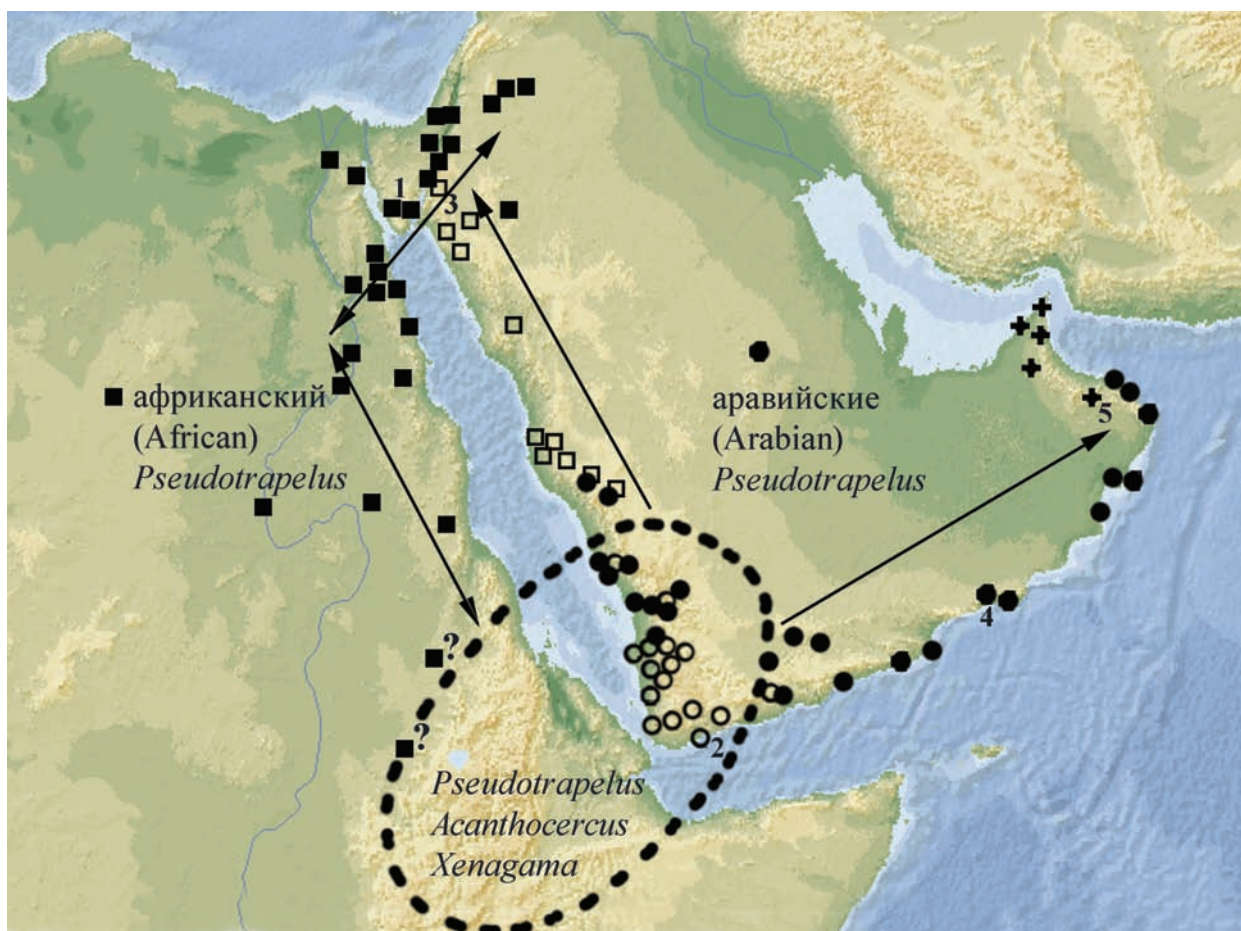


Рис. 1. Распространение агам рода *Pseudotrapelus* в Африке, Аравии и на Ближнем Востоке. Типовые территории видов обозначены цифрами: 1 – *Ps. sinaitus*, Синай; 2 – *Ps. neumanni*, Лахедж, Йемен; 3 – *Ps. aqabensis*, Акаба, южная Иордания; 4 – *Ps. dhofarensis*, Дофар, южный Оман; 5 – *Ps. jensvindumi*, Низва, северный Оман. Распространение: черный квадрат – *Ps. sinaitus*; белый квадрат – *Ps. aqabensis*; белый круг – *Ps. neumanni*; черный круг – *Ps. dhofarensis sensus lato*; крест – *Ps. jensvindumi*; сдвоенные символы – зона симпатрии и возможной гибридизации. Распространение близких родов *Acanthocercus* и *Xenagama* описано в тексте. Пунктиром показан единый афро-аравийский центр разнообразия и происхождения *Pseudotrapelus*–*Acanthocercus*–*Xenagama*. Стрелками показаны предполагаемые пути расселения псевдотрапелюсов в Африке и Аравии.

Fig. 1. Distribution of *Pseudotrapelus* in Africa, Arabia and Middle East. Type localities of the species are designated by numbers: 1 – *Ps. sinaitus*, Sinai; 2 – *Ps. neumanni*, Lahej, Yemen; 3 – *Ps. aqabensis*, Aqaba, south-western Jordan; 4 – *Ps. dhofarensis*, Dhofar, south Oman; 5 – *Ps. jensvindumi*, Nizwa, north Oman. Distribution: black square – *Ps. sinaitus*; white circle – *Ps. neumanni*; white square – *Ps. aqabensis*; black circle – *Ps. dhofarensis sensus lato*; cross – *Ps. jensvindumi*; double marks – zone of sympatry and probable hybridization. Distribution of closely related genera *Acanthocercus* and *Xenagama* is described in the text. Dotted line – the Afro-Arabian center of the diversity and origin of *Pseudotrapelus*–*Acanthocercus*–*Xenagama*. Arrows show probable dispersal ways of *Pseudotrapelus* in Africa and Arabia.

пор у самцов. Из таблицы промеров оригинального описания также следует, что четвертый палец задней конечности незначительно длиннее третьего (Heyden 1827).

Замечания. Дж. Андерсон (Anderson 1901), изучив *Agama sinaita* из Йемена, указал для этого вида: «третий палец задней конечности длиннее четвертого», что противоречит первоописанию

этого таксона. Это было, по-видимому, отправной точкой ошибочных и противоречивых представлений об одном из важнейших диагностических признаков *Ps. sinaitus* в работах последующих авторов (Tornier 1905; Arnold 1980, 1986; Leviton et al. 1992; Schätti and Gasperetti 1994; Schleich et al. 1996; Disi and Böhme 1996; Schätti and Desvoignes 1999), так как в Йемене встречаются псев-

дотрапелюсы из другой группы видов, которые как раз отличаются от *Ps. sinaitus* более длинным третьим пальцем задней конечности (Melnikov et al. 2012b).

В 2013 г. нами была предпринята поездка на Синай (типовая территория *Ps. sinaitus*) с целью сбора материала для молекулярных исследований по египетским псевдотрапелюсам. В результате проведенного молекулярно-генетического анализа, удалось получить первые данные по филогенетическому положению синайских псевдотрапелюсов: до этого в Генбанке была лишь одна сомнительная митохондриальная последовательность из африканского Египта (Okajima and Kumazawa 2010). Установлено практически полное отсутствие молекулярно-генетической изменчивости (COI) на всем ареале вида – от северной Африки до Иордании, несмотря на такие существенные географические барьеры, как Акабский залив, Суэцкий залив, Красное море и Синайский полуостров. Морфологические диагностические признаки вида (третий палец задней конечности такой же длины, как четвертый; шесть неразделенных преанальных пор у самцов, четыре отдельных менее развитых у самок) также неизменны у всех экземпляров с этой территории (Melnikov et al. 2012b).

В результате специального исследования псевдотрапелюсов Иордании (Melnikov et al. 2013b) удалось уточнить таксономический статус подвида *Ps. sinaitus werneri* Moravec, 2002, описанного из лавовой пустыни южной Сирии, пограничной с северной Иорданией. Были изучены типовые экземпляры таксона: голотип NMPV 34860/1 и паратипы NMP6V 34859/1-4, NMP6V 34860/2, NMP6V 34861, NMP6V 70282, NMP6V 70449/1-5, NMP6V 70859/1-3, NMP6V 70860. Подвид характеризуется некоторыми особенностями размерных и количественных признаков, предложенными Моравецом (Moravec 2002). Наши данные показали, что генетические отличия этого подвида от номинативной формы незначительны. Однако экземпляры *Ps. sinaitus* с севера и востока Иордании объединяются в группу, сестринскую африканским, синайским и остальным иорданским псевдотрапелюсам. На основании морфологических и генетических отличий, выделение *Ps. s. werneri* представляется обоснованным.

Филогенетическое положение. Сестринское по отношению к группе аравийских псевдотрапе-

люсов *Ps. neumanni*, *Ps. aqabensis*, *Ps. dhofarensis* и *Ps. jensvindumi* (Melnikov et al. 2013a).

Распространение. Ближний Восток и Аравия: Синай, Иордания, Израиль, южная Сирия, север Саудовской Аравии. Восточная Африка: от дельты Нила (Египет) до его среднего течения (Судан). Самая западная точка – изолированная популяция на границе Египта, Судана и Ливии – Джебель Увейнат (FMNH 167794). По-видимому, на юг до западной Эритреи и северо-западной Эфиопии (Vladimir Trailin web site: <http://www.herpetology-africa-ethiopia.com/agamidae.html>) (Рис. 1).

Pseudotrapelus neumanni (Tornier, 1905) – псевдотрапелюс Неуманна

Голотип. ZMB 42952, взрослый самец.

Типовая территория. Хаитальхин Лахедж, Йемен (Рис. 1).

Диагноз (ревизованный). Увеличенные чешуи в затылочной части головы, четыре крупные преанальные поры у самцов, расположенные по одной, длина третьего пальца задней конечности сопоставима с длиной четвертого (Tornier 1905).

Замечания. В каталоге типовых экземпляров агам герпетологической коллекции Берлинского музея (Denzer et al. 1997) в качестве голотипа *Ps. neumanni* указан ZMB 27418, а в качестве паратипов – ZMB 37225, 42952, 54522–54523 и NMW 23341. Однако из оригинального описания *Ps. neumanni* однозначно следует, что оно было основано на одном экземпляре. Единственный экземпляр полностью соответствующий описанию Торниера это ZMB 42952 и его следует считать голотипом по монотипии (Melnikov et al. 2012a).

Арнольд (Arnold 1980) свел *Ps. neumanni* в синонимы *Ps. sinaitus*. Однако, этот таксон провизорно был указан как валидный на основании предложенных для рода таксономических признаков (Melnikov et al. 2012a).

В результате обработки значительных коллекций псевдотрапелюсов (93 экз.), собранных в Йемене Беатом Шэтти (Beat Schätti), и хранящихся в MNHG, нами подготовлено переописание этого таксона, также получены первые данные по филогенетическому положению и генетическим отличиям этого вида (Melnikov et al. in prep.). На настоящий момент ввиду плохой сохранности материала из 93 образцов удалось получить ко-

роткий фрагмент COI только для 4 экземпляров из Йемена, и только один из них (MNHG 2310.82) оказался настоящим *Ps. neumanni*, сестринским по отношению к другому «четырёхпорому» виду *Ps. jensvindumi*. МтДНК остальных получившихся экземпляров (MNHG 2553.55, 2591.70-71) оказалась идентичной таковой *Ps. dhofarensis sensu lato*, что соответствует предварительному определению экземпляров по морфологическим признакам (MNHG 2591.70-71) из восточного Йемена, граничащего с Дофаром. Однако экз. MNHG 2553.55 (ювенильный) характеризуется морфологическими признаками *Ps. neumanni*, но при этом генетически относится к *Ps. dhofarensis sensu lato*, что может свидетельствовать о возможной интрогрессии мтДНК от *Ps. dhofarensis sensu lato* к *Ps. neumanni* в зоне симпатрии этих видов.

Филогенетическое положение. Сестринское по отношению к *Ps. jensvindumi*, объединяется с ним и с *Ps. aqabensis* в группу «четырёхпорых» аравийских псевдотрапелюсов, сестринскую «шестищипорым» аравийским *Ps. dhofarensis sensu lato* (Melnikov et al. in prep.). Ранее, филогенетическое положение *Ps. neumanni* было провизорно указано как родственное другим «четырёхпорым» видам (Melnikov et al. 2013a).

Распространение. Юго-западный Йемен (Рис. 1).

***Pseudotrachelus aqabensis* Melnikov, Nazarov, Ananjeva et Disi, 2012 – акабский псевдотрапелюс**

Голотип. ZISP 26382, взрослый самец.

Типовая территория. Акаба, южная Иордания (Рис. 1).

Диагноз. Стройный псевдотрапелюс, третий палец задней конечности гораздо длиннее четвертого, четыре хорошо развитые отдельные преанальные поры у самцов, в затылочной части головы нет увеличенных щитков (Melnikov et al. 2013b).

Замечания. В результате специального исследования псевдотрапелюсов Иордания (Melnikov et al. 2013b), удалось добыть еще 5 экземпляров и уточнить морфологические и молекулярно-генетические признаки таксона. У всех изученных экземпляров третий палец задней конечности длиннее четвертого и четыре отдельные преанальные поры, как и было предложено в первоописании. Самки характеризуются наличием четырех преанальных пор, но менее развитых, чем у самцов.

Таким образом, половой диморфизм по этому признаку у *Ps. aqabensis* отсутствует, в отличие от других видов псевдотрапелюсов, самки которых характеризуются меньшим количеством пор, чем у самцов.

Филогенетическое положение. Сестринское по отношению к *Ps. jensvindumi* и *Ps. neumanni*, с которыми объединяется в кладу «четырёхпорых» аравийских псевдотрапелюсов, сестринскую по отношению к «шестищипорым» аравийским *Ps. dhofarensis sensu lato* (Melnikov et al. 2013a).

Распространение. Южная Иордания – очень локально, известны только две точки в окрестностях г. Акаба (Melnikov et al. 2013b), южный Израиль в окрестностях г. Эйлат, далее на юг по западной Саудовской Аравии примерно до г. Мекка (Рис. 1). В южном Израиле и южной Иордании – симпатрия с «шестищипорым» африканским *Ps. sinaitus*, на западе Саудовской Аравии южнее г. Мекка – с «шестищипорым» аравийским *Ps. dhofarensis sensu lato*. Возможна гибридизация, т.к. некоторые экземпляры из зон симпатрии, характеризуются промежуточным состоянием диагностических признаков: например, 4 отдельные поры плюс по одной дополнительной неразделенной (MVZ 97487 из Нахал Хехарот, южный Израиль; MVZ 198050 из пустыни Негев, южный Израиль), или с одной стороны 2 отдельные поры, с другой 2–3 неразделенные (CAS 142026 из Шааб эт Таюз, юго-запад Саудовской Аравии; CAS 142024 из Акик, юго-запад Саудовской Аравии; FMNH 74481 из южной Вади Араба, южный Израиль). Такие экземпляры встречаются только в зоне контакта разных видов. Необходимо проведение специального исследования материала из зон симпатрии с помощью ядерных маркеров.

***Pseudotrachelus dhofarensis* Melnikov et Pierson, 2012 – дофарский псевдотрапелюс**

Голотип. ZISP 26531, взрослый самец.

Паратипы. CAS 227580 самец, CAS 227581 самка, MVZ 242743 самка; CAS 227583 самец; CAS 227593 самец; CAS 227594 самец, MVZ 242744 самка – все взрослые.

Типовая территория. Джебель Самхан, Дофар, Оман (Рис. 1).

Диагноз. Крупный коренастый псевдотрапелюс, третий палец задней конечности гораздо длиннее четвертого, 11–13 подпальцевых пластин

на четвертом пальце задней конечности, 6–8 хорошо развитых преанальных пор у самцов (две центральные крупнее остальных и ближе расположены к клоаке), 13–16 нижнегубных щитков, в затылочной части головы и на спине нет увеличенных щитков (Melnikov and Pierson 2012).

Замечания. По-видимому, включает как минимум еще один очень близкий вид (Melnikov et al. in prep.). Диагноз нуждается в уточнении, т.к. был основан на экземплярах обоих видов.

Филогенетическое положение. Сестринское по отношению к кладе «четырепорых» аравийских псевдотрапелюсов: *Ps. neumanni*, *Ps. aqabensis*, *Ps. jensvindumi* (Melnikov et al. 2013a).

Распространение. *Pseudotrapelus dhofarensis sensu stricto* известен из типовой территории и еще из двух точек в центральном и северном Омане. Второй (неописанный) вид из этой группы, имеет более широкое распространение по всей южной Аравии: Оман (включая о. Масирах), северо-восточный Йемен, юго-западная и южная Саудовская Аравия на север до г. Рияд (CAS 135544-135545, ZFMK 87160-87161; Рис.1). В Йемене *Ps. dhofarensis* симпатричен с *Ps. neumanni*, на западе Саудовской Аравии южнее г. Мекка – с *Ps. aqabensis*, в Омане – с *Ps. dhofarensis sensu stricto*. В зоне симпатрии с *Ps. neumanni* встречаются экземпляры с промежуточным состоянием диагностических признаков (например, уникальный экз. MNHG 2456.1 – самец с шестью хорошо развитыми, но разделенными порами), что может указывать на гибридизацию между этими видами.

***Pseudotrapelus jensvindumi* Melnikov, Ananjeva et Papenfuss, 2013 – псевдотрапелюс Йенса Виндума**

Голотип. CAS 225340, взрослый самец.

Типовая территория. Джебель аль Ахда, Катана, Вилайят Низва, Оман (Рис. 1).

Диагноз. Крупный псевдотрапелюс, с относительно короткими конечностями, серо-коричнево-оливковой окраски (темный хаки), третий палец задней конечности гораздо длиннее четвертого, 14 подпальцевых пластин на четвертом пальце задней конечности, четыре хорошо развитые неразделенные преанальные поры у самцов, в затылочной части головы и на спине нет увеличенных щитков (Melnikov et al. 2013).

Замечания. На настоящий момент известен только по двум экземплярам (включая типовой). Диагноз нуждается в уточнении.

Филогенетическое положение. Сестринское по отношению к *Ps. neumanni*, объединяется с ним и с *Ps. aqabensis* в кладу «четырепорых» аравийских псевдотрапелюсов, сестринскую по отношению к «шестипорым» аравийским *Ps. dhofarensis sensu lato* (Melnikov et al. 2013a).

Распространение. Помимо типовой территории, найден в Джебель Хафит, окр. Эль Аина, ОАЭ (MVZ 236932). Дрю Гарднер (Drew Gardner) сфотографировал псевдотрапелюса в окрестностях г. Шавка, ОАЭ (обложка 17-го тома журнала *Tribulus*, 2007). Кроме того, в сети Интернет имеются фото псевдотрапелюсов еще из двух точек: Хатта (Дубай, ОАЭ) Вольфганга Вустера (Wolfgang Wuster, http://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?seq_num=188583&one=T) и Вад аль Бих (Оман, Мусандам) Марка О’Ши (Mark O’Shea, http://www.markoshea.info/research_fieldwork_uae11-3.php) (Рис. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Биоразнообразие герпетофауны Ближнего Востока остается сильно недооцененным. Хорошим примером этому служат полученные данные о таксономическом разнообразии *Pseudotrapelus* (Melnikov et al. 2012; Melnikov and Pierson 2012; Мельников и Мельникова 2013; Melnikov et al. 2013a; Melnikov et al. 2013b). Новые открытия стали возможными благодаря доступности для посещения значительной части Аравии, а именно Омана, появившейся в недавнем прошлом. В настоящее время многие профессиональные герпетологи, а также туристы, любители природы и террариумисты регулярно посещают Оман. Таким образом, многие малоизвестные аравийские виды животных (в том числе новые виды) стали доступными для исследования зоологами. Как следствие, описание новых видов Ближнего Востока и Аравии в последнее время интенсифицировалось. К примеру, в результате недавней ревизии гекконов рода *Hemidactylus* Oken, 1817 были описаны восемь новых видов из одного только Омана (Carranza and Arnold, 2012).

За последние два года были описаны 11 новых видов ближневосточных и аравийских агам и гекконов: два вида агам *Phrynocephalus* Каур, 1825

(*Ph. ananjevae* Melnikov, Melnikova, Nazarov et Rajabizadeh, 2013; Melnikov et. al. 2013d in press.), четыре вида агам *Pseudotrapelus* (*Ps. aqabensis*; *Ps. dhofarensis*; *Ps. jensvindumi*; еще один вид в работе), два вида гекконов *Stenodactylus* Fitzinger, 1826 (Nazarov et. al. in prep.) и три вида гекконов *Ptyodactylus* Goldfuss, 1820 (*Pt. dhofarensis* Nazarov, Melnikov and Melnikova; 2013, *Pt. orlovi* Nazarov, Melnikov and Melnikova, 2013; *Pt. ananjevae* Nazarov, Melnikov and Melnikova, 2013), что существенно увеличивает представления об объеме этих групп. Описания еще целого ряда видов готовятся к публикации. Кроме того, получены предварительные данные о филогенетических взаимоотношениях в этих группах, истории их расселения на рассматриваемой территории и связи с биогеографическими сценариями региона.

Так, в результате изучения таксономического разнообразия, в том числе молекулярными методами, было установлено южноаравийское происхождение для такого обширного рода равнинных псаммофильных гекконов как *Stenodactylus*, распространенного от Ирана через Аравийский полуостров до западной Африки (Metallinou et al. 2012). Полученные данные по филогенетическим взаимоотношениям горных петрофильных гекконов рода *Ptyodactylus*, имеющих сходное распространение – на запад до северной Африки и на восток до Пакистана – также указывают на древность южноаравийских поселений этой группы ящериц (Nazarov et al. 2013). Похожие данные мы получили в результате исследования равнинных псаммофильных агам рода *Phrynocephalus*. Настоящая аравийская круглоголовка *Ph. arabicus* Anderson, 1894 распространена только на юге Аравии (Оман и Йемен) и является сестринской линией к другим круглоголовкам этой группы, описанным в свое время как *Ph. nejdensis* Haas, 1957 и распространенным севернее: в Саудовской Аравии, ОАЭ, Иордании, Кувейте (Melnikov et. al. 2013d in press.). Таким образом, южная Аравия являлась древним центром происхождения разных групп ящериц, из которого в последующем шло расселение и диверсификация представителей этих родов (Metallinou et al. 2012; Nazarov et al. 2013; Мельников и др. 2013б; Melnikov et. al. 2013d in press.).

Однако и сама южная Аравия по составу герпетофауны не является однородной. Герпетофауна южного Омана гораздо больше похожа на герпетофауну соседнего Йемена, чем на герпето-

фауну северного Омана. Только 35 видов из 86 в юго-западной Аравии (включая южный Оман) встречаются и в северном и в восточном Омане (Joger 1987). Южный Оман населен многими афротропическими видами (например, змей), такими как *Echis pyramidum* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), *Naja haje* (Linnaeus, 1758), *Bitis arietans* (Merrem, 1820), тогда как в восточном Омане есть палеарктические и ориентальные реликты: *Echis carinatus* (Schneider, 1801) и *Pseudocerastes persicus* (Dumeril, Bibron et Dumeril, 1854); по-видимому, какой-то фундаментальный экологический барьер разделял эти регионы в течение длительного времени (Pook et. al. 2008).

Однако одним из самых важных биогеографических вопросов, связанных с Аравией, является расхождение ее с Африканским континентом и образование Красного моря и связанные с этим особенности обмена фаунистическими элементами между Африкой и Аравией (Joger 1986; Amer and Kumazawa 2005; Pook et. al. 2008; Fujita and Papenfuss 2008; Metallinou et al. 2012; Portnik and Papenfuss 2012). Началось оно 30–24 млн. лет назад, во время геологической нестабильности и ряда сейсмических и вулканических событий в районе современных Эфиопии, северо-восточного Судана и юго-западного Йемена (Menzies et al. 1992; Bosworth et al. 2005). В результате 27.5–23 млн. лет назад, образовалось южное Красное море (Hughes et al. 1991; Chorowicz 2005), расширявшееся на север до начала раннего миоцена (Bosworth et al. 2005). Последующее присоединение Аравии к Африке на севере посредством «северного моста», так называемого «гомфотерийного», соединявшего Африку, Аравию и Евразию, произошло 18 млн. лет назад, мост этот периодически исчезал и установился окончательно примерно 15 млн. лет назад (Rögl 1998, 1999). Появление и исчезновение временных «южных мостов», соединявших юго-западную Аравию и Африку 10–5.3 млн. лет назад, также связано с тектонической активностью в миоцене, в результате чего Красное море то осушалось, то наполнялось вновь (Girdler 1991; Orszag-Sperber et al. 1994, 2001; Bosworth et al. 2005). Считалось, что такие мосты существовали и позднее, вплоть до плиоцена, 3.6–2.6 млн. лет назад (Haq et al. 1987), однако недавние исследования указывают на отсутствие послемiocенового моста в южном Красном море (Fernandes et al. 2006). В течение последних 500

тыс. лет, из-за оледенений и связанных с ними понижений уровня Красного моря, пролив Баб эль Мандеб был очень узким – 5 км против 30 км в настоящее время (Rohling et al. 1998; Siddall et al. 2003; Fernandes et al. 2006).

Связанные с этими событиями особенности обмена фаунистическими элементами между Африкой и Аравией стали предметом большого числа публикаций, модельными объектами в которых были агамовые ящерицы шипохвосты *Uromastyx* Merrem, 1820 (Joger 1986; Amer and Kumazawa 2005), хамелеоны рода *Chamaeleo* Laurenti, 1758 (Macey et al. 2008), гадюковые змеи эфы *Echis* Merrem, 1820 (Pook et al. 2009), gekконы рода *Stenodactylus* (Fujita and Papenfuss 2008; Metallinou et al. 2012), вараны рода *Varanus* Merrem, 1820 (Portnik and Papenfuss, 2012) и др. В целом усредненные датировки большинства исследователей указывают на то, что расхождение базальных африканских и аравийских групп *Echis*, *Stenodactylus* и *Uromastyx* произошло 28–18 млн. лет назад и соответствует времени образования Красного моря (Joger 1986; Amer and Kumazawa 2005; Pook et al. 2009; Fujita and Papenfuss 2008; Metallinou et al. 2012). Расхождение более поздних представителей африканско-аравийских видовых комплексов *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758) complex, *E. pyramidum* complex, *Stenodactylus yemenensis* Arnold, 1980/*S. mauritanicus*-*S. sthenodactylus* (Lichtenstein, 1823), *Varanus yemenensis* Bohme, Joger et Schatti, 1989/*V. albigularis* (Daudin, 1802) и *Uromastyx ocellata* (Lichtenstein, 1823)/*U. ornata* Heyden, 1827 произошло 15–7 млн. лет назад и связано, по-видимому, с появлением и исчезновением «южных мостов», соединявших юг Аравии и Африку (Joger 1986; Amer and Kumazawa 2005; Pook et al. 2009; Fujita and Papenfuss 2008; Macey et al. 2008; Metallinou et al. 2012). Имеются также свидетельства еще более поздних миграций: африканские и аравийские гадюки *B. arietans* разошлись всего 4 млн. лет назад (Pook et al. 2009), черепахи *Pelomedusa subrufa* (Bonnaterre, 1789) – 2.4 млн. лет назад (Wong et al. 2010), а африканские и аравийские кобры *N. haje* – всего 1.75 млн. лет назад (Pook et al. 2009). Для объяснения этих более поздних датировок авторами предлагаются альтернативные, более сложные пути проникновения африканских элементов в Аравию: например, во время плиоценовых понижений уровня Красного моря и образования еще более поздних

«южных мостов» для *B. arietans*, или в обход Красного моря, через Синай, затем с севера на юг Аравии, с последующим исчезновением части ареала в северной Аравии для *N. haje* (Pook et al. 2009), или даже совсем экзотичный способ – вплавь, через пятикилометровый плейстоценовый Баб эль Мандебский пролив для *V. yemenensis* и даже для пресноводной (!) черепахи *Pelomedusa subrufa* (Portnik and Papenfuss 2012). Другие авторы для получения сходных датировок по разным группам, предлагают использовать единый метод «молекулярных часов» (Metallinou et al., 2012).

В целом необходимо отметить, что датировки как геологических, так и связанных с ними биогеографических событий довольно противоречивы. Даже данные, полученные на одной и той же группе *Stenodactylus*, на сопоставимом объеме материала, с данными по митохондриальным и ядерным генам, с помощью одного и того же метода «молекулярных часов», но разными авторами (Fujita and Papenfuss 2008; Metallinou et al., 2012), разнятся на 7 млн. лет – 27.9 и 21.8 млн. лет назад соответственно (Табл. 1). Можно констатировать только то, что первоначальное отделение Аравии от Африки произошло 28–18 млн. лет назад, и это определило расхождение базальных групп некоторых родов рептилий. Тем не менее имеется много данных о появлении и исчезновении более поздних «южных» и «северных» мостов через Красное море (15–7 млн. лет назад), которые также могли служить причиной расселения и последующего разделения африканско-аравийских групп рептилий, и однозначно спекулировать на эту тему трудно, особенно учитывая большие расхождения датировок (Табл. 1).

Агамы рода *Pseudotrapelus* распространены и в Африке, и в Аравии, и на историю их расселения и диверсификации также оказала влияние сложная геологическая история Афро-Аравии. Как было показано выше, местом наибольшего разнообразия псевдотрапелюсов является юго-западная Аравия (Йемен и юго-запад Саудовской Аравии). Здесь встречаются как минимум три вида *Pseudotrapelus*: *Ps. dhofarensis* sensu lato, *Ps. neumanni* и *Ps. aqabensis*, т.е. представители обеих аравийских филогенетических групп, как «шестипорых», так и «четырёхпорых» (Рис. 1). Африканский *Ps. sinaitus* известен с противоположной стороны Красного моря до южного Судана, однако находки еще южнее, на северо-западе

Таблица 1. Сводные данные по времени дивергенции разных афро-аравийских таксонов рептилий (Fujita and Papenfuss 2008, с изменениями).**Table 1.** Summarized data on divergence times of different Afro-Arabian taxa of reptiles (Fujita and Papenfuss 2008, with changes).

Отряд (Order)	Семейство (Family)	Вид или род (Species or genus)	Время дивергенции, млн. лет (Divergence estimate, m.y.a.)	Исследование (Study)	Маркер (Marker)
Squamata	Gekkonidae	<i>Stenodactylus</i>	27.9 (41.3–15.8)	Fujita and Papenfuss (2011)	мтДНК, яДНК (mtDNA, nucDNA)
		<i>Stenodactylus</i>	21.8 (15.4–29.1)	Metallinou et. al. (2012)	мтДНК, яДНК (mtDNA, nucDNA)
	Viperidae	<i>Echis pyramidum</i> / <i>E. coloratus</i>	19.4	Pook et al. (2009)	мтДНК (mtDNA)
	Agamidae	<i>Uromastix</i>	18.	Joger (1986)	альбуминовые иммунологические дистанции (albumin immunological distances)
	Gekkonidae	<i>Stenodactylus yemenensis</i> / <i>S. mauritanicus</i> - <i>S. sthenodactylus</i>	15.4 (10.5–20.8)	Metallinou et. al. (2012)	мтДНК, яДНК (mtDNA, nucDNA)
	Agamidae	<i>Uromastix</i>	15–11	Amer and Kumazawa (2005)	мтДНК (mtDNA)
	Chameleonidae	<i>Chamaeleo chamaeleon</i>	<10	Macey et al. (2008)	мтДНК (mtDNA)
	Viperidae	<i>Echis pyramidum</i>	8.1	Pook et al. (2009)	мтДНК (mtDNA)
	Agamidae	<i>Uromastix ocellata</i> / <i>U. ornata</i>	8–7	Amer and Kumazawa (2005)	мтДНК (mtDNA)
	Varanidae	<i>Varanus yemenensis</i> / <i>V. albigularis</i>	6.9 (2.1–12.5)	Portnik and Papenfuss (2012)	мтДНК, яДНК (mtDNA, nucDNA)
	Viperidae	<i>Bitis arietans</i>	4	Pook et al. (2009)	мтДНК (mtDNA)
	Elapidae	<i>Naja haje</i>	1.75	Pook et al. (2009)	мтДНК (mtDNA)
Testudines	Pelomedusidae	<i>Pelomedusa subrufa</i>	2.4 (14.1–1)	Wong et al. (2010)	мтДНК (mtDNA)

Эфиопии и западе Эритреи, вполне вероятны (Vladimir Triloin web site: <http://www.herpetology-africa-ethiopia.com/agamidae.html>; Mazuch 2013; Tomáš Mazuch, личное сообщ.). Тем более, что эта территория до сих пор остается одним из самых слабо изученных мест Африканского континента (Largen and Spawls 2006, 2010).

Ближайшие родственники псевдотрапелюсов – это агамы родов *Xenagama* Boulenger, 1895 и *Acanthocercus* Fitzinger, 1843 (Joger 1991; Schätti and Gasperetti 1994; Wagner 2010). *Acanthocercus* распространены в южной и восточной Африке, кроме того два вида акантоцеркусов – *A. adramitanus* (Anderson, 1896) и *A. yemensis* (Klausewitz, 1954) – встречаются также в юго-западной Аравии (Йемен, Оман, юго-западная Саудовская Аравия), что указывает на прямую связь с африканскими агамами в этом регионе (Schätti and Gasperetti 1994). *Xenagama* встречаются только в районе Эфиопского плато и гор Ахмар, на территории Эфиопии и Сомали (Wagner et al. 2013a). Таким образом, местом наибольшего разнообразия агам группы *Pseudotrapelus–Acanthocercus–Xenagama* является возвышенность восточной Африки на территории Эритреи, Джибути, Эфиопии и Сомали (так называемый «рог Африки») и возвышенность юго-западной Аравии на противоположном берегу Красного моря (Рис. 1). Более того, ареалы почти всех видовых комплексов рода *Agama* Daudin, 1802 сходятся в районе «рога Африки», что свидетельствует о том, что именно этот регион является единым центром разнообразия (и по-видимому, центром происхождения) африканских агамовых ящериц (Wagner 2010; Wagner et al. 2013b). Это – так называемая аридная рефугиальная область агамовых ящериц (Wagner 2010). Также необходимо отметить географически разнонаправленную видовую радиацию представителей всех родов африканских агамовых ящериц из этого единого центра (Wagner et al. 2013b). Это определяется резкими ландшафтными отличиями: от аридных и полуаридных низменностей до горных тропических лесов, образовавшихся в результате поднятия во время формирования долины Красного моря, и высотным градиентом: от уровня моря до 4500 м н.у.м. в Эфиопии (Wagner et al. 2013b). Считается, что именно эти факторы определяют высокий уровень видового разнообразия ящериц (Bauer et al. 2010; Wagner and Bauer 2011), и многих групп птиц (Fjeldså and Bowie 2008) «рога

Африки». Похожие условия, обусловленные теми же причинами, имеются и на противоположном берегу Красного моря, в гористом Йемене.

По нашим представлениям псевдотрапелюсы разделились на две группы – африканскую (*Ps. sinaitus*) и аравийскую (все остальные виды) в результате расхождения этого единого африкано-аравийского центра происхождения и радиации агамовых ящериц, так же, как это произошло с представителями африканских и аравийских *Acanthocercus*, которые скоро будут разделены на два отдельных рода ввиду серьезных морфологических и молекулярно-генетических различий между ними (Philipp Wagner, личное сообщ.). Интересно отметить, что два вида аравийских акантоцеркусов являются сестринскими ко всем остальным агамам группы *Pseudotrapelus–Acanthocercus–Xenagama* (Wagner 2010), но при этом наибольшего разнообразия (12 видов) акантоцеркусы достигли в Африке. С представителями *Pseudotrapelus* все наоборот – дальнейшая диверсификация группы (как минимум 4 вида) происходила в результате расселения и под воздействием горообразовательных процессов в Аравии, а африканский *Ps. sinaitus* расселился по равнинной северо-восточной Африке практически в неизменном виде (Рис. 1). После соединения Африки и Аравии посредством «северного моста», южнее Синайского полуострова, по-видимому, произошла вторая волна заселения Аравии псевдотрапелюсами, на этот раз в северной части полуострова африканским *Ps. sinaitus*. Свидетельством этому служит практически полное отсутствие генетической изменчивости на всем ареале *Ps. sinaitus* – от северо-восточной Африки до северной Аравии, что указывает на быструю недавнюю экспансию. Более того, современное распространение *Ps. sinaitus* в целом соответствует очертаниям существовавшего в прошлом «северного моста» (Рис. 1), несмотря на современные географические барьеры, разделяющие его: Акабский залив, Суэцкий залив, Красное море и Синайский полуостров. Именно в районе Акабского залива, по-видимому, произошел вторичный контакт африканских и аравийских псевдотрапелюсов с возможной гибридизацией на территории южной Иордании, южного Израиля и северо-западной Саудовской Аравии. Для проверки и уточнения предложенного биогеографического сценария необходимы дополнительные исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность своим научным руководителям – Н.Б. Ананьевой, Н.Л. Орлову и Н.И. Абрамсон – и своим коллегам по отделению герпетологии ЗИН РАН: Л.К. Иогансен, И.Г. Данилову, К.Д. Мильто и лаборатории молекулярной систематики: А.Ю. Костыгову, С.Ю. Бодрову, Т.В. Петровой за помощь на всех этапах выполнения данной работы, а также Е.В. Сыромятниковой (ЗИН РАН) и А.Х.-М.Валееву («Экзоменю», Санкт-Петербург) за помощь в передаче тканей и экземпляров псевдотрапелюсов, Д.А. Гапону (ЗИН РАН) за комментарии по Международному кодексу зоологической номенклатуры. Особая благодарность CAS: Роберту Дрюсу (Robert C. Drewes), Дэвиду Блэкберну (David C. Blackburn), Йенсу Виндуму (Jens V. Vindum) и Лорен Шайнберг (Lauren Scheinberg) – отделению герпетологии (Department of Herpetology), и Шарлотте Пфайфер (Charlotte Pfeiffer) – координатору исследовательских программ Лэйксайд Фаундейшн (Research Program Coordinator, Lakeside Foundation), а также Музею зоологии позвоночных г. Беркли (Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley): Теодору Папенфуссу (Theodore J. Papenfuss), Кэрол Спенсер (Carol L. Spencer) и Джимми Макгуайру (Jimmy A. McGuire), а также кураторам коллекций и авторам фото экземпляров, предоставивших материал для обработки: Алану Ресетару и Кетлин Келли (Alan Resetar and Kathleen Kelly, FMNH), Аннемари Олер и Алану Дюбуа (Annemarie Ohler and Alain Dubois, MNHN), Жири Моравецу (Jiri Moravec, NMP), Хайнцу Грилличу (Heinz Grillitsch, NMW), Хосе Росадо (Jose Rosado, MCZ), Андреасу Шмитцу (Andreas Schmitz, MNHG), Гюнтеру Кёхлеру и Маркусу Ауэру (Gunther Köhler and Markus Auer, SMF), Филиппу Вагнеру (Philipp Wagner, ZFMK), Фрэнку Тиллаку (Frank Tillack, ZMB), В.Ф. Орловой и Роману Назарову (ZMMU).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты РФФИ № 10-04-90784, РФФИ № 12-04-00057-а), гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (проект НШ-6560.2012.4) и гранта Калифорнийской академии наук (Lakeside Foundation, fund number 4-6167-22-0314).

ЛИТЕРАТУРА

- Мельников Д.А. и Мельникова Е.Н. 2013. Таксономическое разнообразие «монотипического» рода *Pseudotrapelus*. Отчетная научная сессия по итогам работ 2012 г. (9–11 апреля 2013 г., Санкт-Петербург). Тезисы докладов: 23–24.
- Мельников Д.А., Мельникова Е.Н. и Назаров Р.А. 2013. Таксономия и биогеография ящериц Аравии. Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран: (25–27 ноября 2013 г., Санкт-Петербург). Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург: 111–114.
- Anderson J. 1901. A list of the reptiles and batrachians obtained by Mr. A. Blayney Percival in Southern Arabia (with notes by the collector). *Proceeding of the Zoological Society of London*, 2: 137–152.
- Amer S.A.M. and Kumazawa Y. 2005. Mitochondrial DNA sequences of the Afro-Arabian spiny-tailed lizards (genus *Uromastyx*; family Agamidae): phylogenetic analyses and evolution of gene arrangements. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 247–260.
- Arnold E.N. 1980. The reptiles and amphibians of Dhofar, Southern Arabia. *Journal of Oman Studies Special Report*, 2: 273–332.
- Arnold E.N. 1986. A key and annotated checklist to the lizards and amphisbaenians of Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, 8: 385–435.
- Bauer A.M., Jackman T.R., Greenbaum E., Giri V. and de Silva A. 2010. South Asia supports a major endemic radiation of *Hemidactylus* geckos. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 343–352.
- Bosworth W., Huchon P. and McClay K. 2005. The Red Sea and Gulf of Aden Basins. *Journal of African Earth Science*, 43: 334–378.
- Carranza S. and Arnold E.N. 2012. A review of the geckos of the genus *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Oman based on morphology, mitochondrial and nuclear data, with descriptions of eight new species. *Zootaxa*, 3378: 1–95.
- Chorowicz J. 2005. The East African rift system. *Journal of African Earth Science*, 43: 379–410.
- Denzer W., Rainer G. and Manthey U. 1997. Annotated type catalogue of the Agamid lizards (Reptilia: Squamata: Agamidae) in the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (former Zoological Museum Berlin). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 73(2): 309–332.
- Disi A. M. and Böhme W. 1996. Zoogeography of the amphibians and reptiles of Syria, with additional new records. *Herpetozoa*, 9: 63–70.
- Fernandes C.A., Rohling E.J. and Siddall M. 2006. Absence of post-Miocene Red Sea land bridges: biogeographic implications. *Journal of Biogeography*, 33: 961–966.
- Fitzinger L. 1843. Systema Reptilium. Ambyglossae. Vin-dobonae, Braumüller and Seidel, 106 p.
- Fjeldså J. and Bowie R.C. 2008. New perspectives on the origin and diversification of Africa's forest avifauna. *African Journal of Ecology*, 46: 235–247.
- Fujita M.K. and Papenfuss T.J. 2011. Molecular systematics of *Stenodactylus* (Gekkonidae), an Afro-Arabian

- gecko species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **58**: 71–75.
- Girdler R.W. 1991.** The Afro-Arabian rift system – an overview. *Tectonophysics*, **197**: 139–153.
- Haq B.U., Hardenbol J. and Vail P.R. 1987.** Chronology of fluctuations of sea levels since the Triassic. *Science*, **235**: 1156–1167.
- Hughes G.W., Varol O. and Beydoun Z.R. 1991.** Evidence for Middle Oligocene rifting of the Gulf of Aden and for Late Oligocene rifting of the southern Red Sea. *Marine and Petroleum Geology*, **8**: 354–358.
- von Heyden C.H.G. 1827.** Reptilien. In: E. Rüppell (Ed.). Atlas zu Reise im nördlichen Afrika. 1. Zoologie. H.L. Brönnner, Frankfurt am Main: 1–24.
- Joger U. 1986.** Phylogenetic analysis of *Uromastyx* lizards, based on albumin immunological distances. In: Z. Rokec (Ed.). Proceedings of the European Herpetological Meeting. Societas Europea Herpetologica, Bonn: 187–192.
- Joger U. 1987.** An interpretation of reptile zoogeography in Arabia, with special reference to Arabian herpetofaunal relationships with Africa. In: R. Kinzelbach, F. Krupp and W. Schneider (Eds.). Proceedings of Symposium on the Fauna and Zoogeography of the Middle East. Dr. Ludwig Reichert Verlag, Wiesbaden: 257–271.
- Joger U. 1991.** A molecular phylogeny of Agamid Lizards. *Copeia*, **3**: 616–622.
- Largen M. and Spawls S. 2006.** Lizards of Ethiopia (Reptilia Sauria): an annotated checklist, bibliography, gazetteer and identification key. *Tropical Zoology*, **19**: 21–109.
- Largen M. and Spawls S. 2010.** The Amphibians and Reptiles of Ethiopia and Eritrea. Chimaira Publishing, Frankfurt am Main, 693 p.
- Leviton A.E., Anderson S.C., Adler K. and Minton S.A. 1992.** Handbook to Middle East Amphibians and Reptiles. SSAR, Oxford, Ohio, 252 p.
- Macey J.R., Kuehl J.V., Larson A., Robinson M.D., Ugurtas I.H., Ananjeva N.B., Rahman H., Javed H.I., Osmani R.M., Doumma A. and Papenfuss T.J. 2008.** Socotra Island the forgotten fragment of Gondwana: unmasking chameleon lizard history with complete mitochondrial genomic data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**: 1015–1018.
- Mazuch T. 2013.** Amphibians and Reptiles of Somaliland and Eastern Ethiopia, based on two field trips in 2010/2011. Dříteč, Tomáš Mazuch Publishing, 80 p.
- Melnikov D., Nazarov R., Ananjeva N.B. and Disi A. 2012a.** A new species of *Pseudotrapelus* (Agamidae, Sauria) from Aqaba, southern Jordan. *Russian Journal of Herpetology*, **19**(2): 143–154.
- Melnikov D. and Pierson T. 2012b.** A new species of *Pseudotrapelus* (Agamidae, Sauria) from Dhofar, Oman. *Современная Герпетология*, **12**(3/4): 143–151.
- Melnikov D., Ananjeva N.B. and Papenfuss T.J. 2013a.** A new species of *Pseudotrapelus* (Agamidae, Sauria) from Nizwa, Oman. *Russian Journal of Herpetology*, **20**(1): 79–84.
- Melnikov D., Melnikova E., Bondarenko D. and Amr Z. 2013b.** Taxonomy and Distribution of *Pseudotrapelus* in Jordan. *Russian Journal of Herpetology*, **20**(3): 213–216.
- Melnikov D., Melnikova E., Nazarov R. and Rajabizadeh M. 2013c.** Taxonomic revision of *Phrynocephalus persicus* De Filippi, 1863 complex with description of a new species from Zagros, southern Iran. *Современная Герпетология*, **13**(1/2): 34–46.
- Melnikov D., Melnikova E., Nazarov R., Rajabizadeh M., Al-Johany A. and Amr Z.S. 2013d (in press).** Taxonomic revision of *Phrynocephalus arabicus* Anderson, 1984 complex with description of a new species from Ahvaz, south-western Iran. *Современная Герпетология*, **13**(3/4).
- Melville J., Hale J., Mantziou G., Ananjeva N.B., Milto K. and 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*, **53**: 99–112.
- Menzies M.A., Baker J., Bosence D., Dart C., Davison I., Hurford A., Al'Kadasi M., McClay K., Nichols G., Al'Subary A. and Yelland A. 1992.** The timing of magmatism, uplift and crustal extension: preliminary observations from Yemen. *Geological Society, London, Special Publications*, **68**: 293–304.
- Metallinou M., Arnold E.N., Crochet P.-A., Geniez P., Brito J.C., Lymberakis P., El Din S.B., Sindaco R., Robinson M. and Carranza S. 2012.** Conquering the Sahara and Arabian deserts: systematics and biogeography of *Stenodactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae). *BMC Evolutionary Biology*, **12**(258): 1–17.
- Moravec J. 2002.** A new subspecies of the Sinai agama *Pseudotrapelus sinaitus* from Southern Syria and northern Jordan (Reptilia: Squamata: Sauria: Agamidae). *Faunistische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*, **23**: 131–140.
- Nazarov R., Melnikov D. and Melnikova E. 2013.** Three new species of *Ptyodactylus* (Reptilia; Squamata; Phyllodactylidae) from the Middle East. *Russian Journal of Herpetology*, **20**(2): 147–162.
- Okajima Y. and Kumazawa Y. 2010.** Mitochondrial genomes of acrodont lizards: timing of gene rearrangements and phylogenetic and biogeographic implications. *BMC Evolutionary Biology*, **10**: 141.
- Orszag-Sperber F., Plaziat J.-C. and Purser B.H. 1994.** Tectonique et confinement: les depots evaporitiques miocenes associes au rifting de la Mer Rouge et du Golfe de Suez (Egypte). *Comptes Rendus de l'Academie des Science Paris*, **318**(II): 123–129.
- Orszag-Sperber F., Plaziat J.-C., Baltzer F. and Purser B.H. 2001.** Gypsum salina-coral reef relationships dur-

- ing the Last Interglacial (Marine Isotopic Stage 5e) on the Egyptian Red Sea coast: a Quaternary analogue for Neogene marginal evaporites? *Sedimentary Geology*, **140**: 61–85.
- Pook C.E., Joger U., Stümpel N. and Wüster W. 2009.** When continents collide: phylogeny, historical biogeography and systematics of the medically important viper genus *Echis* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **53**: 792–807.
- Portik D.M. and Papenfuss T.J. 2012.** Monitors cross the Red Sea: The biogeographic history of *Varanus yemenensis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **62**: 561–565.
- Rögl F. 1998.** Paleogeographic Considerations For Mediterranean And Paratethys Seaways (Oligocene And Miocene). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **99A**: 279–331.
- Rögl F. 1999.** Circum-Mediterranean Miocene paleogeography. In: G. Rössner and K. Heissig (Eds.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Dr. Fritz Pfeil Verlag, Munich: 39–48.
- Rohling E.J., Fenton M., Jorissen F.J., Bertrand P., Ganssen G. and Caulet J.P. 1998.** Magnitudes of sea level lowstands of the past 500,000 years. *Nature*, **394**: 162–164.
- Schätti B. and Gasperetti J. 1994.** A contribution to the herpetofauna of Southwest Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, **14**: 349–423.
- Schätti B. and Desvoignes A. 1999.** The herpetofauna of southern Yemen and the Sokotra Archipelago. In: *Instrumenta Biodiversitatis IV*. Museum d'Histoire Naturelle, Genève: 1–178.
- Schleich H.H., Kästle W. and Kabisch K. 1996.** Amphibians and Reptiles of North Africa, Koeltz, Koenigstein, 627 p.
- Siddall M., Rohling E.J., Almogi-Labin A., Henleben C., Meischnerm D., Schmelzer I. and Smeed D.A. 2003.** Sea-level fluctuations during the last glacial cycle. *Nature*, **423**: 853–858.
- Tornier G. 1905.** Schildkröten und Eidechsen aus Nordost-Afrika und Arabien. *Zoologische Jahrbucher Systematik*, **22**: 365–388.
- Trailin Vladimir** web site. Herpetology of Ethiopia – Eritrea and adjacent territory.
- Wagner P. 2010.** Diversity and distribution of African reptiles, with a special focus on Agamid Lizards. Unpublished PhD thesis. University of Bonn, Bonn, 374 p.
- Wagner P. and Bauer A.M. 2011.** A new dwarf *Agama* (Sauria: Agamidae) from Ethiopia. *Breviora*, **527**: 1–19.
- Wagner P., Mazuch T. and Bauer A.M. 2013a.** An extraordinary tail. Integrative review of the agamid genus *Xenagama* Boulenger, 1895. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **51**: 144–164.
- Wagner P., Leaché A., Mazuch T. and Böhme W. 2013b.** Additions to the lizard diversity of the Horn of Africa: Two new species in the *Agama spinosa* group. *Amphibia-Reptilia*, **34**: 363–387.
- Wong R.A., Fong J.J. and Papenfuss T.J. 2010.** Phylogeography of the African helmeted terrapin, *Pelomedusa subrufa*: genetic structure, dispersal, and human introduction. *Proceedings of the California Academy of Science*, **61**: 575–585.

Представлена 15 октября 2013; принята 10 декабря 2013.

Приложение 1. Список изученных экземпляров *Pseudotrapelus*

Appendix 1. A list of examined specimens of *Pseudotrapelus*

CAS (43 экземпляра/specimens): 144191, 142021, 146453, 142027, 142022, 139534, 149443, 149444, 149449, 149450, 148541, 139529, 139530, 139525, 139811, 139526, 139527, 142025, 142026, 142023, 142024, 102367, 102368, 102369, 102370, 119233, 140394, 140395, 140396, 140404, 140438, 140478, 135544, 135545, 225340, 227580, 227581, 227583, 227593, 227594, 251124, 227591.

FMNH (51 экземпляр/specimens): 18208, 18209, 18210, 18211, 18212, 18213, 18214, 18451, 18450, 82295, 66219, 66434, 152883, 152884, 164656, 164657, 152882, 152881, 171878, 171879, 167841, 167842, 164659, 167881, 167845, 167793,

171880, 171881, 171882, 152886, 95913, 95914, 129941, 129942, 129943, 129944, 129945, 129946, 129947, 129948, 129949, 129950, 129951, 3907, 167843, 152885, 164655, 164654, 164658, 167794, 48466, 74480, 74481.

NMNH (8 экземпляров/specimens): Ag. 355/1, Ag. 355/2, Ag. 355/3, Ag. 355/4, Ag. 355/6, Ag. 355/7, Ag.355/8, Ag. 355/9.

MCZ (7 экземпляров/specimens): R-158280, R-157112, R-157111, R-157110, R-52269, R-45597, R-45596.

MNHG: (92 экземпляра/specimens): 2310.75, 2310.76, 2310.77, 2310.78, 2310.79, 2310.80, 2310.81, 2456.7, 2546.37, 2546.38, 2553.52, 2581.46, 2591.73, 2591.74, 2310.82, 2310.83, 2310.84, 2310.85, 2310.86, 2310.87, 2310.88, 2310.89, 2310.90, 2310.91, 2313.62, 2313.63, 2427.47, 2427.48, 2427.49, 2427.50, 2427.56, 2546.54, 2313.61, 2313.64, 2427.45, 2427.46, 2427.51,

2427.57, 2427.52, 2427.53, 2427.54, 2427.55, 2456.1, 2456.2, 2456.3, 2456.4, 2456.5, 2456.6, 2456.8, 2456.9, 2456.10, 2456.11, 2456.12, 2546.13, 2546.14, 2546.15, 2546.16, 2546.17, 2546.18, 2546.19, 2546.20, 2546.21, 2546.22, 2546.23, 2546.24, 2546.25, 2546.26, 2546.27, 2546.28, 2546.29, 2546.30, 2546.31, 2546.32, 2546.33, 2546.34, 2546.35, 2546.36, 2553.48, 2553.49, 2553.50, 2553.51, 2553.53, 2553.54, 2553.55, 2581.43, 2581.44, 2591.69, 2581.45, 2591.70, 2591.71, 2591.72, 2591.075.

MVZ (16 экземпляров/specimens): 56535, 56534, 198050, 198051, 97490, 97489, 97492, 97491,

97487, 97488, 244421, 244420, 244422, 236932, 242743, 242744.

ZFMK (4 экземпляра/specimens): 87146, 87160, 87161, 87239.

ZISP (30 экземпляров, каталогизированы не все/specimens, not all catalogued): 4817, 4818, 8592, 19526, 25024, 25025, 25026, 25027, 25028, 26382, 26383, 26979, 26980, 26981, 26982, 26983.

ZMB (16 экземпляров/specimens): 772, 773, 775, 776, 777, 15778, 17348, 18296, 18359, 22783, 26548, 37029, 37030, 37031, 54574, 54575.

ZMMGU (1 экземпляр/specimen): R-13487.