

Правило Фостера или островной эффект у популяций ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) и быстрой ящурки (*Eremias velox*) (Reptilia, Lacertilia) на песчаном массиве Сарыкум

Г. В. Полянова[✉], О. Е. Полянова

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

Информация о статье

Краткое сообщение

УДК 591.525(598.112.3)

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-154-159>

EDN: EDEBBK

Поступила в редакцию 17.06.2023,
после доработки 07.09.2023,
принята 07.09.2023,
опубликована 25.12.2023

Аннотация. Песчаный массив Сарыкум, возраст которого насчитывает около 100 тыс. лет, представляет собой островное местообитание для псаммофильных видов наземных позвоночных. В работе представлены новые морфометрические данные по популяциям двух видов псаммофильных ящериц, обитающих на данной территории. Это номинативный подвид ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776) и кавказская быстрая ящурка (*Eremias velox caucasica* Lantz, 1928). Длина туловища половозрелых самцов ушастой круглоголовки составляет в среднем 76.5 ± 3.7 мм ($n = 30$), а взрослых самок – 68.9 ± 4.2 мм ($n = 29$). Сравнение полученных материалов с аналогичными параметрами казахстанской популяции подвида показывает, что половозрелые особи сарыкумской популяции достоверно мельче: для самцов $td = 1.33 \geq tst$ при доверительной вероятности $\alpha = 0.80$, а для самок $td = 2.07 \geq tst$ при $\alpha = 0.95$. Из литературы известно, что все предкавказские популяции этого вида являются изолированными. Возможно, маленькие размеры половозрелых особей у них также служат примером проявления правила Фостера. Данные представленного исследования проверили возможность существования аналогичной особенности размеров и сарыкумской популяции кавказской быстрой ящурки. Длина туловища половозрелых самцов на Сарыкуме составляет 63.6 ± 2.9 мм ($n = 9$), самок – 58.4 ± 3.0 мм ($n = 17$). Расчет достоверности различий по коэффициенту Стьюдента показывает, что длина туловища самцов ($td = 2$) и самок ($td = 0.61$) сарыкумской популяции статистически не отличается от усредненных материалов по региону. При этом половозрелые особи сарыкумской популяции достоверно мельче номинативного подвида из Казахстана: для самцов $td = 1.40 \geq tst$ при доверительной вероятности $\alpha = 0.80$, а для самок $td = 2.20 \geq tst$ при $\alpha = 0.95$. Очевидно, что правило Фостера не проявляется в обитающей на песчаном массиве Сарыкум популяции подвида, а бросающиеся в глаза небольшие размеры половозрелых особей определяются сравнением с размерами номинативного подвида. Интересен тот факт, что неполовозрелые ящерицы обоих видов не отличаются по размеру от особей того же возраста других популяций. Вероятно, на данном этапе онтогенеза сохраняется общий физиологически оптимальный для вида размер.

Ключевые слова: правило Фостера, островной эффект, Сарыкум, изолированная популяция, *Phrynocephalus m. mystaceus*, *Eremias velox caucasica*

Финансирование: Исследование выполнено в рамках Программы стратегического академического лидерства Российского университета дружбы народов имени Патрика Лумумбы.

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

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Правило Фостера или островной эффект является одной из классических эволюционных закономерностей хорошо известных из зоогеографии (Гептнер, 1936; Наймарк, 2021; Benítez-López et al., 2021). Оно проявляется в том, что у обитателей островов в результате длительной изоляции направленно изменяются размеры по сравнению с материковыми предковыми фор-

мами. У небольших форм чаще происходит увеличение размеров, так называемый островной гигантизм. У крупных видов, наоборот, происходит уменьшение величины тела, т. е. островная карликовость. Наиболее четко закономерность выражена у рептилий, немногого реже встречается у млекопитающих. Птицы на островах дают как более крупные, так и более мелкие формы.

[✉] Для корреспонденции. Департамент рационального природопользования Института экологии, Российской университет дружбы народов имени Патрика Лумумбы.

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

Песчаный массив Сарыкум, возраст которого насчитывает около 100 тыс. лет (Идрисов, 2010), несомненно, является типичным образцом островного местообитания для псаммофильных видов – таких как ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776) и быстрая ящурка (*Eremias velox* Pallas, 1771). Даже на первый взгляд опытному герпетологу бросаются в глаза мелкие размеры взрослых особей первого вида и относительно небольшие – второго. Для выяснения наличия островного эффекта у отмеченных видов мы провели сравнительную оценку морфометрических параметров популяций Сарыкума с сопоставимыми сведениями о других популяциях видов.

Наши исследования на песчаном массиве Сарыкум ($N = 43^{\circ}00'23.9''$ $E = 47^{\circ}14'04.3''$) начались в 2019 г. для *Phrynocephalus mystaceus* и в 2022 г. для *Eremias velox*. Работы проходили в первой декаде мая 2019 и 2021 – 2023 гг. Для изучения динамики популяционных характеристик материалы собирали на одной и той же общей площади, включающей совместное поселение обоих видов. Материалом для данного краткого сообщения послужили морфометрические показатели одного полевого сезона 2022 г. Размерную характеристику популяций определяли по одному основному показателю – длине туловища, который также использовали для описания возрастной структуры. Рассмотрение других морфометрических показателей мы посчитали нецелесообразным в рамках краткого сообщения.

Ушастая круглоголовка является самым крупным представителем рода *Phrynocephalus*. Согласно принятой на данный момент оценке ее систематики вид включает четыре подвида (Семенов, Шенброт, 1990; Macey et al., 2018; Solovyeva et al., 2018), из которых на территории России встречается только один номинативный, *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776, распространенный в Европе от юга Астраханской области и Восточного Предкавказья до Волго-Уральских песков (Macey et al., 2018). Однако в истории изучения популяции на песчаном массиве Сарыкум существуют два эпизода, когда в 1932 г. Д. М. Красовский описывал ее как самостоятельную форму *P. m. mystaceus natio dagestanica* и позже как отдельный подвид *Megalochilus mystaceus dagestanica* (Krassowsky, 1932) рода *Megalochilus* с единственным видом *Megalochilus mystaceus* (Ананьева, 1986). Дальнейшие генетические исследования не подтвердили выделение сарыкумской популяции в отдельный подвид (Macey et al., 2018).

Предкавказские популяции ушастой круглоголовки внесены в Красную книгу Российской Федерации (Ананьева, Мазанаева, 2021a) – категория 2 «сокращающиеся в численности и/или распространении», и Красные книги всех регионов Северного Кавказа, где обитают.

Согласно нашим материалам мая 2022 г. длина туловища половозрелых самцов ушастой круглоголовки находится в диапазоне от 70 до 83 мм и состав-

ляет в среднем 76.5 ± 3.7 мм ($n = 30$). Для взрослых самок длина туловища находится в диапазоне от 60 до 78 мм и в среднем равна 68.9 ± 4.2 мм ($n = 29$), что соответствует литературным сведениям для сарыкумской популяции (Хонякиной, 1961). Размерный диапазон и средние значения длины тела половозрелых особей обоих полов по коэффициенту Стьюдента статистически не отличаются ($td = 0.44 \leq t_{st}$ для самцов и $1.8 \leq t_{st}$ для самок) и от обобщенных материалов по Предкавказью М. Ф. Тертышникова (2002). Анализ, проведенный данным автором на основе собственных материалов и коллекций ЗИН РАН, ИЗАНУ и МКЗСГУ из Предкавказья, показал, что длина тела самцов колеблется в пределах 68 – 95 мм и средняя длина составляет 78.53 ± 1.29 мм, а для самок: 66 – 100 и 77.03 ± 1.20 мм соответственно. Автор также подтвердил, что основные метрические характеристики указывают на то, что предкавказские круглоголовки относятся к подвиду *Ph. m. mystaceus* (Тертышников, 1992).

Если рассматривать ушастых круглоголовок Казахстана и Средней Азии как номинативный подвид (Macey et al., 2018), то следует для сравнения привести размерные данные ящерицы этих регионов. В Казахстане (Брушко, 1995) длина туловища самцов и самок достоверно больше и составляет 81.5 ± 0.74 мм ($n = 20$) и 77.8 ± 0.84 мм ($n = 11$) соответственно. Достоверность различий определена по коэффициенту Стьюдента и для самцов составляет $td = 1.33 \geq t_{st}$ при доверительной вероятности $\alpha = 0.80$, а для самок $td = 2.07 \geq t_{st}$ при $\alpha = 0.95$. В Юго-Восточных (Сергеев, 1939) и Центральных Каракумах (Шаммаков, 1961), а также в Северных Кызылкумах (Полынова, Лобачев, 1981) и в Узбекистане (Богданов, 1960) ящерицы также крупнее, чем на Сарыкуме и в Предкавказье в целом. Интересным является тот факт, что неполовозрелые животные в первую весну после вылупления не обнаруживают карликовости по сравнению с казахстанским и среднеазиатским молодняком. Их размер весной 2022 г. составил 46.7 ± 2.7 мм. Аналогичный размер описан для неполовозрелых особей Казахстана – от 40 до 50 мм (Брушко, 1995) и Туркмении – в среднем 44 мм (Шаммаков, 1981). Таким образом, на данном этапе онтогенеза сохраняется общий, физиологически оптимальный для вида размер.

Возвращаясь к предположению, что мелкие размеры сарыкумской популяции ушастой круглоголовки могут быть примером островного эффекта или правила Фостера, следует подчеркнуть, что все известные для Предкавказья популяции этого вида являются изолированными (Гожев, 1930; Тертышников, Горовая, 1984; Тертышников, 2002). Возможно, маленькие размеры половозрелых особей у них также служат примером проявления правила Фостера.

Быстрая ящурка песчаного массива Сарыкум демонстрирует ту же тенденцию к уменьшению размеров. Вид включает три подвида (The IUCN Red List, 2023), из которых на территории России обитает кавказская быстрая ящурка, *Eremias velox caucasica*

Lantz, 1928. Она встречается в Нижнем Поволжье, Восточном Предкавказье и Дагестане. Номинативный подвид *Eremias velox velox* Pallas, 1771 заселяет большую часть ареала в пределах Казахстана, Средней Азии, Ирана и Северо-Западного Китая, а подвид *Eremias velox borkini* Eremchenko et Panfilov, 1999 обитает в Иссык-Кульской котловине Киргизии (Eremchenko, Panfilov, 1999). Подвид *E. v. roborowskii*, обитающий в Северо-Западной части Китая (Турфанская впадина), по последним сведениям, выделен с высокой степенью вероятности в самостоятельный вид (Chirikova et al., 2019).

Кавказская быстрая ящурка внесена в Красную книгу Российской Федерации (Ананьева, Мазанаева, 2021б) – категория 2 «сокращающийся в численности и/или распространении подвид», и Красные книги всех регионов Северного Кавказа, где обитает (за исключением Ставропольского края).

Согласно материалам, собранным нами в 2022 г., размер половозрелых самцов составляет 63.6 ± 2.9 мм (от 54 до 77 мм, $n = 9$), самок – 58.4 ± 3.0 мм (от 54 до 65 мм, $n = 17$), что соответствует данным З. П. Хонякиной (1965), собранным для популяции в 60-х гг. XX в. В обобщенных материалах по Предкавказью М. Ф. Тертышникова (2002) размерный диапазон и средние значения длины тела половозрелых животных этого подвида составляют для самцов от 44 до 65 мм и 56.43 ± 1.59 мм, для самок – от 44 до 69 и 56.33 ± 1.59 мм соответственно. Расчет достоверности различий по коэффициенту Стьюдента показывает, что длина туловища самцов ($td = 2$) и самок ($td = 0.61$) сарыкумской популяции статистически не отличается от усредненных материалов по региону. Известно, что ящерицы из Предкавказья (Тертышников, 1992) достоверно отличаются от калмыцких популяций подвида по четырем признакам (*L./L.cd.*, *G.*, *Ventr.*, *Sq.cd.*), а от азербайджанских – по одному признаку (*G*). Отличие калмыцких ящурок от предкавказских можно объяснить, видимо, влиянием с севера номинативной формы на калмыцкую популяцию.

Таким образом, правило Фостера не проявляется в обитающей на песчаном массиве Сарыкум популяции подвида, а бросающиеся в глаза небольшие размеры половозрелых особей определяются сравнением с размерами номинативного подвида. Широко распространенный номинативный подвид *E. velox* отличается более крупными размерами. Так, в Южном Прибалхашье (Казахстан) длина туловища самцов составляет 68.05 ± 0.62 мм ($n = 45$), самок – 65.44 ± 1.06 мм ($n = 25$) (Брушко, 1995). Различие достоверно и определено также по коэффициенту Стьюдента. Для самцов $td = 1.40 \geq tst$ при доверительной вероятности $\alpha = 0.80$, для самок $td = 2.20 \geq tst$ при $\alpha = 0.95$. Необходимых для подобного сравнения данных по третьему подвиду *Eremias velox borkini* Eremchenko et Panfilov, 1999 найти не удалось, но известно, что длина туловища у половозрелых особей этого подвида может достигать 80 мм (Торопова и др., 2017).

Интересен тот факт, что, как и в случае с ушастой круглоголовкой, неполовозрелые особи сарыкумской быстрой ящурки не отличаются по морфометрическим характеристикам от казахстанских популяций номинативного подвида. Их средний размер весной 2022 г. на Сарыкуме составил 39.7 ± 3.5 ($n = 22$), а в Казахстане (Южное Прибалхашье и Муюнкумы) – 41.25 ± 2.36 ($n = 12$) (Брушко, 1995). По коэффициенту Стьюдента это различие недостоверно ($td = 2.037 \leq tst$). Сходные размеры молодняка описаны и для Туркмении (Шаммаков, 1981).

Несомненно, популяции псаммофильных видов ящериц на песчаном массиве Сарыкум требуют особого внимания исследователей. Развиваясь в условиях длительной изоляции, они приобрели своеобразные черты. В связи с этим, на наш взгляд, следует провести генетическую проверку на подвидовой уровень.

Благодарности. Авторы благодарят студентов Института экологии РУДН, принимавших участие в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н. Б. 1986. О родовой самостоятельности ушастой круглоголовки *Megalochilus mystaceus* (Pallas, 1776) // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 157. С. 4 – 13.

Ананьева Н. Б., Мазанаева Л. Ф. 2021а. Ушастая круглоголовка *Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776 (популяции Предкавказья) // Красная книга Российской Федерации. Т. Животные. 2-е издание. М. : ФГБУ «ВНИИ Экология». С. 439 – 440.

Ананьева Н. Б., Мазанаева Л. Ф. 2021б. Кавказская быстрая ящурка *Eremias velox caucasica* Lantz, 1928 // Красная книга Российской Федерации. Т. Животные. 2-е издание. М. : ФГБУ «ВНИИ Экология». С. 453 – 455.

Богданов О. П. 1960. Фауна Узбекской ССР. Т. 1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент : Изд-во АН Узбекской ССР. 260 с.

Брушко З. К. 1995. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы : Қонжық. 232 с.

Гептнер В. Г. 1936. Общая зоогеография. М. : Биомедгиз. 548 с.

Гожев А. Д. 1930. О некоторых представителях животного мира, встречающихся в пределах западной части Терско-Дагестанского песчаного массива // Известия Русского географического общества. Т. 62, вып. 3. С. 269 – 286.

Идрисов И. А. 2010. К истории формирования и развития песчаного массива Сарыкум // Труды Заповедника Дагестанский. Вып. 3. С. 19 – 27.

Наймарк Е. Б. 2021. Островные карлики и гиганты – результат действия комплекса экологических и эволюционных факторов // Элементы. URL: https://elementy.ru/novosti_nauki/433805/Ostrovnye_karlik_i_giganty_rezulstat_deystviya_kompleksa_ekologicheskikh_i_evolyutsionnykh_faktorov(дата обращения: 16.06.2023).

Полынова Г. В., Лобачев В. С. 1981. Территориальные отношения у ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) // Зоологический журнал. Т. 59, № 11. С. 1649 – 1657.

Семенов Д. В., Шенброт Г. И. 1990. Круглоголовки фауны СССР. Описание нового подвида ушастой круглоголовки с замечаниями о таксономическом статусе *Phrynoce-*

phalus mystaceus (Reptilia, Agamidae) // Зоологический журнал. Т. 69, № 5. С. 76 – 81.

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

Тертышников М. Ф., Горовая И. И. 1984. Пресмыкающиеся Ставрополья. Сообщение 1. Черепахи, Ящерицы // Fauna Ставрополья. Ставрополь : СГПИ. Вып. 3. С. 48 – 91.

Тертышников М. Ф. 1992. Пресмыкающиеся Предкавказья (фауна, систематика, экология, значение, охрана, генезис) : дис. ... д-ра биол. наук. Киев. 383 с.

Тертышников М. Ф. 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь : Ставропольсервисшкола. 240 с.

Торопова В. И., Кулагин С. М., Хардер Т., Сагынбаев С., Еремченко В. В. 2017. Ящурка быстрая Боркина *Eremias velox borkini* (Pallas, 1771) // Wildlife of Kirgystan. URL: <https://www.wildlife.kg/рептилии-рептилии/24-cremias-velox-ru/> (дата обращения: 16.06.2023).

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

Хонякина З. П. 1965. Распространение и биология быстрой ящурки в Дагестане // Вопросы физиологии, биохимии, зоологии и паразитологии. Махачкала : Дагкнигоиздат. С. 111 – 125.

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

Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Mila B., Walkden P., Huijbregts M. A. J., Tobias J. A. 2021.

The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates // Nature Ecology & Evolution. Vol. 5, iss. 6. P. 768 – 756. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01426-y>

Chirikova M. A., Dujsebayeva T. N., Liu J., Guo X. 2019. Geographical distribution and morphological variability of the Rapid racerunner, *Eremias velox* (Pallas, 1771) (Reptilia, Lacertidae) in the eastern periphery of its range // Asian Herpetological Research. Vol. 10, iss. 4. P. 230 – 245. <https://doi.org/10.1637/j.cnki.ahr.190009>

Eremchenko V., Panfilov A. 1999. Taxonomic position and geographic relations of a lacertid lizard *Eremias velox* from the Issyk-Kul lake depression, Tien Shan mountains, Kyrgyzstan // Science and New Technologies. № 1. P. 119 – 125.

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

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

The IUCN Red List of Threatened Species. 2023. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/157286/749469> (дата обращения: 16 июня 2023).

Foster's or island rule in populations of *Phrynocephalus mystaceus* and *Eremias velox* (Reptilia, Lacertilia) on the sandy massif Sarykum

G. V. Polynova[✉], O. E. Polynova

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

Article info

Short Communication

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-154-159>
EDN: EDEBBK

Received June 17, 2023,
revised September 7, 2023,
accepted September 7, 2023,
published December 25, 2023

Abstract. The sandy massif Sarykum, whose age is about 100 thousand years, is an island habitat for psammophilic species of terrestrial vertebrates. The paper presents new morphometric data on the populations of two species of psammophilous lizards living in this area. These are the nominate subspecies of the Secret Toadheaded Agama (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776) and the Caucasian Central Asian Racerunner (*Eremias velox caucasica* Lantz, 1928). Body length of sexually mature males of the Secret Toadheaded Agama averages 76.5 ± 3.7 mm ($n = 30$), and adult females – 68.9 ± 4.2 mm ($n = 29$). Comparison of the obtained materials with similar parameters of the Kazakhstan population of the subspecies shows that mature individuals of the Sarykum population are significantly smaller: for males $td = 1.33 \geq tst$ with a confidence level $\alpha = 0.80$, and for females $td = 2.07 \geq tst$ with $\alpha = 0.95$. It is known from the literature that all the pre-Caucasian populations of this species are isolated. Perhaps the small size of mature individuals in them also serve as an example of the manifestation of Foster's rule. The data of the presented study indicate a similar feature of the Sarykum population of the Caucasian Central Asian Racerunner. The body length of mature males at Sarykum is 63.6 ± 2.9 mm ($n = 9$), and that of females is 58.4 ± 3.0 mm ($n = 17$). The calculation of the reliability of differences by the Student coefficient shows that the length of the trunk of males ($td = 2$) and females ($td = 0.61$) of the Sarykum population does not statistically differ from the averaged materials for the region. At the same time, mature individuals of the Sarykum population are significantly smaller than the nominate subspecies from Kazakhstan: for males $td = 1.40 \geq tst$ with a confidence probability $\alpha = 0.80$, and for females $td = 2.20 \geq tst$ with $\alpha = 0.95$. It is obvious that Foster's rule does not manifest itself in the subspecies population living on the Sarykum sandy massif, and the conspicuous small size of mature individuals is determined by comparison with the size of the nominate subspecies. An interesting fact is that immature foot-and-mouth of both species do not differ in size from individuals of the same age of other populations. Probably, at this stage of ontogenesis, the overall physiologically optimal size for the species is preserved.

Keywords: Foster's rule, island effect, Sarykum, isolated population, *Phrynocephalus m. mystaceus*, *Eremias velox caucasica*

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

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

For citation: Polynova G. V., Polynova O. E. Foster's or island rule in populations of *Phrynocephalus mystaceus* and *Eremias velox* (Reptilia, Lacertilia) on the sandy massif Sarykum. *Current Studies in Herpetology*, 2023, vol. 23, iss. 3–4, pp. 154–159 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-154-159>, EDN: EDEBBK

REFERENCES

- Ananjeva N. B. On the generic independence of the long-eared roundhead *Megalochilus mystaceus* (Pallas, 1776). *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, 1986, vol. 157, pp. 4–13 (in Russian).
- Ananjeva N. B., Mazanaeva K. F. The Secret Toad-headed Agama *Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776 (populations of the Pre-Caucasus). *Red Data Book of Russian Federa-*

tion. Animals. 2nd edition. Moscow, VNII Ecology Publ., 2021a, pp. 439–440 (in Russian).

Ananjeva N. B., Mazanaeva K. F. The Caucasian Central Asian Racerunner *Eremias velox caucasica* Lantz, 1928. *Red Data Book of Russian Federation. Animals.* 2nd edition. Moscow, VNII Ecology Publ., 2021b, pp. 453–455 (in Russian).

Bogdanov O. P. *The Fauna of the Uzbek SSR. Vol. 1. Amphibians and Reptiles.* Tashkent, AN UzSSR Publ., 1960. 260 p. (in Russian).

[✉] Corresponding author. Department of Environmental Management of Institute of Ecology, Peoples' Friendship University of Russia named after Patrice Lumumba, Russia.

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

- Brushko Z. K. *Lizards of Kazakhstan Deserts*. Almaty, Konjik, 1995. 232 p. (in Russian).
- Geptner V. G. *Obshchaya zoogeografiya* [General Zoogeography]. Moscow, Bio-medgiz, 1936. 548 p. (in Russian).
- Gozhev A. D. On some representatives of the animal world found within the western part of the Terek-Dagestan sandy massif. *Izvestia de la Societe Russe de Geographie*, 1930, vol. 62, iss. 3, pp. 269–286 (in Russian).
- Idrisov I. A. On the history of the formation and development of the Sarykum sand massif. *Proceedings of the Dagestan Nature Reserve*, 2010, iss. 3, pp. 19–27 (in Russian).
- Naimark E. B. Island dwarfs and giants – the result of the action of a complex of ecological and evolutionary factors. *Elements*, 2021. Available at: https://elementy.ru/novosti_nauki/433805/Ostrovnye_karlik_i_giganty_rezulstat_deystviya_kompleksa_ekologicheskikh_i_evolyutsionnykh_faktorov (accessed June 16, 2023) (in Russian).
- Polynova G. V., Lobachev V. S. Territorial relations of the Toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus*). *Zoologicheskiy zhurnal*, 1981, vol. 59, no. 11, pp. 1649–1657 (in Russian).
- Semenov D. V., Shenbrot G. I. Secret Toadheaded agamids of the fauna of the USSR. Description of a new subspecies of the long-eared roundhead with notes on the taxonomic status of *Phrynocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae). *Zoologicheskiy zhurnal*, 1990, vol. 69, no. 5, pp. 76–81 (in Russian).
- Sergeev A. M. Materials on postembryonic growth of reptiles. *Zoologicheskiy zhurnal*, 1939, vol. 28, no. 5, pp. 888–903 (in Russian).
- Tertyshnikov M. F., Gorovaya I. I. The reptiles of the Stavropol region. Message 1. Turtles, Lizards. *Fauna Stavropol'ia* [Fauna of Stavropol]. Stavropol, Stavropol State Pedagogical Institute Publ., 1984, iss. 3, pp. 48–91 (in Russian).
- Tertyshnikov M. F. *Pre-Caucasian Reptiles (Fauna, Systematics, Ecology, Significance, Protection, Genesis)*. Diss. Dr. Sci. (Biol.). Kiev, 1992. 383 p. (in Russian).
- Tertyshnikov M. F. *Presmykaiushchesia Tsentral'nogo Predkavkaz'ia* [Reptiles of the Central Pre-Caucasian Region]. Stavropol, Stavropol'servisshkola, 2002. 240 p. (in Russian).
- Toropova V. I., Kulagin S. M., Harder T., Sagynbaev S., Eremchenko V. V. Borkin Central Asian Racerunner *Eremias velox borkini* (Pallas, 1771). *Wildlife of Kirgystan*, 2017. Available at: <https://www.wildlife.kg/рептилии-рептилии/24-eremias-velox-ru/> (accessed June 16, 2023) (in Russian).
- Khonyakina Z. P. Materials on reproduction and molting of the Secret Toad-headed Agama (*Phrynocephalus mystaceus* Pall.) in Dagestan. *Scientific Notes of Dagestan University. Biology Sciences*, 1961, vol. 7, pt. 2, pp. 105–133 (in Russian).
- Khonyakina Z. P. Distribution and biology of the fast lizard in Dagestan. In: *Voprosy fiziologii, biokhimii, zoologii i parazitologii* [Problems of Physiology, Biochemistry, Zoology and Parasitology]. Makhachkala, Dagknigoizdat, 1965, pp. 111–125 (in Russian).
- Shammakov S. *Reptiles of Plain Turkmenistan*. Ashgabat, Ylym, 1981. 312 p. (in Russian).
- Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Mila B., Walkden P., Huijbregts M. A. J., Tobias J. A. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, vol. 5, iss. 6, pp. 768–756. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01426-y>
- Chirikova M. A., Dujsebayeva T. N., Liu J., Guo X. Geographical distribution and morphological variability of the Rapid racerunner, *Eremias velox* (Pallas, 1771) (Reptilia, Lacertidae) in the eastern periphery of its range. *Asian Herpetological Research*, 2019, vol. 10, iss. 4, pp. 230–245. <https://doi.org/10.1637/j.cnki.ahr.190009>
- Eremchenko V., Panfilov A. Taxonomic position and geographic relations of a lacertid lizard *Eremias velox* from the Issyk-Kul lake depression, Tien Shan mountains, Kyrgyzstan. *Science and New Technologies*, 1999, no. 1, pp. 119–125.
- Macey R. J., Schulte J. A. II, Ananjeva N. B., van Dyke E. T., Wang Y., Orlov N., Shafei S., Robinson M. D., Dujsebayeva T., Freund G. S., Fischer C. M., Liu D., Papenfuss T. J. A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus* reveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics. *Zootaxa*, 2018, vol. 4467, no. 1, pp. 1–81. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4467.1.1>
- Solov'yeva E. N., Dunayev E. A., Nazarov R. A., Mehdi Radjabizadeh, Poyarkov N. A. Molecular and morphological differentiation of Secret Toad-headed agama, *Phrynocephalus mystaceus*, with the description of a new subspecies from Iran (Reptilia, Agamidae). *ZooKeys*, 2018, iss. 748, pp. 97–129. <https://doi.org/10.3897/zookeys.748.20507>
- The IUCN Red List of Threatened Species. 2023. Available at: <https://www.iucnredlist.org/species/157286/749469> (accessed June 16, 2023).