

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 575+598.1

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ВНУТРИРОДОВАЯ СИСТЕМАТИКА
КРУГЛОГОЛОВОК PHRYNOCERPHALUS (REPTILIA, SQUAMATA,
AGAMIDAE) ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА
ГЕНОВ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК**

© 2014 г. Е. Н. Соловьева, Н. А. Поярков, Е. А. Дунаев,
Р. А. Назаров, В. С. Лебедев, А. А. Банникова

Представлено академиком Ю.Ю. Дгебуадзе 25.10.2013 г.

Поступило 30.10.2013 г.

DOI: 10.7868/S0869565214100260

Круглоголовки (*Phrynoscephalus*) — неотъемлемый элемент аридных биотопов на обширной территории, охватывающей страны Ближнего и Среднего Востока, Средней и Центральной Азии. Это один из наиболее разнообразных родов семейства агам (*Agamidae*), по разным оценкам насчитывающий от 26 до 40 видов [1]. Внутривидовая систематика *Phrynoscephalus* разработана слабо: последние таксономические ревизии проведены без исследования всего разнообразия рода [1]; не вполне ясно и его филогенетическое положение в семействе *Agamidae* [2–5]. Попытки реконструировать филогению рода предпринимались неоднократно [4–10]. Однако высокая внутривидовая морфологическая изменчивость круглоголовок и широкая распространенность субстратных рас — морф, привязанных к определенному типу субстрата [11], затрудняют реконструкцию филогении по морфологическим признакам. В то же время опубликованные филогенетические схемы, построенные по молекулярным данным [4, 5, 10], неполны, так как получены на ограниченной выборке видов по недостаточно информативным генетическим маркерам.

С целью прояснить основные закономерности дифференциации герпетофауны аридных регионов Евразии мы предприняли исследование филогенетических отношений 37 таксонов круглоголовок, охватывающих около 80% признаваемых видов и все основные видовые группировки *Phrynoscephalus*. Полученная в результате схема

позволяет пересмотреть внутривидовую систематику круглоголовок и уточнить статус ряда форм.

В молекулярно-генетическом анализе использованы образцы тканей 52 особей *Phrynoscephalus* и восьми особей близкородственных агам подсемейства *Agaminae*: представителей родов *Laudakia*, *Paralaudakia*, *Trapelus* и *Stellagama*. В анализ были включены 69 последовательностей из Генбанка, из которых 28 использованы в качестве внешних групп (представители *Agamidae*, *Chamaeleonidae*, *Iguanidae* и *Lacertidae*).

В ходе филогенетического анализа исследовали последовательности фрагментов четырех генов митохондриальной ДНК: субъединицы I цитохром *c* оксидазы (*COI*), II и IV субъединиц NADH-дегидрогеназы (*ND2* и *ND4*) и цитохрома *b* (*cyt b*); общая длина выравнивания составила 2703 п.н. (номера Генбанка HQ919083; HM915020; KF691616–KF691738; см. табл. 1). Анализ проводили по алгоритмам максимального правдоподобия (ML), максимальной парсимонии (MP) и байесовского анализа (UBA) для конкатенированных последовательностей четырех генов. Для оценки уровня генетической дифференциации между таксонами посчитаны средние некорректированные *p*-дистанции. Полученные дендрограммы показаны на рис. 1. Между филогенетическими схемами для нуклеотидных и аминокислотных последовательностей наблюдается значительное топологическое сходство; различия касаются узлов с невысокими значениями поддержки.

Все виды филогенетического анализа достоверно подтверждают монофилию подсемейства *Agaminae*, которое распадается на две клады. Первая из них объединяет афро-аравийские роды (*Agama*, *Xenagama*, *Pseudotrapelus*), а также степных (*Trapelus*; Средняя Азия и Средний Восток) и жабоголовых (*Bufo*; Индия, Раджастан) агам. В связи со сходством внешней морфологии

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Научно-исследовательский Зоологический музей
Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова

Таблица 1. Список использованных образцов представителей подсемейства Agaminae. Указаны инвентарные или полевые номера отдельных экземпляров и выборок, а также номера Генбанка полученных (подчеркнуты) и использованных последовательностей

Таксон	Номер ваучерного экземпляра	Номера последовательностей в Генбанке (COI, cyt b, ND2, ND4)
<i>Agama agama</i>	—	NC014175; AB263940; AF128504; AF443225
<i>Pseudotrapelus sinaitus</i>	—	NC013603
<i>Xenagama taylori</i>	—	DQ008215
“ <i>Xenagama batillifera</i> ”*	—	AB113825
<i>Bufoniceps laungwalaensis</i>	—	DQ008214
<i>Trapelus sanguinolentus</i>	ZMMU R-12709; R-12732	— ; AY053997; GQ242223; <u>KF691668</u>
<i>Paralaudakia caucasia</i>	ZMMU R-12465; Lca	<u>KF691701</u> ; <u>KF691617</u> ; AF028687; <u>HQ919083</u>
<i>Paralaudakia microlepis</i>	Lmi	<u>KF691703</u> ; <u>KF691647</u> ; — ; <u>KF691699</u>
<i>Paralaudakia lehmanni</i>	ZMMU R-12248	<u>KF691702</u> ; <u>KF691618</u> ; <u>KF691670</u> ; AF028677
<i>Stellagama stellio</i>	ZMMU R-11324	<u>KF691700</u> ; <u>KF691616</u> ; AF128516; <u>KF691669</u>
<i>Laudakia nupta</i>	ZMMU R-12711	<u>HM915020</u> ; — ; AF128513; <u>KF691667</u>
<i>Laudakia tuberculata</i>	ZMMU R-11749	— ; — ; AF128514; —
<i>Phrynocephalus alpherakii</i>	ZMMU R-12670	<u>KF691729</u> ; <u>KF691639</u> ; GQ242221; <u>KF691692</u>
<i>Ph. arabicus</i>	ZMMU R-12713	<u>KF691708</u> ; — ; <u>KF691675</u> ; <u>KF691651</u>
<i>Ph. axillaris</i>	ZMMU R-12302; R-13087	<u>KF691724</u> ; <u>KF691635</u> ; AY396570; AY054012
<i>Ph. erythrurus</i>	ZMMU R-12303	<u>KF691718</u> ; <u>KF691632</u> ; GQ141231; <u>KF691684</u>
<i>Ph. forsythii</i>	ZMMU R-12301	<u>KF691720</u> ; <u>KF691633</u> ; AY054017; <u>KF691661</u>
<i>Ph. frontalis</i>	ZMMU R-12309	<u>KF691695</u> ; AY053909; AY396592; <u>KF691733</u>
<i>Ph. g. guttatus</i>	Pgut1; RuHF 080-3	<u>KF691731</u> ; <u>KF691640</u> ; GQ242203; <u>KF691693</u>
<i>Ph. h. helioscopus</i>	Phel11; ZMMU R-12525	<u>KF691716</u> ; <u>KF691630</u> ; <u>KF691658</u> ; <u>KF691683</u>
<i>Ph. helioscopus varius</i>	ZMMU R-13089; R-12524	<u>HQ543966</u> ; <u>KF691628</u> ; GQ242183; AY054050
<i>Ph. hispidus</i>	ZMMU R-12837	<u>KF691732</u> ; <u>KF691644</u> ; <u>KF691663</u> ; <u>KF691694</u>
<i>Ph. incertus</i>	ZMMU R-13088	<u>KF691728</u> ; <u>KF691637</u> ; GQ242206; <u>KF691690</u>
<i>Ph. interscapularis</i>	Uz-10-05; ZMMU R-12268	<u>KF691704</u> ; <u>KF691620</u> ; AF128517; <u>KF691671</u>
<i>Ph. kulagini</i>	ZMMU R-12939	<u>KF691735</u> ; <u>KF691641</u> ; <u>KF691664</u> ; <u>KF691696</u>
<i>Ph. kuschakewitschi</i>	ZMMU R-12516; RuHF 082	<u>KF691727</u> ; <u>KF691643</u> ; GQ242210; <u>KF691689</u>
<i>Ph. longicaudatus</i>	Pmaclong1	<u>KF691737</u> ; <u>KF691645</u> ; <u>KF691666</u> ; <u>KF691698</u>
<i>Ph. maculatus</i>	ZMMU R-12501; R-13029	<u>KF691707</u> ; <u>KF691623</u> ; <u>KF691650</u> ; <u>KF691674</u>
<i>Ph. melanurus</i>	ZMMU R-12332	<u>KF691725</u> ; <u>KF691636</u> ; GQ242197; <u>KF691687</u>
<i>Ph. moltschanovi</i>	ZMMU R-12942	<u>KF691730</u> ; <u>KF691638</u> ; <u>KF691662</u> ; <u>KF691691</u>
<i>Ph. m. mystaceus</i>	ZMMU R-12261; Pmy2	<u>KF691713</u> ; <u>KF691626</u> ; AF128518; AY054055
<i>Ph. mystaceus ssp.</i>	ZMMU R-13009-2	<u>KF691714</u> ; <u>KF691627</u> ; <u>KF691656</u> ; <u>KF691680</u>
<i>Ph. ocellatus</i>	Uz-10-9-1; ZMMU R-12272	<u>KF691709</u> ; <u>KF691624</u> ; <u>KF691652</u> ; <u>KF691676</u>
<i>Ph. ornatus vindumi</i>	ZMMU R-13026	<u>KF691706</u> ; <u>KF691622</u> ; <u>KF691649</u> ; <u>KF691673</u>
<i>Ph. persicus horvathi</i>	ZMMU R-13243-1-3; R-12322	<u>KF691715</u> ; <u>KF691631</u> ; <u>KF691657</u> ; <u>KF691681</u>
<i>Ph. przewalskii</i>	ZMMU R-8900	<u>KF691734</u> ; AY053941; AY396586; AY054061
<i>Ph. putjatai</i>	ZMMU R-12308-1; KIZ20238	<u>KF691722</u> ; <u>KF691634</u> ; HM629331; <u>KF691686</u>
<i>Ph. raddei boettgeri</i>	Pra5; IZIP-998	<u>KF691710</u> ; <u>KF691625</u> ; <u>KF691653</u> ; <u>KF691678</u>
<i>Ph. saidalievi</i>	ZMMU R-12802	<u>KF691717</u> ; <u>KF691629</u> ; <u>KF691659</u> ; <u>KF691682</u>
<i>Ph. scutellatus</i>	ZMMU R-13020	<u>KF691712</u> ; <u>KF691619</u> ; <u>KF691655</u> ; <u>KF691677</u>
<i>Ph. sogdianus</i>	T-11-18; T-11-13; R-12800	<u>KF691705</u> ; <u>KF691621</u> ; <u>KF691648</u> ; <u>KF691672</u>
<i>Ph. strauchi</i>	Uz-10-15-4; ZMMU R-11386	<u>KF691711</u> ; — ; <u>KF691654</u> ; <u>KF691679</u>
<i>Ph. theobaldi</i>	ZMMU R-10816	<u>KF691721</u> ; AY053965; EU275226; AY054089
<i>Ph. versicolor</i>	ZMMU R-12834; RuHF-048-2	<u>KF691736</u> ; AY053968; <u>KF691665</u> ; <u>KF691697</u>
<i>Ph. vlangalii</i>	KIZ20062	<u>KF691719</u> ; <u>KF691642</u> ; <u>KF691660</u> ; <u>KF691685</u>
<i>Ph. zetangensis</i>	RuHF 086-2	<u>KF691723</u> ; AY053992; EU275228; AY054114
<i>Phrynocephalus sp. 1</i>	KIZ14303	<u>KF691738</u> ; <u>KF691646</u> ; — ; —
<i>Phrynocephalus sp. 2</i>	ZMMU R-12327	<u>KF691726</u> ; AY053919; AY396572; <u>KF691688</u>

* — положение *Xenagama batillifera* неясно, так как использованная последовательность AB113825, опубликованная в Генбанке как *Xenagama batillifera*, по-видимому, относится к неверно определенному экземпляру *Stellagama stellio* ($p = 7.56\%$) [12].

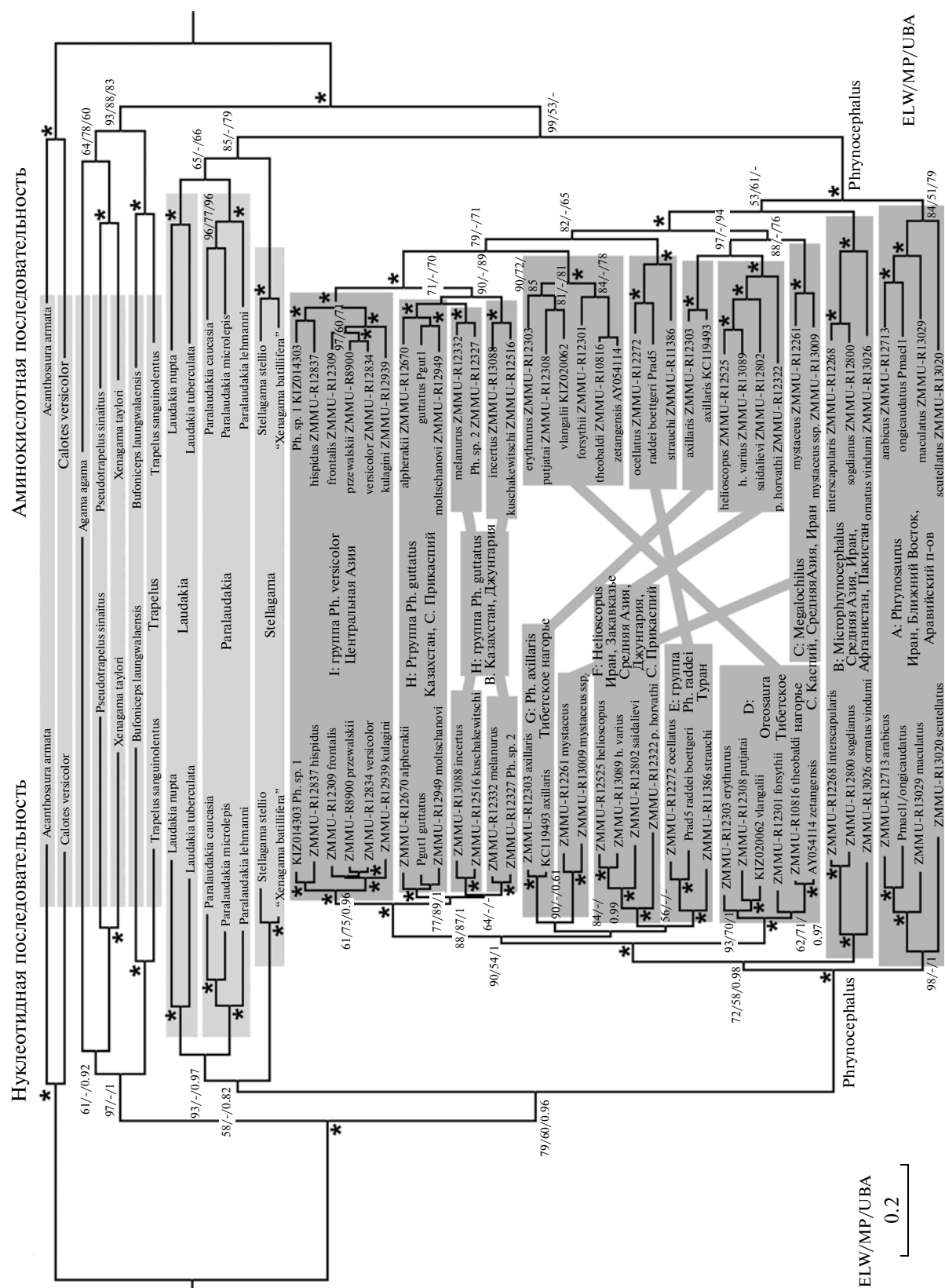


Рис. 1. Филогенетические ML-дендрограммы рода *Rhynopserphalus*, построенные по нуклеотидным (слева) и аминокислотным (справа) последовательностям. Бутстрэп-поддержки в МР-анализе, значения Expected Likelihood Weights (ELW) в ML-анализе и значения апостериорных вероятностей (PP) в байесовском анализе (UBA) расставлены в порядке, указанном на рисунке. Звездочкой (*) отмечены узлы с высокими значениями поддержки (BS > 95%; PP = 1.0). Обозначены группы видов рода *Rhynopserphalus* (A–I); подчеркиванием выделены доступные названия родового и подродового ранга.

род *Bufoniceps* рассматривался в составе *Phrynoscephalus*; наши данные подтверждают его близость к *Trapelus*, показанную ранее [3, 5]. Вторая кладка *Agaminae* объединяет род *Phrynoscephalus* (Ближний Восток, Средняя и Центральная Азия) с представителями горных агам (*Laudakia s. lato*). В ряде работ предполагалась парафилия этого рода относительно *Phrynoscephalus* [2, 3], в связи с чем недавно он был разделен на роды *Laudakia s. stricto* (Иран, на восток до Гималаев), *Paralaudakia* (Средняя и Центральная Азия, Кавказ) и *Stellagama* (Юго-Восточная Европа, Северо-Восточная Африка, Ближний Восток, Малая Азия) [12]. Наши данные не позволяют однозначно разрешить филогенетические связи между круглоголовками и горными агами, однако заметна тенденция к монофилии *Laudakia s. lato*, а также монофилия объединения *Laudakia s. stricto* и *Paralaudakia*.

Все виды филогенетического анализа достоверно подтверждают монофилию рода *Phrynoscephalus*. Филогенетические связи в пределах рода разрешены неоднозначно: ряд узлов, отражающих ранние этапы дифференциации рода *Phrynoscephalus*, слабо поддержаны. При этом клады, соответствующие уровню видов и видовых групп, получили высокие значения бутстрэп-поддержек и апостериорных вероятностей (BS/PP 98–100%/1.0). В общей сложности наш анализ выявил в пределах рода *Phrynoscephalus* следующие 9 клад, соответствующих основным видовым группировкам круглоголовок (группы A–I, рис. 1).

Группа А. Объединяет виды с весьма различной морфологией и экологией, населяющие Иран, Ближний Восток и Аравийский п-ов. Эта группа образует кладу, сестринскую по отношению ко всем остальным видам рода *Phrynoscephalus*. Ранее была показана значительная морфологическая дистантность ее представителей, особенно *Ph. arabicus* [7]. В группу с умеренными значениями поддержки попадает иранский вид *Ph. scutellatus*, который ранее сближали с *Ph. ocellatus* [цит. по 7] и относили к роду *Phrynosaurus* [1]. Наши данные свидетельствуют о парафилии *Ph. maculatus s. lato* относительно *Ph. arabicus*: *Ph. m. longicaudatus* из Омана с максимальными поддержками группируется с *Ph. arabicus*. Отличия в морфологии и экологии этой формы позволяют рассматривать ее как самостоятельный вид *Ph. longicaudatus* Naas, 1957 comb. et stat. nov.

Группа В. Мелкие псаммофильные виды юга Средней Азии, Турана и Среднего Востока (Иран, Афганистан, Пакистан): *Ph. interscapularis*, *Ph. sogdianus* и *Ph. ornatus*. Эта группа с высокой степенью достоверности образует сестринскую кладу по отношению к остальным круглоголовкам Средней и Центральной Азии. Ввиду значительной морфологической обособленности эту группу самых мелких круглоголовок вместе с *Ph. clarckorum* и *Ph. luteoguttatus* ранее обозначали как “микро-

фриноцефалиды” [13, 14], однако подродового названия предложено не было. Между *Ph. interscapularis* и *Ph. sogdianus* обнаружена только незначительная дифференциация ($p = 3.80\%$); статус *Ph. sogdianus* нуждается в уточнении.

Группа С. Ушастые круглоголовки *Ph. mystaceus*. Это самые крупные из *Phrynoscephalus*, населяющие пески от Средней Азии до севера Ирана. По данным нуклеотидных последовательностей *Ph. mystaceus* близки к тибетскому виду *Ph. axillaris* (G), а согласно анализу аминокислот они группируются в слабо поддерживаемую кладу с *Ph. axillaris* и такырными круглоголовками (F). В связи с необычной морфологией *Ph. mystaceus* часто рассматривают как самостоятельный подрод *Megalochilus* [1]. Показана значительная обособленность среднеазиатской *Ph. m. mystaceus* от североиранской популяции ($p = 7.36\%$), которую мы рассматриваем как новый таксон пока неопределенного ранга.

Группа D. Тибетские круглоголовки (*Ph. erythrurus*, *Ph. putjatai*, *Ph. vlangalii*, *Ph. forsythii*, *Ph. theobaldi*, *Ph. zetangensis*), рассматриваемые в составе подрода *Oreosaura* [1]. Эта монофилетическая [4] группа видов, встречающихся в высокогорьях Тибетского нагорья, отличается от всех остальных круглоголовок живорождением, особенностями морфологии и поведения [7, 9]. Филогенетическое положение группы D неоднозначно: по данным анализа нуклеотидных последовательностей с умеренными поддержками она образует сестринскую кладу к круглоголовкам групп (C + E–I); по данным анализа аминокислот с низкими значениями поддержек группа рассматривается как сестринская к объединению групп *Ph. guttatus* (H) и *Ph. versicolor* (I). В пределах группы D выделяются две субклады, соответствующие тибето-гималайским (*Ph. forsythii*, *Ph. theobaldi*, *Ph. zetangensis*) и цинхайским (*Ph. erythrurus*, *Ph. putjatai*, *Ph. vlangalii*) видам.

Группа Е. Туранские виды круглоголовок, обитающие на песчаных (*Ph. strauchi*), смешанных (*Ph. ocellatus* [= *Ph. reticulatus*]) и плотных (*Ph. raddei*) субстратах в южной части Средней Азии. Филогенетическое положение этой клады не совсем ясно: по данным аминокислотных последовательностей она с умеренными поддержками тяготеет к группировке, объединяющей комплексы *Oreosaura* (D), *Ph. guttatus* (H) и *Ph. versicolor* (I).

Группа F. Комплекс такырных круглоголовок объединяет склеробионтные виды из Средней и Центральной Азии, Закавказья и Ирана, населяющие исключительно плотные грунты и ранее рассматривавшиеся в составе вида *Ph. helioscopus s. lato*, прежде относимого к роду *Helioscopus* [1]. Группа делится на две субклады: персидских (здесь *Ph. persicus horvathi*) и собственно такырных круглоголовок (здесь *Ph. h. helioscopus*, *Ph. h.*

varius, *Ph. h. saidalievi*) (детально филогения группы рассмотрена нами в [15]).

Филогенетическое положение комплекса неоднозначно, но по результатам анализа аминокислотных последовательностей такырные круглоголовки объединяются с *Ph. axillaris* (G). Генетическая обособленность *Ph. h. saidalievi* от других подвидов весьма значительна ($p = 9.53\text{--}10.29\%$) и сопоставима с видовым уровнем дифференциации.

Группа G. Представлена единственным видом *Ph. axillaris*, населяющим высокогорные щебнистые пустыни Тибета и Кашгарии. В отличие от прочих круглоголовок Тибета это яйцекладущий вид. По данным мтДНК, вероятно, близок к комплексу *Ph. helioscopus* (F).

Группы H и I близки друг к другу и с высокими поддержками образуют монофилию.

Группа H. Объединяет круглоголовок-вертихвосток (*Ph. guttatus*), населяющих разнообразные грунты от Прикаспия до западного Китая. В ее пределах выделяется три субклады, из которых две объединяют виды Семиречья (*Ph. kuschakewitschi*, *Ph. incertus*) и Джунгарии (*Ph. melanurus*, *Phrynoscephalus* sp. 2), а третья — виды из западной части ареала (*Ph. guttatus*, *Ph. moltschanovi*) и Илийской долины (*Ph. alpherakii*). Нами подтверждена обособленность *Ph. moltschanovi* от *Ph. guttatus* ($p = 4.58\%$), а также дифференциация забалхашских форм *Ph. incertus* и *Ph. kuschakewitschi* ($p = 4.69\%$), диагностика которых по морфологическим признакам затруднительна. Форма из Джунгарских ворот (*Ph.* sp. 2) оказалась близка к *Ph. melanurus* из Зайсана ($p = 2.67\%$), а морфологические различия между ними объясняются, вероятно, привязанностью *Ph.* sp. 2 к плотным грунтам [11].

Группа I. Объединяет виды комплекса пестрых круглоголовок *Ph. versicolor*, встречающихся на разных типах субстрата. В группе I выделяется две субклады. В первую входят вид из Джунгарской Гоби, определенный нами как *Ph. hispidus*, и близкая форма неясного статуса из Ганьсу *Phrynoscephalus* sp. 1 ($p = 4.90\%$). Вторая субклада включает близкие виды севера Китая и центральной Монголии: *Ph. frontalis*, *Ph. przewalskii* и *Ph. v. versicolor*, а также более дистантную *Ph. v. kulagini* из Тувы. Парафилия *Ph. versicolor* s. lato и обособленность тувинской круглоголовки ($p = 5.18\text{--}5.37\%$) предполагает придание ей статуса самостоятельного вида *Ph. kulagini* Bedriaga, 1909 comb. et stat. nov.

Таксономический статус многих распознаваемых в составе рода *Phrynoscephalus* форм остается дискуссионным. Хотя в целом генетические различия между близкими видами круглоголовок в нашей работе превышают уровень $p = 5.0\%$, генетические дистанции по генам мтДНК не могут

служить универсальным маркером видовой дифференциации [15]. Так, дистанции между морфологически дискретными [11] формами группы *Ph. guttatus* (H) ($p = 4.58\text{--}8.75\%$) значительно меньше, чем между линиями группы *Ph. helioscopus* (F) [15], традиционно рассматриваемыми как подвиды. Таксономически наиболее проблемным остается комплекс *Ph. versicolor*—*Ph. frontalis*—*Ph. przewalskii*, отличающийся крайне низкими значениями генетических дистанций ($p = 2.14\text{--}3.57\%$) и клинальной изменчивостью морфологических признаков [11]. Для определения статуса этих форм необходимы дальнейшие исследования. В данной работе основным критерием видовой обособленности служило нарушение монофилии таксона в его традиционном понимании.

Наше исследование подтвердило монофилию рода *Phrynoscephalus* и выявило его филогенетическую структуру, в которой можно выделить три основных значительно обособленные клады: ближневосточно-аравийские и иранские виды (группа A), мелкие псаммофильные виды Среднего Востока и Турана (группа B), а также клада, объединяющая все остальные видовые группы (C—I). Две базальные клады *Phrynoscephalus* (A, B) распространены на Ближнем Востоке, в Аравии, Иране и Туране. Эта территория рассматривается нами как вероятная область возникновения рода. По-видимому, формирование круглоголовок было связано с постепенным закрытием Тетиса вследствие столкновения Аравийской плиты и Иранской суши в миоцене, приведшего к аридизации климата и формированию пустынных ландшафтов в этом регионе [см. 6, 7]. Реконструкция предковой экологической ниши *Phrynoscephalus* затруднительна, так как базальные линии рода представлены как псаммофильными, так и склеробиотными видами.

Современная внутривидовая структура *Phrynoscephalus* подразумевает выделение лишь тибетского подрода *Oreosaura* [1]. Наши данные убедительно свидетельствуют о большей филогенетической обособленности ближневосточных и иранских (группа A), а также мелких псаммофильных (группа B) видов круглоголовок. Это подтверждается и нашими данными мультилокусного анализа генов яДНК, которые не рассматриваются в данной работе и будут опубликованы в отдельной статье. Для группы A возможно подродовое название *Phrynosaurus* Fitzinger, 1843 (типовой вид — *Phrynoscephalus* Olivieri Duméril et Bibron [= *Ph. scutellatus*]), однако значительная обособленность *Ph. scutellatus* (Olivier, 1807) от остальных членов группы (*Ph. arabicus* Anderson, 1894, *Ph. longicaudatus* Haas, 1957, *Ph. maculatus* Anderson, 1872 и *Ph. golubewii* Shenbrot et Semenov, 1990) предполагает необходимость дальнейших исследований. Обособленность мелких псаммофильных видов группы B (“микрофриноцефалиды” [13, 14]) отмечалась

многими авторами [7, 13], для обозначения этой группы мы предлагаем выделить новый подрод.

Подрод *Microphrynoscephalus* subgen. nov.

Типовой вид: *Phrynoscephalus interscapularis* Lichtenstein, 1856. Включенные виды: *Ph. interscapularis* Lichtenstein, 1856, *Ph. sogdianus* Chernov, 1948, *Ph. luteoguttatus* Boulenger, 1887, *Ph. ornatus* Boulenger, 1887, *Ph. clarkorum* Anderson et Leviton, 1967. Включение в группу *Ph. eutilopus* Alcock et Finn, 1897 спорно и требует дополнительных исследований.

Диагноз. Все члены нового подрода отличаются от всех других видов *Phrynoscephalus* следующим сочетанием признаков (наши данные; [7] и ссылки в этой работе): (1) мелкие псаммофильные виды, длина туловища взрослых не превышает 48 мм, хвоста — 60 мм; (2) ряд увеличенных чешуй на гулярной поверхности тянется от подбородка к углам рта; (3) подглазничный и передневисочные щитки увеличены; (4) верхнегубных чешуй обычно до 13; (5) предкрестцовых позвонков 22–23; (6) верхнечелюстная кость формирует наружный отросток, подстилающий боковой отросток предчелюстной кости; (7) на предчелюстной кости один зуб; (8) боковой отросток носовой кости отсутствует, дорзальная поверхность носовой кости ровная; (9) средний отросток надгрудинника редуцирован или очень короткий; (10) *m. episternocleidomastoideus* крепится к затылочной кости. Детальное исследование внутривидовой систематики круглоголовых и расширенное описание подрода *Microphrynoscephalus* будут опубликованы в дальнейших работах.

Этимология. Латинское существительное мужского рода, образованное от греческого родового названия круглоголовых *Phrynoscephalus* и корня *micro*, обозначающего мелкий размер представителей группы.

Распространение. Населяют песчаные барханные пустыни Средней Азии (от Южного Казахстана, включая Узбекистан, Туркменистан, Таджикистан) и Среднего Востока (северный и восточный Иран, Афганистан, Пакистан).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ—12–04–01552-а; РФФИ—12–04–33150-мол-а-вед).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Barabanov A.V., Ananjeva N.B. // Zootaxa. 2007. V. 1399. P. 1–56.
2. Macey J.R., Schulte J.A., Larson A., Ananjeva N.B., Wang Y., Pethiyagoda R., Rastegar-Pouyani N., Papenfuss T.J. // Syst. Biol. 2000. V. 49. P. 233–256.
3. Macey J.R., Schulte J.A., Fong J.J., Das I., Papenfuss T.J. // Mol. Phylogen. and Evolut. 2006. V. 39. P. 881–886.
4. Pang J., Wang Y., Zhong Y., Rus Hoelzel A., Papenfuss T.J., Zeng X., Ananjeva N.B., Zhang Y.-p // Mol. Phylogen. and Evolut. 2003. V. 27. P. 398–409.
5. Melville J., Hale J., Mantziou G., et al. // Mol. Phylogen. and Evolut. 2009. V. 53. P. 99–112.
6. Ananjeva N.B., Tuniyev B.S. // Asiatic Herpetol. Res. 1992. V. 4. P. 76–98.
7. Arnold E.N. // Bull. Nat. Hist. Mus. London, 1999. V. 65. P. 1–13.
8. Лихнова О.П. Биохимический полиморфизм, систематика и филогения ящериц рода *Phrynoscephalus* (Agamidae, Reptilia). Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных, 1992. 24 с.
9. Dunayev E.N. // Rus. J. Herpetol. 1996. V. 3. № 1. P. 32–38.
10. Guo X., Wang Y. // Mol. Phylogen. and Evol. 2007. V. 45. № 2. P. 643–662.
11. Дунаев Е.А. // Тр. Зоол. музея МГУ. 2009. Т. 50. С. 274–298.
12. Baig K.J., Wagner P., Ananjeva N.B., Böhme W. // Vertebrate Zool. 2012. V. 62. № 2. P. 213–260.
13. Golubev M.L. // Hamadryad. 1998. V. 23. № 2. P. 162–168.
14. Sindaco R., Jeremcenko V.K. The Reptiles of the Western Palearctic. Latina // Edizioni Belvedere, 2008. 579 p.
15. Соловьева Е.Н., Поярков Н.А., Дунаев Е.А., Дуйсебаева Т.Н., Банникова А.А. // Генетика. 2011. Т. 47. № 7. С. 952–967.