

Итоги изучения распространения, систематики и экологии среднеазиатской черепахи, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Testudinidae)

Д.А. Бондаренко

Головной центр гигиены и эпидемиологии Федерального медико-биологического агентства,
1-й Пехотный пер. 6, Москва 123182, Россия; dmbonda@list.ru

Аннотация. Подведены итоги многолетнего изучения распространения и экологии среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) по всему ареалу вида. Особое внимание уделено результатам, полученным в течение последних 50 лет. Рассмотрено распространение и таксономическое положение вида, пространственное распределение и плотность населения, термобиология, сезонная и суточная активность, питание, взаимоотношение с паразитами и хищниками, влияние хозяйственной деятельности на состояние популяций.

Ключевые слова: среднеазиатская черепаха, ареал, таксономия, экология, антропогенное влияние, Центральная Азия, обзор

Среднеазиатская черепаха (*Agrionemys horsfieldii*) относится к одному из наиболее распространенных видов пресмыкающихся среднеазиатского региона. Ее значение в пустынных биогеоценозах весьма значительно, так как по численности она превышает многие виды позвоночных животных. Черепаха также имеет промысловое значение для зооторговли. Однако последние десятилетия численность вида сокращается из-за антропогенного воздействия. Это послужило основанием занести ее в национальные Красные книги Кыргызстана, Таджикистана и Узбекистана. Образ жизни *A. horsfieldii* всегда интересовал исследователей в силу высокой ее приспособленности к жестким климатическим условиям при чрезвычайно короткой сезонной активности. В истории изучения вида можно выделить три периода. Первый период охватил время с начала исследования фауны Средней Азии, Ирана и Афганистана до обобщения сведений о распространении и экологии пресмыкающихся, сделанного О.П. Богдановым ([Bogdanov] 1960, 1962, 1965), К.П. Параскивом ([Paraskiv] 1956) и С.А. Черновым ([Chernov] 1959). Собранный в этот период материал содержит преимущественно отрывочный характер за исключением отдельных работ (Захидов [Zakhidov] 1938; Сергеев [Sergeev] 1941; Поляков [Polyakov] 1946), имевших большое значение для дальнейших исследований. Второй период начался в середине 1960-х гг. и продолжался до середины 1990-х гг. В эти годы опубликованы многочисленные материалы о региональном распространении, плотности населения и размножении *A. horsfieldii*, а также получены первичные сведения о питании, поведении, суточной и сезонной активности (Яковлева [Yakovleva] 1964; Карпенко [Karpenko] 1967; Мамбетжумаев [Mambetzhumaev] 1972; Брушко [Brushko] 1977a, 1977b, 1978, 1981; Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubykin] 1977, 1981, 1982; Панов, Галиченко [Panov & Galichenko] 1980; Шаммаков [Shammakov] 1981; Кубыкин [Kubykin] 1982, 1985, 1988, 1989; Атаев [Ataev] 1985; Бондаренко [Bondarenko] 1994a и др.). Третий период, начавшийся с середины 1990-х гг. положил начало углубленному изучению различных аспектов экологии вида с использованием новых методических подходов (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2001, 2008, 2010; Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2006a; 2012; 2017; 2018; 2019; Брушко, Дуйсебаева [Brushko & Dujsebayaeva] 2007; Васильев и др. [Vasilyev et al.] 2008; Чхиквадзе и др. [Chkhikvadze et al.] 2009, 2010; Чхиквадзе [Chkhikvadze] 2010; Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva] 2012; Нуриджанов [Nuridzhanov] 2012; Bonnet et al., 2001; Lagarde et al., 2001, 2002, 2003a, 2003b; Bondarenko & Peregontsev, 2003, 2006b, 2009; Fritz et al., 2009 и др.). Таким образом, за годы длительных наблюдений был накоплен большой материал, который нуждался в обобщении.

На этом основании возникла необходимость подвести итоги исследований, а также наметить некоторые их перспективы.

Ареал и история его формирования. Малоподвижную и хорошо заметную черепаху отмечали в своих наблюдениях и отчетах еще первые исследователи Средней Азии (Аленицын [Alenitzin] 1876; Богданов [Bogdanov] 1882; Карелин [Karelin] 1883 и др.). Уже к середине прошлого века в целом были установлены районы ее обитания и граница ареала (Терентьев, Чернов [Terentyev & Chernov] 1949). Следующим этапом изучения распространения вида стало составление карт с указанием пунктов находок. Такие карты были созданы для территории Казахстана (Параскив [Paraskiv] 1956), Кыргызстана (Яковлева [Yakovleva] 1964), Таджикистана (Саид-Алиев [Said-Aliev] 1979). Обобщенные сведения о находках черепахи на территории среднеазиатских республик вошли в коллективный труд «Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР» (Банников и др. [Bannikov et al.] 1977). Во всех этих источниках пункты находок *A. horsfieldii* не имели географической привязки, что сильно снижало их информативную ценность. Первые кадастровые карты с точным указанием мест находок появились в 1980–1990-х гг. в монографиях по пресмыкающимся Туркменистана (Шаммаков [Shammakov] 1981; Атаев [Ataev] 1985) и Северного Таджикистана (Сатторов [Sattorov] 1993). Для их территорий было указано соответственно 100 и 23 пункта находок черепахи. Позднее такой кадастр был составлен для Казахстана. Он включал три карты с 235 пунктами встреч вида, особенности его ландшафтного распределения и карту районирования ареала (Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva] 2012). Для каждого пункта указаны географические координаты и источник информации. Все они сгруппированы по природным районам. Сходный подход был использован при подготовке кадастровых карт для Узбекистана, содержащих 287 локалитетов, дифференцированных на сохранившиеся и исчезнувшие места обитания вида (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2017). Составлена также кадастровая карта распространения *A. horsfieldii* в Иране (Bondarenko & Peregontsev, 2009). По Афганистану долгое время имелись только отрывочные данные о распространении среднеазиатской черепахи, притом, что она была описана из окрестностей г. Кабула еще в 1844 г. Обобщенные сведения для этой территории с указанием 13 локалитетов опубликованы сравнительно недавно (Wagner et al., 2016; Jablonski et al., 2019). Однако есть сомнение в точности происхождения некоторых находок из Систанской впадины на юго-западе Афганистана. Для территории Пакистана указано 7 пунктов встреч *A. horsfieldii*, но они не сопровождаются географической привязкой (Khan, 2006).

Хотя граница ареала среднеазиатской черепахи к настоящему времени в целом известна, потребовалось уточнить ее прохождение на севере по территории Казахстана, а также на юге – в горных районах Ирана и Афганистана. Северная граница по современным представлениям (Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva] 2012) проходит южнее линии, указанной К.П. Параскивом ([Paraskiv] 1956). Современный ареал *A. horsfieldii* не включает южные Мугоджары, большую часть плато Бетпакадала и Казахский мелкосопочник (Рис. 1). Выявлены причины, ограничивающие распространение черепахи на запад по Прикаспийской низменности, а также севернее низовьев рек Тургай и Ирғиз. В частности, распространение ее на север ограничивает злаково-полынная полупустыня с преобладанием жестких дерновинных злаков и полыни, но небольшим включением эфемеров. Установлена южная граница ареала в Иране, которая примерно совпадает с границей распространения эфемеровой растительности на сероземных почвах (Bondarenko & Peregontsev, 2009). Нет сведений о распространении *A. horsfieldii* по южным предгорьям Гиндукуша в Афганистане, хотя имеются потенциально пригодные для обитания условия в виде полынной растительности на каменисто-щебнистых светлых сероземах (Розанов [Rozanov] 1945). К северу и западу от этой горной системы, а также к юго-востоку на границе с Пакистаном, она обитает. В Пакистане локалитеты *A. horsfieldii* указаны для хребтов Тоба Какар и Центральный Брахун (Khan, 2006). На последнем горном массиве отмечена крайняя южная точка находка вида (около 29° с.ш.). Что касается распространения черепахи в Китае, то она находится на грани истребления и возможно сохранилась в заповеднике Хуочен на северо-западе Синьцзян-

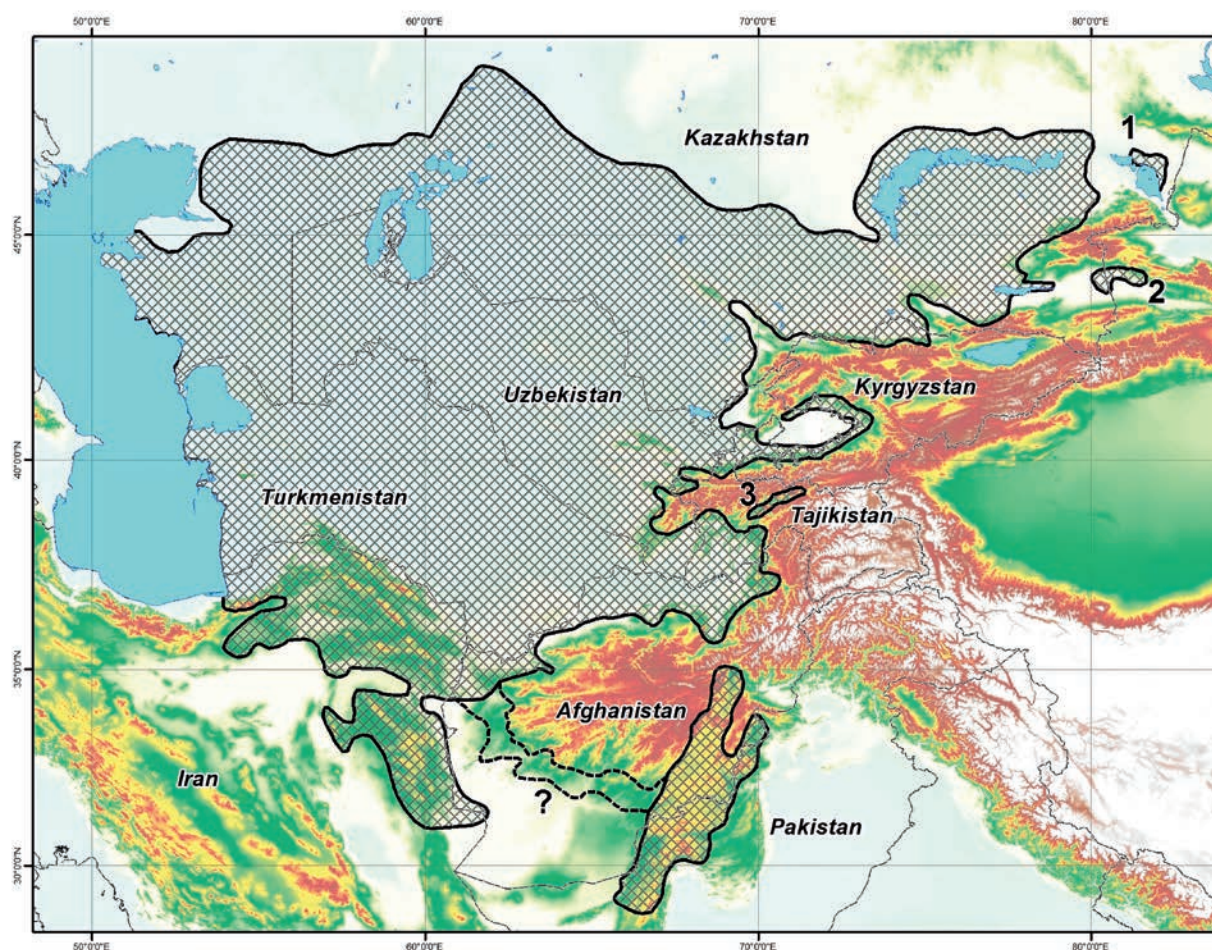


Рис. 1. Ареал *Agrionemys horsfieldii*. Обозначения популяционных группировок: 1 – Хоргос-Илийская, 2 – Северо-Алакольская, 3 – Сурхобская.

Fig. 1. The range of *Agrionemys horsfieldii*. The abbreviations indicate the population groups: 1 – Khorgoss-Ilyy, 2 – Northern Alakol, 3 – Surkhob.

Ареал *A. horsfieldii* имеет разрывы. К юго-востоку от основного ареала обособлена крупная Афгано-Пакистанская его часть. На востоке располагаются более мелкие участки, разъединившиеся с основным ареалом на разных этапах его формирования (Рис. 1). Внутри ареала также образовались разрывы после вытеснения черепахи с освоенных земель, например из Голодной степи в Узбекистане (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2017).

Центром возникновения и становления рода *Agrionemys*, но не *Testudo*, без сомнения следует считать Центральную Азию (Чхиквадзе [Chkhikvadze] 2010). Более точно определить место возникновения предковой формы стало возможным после привлечения методов молекулярно-генетического анализа. На основании полиморфизма митохондриального гена 12S рРНК и распространения гаплотипов рассчитано возможное время дивергенции между черепахами в разных частях ареала (Васильев и др. [Vasilyev et al.] 2008, 2014). Предположительно центр возникновения вида располагался на территории Южного Таджикистана – Афганистана (Рис. 2). Если принять, что на этой территории обитает номинативный подвида *A. h. horsfieldii*, то его выделение от общего предка произошло в начале плейстоцена, а может и раньше – конце плиоцена, откуда он начал расселяться в северо-западном и западном направлении (Васильев и др. [Vasilyev et al.] 2008; 2014; Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva] 2012). Примерно в середине

плейстоцена черепаха заселила территорию Узбекистана. Расселение происходило в северо-западном направлении по равнинной местности (Каршинской плите) и холмам, располагавшимся тогда на месте современных юго-западных отрогов Тянь-Шаня. Из южных Кызылкумов черепаха продвинулась на север по палеогеновым плато и постепенно заселила южно-казахстанские пустыни. Продвижение на север происходило после окончания самаровского оледенения по мере сокращения ледника и усиления аридизации климата. В Ферганскую котловину, где сформировался предполагаемый подвид *A. h. bogdanovi*, она попала со стороны Кызылкумов и Голодной степи (Узбекистан). Из Северного Афганистана и Южного Узбекистана черепаха расселилась на запад по территории, занимаемой современным Паропамизом и равнинами Туркменистана. Позднее черепаха проникла на северо-восток Иранского нагорья. Имею предположение, что на юге современного ареала – в Юго-Восточном Афганистане и Пакистане *A. horsfieldii* обособилась после подъема горной системы Гиндукуша, разделившего ареал на две части. Не исключено проникновение черепахи в места современного обитания по южным предгорьям Гиндукуша. Однако подтверждений ее обитания на южных предгорьях этой горной системы нет.

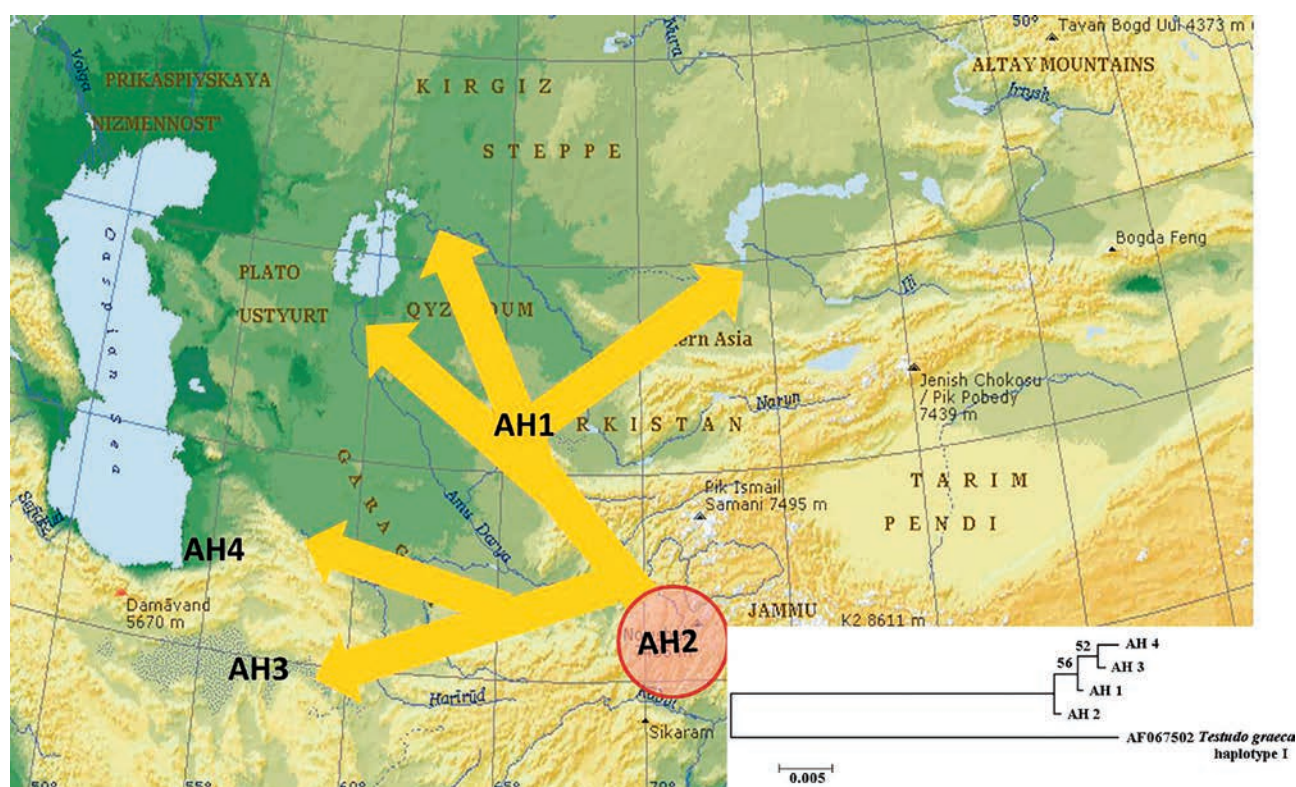


Рис. 2. Расселение *Agrionemys horsfieldii* по территории Средней Азии по данным молекулярно-генетического анализа. На врезке: филогенетические связи гаплотипов гена 12 S рРНК, обнаруженных в популяциях *A. horsfieldii* (Васильев и др. [Vasilyev et al.] 2008).

Fig. 2. Distribution of *Agrionemys horsfieldii* in Central Asia according to molecular genetic data. Inset: phylogenetic relationships of 12S rRNA gene haplotypes found in populations of *A. horsfieldii* (Vasilyev et al. 2008).

Вертикальное распространение. Вертикальное распространение *A. horsfieldii* зависит от природно-климатических особенностей, связанных с высотной поясностью. Продвижение черепахи в горы затрудняет низкая температура в теплое время года, каменистый грунт, а также отсутствие укрытий для зимовки и обильных кормов (эфемеров). По мере движения с севера ареала на юг пригодные для ее обитания условия постепенно поднимаются вверх в горы. В горах Казахстана и Кыргызстана черепаху отмечали на высоте 1200 м над ур. м. (Параскив [Paraskiv] 1956, Яковлева [Yakovleva] 1964). В Южном Узбекистане (Кашкадарьинская область) ее встречали уже на отметке 1600 м над ур. м. (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev]

2017), а в Таджикистане по теплому ущелью р. Сурхоб она поднимается выше 1800 м над у. м. (Рис. 3) (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2014). Средняя высота местообитаний *A. horsfieldii* в Иране составляет 1432 м над ур. м. при максимальной высоте находки в горах Кайен 1855 м над у. м. (Bondarenko & Peregontsev, 2009). Выше черепаха поднимается только Афганистане, где в окрестностях г. Пагман была обнаружена на высоте 2240 м над ур. м. (Anderson & Leviton, 1969). Характерно, что низких пустынных равнин на юге ареала в Иране и Афганистане черепаха избегает из-за чрезвычайно слабого развития эфемеровой растительности и короткого срока ее вегетации весной. Между тем, на расположенных севернее равнинах Туранской низменности она широко распространена (Шаммаков [Shammakov] 1981; Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2017).



Рис. 3. Местообитание *Agrionemys horsfieldii* в долине р. Сурхоб (с. Хоит, Таджикистан), 1840 м над ур. м., 10 мая 2016 г.

Fig. 3. The habitat of *Agrionemys horsfieldii* in the Surkhob River Valley (Khoit Village, Tajikistan), 1840 m a.s.l., May 10, 2016.

Таксономическое положение вида. Многие зоологи справедливо признают самостоятельность рода *Agrionemys* (Mlynarsky, 1966; Чхиквадзе и др. [Chkhikvadze et al.] 2010), в отличие от некоторых западноевропейских исследователей, рассматривающих его в качестве подрода рода *Testudo* (Fritz & Kraus, 2008 и др.). Внутривидовая систематика среднеазиатской черепахи вызывает споры и до настоящего времени не определена. В.М. Чхиквадзе, отдавший много лет изучению систематики ископаемых и современных видов черепах, первоначально выделил три подвида: *A. h. horsfieldii*, *A. h. kazakhstanica*, *A. h. rustamovi* (Чхиквадзе [Chkhikvadze] 1983; Чхиквадзе и др. [Chkhikvadze et al.] 1990). Позднее он предложил поднять их уровень до видового, а также выделил два дополнительных вида – *A. baluchiorum* и *A. bogdanovi*. Помимо этого, в пределах вида *A. kazakhstanica* В.М. Чхиквадзе с коллегами рассматривает три подвида (Чхиквадзе и др. [Chkhikvadze et al.] 2009; Чхиквадзе [Chkhikvadze] 2010). С таким таксономическим

делением нельзя согласиться. В том, что черепаха представлена единственным видом рода *Agrionemys* убеждает молекулярно-генетический анализ проб крови, взятых у особей разных популяций широко по ареалу (Васильев и др. [Vasilyev et al.] 2008; 2014). Более того, генетические различия оказались несравненно слабыми, чтобы признать видовое разнообразие рода *Agrionemys*. Последующие исследования показали, что распространение гаплотипов не вполне совпадает с ареалами выделенных подвидов (Fritz et al., 2009). До сегодняшнего дня границы между подвидами не определены и по-разному трактуются. Полагаю, невозможность выделить границы между подвидами, которые обязаны иметь географическую изоляцию, стало одной из причин, подтолкнувших В.М. Чхиквадзе к возведению подвидов в видовой ранг. В этом случае отсутствие географической изоляции не препятствует таксономическим разграничениям. Последние морфометрические исследования также не подтвердили валидность подвидов и видов, описанных В.М. Чхиквадзе (Гнетнева [Gnetneva] 2020). Данные показали большее или меньшее различие популяционных выборок. Обоснование подвида *A. h. bogdanovi* основано на более статистически значимых морфологических различиях от других группировок. Нет сомнений, что значимые различия имеют популяции из Южного Таджикистана и других районов ареала. Но можно ли считать их подвидами? Пока можно твердо согласиться с существованием различных морфологических типов *A. horsfieldii*, обитающих на географически определенных территориях. Интересно, что количество этих типов значительно превосходит количество выделенных подвидов.

Местообитания. Как эвритопный вид среднеазиатская черепаха освоила почти все равнинные и предгорные ландшафты Средней Азии, за исключением мокрых солончаков, сплошных такыров, заболоченных земель и каменистых ландшафтов. Оптимальные для обитания условия, при которых наблюдается высокая концентрация и плотность населения *A. horsfieldii*, сформировались на подгорных равнинах и предгорьях (адырах), сложенных лёссом и лёссовидными суглинками. Для этих отложений характерны светлые сероземные почвы с преобладанием эфемеров и эфемероидной растительности. Местообитания располагаются между высотными отметками (изогипсами) 300–800 м над ур. м. и по характеру растительности разделяются на два основных типа: эфемеровые и полынно-эфемеровые (Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebajeva] 2012; Brushko & Kubykin, 1982; Bondarenko & Peregontsev, 2006b; Bondarenko et al., 2011). Эфемеровые сообщества часто включают в небольшом количестве различные многолетники, например, псоралею (*Psoralea drupacea*), зопник (*Phlomis* sp.) или верблюжью колючку (*Alhagi* sp.). В южных предгорьях Тянь-Шаня и Копетдага они нередко сочетаются с редколесьем из фисташки (*Pistacia vera*). В Казахстане эфемеровые сообщества характерны для Арысского массива (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2008). В Узбекистане они покрывают предгорья хребтов Мальзузар и Бабатаг (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2017), а в Юго-западном Таджикистане – предгорья и межгорные долины хребтов Каратау, Терликлитау, Джайлантау (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2014, 2015). В Южном Туркменистане эфемеровая растительность типична для плато Карабиль. Полынно-эфемеровые сообщества содержат значительную долю полыни (*Artemisia* sp.). В Узбекистане они покрывают подгорную равнину и предгорья хребта Нуратау (Рис. 4), подгорную равнину низкогогорья Казахтау, Каршинскую степь и степь Карнабчуль (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2006a, 2017). В Казахстане полынно-эфемеровые сообщества преобладают на плато Караой и массиве Кербулак (Кубыкин [Kubykin] 1988; Brushko & Kubykin, 1982).

Долгое время характеристика местообитаний оставалась качественной (Параскив [Paraskiv] 1956; Чернов [Chernov] 1959; Богданов [Bogdanov] 1960, 1962; Шаммаков [Shammakov] 1981 и др.). Более точно оценить уровень их пригодности позволили сравнительные данные об обилии *A. horsfieldii*, полученные в результате количественных учетов. Была выяснена пригодность различных природных выделов в Восточном Туркменистане (Макеев и др. [Makeev et al.] 1988; Makeev et al., 1986), Южном и Юго-восточном Казахстане (Кубыкин [Kubykin] 1982, 1988; Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2008), Узбекистане (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev]



Рис. 4. Полынно-эфемеровые предгорья хребта Нуратау (Узбекистан) – местообитания с высокой плотностью населения *A. horsfieldii*, 24 апреля 2014 г.

Fig. 4. Ephemeral-wormwood foothills of the Nuratau Ridge (Uzbekistan) are the habitats of *A. horsfieldii* with a high population density, April 24, 2014.

[Bondarenko et al.] 2014) и других регионах. На основании оценок плотности населения вычислены коэффициенты верности местообитанию в Центральных Кызылкумах (Бондаренко [Bondarenko] 1994а).

Плотность населения и численность. Обилие среднеазиатской черепахи, как и других видов пресмыкающихся, длительное время оценивали методами относительного учета. Количество встреченных на маршрутах животных пересчитывали на единицу времени (час) или пройденное расстояние (километр) (Шаммаков [Shammakov] 1981; Атаев [Ataev] 1985; Саид-Алиев [Said-Aliev] 1979; Сатторов [Sattorov] 1993 и др.). Полученные такими методами данные сложно сравнивать между собой. Применение методов учета, отражающих количество животных на единицу площади (гектар, км²), позволило сопоставлять результаты независимо от техники учетчика, времени и места учета.

В Казахстане сведения о плотности населения *A. horsfieldii* в различных районах и природных комплексах первоначально сообщил К.П. Параскив ([Paraskiv] 1956). По его данным на тот период обилие черепахи везде было высоким. В песках Муюнкум и долине р. Чу в среднем и отдельно в биотопах он отметил 24 (от 10 до 30) ос./га. В среднем и нижнем течении р. Или – 38 (10–72) ос./га, на плато Мангышлак – 10 (5–12) ос./га. С большим перерывом сбор данных о состоянии популяций *A. horsfieldii* был продолжен только в 1970–1980-е гг., чему способствовал промысел вида в Южном и Юго-восточном Казахстане (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubykin] 1981; Кубыкин [Kubykin] 1982, 1985, 1988, 1989). В Восточном Казахстане в большинстве мест учета (всего 15) плотность населения оказалась невысокой и составила 0.5–7.1 ос./ га (Кубыкин [Kubykin] 1988). Исключение

составил массив Кербулак, на котором отметили 10.7–15.1 ос./га. В Южном Казахстане на Арысском массиве, где проводился промысел черепахи, ее плотность варьировала от 6.7 до 26.0 ос./га (Кубыкин [Kubykin] 1982). В этот же период были проведены учеты на севере Кызыл-Ординской области в Приаральских Каракумах (Лобачев и др. [Lobachev et al.] 1973). Полученные в 2003 г. и 2005 г. в Южно-Казахстанской области учетные данные показали деградацию местообитаний и снижение обилия черепахи в местах промысла и хозяйственного освоения (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2008). В текущем столетии знания о состоянии популяций черепахи удалось расширить благодаря учетам в пустынях нижнего течения р. Сырдарьи (Бондаренко [Bondarenko] 2007), Восточных Кызылкумах (Брушко, Дуйсебаева [Brushko & Dujsebayaeva] 2007), на Западном Устюрте (Пестов, Нурмухамбетов [Pestov & Nurmukhambetov] 2012), песках Мойынкум (Chirikova et al., 2020) и ряде других мест (Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva] 2012). Во всех ландшафтах указанных районов обилие черепахи оказалось низким. Минимальные его значения отмечены в суглинистых и суглинисто-каменистых ландшафтах.

В Туркменистане наиболее полные сведения о состоянии популяций *A. horsfieldii* получены в юго-восточной и южной части республики. Наибольшая плотность населения отмечена на возвышенности Бадхыз – 12.7 ос./га (Makeev et al., 1986) и плато Карабиль – 11.5 ос./га (Атаев [Ataev] 1985). На основе карты растительности Туркменистана составлена карта распределения плотности населения черепахи для всей республики (Божанский, Фролов [Bozhansky & Frolov] 2001). Наибольшее обилие вида оказалось характерно для возвышенных участков (предгорий, плато), где выпадает больше осадков и лучше развивается эфемеровая и эфемерово-попынная растительность. По итогам многолетних учетов удалось определить численность вида для некоторых регионов Туркменистана. Так, для Марыйской области общую численность черепахи определили в 26.8 млн. особей (Makeev et al., 1986), а Восточного Туркменистана – 44.3 млн. особей (Макеев и др. [Makeev et al.] 1988).

В Кыргызстане отрывочные сведения о плотности населения *A. horsfieldii* представила И.Д. Яковлева ([Yakovleva] 1964). Наиболее высокие значения в то время отмечены в северной части республики – в Чуйской долине (31.0 ос./га) и северных предгорьях Киргизского хр. в окрестностях г. Фрунзе. На юге Кыргызстана состояние популяций неизвестно. Сведения о восьми черепахах на площади 0.75 га (10.7 ос./га) нерепрезентативно отражают ее состояние в предгорьях Алайского хр. (Яковлева [Yakovleva] 1964). Данные об учетах в более поздние годы очень ограничены (Милюко и Панфилов [Milko & Panfilov] 2006). Последние 15 лет количественные учеты не проводились.

В природных и антропогенных ландшафтах Узбекистана состояние популяций *A. horsfieldii* изучено наиболее полно. Получены сведения об обилии вида в предгорьях Зирабулакских гор (Даль [Dal] 1937), Южных Кызылкумах (Поляков [Polyakov] 1946), Центральных Кызылкумах (Бондаренко [Bondarenko] 1994a), Пашхуртской котловине (Макеев [Makeev] 1974), Каршинской степи (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2006a), Сурхандарьинской области (Ядгаров, Вашетко [Yadgarov & Vashetko] 1989; Bondarenko et al., 2003), на плато Устюрт (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2010; Нуриджанов [Nuridzhanov] 2012). Ряд работ объединяет данные учетов черепахи в нескольких регионах (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2001; Нуриджанов и др. [Nuridzhanov et al.] 2016; Bondarenko & Peregontsev, 2006b). Много ранее неопубликованных данных было представлено в сводке, описывающей распределение и плотность населения черепахи в республике по состоянию на 2015 г. (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2017). С 1998 г. по 2019 г. в Узбекистане в течение 16 полевых сезонов автор данного обзора провел с коллегами количественные учеты *A. horsfieldii* в 215 пунктах на маршрутах общей протяженностью более 1500 км, на которых встретил 11595 особей.

В Таджикистане пространственное распределение вида начали углубленно изучать с 2007 г. На юго-западе и севере республики в 66 пунктах с учетами пройдено 330 км, на которых отмечена 1931 особь (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2014, 2015; Бондаренко, Эргашев [Bondarenko & Ergashev] 2018). В Юго-западном Таджикистане в большинстве местообитаний среднее обилие *A. horsfieldii* составило 1–10 ос./га. Значения, превышающие 15 ос./га, отмечены только в 9 (14%)

пунктах учета на лёссовых эфемеровых и эфемерово-фисташковых предгорьях. Максимальная плотность населения (40.5 ос./га) получена в южных предгорьях хр. Каратау к востоку от пос. Пяндж. В северной части Таджикистана выявлены только разрозненные популяционные группировки с низким обилием (максимально – 0.6 ос./га). Данные о состоянии популяций среднеазиатской черепахи в иранской части ареала собраны в апреле 2006 г. и мае 2009 г. Везде ее обилие оказалось невысоким. В большинстве местообитаний плотность населения не превышала 2 ос./га (Bondarenko & Peregontsev, 2009).

Анализ сведений о распределении и обилии вида в пределах его ареала показал, что для каждого типа ландшафта характерен определенный уровень плотности населения. На большей части ареала, занятой суглинистыми, щебнистыми и песчаными равнинами, а также каменистыми низкогорьями, плотность населения *A. horsfieldii* не превышает 5 ос./га. На ровных суглинистых и песчано-щебнистых равнинах эти значения обычно ниже 2 ос./га, например на плато Устюрт (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2010). Наибольшая плотность населения среднеазиатской черепахи отмечалась на супесчано-лёссовых подгорных равнинах и лёссовых предгорьях Южного Тянь-Шаня. В большинстве этих ландшафтов средние значения обилия варьировали от 5 до 20 ос./га. Однако в некоторых регионах они превышали 20 ос./га. Например, в Южном Таджикистане в предгорьях гор Тереклитау, Чолтау и Каратау отмечалось от 26.2 ± 5.5 ос./га до 40.5 ± 7.6 ос./га. В Узбекистане насчитали от 28.8 ± 3.6 ос./га до 46.0 ± 8.1 ос./га на предгорьях низкогорья Тубереланд и хр. Нуратау, а также на подгорной равнине низкогорья Казахстана.

Районирование ареала и популяционное деление. Районирование ареала *A. horsfieldii* на крупные популяционные образования сделано только для казахстанской части, что не мешает в дальнейшем его расширить на другие территории. Основой для районирования послужили данные по распределению и плотности населения вида, наложенные на физико-географическую и природные карты (почвенную, растительности) (Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva] 2012). При проведении границ между популяционными группировками учитывались крупные природные препятствия – водные и орографические. По данным распределения среднеазиатской черепахи в 235 пунктах выделено 10 региональных и 12 субрегиональных популяционных группировок. Районирование ареала позволило определить границы и размер популяционных группировок, оценить их изоляцию и уязвимость. Некоторые региональные популяционные группировки, такие как Хоргос-Илийская и Северо-Алакольская, оказались основательно изолированы от основной части ареала и занимают небольшую площадь.

Результаты молекулярно-генетических исследований, проведенных на значительной части ареала *A. horsfieldii*, показали различие популяций в некоторых географических районах (Васильев и др. [Vasilyev et al.] 2008, 2014; Fritz et al., 2009). Наибольшее разнообразие гаплотипов наблюдалось в горных районах, где изоляция природными препятствиями глубже, чем на равнинах. К таким районам можно отнести Ферганскую котловину в Кыргызстане, хребет Копетдаг в Иране, хребт Бабатаг в Узбекистане и горные образования с долинами рек в Юго-западном Таджикистане. Однако данных для районирования по генетическим различиям пока недостаточно. Также на равнинах из-за отсутствия физических преград и плавной смены ландшафтных условий разграничить популяционные группировки сложнее, чем в горах.

Размножение, половой и возрастной состав. Данные по размножению *A. horsfieldii* в природе отражены в работах многих исследователей. В довоенный период важные наблюдения по биологии размножения и эмбриональному развитию черепахи сделал А.М. Сергеев ([Sergeev] 1941). Позднее эти материалы дополнялись сведениями К.П. Параскива ([Paraskiv] 1956), С.А. Чернова ([Chernov] 1959), И.Д. Яковлевой ([Yakovleva] 1964) и др. Были выяснены сроки откладки яиц, количество кладок и яиц в них в зависимости от возраста, сезона и условий обитания. В 1970–1980-е гг. значительный вклад в изучение размножения внесла З.К. Брушко ([Brushko] 1977b, 1978, 1981). Ею получены материалы по репродуктивному циклу и половому созреванию, соотношению полов, возрастному составу. К настоящему времени установлено, что половозрелость *A. horsfieldii* наступает в возрасте от 10 до 15 лет в зависимости от района обитания. Изучены морфологические

особенности вида и темп роста, который в течение жизни оказался неодинаковым (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubykin] 1977). Особи различных популяций различаются по размерам. Самцы раньше созревают, но медленнее растут и поэтому имеют меньшие размеры. После полового созревания рост самок и самцов замедляется, хотя и продолжается очень медленно. Поэтому точно «прочитать» возраст старых особей по годичным кольцам роговых щитков становится невозможно. Позднее изучение полового размерного диморфизма и роста было продолжено в Узбекистане с использованием методов статистического анализа (Lagarde et al., 2001). Эти исследования в целом подтвердили выводы, полученные казахстанскими зоологами. В частности то, что половое созревание связано со скоростью роста, а у молодых черепах возраст сильно коррелирует ($r = 0.9$) с количеством годичных колец и легко определяется до окончания полового созревания. В популяциях с преобладанием половозрелых черепах подсчет возраста по годичным кольцам на роговых щитках оказался возможным только у 51% особей. Что касается полового и возрастного состава популяций *A. horsfieldii*, то он изучался во многих районах ареала (Узбекистане, Туркменистане, Казахстане, Таджикистане). Соотношение полов в большинстве популяционных группировок варьирует в сторону преобладания самок. Например, в Южном Таджикистане в 56% выборке преобладали самки, но их доля, как правило, не превышала долю самцов более чем в 2 раза, а в 33% выборке преобладали самцы (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2014). В Центральных Кызылкумах, как и на плато Устюрт, соотношение самок и самцов в среднем составило 1 : 0.7 (Бондаренко [Bondarenko] 1994a; Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2010). Сходное соотношение самок и самцов в выборках наблюдали в Юго-восточных Кызылкумах (Брушко, Дуйсебаева [Brushko & Dujsebajeva] 2007). Причина вариации соотношения полов не установлена, но она достаточно стойко (по моим наблюдениям десятилетиями) сохраняется в популяционных группировках.

Социальное поведение и коммуникации. Первоначально представление о социальном поведении черепах складывалось из отрывочных наблюдений за суточной активностью и кормовым поведением (Поляков [Polyakov] 1946; Параскив [Paraskiv] 1956; Яковлева [Yakovleva] 1964 и др.). Половое поведение *A. horsfieldii* при спаривании описала З.К. Брушко ([Brushko] 1977; 1981). Более подробно социальное поведение начали изучать в конце 1970-х гг. в Южном Туркменистане на территории Бадхыза (Панов, Галиченко [Panov & Galichenko] 1980; Галиченко [Galichenko] 1983) и продолжили уже в 2000-х гг. в Южном Узбекистане (Lagarde et al., 2003b). По итогам всех этих наблюдений удалось выяснить перекрывание участков самцов и самок. Описано брачное поведение и роль запаховых выделений в ориентации и мечении территории. Как оказалось, особи обоих полов не проявляют территориальности в охране участков обитания. Конфликт возникает между самцами только при соперничестве за обладание самкой или попытках копулировать с другим самцом (Рис. 5). Самки оказались сексуально пассивными. Площадь участка самки определяется кормовыми потребностями. По данным телеметрических наблюдений индивидуальный участок самок (57 га) в течение сезона в среднем оказался в два раза больше, чем у самцов (24 га). Во время брачного сезона самцы интенсивно патрулировали небольшую территорию, покрывая большие расстояния (Lagarde et al., 2003b). Самки не петляли, их передвижения были однонаправленными. Поэтому территория охватывалась шире. Положительной корреляции между размером участка обитания или суточными перемещениями и размером тела не найдено. Потребность в социальных контактах демонстрируют самцы, но поиск самок носит случайный характер. Сразу же после появления из спячки самцы становятся очень подвижными, 70% их активного времени тратится на сексуальную активность и борьбу с конкурентами за поиск самки (Lagarde et al., 2002). Большинство особей в популяции ведут оседлый образ жизни (Панов, Галиченко [Panov & Galichenko] 1980). Устойчивые связи между особями отсутствуют, а пространственную организацию популяций и механизмы коммуникаций можно отнести к примитивному типу.



Рис. 5. Конфликт между самцами *Agrionemys horsfieldii*, предгорья хребта Мальгузар (Узбекистан), 7 апреля 2016 г.

Fig. 5. A conflict between the males of *Agrionemys horsfieldii*, foothills of Malguzar Ridge (Uzbekistan), April 7, 2016.

Сезонная активность. Большую часть жизни среднеазиатская черепаха проводит в длительной спячке. Время выхода из спячки весной и уход в нее в различных местообитаниях зависит от ландшафтно-климатических условий: географической широты местности и высотной поясности. Большие коррективы в сроки вносят погодные условия сезона. На севере ареала выход из спячки происходит обычно позже, чем на юге, а на низких равнинах раньше, чем в горах. Выход черепах на поверхность после спячки в большинстве местообитаний происходит во второй половине марта – первой декаде апреля, но график может сдвигаться из-за погодных условий (Рис. 6). На зимовках в легком грунте выход часто происходит не через входное отверстие, а по кратчайшему расстоянию к наиболее прогреваемому месту поверхности на некотором расстоянии от него (Карпенко [Karpenko] 1967). Самцы появляются на поверхности раньше самок, но и раньше их заканчивают сезонную активность (Рустамов [Rustamov] 1956; Брушко [Brushko] 1977b; Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubysin] 1978 и др.). В Таджикистане выход самцов отмечали на 5 суток раньше (Чернов [Chernov] 1959), а в Узбекистане эта разница доходила до 2-х недель (Lagarde et al., 2002). Самки продолжают активность после ухода самцов. Поэтому следует различать активность отдельных особей и всей популяции. Время индивидуальной активности черепах в пустынных ландшафтах в среднем продолжается менее 2.5 месяцев (Lagarde et al., 2002), а активность всей популяции растягивается до трех месяцев.



Рис. 6. Выход самца *Agrionemys horsfieldii* из зимовки, предгорья гор Малайсары (Казахстан), апрель 2009 г.

Fig. 6. The appearance of the male of *Agrionemys horsfieldii* from the hibernation, foothills of the Malaysary Mountains (Kazakhstan), April 2009.

Наблюдения показали, что короткое время сезонной активности разделяется на два периода – брачный, заканчивающийся в конце второй декады апреля, и послебрачный (яйцекладки), продолжающийся до ухода черепах в спячку (Галиченко [Galichenko] 1983; Lagarde et al., 2002). Бюджет времени на виды активности в каждом периоде у самцов и самок различается. В брачный период у самцов затрачивается 30% времени на половую активность, а на перемещение по территории 37–38%. Самки большую часть времени (56%) проводят в малоподвижном состоянии, а на половое поведение отводят всего 2% (Lagarde et al., 2002). Самцы оплодотворяют как активных, так и неподвижно сидящих самок. В общем количестве копуляций на неподвижно сидящих самок приходится 22% (Панов, Галиченко [Panov & Galichenko] 1980). После размножения самцы основное время отводят питанию (28%), прогулкам (40%) и покою (30%) (Lagarde et al., 2002), а в промежутках между кормлением лежат на поверхности. С повышением внешней температуры время кормления сокращается и начинается поиск укрытий. Самки в послебрачный период увеличивают время на питание до 33%, но снижают его на отдых до 28–29%. На перемещение по территории затрачивается, как и в брачный период, 21–22% времени. В течение суток самки и самцы проводят на поверхности примерно одинаковое время: самки – 4.8 ± 2.6 час, самцы – 5.2 ± 2.8 час.

Уход в летнюю спячку происходит из-за сезонного повышения дневных температур, прекращения дождей и окончания вегетации эфемеровой растительности. Однако «запускает» уход черепах с поверхности, прежде всего, быстрое увядание эфемеров и ликвидация кормовой базы. Характерная зависимость продолжительности сезонной активности *A. horsfieldii* от состояния

травянистой растительности наблюдалась в различных ландшафтах в Узбекистане и Таджикистане (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2018). В целом же усиление дневной жары, снижение влажности почвы и выгорание травянистой растительности взаимосвязаны и протекают синхронно. При ясной погоде и устойчиво высоких температурах резкое выгорание травянистой растительности может произойти в течение недели. В различных районах ареала в зависимости от погодных условий черепахи массово уходят с поверхности со второй декады мая до середины июня. В некоторые годы их уход происходит в конце апреля – начале мая (Панов, Галиченко [Panov & Galichenko] 1980; Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2018). Спячку *A. horsfieldii* проводит в норах, защищающих ее от хищников и переохлаждения. Самостоятельно вырытые норы устроены просто: наклоненный ход заканчивается тупиком, в котором черепаха лежит по направлению от входа с втянутой в панцирь головой и конечностями. Часто для зимовки используются заброшенные норы мелких позвоночных животных, которые черепахи расширяют. Длина норы и глубина залегания зависит от грунтовых и климатических условий местности. Норы устраиваются таким образом, что зимой температура грунта в месте спячки не снижается ниже 2.0°C (Атаев [Ataev] 1985; Шаммаков [Shammakov] 1981; Lagarde et al., 2002). Температура тела черепах, зимовавших на глубине 40–45 см, составила в середине февраля 8.0–9.0°C. (Эргашев и др. [Ergashev et al.] 2013). В Центральных Кызылкумах в рыхлом грунте черепахи зарывались в начале лета на глубину 30–70 см (Захидов [Zakhidov] 1938, 1971; Поляков [Polyakov] 1946; Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2018), а в Каракумах в июне их наблюдали на глубине 75 см (Соколов, Сухов [Sokolov & Sukhov] 1977). К зиме черепахи удлиняют по наклонной ход летних нор. Летом это связано с прогреванием грунта и очевидным стремлением сохранить энергетические запасы. На северо-западе ареала в Южном Прибалхашье (Казахстан) черепаха зимовала в песчаном грунте на глубине 1 м при длине хода 1.8 м (Параскив [Paraskiv] 1956). На северных предгорьях Туркестанского хребта (Узбекистан) в лёссовых почвах норы достигали 1.5–2.0 м (Дубинин [Dubinin] 1954). В южной части ареала черепахи благополучно зимуют на небольшой глубине. В Южном Туркменистане осенью и зимой их находили в заброшенных норах грызунов и ежей на глубине 20–50 см (в среднем 37 см) (Атаев [Ataev] 1985; Шаммаков [Shammakov] 1981). В предгорьях хребта Бабатаг (Таджикистан) в феврале черепах обнаружили в раскопанных норах длиной менее 1.0 м на глубине 40–45 см (Эргашев и др. [Ergashev et al.] 2013; Бондаренко, Эргашев [Bondarenko & Ergashev] 2015). Летняя спячка *A. horsfieldii* прерывается редко (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2018). В северных районах ареала некоторые особи появлялись на короткое время в июле–сентябре после сильных дождей (Параскив [Paraskiv] 1956; Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubykin] 1981). Кратковременное пробуждение черепах зимой, связанное с потеплением и прогревом грунта обычно наблюдается на юге ареала (Атаев [Ataev] 1985).

Термобиология и суточная активность. Первоначально сведения по термобиологии *A. horsfieldii* ограничивались отрывочными данными о влиянии внешней температуры на ее жизнедеятельность (Захидов [Zakhidov] 1938; Поляков [Polyakov] 1946; Андреев [Andreev] 1948; Параскив [Paraskiv] 1956; Рустамов [Rustamov] 1956; Богданов [Bogdavov] 1960, 1962; Шаммаков [Shammakov] 1981; Атаев [Ataev] 1979, 1985 и др.). Температуру тела исследователи не измеряли. Первые телеметрические наблюдения по термобиологии среднеазиатской черепахи проведены в 1970-е годы в Туркменистане (Соколов и др. [Sokolov et al.] 1975; Соколов, Сухов [Sokolov, Sukhov] 1977). Позднее терморегуляторное поведение изучали в Северо-западном Китае (Hai-tao et al., 1995) и Узбекистане (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2019; Lagarde et al., 2002). По итогам этих работ выяснены половые и возрастные особенности термобиологии, а также минимальные, максимальные и средние температуры тела для всех периодов суточной активности. Описаны периоды суточного цикла жизнедеятельности черепахи, которые примерно соответствуют формам терморегуляторного поведения. Рассчитана корреляционная связь (r) между температурой тела и температурой среды (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2019). Наиболее сильной она была при утреннем выходе и нагревании. При выходе

из нор связь с температурой субстрата составляла 0.88, а воздуха на высоте 2 см от поверхности 0.86. При нагревании значения r были 0.75 и 0.71 соответственно. В период активности при термонейтральном поведении корреляция температуры тела сохранялась только с поверхностью субстрата (0.72). Во время дневного отдыха связь между температурой тела и среды не наблюдалась. Установлены параметры температурных значений среды для всех периодов жизнедеятельности. Так, выход черепах из нор происходит при минимальной поверхности субстрата 11.8°C и температуре тела 9.4°C. Минимальная температура тела начала активности составила 22.1°C, а средняя добровольная температура при термонейтральном поведении – 30.5±0.5°C. При этом у самок, самцов и неполовозрелых особей средние температурные значения не различались. У спасающихся от жары черепах температура тела в разных районах ареала оказалась близкой – от 34.3±0.4°C до 35.1±0.8°C (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2019; Hai-iao, 1995).



Рис. 7. Самка *Agrionemys horsfieldii*, укрывшаяся от солнца, предгорья хребта Нуратау (Узбекистан), 11 апреля 2016 г.

Fig. 7. The female of *Agrionemys horsfieldii* female sheltered from the sun, foothills of the Nuratau Ridge (Uzbekistan), April 11, 2016.

Долгое время ход суточной активности изучали поверхностно. Его рассматривали в зависимости от времени суток, но не температурных условий (Богданов [Bogdanov] 1960, 1962; Шаммаков [Shammakov] 1981; Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubykin] 1982; Атаев [Ataev] 1985). Углубленное изучение зависимости активности от температурных и погодных условий и ее изменение в течение сезона проводили в Китае (Hai-iao et al., 1995) и Узбекистане (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2019; Lagarde et al., 2002). Выделено три типа циклов активности: *унимодальный*, *бимодальный* и промежуточный между ними – *неполный бимодальный*. Унимодальный цикл типичен для ранней весны (март-начало апреля), неполный бимодальный чаще наблюдается в апреле, а бимодальный характерен для майской активности. Наибольшая

продолжительность активности (7–8 ч) наблюдалась в апреле – мае (Параскив [Paraskiv] 1956; Haitao et al., 1995 и др.). В конце мая в жаркие дни она ограничивалась до 2–3 ч (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubykin] 1982). В суточном цикле жизнедеятельности выделили несколько периодов. Наибольшее их количество (8) наблюдали при бимодальном цикле (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2019): утренний выход, нагревание, утренняя (дополуденная) активность, дневное снижение активности (отдых) (Рис. 7), вечерняя (послеполуденная) активность, остывание с догревом (баскинг), уход в норы и ночной покой. При унимодальном цикле насчитали шесть периодов. В холодный пасмурный день при неполной активности количество периодов сокращается до минимума: выход из укрытий, нагревание, уход в норы и ночной покой.

Питание. Сведения по питанию *A. horsfieldii* накапливались по мере изучения ее экологии и поначалу ограничивались перечислением видов поедаемых растений (Захидов [Zakhidov] 1938; Поляков [Polyakov] 1946; Параскив [Paraskiv] 1956; Рустамов [Rustamov] 1956; Мекленбурцев [Meklenburtsev] 1958; Чернов [Chernov] 1959; Богданов [Bogdanov] 1960, 1962; Яковлева [Yakovleva], 1964 и др.). Тем не менее, по этим фрагментарным наблюдениям удалось установить пищевые предпочтения. Основу рациона черепахи составляют эфемеровые и эфемероидные виды, которые были сходными в различных районах Средней Азии. Первые углубленные наблюдения за ее питанием проведены в низовьях р. Амударьи и прилегающих Кызылкумах (Мамбетжумаев [Mambetdzumaev] 1972). Установлено поедание 84 видов растений, относящихся к 27 семействам, а также перечислены наиболее предпочитаемые из них. Изучение питания черепахи с анализом предпочтения корма и объема его потребления продолжено в Узбекистане (Lagarde et al., 2003a; Bondarenko et al., 2011). Выяснили, что *A. horsfieldii* в свой рацион включает 167 видов растений (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2012). Позднее этот список был расширен данными по питанию черепахи в Таджикистане (Бондаренко и др., 2015) и Узбекистане до 182 видов. Изучение особенностей питания черепахи в различных пустынных ландшафтах Узбекистана выявило, что 60% всех поедаемых видов приходится на 6 семейств: Asteraceae, Brassicaceae, Chenopodiaceae, Fabaceae, Liliaceae, Poaceae. Наибольшее предпочтение отдавалось видам из семейств Brassicaceae, Papaveraceae, Fabaceae, Poaceae. Растения из семейств Chenopodiaceae, Ranunculaceae, Asteraceae, Boraginaceae потреблялись реже. Всего же на представителей 8 растительных семейств пришлось от 83 до 90% поедаемых растений. Как оказалось, количественно преобладающие в фитоценозе виды часто не имеют большого значения в питании, поскольку среднеазиатская черепаха проявляет избирательность в выборе корма. Степень пищевой специализации, оцененная индексом пропорционального сходства (показывает обобщенное отклонение относительного обилия объектов в диете от их относительного обилия в сообществе) указывает на то, что черепаха располагается ближе к специализированным потребителям, чем к генералистам (Bondarenko & Peregontsev, 2009). Средний индекс пропорционального сходства для четырех местообитаний составил 0.22 (0.16–0.32). Коэффициенты корреляции между количеством объектов в пищевом рационе и их обилием в сообществе позволили оценить привлекательность кормовых объектов, которые разделили на *предпочитаемые*, *дополнительные* (менее привлекательные растения, животные корма и минеральные добавки) и *вынужденные* (редко потребляемые). Сама по себе привлекательность корма не отражает его функциональной значимости, поскольку предпочитаемые, но редко встречающиеся объекты, например, пластинчатые грибы, будут иметь в питании незначительное место. Понять какие виды растений имеют стратегическое значение в питании черепахи позволило выделение группы *базовых* или *основных* объектов. В нее входят предпочитаемые виды с одновременно высоким обилием в сообществе и диете черепах (обычно не менее 10%). Эти растения обеспечивают устойчивое существование популяции. Предпочитаемые объекты с низкой долей в сообществе и диете, наряду с малопривлекательными, входят в группу дополнительных объектов питания. К дополнительным объектам следует отнести животные корма, имеющие незначительную долю в питании (менее 2% встреч), но важное кормовое значение (Рис. 8). По всему ареалу *A. horsfieldii* поедает растения, содержащие токсины, способные вызвать отравление травоядных копытных. У черепах их

потребление отравления не вызывает (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2012; Lagarde et al., 2003a). Растения поедаются исключительно в сочном состоянии. Вероятно, за счет них черепаха восполняет дефицит влаги. Имеется также предположение использования ядовитых растений для антигельминтной профилактики. Наблюдения за кормодобывающей активностью позволило выяснить условия и продолжительность кормления, объем потребляемой пищи.



Рис. 8. *Agrionemys horsfieldii* поедает мокрицу (*Protracheoniscus* sp.), Юго-западный Таджикистан (Дангара), 22 апреля 2014 г.

Fig. 8. *Agrionemys horsfieldii* eats wood lice (*Protracheoniscus* sp.), Southwestern Tajikistan (Dangara), April 22, 2014.

Взаимоотношения черепахи с потребителями (хищниками). Представление о влиянии хищников на среднеазиатскую черепаху складывалось по мере накопления данных, нередко полученных случайно. Сбор материала связан со сложностью наблюдений за потребителями, многие из которых редкие или ведут скрытный образ жизни. Кроме этого, добыча многих видов запрещена или ограничена. Наиболее полные сведения собраны по питанию черепахой серого варана (*Varanus griseus*) (Сергеев, Исаков [Sergeev & Isakov] 1941; Ядгаров [Yadgarov] 1968; Шаммаков [Shammakov] 1981; Атаев [Ataev] 1985; Бондаренко [Bondarenko] 1989 и др.), которых отлавливали или находили погибшими. Имеется много наблюдений по добыче *A. horsfieldii* хищными птицами (Богданов [Bogdanov] 1882; Кашкаров [Kashkarov] 1931; Дементьев [Dementyev] 1952; Дементьев и др. [Dementyev et al.] 1953; Рустамов [Rustamov] 1954, Параскив [Paraskiv] 1956; Варшавский, Шилов [Varshavsky & Shilov] 1958; Мекленбурцев [Mecklenburtsev] 1958; Сухинин [Sukhinin] 1960; Корелов [Korelov] 1962; Иванов [Ivanov] 1969 и др.).

Материалы по питанию позвоночных животных черепахами впервые обобщил О.П. Богданов ([Bogdanov] 1965). Он отнес к потребителям *A. horsfieldii* 25 видов животных, но воздействие на жертву и участие черепахи в их рационе не рассматривал. Значение среднеазиатской черепахи в питании хищных птиц и зверей удалось значительно прояснить благодаря работе Г.И. Ишунина

([Ishunin] 1968) и сводке М. Палваниязова ([Palvaniyazov] 1974). В конце прошлого – начале нынешнего столетия усилиями многих зоологов кормовой спектр консументов дополнился новыми сведениями (Шаммаков [Shammakov] 1981; Атаев [Ataev] 1985; Митропольский и др. [Mitropolsky et al.] 1987; Бондаренко [Bondarenko] 1989; Сатторов [Sattorov] 1993; Кубыкин [Kubykin] 1995; Лаханов, Алланазарова [Lakhanov & Allanazarova] 2004; Карякин и др. [Karjakin et al.] 2011 и др.).

К настоящему времени список потребителей содержит 35 видов позвоночных: 3 вида пресмыкающихся, 19 видов птиц и 13 видов млекопитающих (Бондаренко [Bondarenko] 2013). Наибольший пресс на популяции *A. horsfieldii* оказывают серый варан (*Varanus griseus*), лисица (*Vulpes vulpes*) и беркут (*Aquila chrysaetos*). В питании серого варана встречаемость черепах в некоторых районах ареала превышает 40%. Для лисицы черепаха представляет дополнительный корм. Однако из-за широкого распространения и более высокой численности, по сравнению с беркутом или индийским медоедом (*Mellivora capensis*), оказывает большее влияние на нее в масштабе ареала. Медоед локально выедает черепах на участке своего обитания. Беркут питается преимущественно крупными черепахами повсеместно, где находит, кроме массивов сплошных песков, о которые не может разбить панцирь. Доля черепахи в его питании местами бывает высокая. В Западном Казахстане (Карякин и др. [Karjakin et al.] 2011) она доминировала (41%) в останках жертв в гнездах птиц. Пара птиц за время выкармливания способна добывать 3–4 черепахи ежедневно (Лаханов [Lakhanov] 1965; Лаханов, Алланазарова [Lakhanov & Allanazarova] 2004). Однако из-за низкой плотности популяции и неравномерного распределения по территории влияние беркута ограничено. Рассчитано его воздействие на популяцию *A. horsfieldii* на склонах низкогогорья Букантау (Кызылкум, Узбекистан.) площадью 250 км², где ранее установлено обитание 8 пар птиц. При численности черепахи 50 тыс. особей (200 ос./км²) птицы способны изъять за сезон выкармливания не более 3–4% популяции черепах (Бондаренко [Bondarenko] 2013), но в действительности меньше из-за снижения активности пресмыкающихся в холодную погоду. Пустынный ворон (*Corvus ruficollis*) нападает только на молодых черепах, но может локально снизить численность ювенильных особей в местах гнездования на 150–200 особей.

Значение среднеазиатской черепахи в жизнеобеспечении пустынных хищников представляет не меньший интерес, чем роль последних в регулировании ее численности. В весенний период наибольшее кормовое значение *A. horsfieldii* представляет для серого варана, беркута, стервятника (*Neophron percnopterus*) и индийского медоеда. Для них она становится предпочитаемым и основным кормом в это время года. Наиболее тесная трофическая связь сложилась у черепахи с двумя видами – серым вараном и беркутом, которые снижают численность ее популяции, но также зависят от ее обилия. Другим 10 (29%) видам позвоночных животных черепаха дополняет рацион, но подавляющее большинство консументов (59%) добывает ее случайно. Поэтому важного значения в их питании она не имеет.

Взаимоотношения с паразитами. Фауна и экология паразитов среднеазиатской черепахи углубленно изучалась в 40–70 гг. прошлого столетия. В этот период были проведены основные наблюдения по гельминтам (Дубинина [Dubinina] 1949; Марков и др. [Markov et al.] 1962; Ваккер [Wacker] 1970) и эктопаразитам (Лотоцкий [Lototsky] 1945; Ушакова [Ushakova] 1958; Бернадская [Bernadskaya] 1959; Скрынник [Skrynnik] 1959; Гребенюк [Grebennyuk] 1966 и др.). В последующие годы удалось расширить знания о простейших эндопаразитах (Давронов [Davronov] 1985; Белова [Belova] 1997). Наиболее значительный вклад в изучение паразито-хозяйных отношений сделала М.Н. Дубинина ([Dubinina] 1949). Без глубокой ревизии систематики гельминтов (Шарпило [Sharpilo] 1967; Petter, 1966; Bouamer & Morand, 2006) невозможно было бы описать их фауну и оценить зараженность *A. horsfieldii* в различных районах ареала. До недавнего времени паразитоценоз черепахи был представлен 27 видами беспозвоночных животных (Бондаренко [Bondarenko] 2015). После находки кровепаразита *Haemoproteus caucasica* (Javanbakht et al., 2015) их количество увеличилось до 28. На среднеазиатской черепахе паразитируют 5 видов простейших, относящихся преимущественно к споровикам (Sporozoa). Гельминты представлены

17 видами из класса Nematoda, большинство которых относится семейству Pharangodonidae. Наибольшее видовое разнообразие гельминтов приходится на два специфических для черепах рода: *Tachygonetria* и *Mehdiella*. Наружные паразиты представлены 6 видами клещей. Из них только один вид – *Ornithodoros tartakovskyi*, относится к семейству Argasidae, остальные – к семейству Ixodidae. Распространение всех видов клещей носит очаговый характер. Чаще всего на черепахе нападают *Hyalomma aegyptium* и *Haemaphysalis sulcata*. Причем *H. aegyptium* паразитирует на всех фазах развития с преобладанием половозрелых особей. Другие виды Ixodidae паразитируют на черепахе в фазе личинки и нимфы. Из их числа наиболее часто встречается *H. sulcata*. Иксодовые клещи паразитируют на черепахе преимущественно в предгорьях и горах. Экстенсивность заражения черепах *H. aegyptium* в предгорьях восточного Копетдага (Хорасан, Иран) достигала 79% (Bondarenko & Peregontsev, 2009), а *H. sulcata* – 69% (предгорья хр. Каратау, Таджикистан) (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2015). Из аргасовых клещей на *A. horsfieldii* паразитирует только *Ornithodoros tartakovskyi*, обитающий в норах мелких млекопитающих и черепах. Экстенсивность и интенсивность заражения среднеазиатской черепахи тремя другими видами Ixodidae (*Haemaphysalis punctata*, *Hyalomma marginatum*, *Rhipicephalus turanicus*) чрезвычайно низкая. Их нападение носит случайный характер. Поэтому в паразитарных связях черепахи значение ничтожно. Аргасовый клещ *O. tartakovskyi* агрессивен по отношению к черепахе, но высокого уровня заражения также не образует. Активность эндо- и эктопаразитов совпадает с сезонной активностью черепах. Максимальная зараженность приходится на май – июнь, а минимальная – на заключительный период зимней спячки.

Влияние хозяйственной деятельности и охрана вида. Во времена СССР среднеазиатскую черепаху относили к массовым видам, наносящим вред растениеводству, а также к конкурентам диких и домашних копытных (Захидов [Zakhidov] 1938; Чернов [Chernov] 1959; Богданов [Bogdanov] 1960; Мамбетжумаев [Mambetdzhumaev] 1972 и др.). Ее собирали на полях и уничтожали (Параскив [Paraskiv] 1956; Богданов [Bogdanov] 1978), использовали для кормления собак и пушных зверей на зоофермах, заготавливали на консервы во время Великой Отечественной войны (Захидов и др. [Zakhidov et al.] 1971). На состояние популяций обратили внимание по ходу широкомасштабного освоения целинных земель, когда стала сокращаться площадь местообитаний и снижаться численность вида. Особенно сильно освоение отразилось на состоянии запасов *A. horsfieldii* в некоторых районах Узбекистана: Пашхуртской котловине (Богданов [Bogdanov], 1956, 1965; Bondarenko et al., 2003), Голодной степи (Вашетко [Vashetko] 1981), Каршинской степи (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2006a). Из-за быстрого роста населения и освоения лёссовых предгорий катастрофически сократилась площадь местообитаний и численность черепахи в Северном Таджикистане (Сатторов [Sattorov] 1993; Бондаренко, Эргашев [Bondarenko & Ergashev] 2018). В Юго-западном Таджикистане черепаху вытеснили из речных и межгорных долин (Саид-Алиев [Said-Aliyev] 1979), а за последние три десятилетия сильно сократилась площадь местообитаний также на склонах предгорий (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2015). Вместе с тем, установлено, что *A. horsfieldii* не представляет серьезной конкуренции диким и домашним копытным (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2012).

В 1960-е годы прошлого века возник интерес к черепахе как объекту зоологической торговли. Длительное время ее заготавливали в Казахстане. Сокращение численности в промысловых районах побудило в 80-х годах начать оценку состояния популяций, а также объемов добычи (Кубыкин [Kubykin] 1982; 1985, 1988, 1989; Brushko & Kubykin, 1982). Оказалось, что продолжительный промысел привел к заметному снижению ее численности (Кубыкин, Брушко [Kubykin & Brushko] 1994; Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2008; Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva] 2012; Чирикова [Chirikova] 2015). С 1967 г. по 2001 г. было выловлено более 1860000 черепах. В 2002 г. вылов *A. horsfieldii* запретили, но спустя много лет после его окончания численность популяций в местах промысла (Арысский массив, ур. Кербулак) не восстановилась, а половой и возрастной состав оказался нарушен. Преобладали самки, а доля неполовозрелых особей составляла 11% (Кубыкин, 1985, 1988; Бондаренко и др., 2008; Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva]

2012). Так, в мае 2011 г. в ур. Кербулак насчитали менее 5 ос./га (Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebayaeva] личн. сообщ.), в то время как в середине прошлого века плотность населения вида доходила до 41 ос./га (Параскив [Paraskiv] 1956). В Таджикистане официальный промысел не получил развития. В 2007–2009 гг. СИТЕС была выделена квота на вылов и экспорт из республики 51000 особей *A. horsfieldii*, согласно которой реализовали отлов только 16000 (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2014). Единственным государством, ежегодно получавшим с 1997 г. экспортные квоты СИТЕС на вылов и экспорт черепахи из природы, остается Узбекистан. Промысел проводится в местах с высокой плотностью (предгорья гор Нуратау, подгорная равнина низкогогорья Казахтау, степь Карнабчуль), превышающей 15 ос./га (Бондаренко и др. [Bondarenko et al.] 2001; Bondarenko & Peregontsev, 2006b). Поскольку ежегодная квота СИТЕС на вылов вида росла от года к году и в 2016–2017 гг. достигла 80000 особей (Нуриджанов и др. [Nuridzhanov et al.] 2016; Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2017; Bondarenko & Peregontsev, 2006b; UNEP-WCMC, 2010 и др.), возникла необходимость оценить состояние популяций в местах легального и нелегального промысла. С 1997г. по 2019 г. из республики легально вывезено 814100 черепах. Если официальный торговый оборот черепахи отслеживается и контролируется государственными органами, то нелегальная добыча и торговля пресекается с большим трудом. Отрывочные сведения о нелегальном вылове и вывозе через границу не дают представление о реальном масштабе ущерба. Браконьерство возникло после обретения независимости республиками Средней Азии в начале 1990-х годов. Этому способствовал низкий уровень жизни населения, высокий спрос на среднеазиатскую черепаху и легкая добыча в природе (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2017). Сокращение площади местообитаний и браконьерство привели к тому, что *A. horsfieldii* занесли в национальные Красные книги Кыргызстана (Милько и Панфилов [Milko & Panfilov] 2006), Таджикистана (Курбонов, Тошев [Kurbonov & Toshev] 2015) и Узбекистана (Вашетко [Vashetko] 2019).

Заключение

За время многолетних исследований удалось значительно расширить знания о распространении, систематике и экологии среднеазиатской черепахи. Наиболее полно распространение и состояние популяций *A. horsfieldii* изучено в Казахстане, Узбекистане, Туркменистане. За последние 10 лет собраны новые сведения о ее ландшафтном распределении в Таджикистане. Недостаточно изучено современное состояние вида в Кыргызстане. По-прежнему имеется мало данных о распространении и экологии черепахи в южных районах ареала, в частности в Афганистане и Пакистане. Граница ареала *A. horsfieldii* в Афганистане нуждается в уточнении.

На большей части ареала подробно описаны типы местообитаний, использование убежищ, особенности размножения, термобиология, сезонная и суточная активность, питание. В целом выяснено воздействие потребителей на популяции среднеазиатской черепахи и ее значение в их питании. В изучении паразитоцинозов вида маловероятно ожидать в ближайшее время новых сведений, но возможны изменения в составе фауны паразитов из-за ревизии их систематики на основании молекулярно-генетических данных.

До настоящего времени не разработан метод определения возраста черепах старше 15 лет. По годичным кольцам можно «прочитать» возраст до окончания полового созревания, а в отдельных случаях с ошибками до 24–25 лет. У старых особей новые кольца не формируются, а роговые щитки стираются. Возраст по линиям склеивания на срезах костей, по-видимому, также не распознается у старых особей, как и у других Testudinidae. Поэтому попытки установить полный возрастной состав популяции *A. horsfieldii* пока обречены на неудачу.

Важной задачей в сфере внутривидовых и межвидовых отношений остается изучение направления, скорости и дальности перемещения черепах смежных популяций. Начало изучения пространственного перемещения *A. horsfieldii* было положено в 1970-е гг.

(Панов, Галиченко [Panov, Galichenko] 1980; Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubykin] 1982), однако этих сведений недостаточно для выяснения межпопуляционных связей. Исследования требуют больших трудозатрат, так как требуется пометить большое количество черепах длительно сохраняющимися метками, а затем отслеживать их перемещение на протяжении многих лет.

Остаются нерешенными вопросы внутривидовой систематики и популяционного разделения ареала *A. horsfieldii*. Разделение вида на подвиды не подкреплено убедительными доказательствами. Пока можно твердо говорить о морфологических типах, обитающих в определенных экологических условиях. Предстоит найти решение территориального их разграничения. Актуально также решение другого вопроса – разделение ареала среднеазиатской черепахи на популяционные группировки. Для этого необходимо располагать сведениями об особенностях ее пространственного распределения, а также результатами морфологических и генетических различий популяций. Наибольшую сложность вызывает разграничение популяционных группировок на равнинах, где переход между популяциями происходит плавно.

Для оценки плотности населения популяций *A. horsfieldii* необходимо использовать единые методы количественного учета, оценивающие обилие вида на единицу пространства (га, км²). Стандартным вариантом может быть метод маршрутного учета животных с вычислением эффективной ширины учетной полосы, которая рассчитывается по средним расстояниям обнаружения всех встреченных особей. Этот метод успешно использовался для оценки плотности среднеазиатской черепахи и других пустынных видов пресмыкающихся (Бондаренко [Bondarenko] 1994a, b). Методы относительного учета животных за единицу времени или пройденное расстояние не годятся.

Очередной важной задачей, к решению которой можно приступить при наличии большого объема сведений о состоянии плотности населения, могла бы стать оценка численности и запасов *A. horsfieldii* в отдельных регионах и республиках.

В связи с обширным антропогенным изменением природных условий, сокращением площади местообитаний, а также легальным и нелегальным промыслом *A. horsfieldii*, необходим мониторинг состояния популяций в Узбекистане, Казахстане, Таджикистане и Кыргызстане. Для снижения нелегального оборота среднеазиатской черепахи требуется усилить таможенный контроль и меры наказания за контрабанду и торговлю видом в республиках Средней Азии, России и Украине.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность Т.Н. Дуйсебаевой и Д.В. Малахову за обсуждение рукописи и помощь в подготовке карты ареала среднеазиатской черепахи, Г.Ю. Дякину за фотографию выходящей из спячки черепахи.

Литература

- Аленицин В.Д. 1876. Гады островов и берегов Аральского моря. *Труды Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 3.* СПб.: Типография М. Стасюлевича. 68 с.
- Андреев И.Ф. 1948. К экологии рептилий района г. Кзыл-Орда. *Ученые записки Черновицкого университета. Серия биологические науки, 1(1): 94–106.*
- Атаев Ч. 1979. Материалы по экологии среднеазиатской черепахи Копетдага. В кн.: *Охрана природы Туркменистана.* Ашхабад: Ылым. С. 161–167.
- Атаев Ч. 1985. *Пресмыкающиеся гор Туркменистана.* Ашхабад: Ылым. 344 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. *Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР.* М.: Просвещение. 415 с.
- Белова Л.М. 1997. *Blastocystis agrionemidis sp. nov.* (Rhizopoda: Lobosea) из среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii*. *Паразитология, 31(3): 269–272.*
- Бернадская З.М. 1959. Краткие итоги работы УзНИВИ по изучению иксодовых клещей Узбекистана. В кн.: *Болезни сельскохозяйственных животных.* Ташкент: Издательство Узбекской ССР. С. 39–69.

- Богданов М.Н. 1882. Очерки природы Хивинского оазиса и пустыни Кизыл-Кум. *Описание Хивинского похода 1873 года, составленное под редакцией генерал-лейтенанта В.Н. Троцкого генерального штаба*. Вып. 12. Ташкент. 155 с.
- Богданов О.П. 1956. Изменение герпетофауны под влиянием орошения. *Доклады Академии наук СССР*, 108(6): 1177–1178.
- Богданов О.П. 1978. Численность, охрана и рациональное использование среднеазиатской черепахи. В кн.: *Охрана животного мира и растений Узбекской ССР. Тезисы докладов конференции*. Ташкент: Фан. С. 15–16.
- Богданов О.П. 1960. *Фауна Узбекской ССР. Т.1. Земноводные и пресмыкающиеся*. Ташкент: Издательство Академии наук. 260 с.
- Богданов О.П. 1962. *Пресмыкающиеся Туркмении*. Ашхабад: Издательство Академии наук Туркменской ССР. 236 с.
- Богданов О.П. 1965. *Экология пресмыкающихся Средней Азии*. Ташкент: Наука. 260 с.
- Божанский А.Т., Фролов В.Е. 2001. К оценке ресурсов среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldi*) в Туркменистане. В кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского*. Пушино – Москва: МГУ. С. 36–38.
- Бондаренко Д.А. 1989. Распределение и плотность населения серого варана в Каршинской степи. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 94(3): 24–32.
- Бондаренко Д.А. 1994а. Распределение и плотность населения среднеазиатской черепахи в Центральных Кызылкумах (Узбекистан). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 99(1): 22–27.
- Бондаренко Д.А. 1994б. Пространственная структура населения пресмыкающихся Каршинской степи и изменение ее под влиянием освоения. *Автореф. дисс. на соискание степени канд. биол. наук*. М. 20 с.
- Бондаренко Д.А. 2007. Характеристика населения пресмыкающихся космодрома “Байконур” (Казахстан) и прилегающих к нему пустынных территорий. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 112(2): 67–71.
- Бондаренко Д.А. 2013. Среднеазиатская черепаха, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844), в питании позвоночных животных Средней Азии: итоги изучения проблемы. *Современная герпетология*, 12 (1/2): 3–21.
- Бондаренко Д.А. 2015. Взаимоотношения среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*) с паразитами в природе. *Зоологический журнал*, 94(7): 801–815.
- Бондаренко Д.А., Дуйсебаева Т.Н. 2012. Среднеазиатская черепаха, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844), в Казахстане (распространение, деление ареала, плотность населения). *Современная герпетология*, 12(1/2): 3–26.
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А. 2006а. Распределение среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) в естественных и антропогенных ландшафтах Южного Узбекистана. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 111(2): 10–17.
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А. 2012. Итоги изучения питания среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*). *Зоологический журнал*, 91(11): 1397–1410.
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А. 2017. Распространение среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) в Узбекистане (ареал, региональное и ландшафтное распределение, плотность населения). *Современная герпетология*, 17(3/4): 124–146. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2017-17-3-4-124-146>
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А. 2018. Особенности сезонной активности среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844). В кн.: *Зоосоциология наземных позвоночных. Материалы конференции с международным участием, посвященной 80-летию со дня рождения О.В. Митропольского*. Ташкент: Print Media. С. 32–36.
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А. 2019. Термобиология и суточная активность среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Testudinidae, Reptilia). *Современная герпетология*, 19(1/2): 17–30. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-17-30>
- Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х. 2015. Об условиях спячки среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) в различных районах ареала. *Материалы 6-й международной конференции «Экологические*

особенности биологического разнообразия». Душанбе. С. 38–39.

Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х. 2018. Распространение и плотность населения пресмыкающихся в пустынных ландшафтах Северного Таджикистана. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 123(1): 23–33.

Бондаренко Д.А., Божанский А.Т., Перегонцев Е.А. 2001. Среднеазиатская черепаха (*Agrionemys horsfieldi*): современное состояние популяций в Узбекистане. В кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского*. Пущино – Москва: МГУ. С. 38–41.

Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А., Мухтар Г.Б. 2008. Оценка современного состояния популяций среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) в ландшафтах Южного Казахстана. *Экология*, 3: 222–226.

Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А., Сударев В.О. 2010. Особенности пространственного распределения среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) на плато Устюрт (Узбекистан). В кн.: *Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах*. Алматы: АСБК – СОПК. С. 53–62.

Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х., Нажмудинов Т.А. 2014. Современное состояние популяций среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) в Южном Таджикистане. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 119(4): 19–29.

Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х., Нажмудинов Т.А. 2015. Материалы к ландшафтному распределению и экологии среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) в Южном Таджикистане. *Известия Академии наук Республики Таджикистан. Отделение биологических и медицинских наук*, 192(4): 29–37.

Брушко З.К. 1977а. Численность и перемещения среднеазиатской черепахи в Казахстане. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Л.: Наука. С. 47–48.

Брушко З.К. 1977b. Материалы по размножению среднеазиатской черепахи в Южном Прибалхашье. *Труды Зоологического института Академии наук СССР*, 74: 32–35.

Брушко З.К. 1978. Размножение среднеазиатской черепахи в Алма-Атинской области. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 2: 16–22.

Брушко З.К. 1981. Репродуктивный цикл самцов среднеазиатской черепахи (*Testudo horsfieldi*) в Казахстане. *Зоологический журнал*, 60(3): 410–417.

Брушко З.К., Дуйсебаева Т.Н. 2007. Материалы по среднеазиатской черепахе в Юго-Восточных Кызылкумах. *Selevinia*, 15: 120–124.

Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 1977. Морфологические особенности среднеазиатской черепахи в некоторых популяциях Южного Прибалхашья. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 3: 31–37.

Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 1981. Численность среднеазиатской черепахи в некоторых районах Джамбулской области (Казахстан). В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Л.: Наука. С. 24.

Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 1982. Активность и перемещения среднеазиатской черепахи в Южном Казахстане. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 6: 35–39.

Ваккер В.Г. 1970. Паразитофауна рептилий юга Казахстана и их роль в циркуляции некоторых гельминтов человека и животных. *Автореф. дисс. на соискание степени канд. биол. наук*. Алма-Ата. 27 с.

Варшавский С.Н., Шилов М.Н. 1958. Весенне-летнее питание пустынного ворона в Северном Приаралье. *Зоологический журнал*, 37(10): 1521–1530.

Васильев В.А., Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А., Воронов А.С., Рысков А.П., Семенова С.К. 2008. Полиморфизм гена 12S рРНК и филогеография среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844. *Генетика*, 44(6): 784–788.

Васильев В.А., Корсуненко А.В., Перешкольник С.Л., Мазанаева Л.Ф., Банникова А.А., Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А., Семенова С.К. 2014. Дифференциация черепах родов *Testudo* и *Agrionemys* (Testudionidae) на основании полиморфизма ядерных и митохондриальных маркеров. *Генетика*, 50(10): 1200–1215.

Вашетко Э.В. 1981. Численность и биомасса некоторых видов рептилий в естественных и антропогенных условиях Джизакской области. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Л.: Наука. С. 29.

Вашетко Э.В. 2019. Среднеазиатская черепаха. *Testudo (Agrionemys) horsfieldii* Gray, 1844. В кн.: *Красная*

книга Республики Узбекистан. Т. 2. Животные. Ташкент: «Tasvir» нашриёт уйи. С. 130–131.

Галиченко М.В. 1983. Годовой цикл поведения средиземноморской и среднеазиатской черепах (*Testudo graeca* L. и *Testudo horsfieldi* Grey). В кн.: *Механизмы поведения. Материалы 3-й Всесоюзной конференции по поведению животных. Т. 1.* М. С. 88–90.

Гнетнева А.Н. 2020. Систематика и распространение черепах рода *Agrionemys*. [Электронный ресурс]. *Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-квалификационной работы (диссертации).* Санкт-Петербург. 52 с. https://www.zin.ru/postgraduate/DOCs/BKP_Гнетнева_2020.pdf (дата обращения: 1.02.2021).

Гребенюк Р.В. 1966. *Иксодовые клещи Киргизии.* Фрунзе: Илим. 328 с.

Давронов О. 1985. Кокцидии рептилий юга Узбекистана. *Паразитология*, 19(2): 158–161.

Даль С.К. 1937. К Экологии наземных позвоночных систем Заравшанской долины. *Труды УзГУ*, 10: 165–186.

Дементьев Г.П. 1952. *Птицы Туркменистана.* Ашхабад: Издательство Академии наук Туркменской ССР. 548 с.

Дементьев Г.П., Карташев Н.Н., Солдатов А.Н. 1953. Питание и практическое значение некоторых хищных птиц в юго-западной Туркмении. *Зоологический журнал*, 32(3): 361–375.

Дубинин В.Б. 1954. Эколого-фаунистический очерк земноводных и пресмыкающихся Хавастского района Ташкентской области УзССР. *Труды Института зоологии и паразитологии Академии наук Узбекской ССР*, 3: 159–170.

Дубинина М.Н. 1949. Экологическое исследование паразитофауны степной черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray) Таджикистана. *Паразитологический сборник зоологического института Академии наук СССР*, 11: 61–97.

Захидов Т.З. 1938. Биология рептилий Южных Кызыл-Кумов и хребта Нура-Тау. *Труды Среднеазиатского государственного университета. Серия VIII, зоология*, 54: 1–52.

Захидов Т.З., Мекленбурцев Р.Н., Богданов О.П. 1971. *Природа и животный мир Средней Азии. Позвоночные животные. Т. 2.* Ташкент: Укитувчи. 324 с.

Иванов А.И. 1969. *Птицы Памиро-Алая.* Л.: Наука. 448 с.

Ишунин Г.И. 1968. Гибель пресмыкающихся от хищников в Узбекистане. В кн.: *Герпетология Средней Азии. Институт зоологии и паразитологии Академии наук Узбекской ССР.* Ташкент: Фан. С. 51–60.

Карелин Г.С. 1883. Путешествия Григория Силыча Карелина по Каспийскому морю. *Записки императорского Русского географического общества по общей географии. Т. 10.* СПб.: Типография Императорской академии наук. 497 с.

Карпенко В.П. 1967. Пресмыкающиеся. В кн.: *Экология, меры охраны и рациональное использование позвоночных животных Каршинской степи.* Ташкент: Фан. С. 129–152.

Карякин И.В., Коваленко А.В., Левин А.С., Паженков А.С. 2011. Орлы Арало-Каспийского региона, Казахстан. *Пернатые хищники и их охрана*, 22: 92–152.

Кашкаров Д.Н. 1931. Животные Туркестана. *Пособие для учащихся и учащихся школы повышенного типа и для краеведов. 2-е изд.* Ташкент: УЗГИЗ. 448 с.

Корелов М.Н. 1962. Отряд хищные птицы – Falconiformes. В кн. *Птицы Казахстана. Т. 2.* Алма-Ата: Издательство Академии наук Казахской ССР. С. 488–707.

Кубыкин Р.А. 1982. Численность среднеазиатской черепахи на юго-востоке Казахстана и некоторые проблемы ее промысла. В кн.: *Животный мир Казахстана и проблемы его охраны.* Алма-Ата: Наука. С. 101–102.

Кубыкин Р.А. 1985. Численность среднеазиатской черепахи в некоторых районах Чимкентской области (Казахстан). В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции.* Л.: Наука. С. 112–113.

Кубыкин Р.А. 1988. Плотность населения среднеазиатской черепахи в некоторых районах Алма-Атинской и Талды-Курганской областей. *Экология*, 1: 80–83.

Кубыкин Р.А. 1989. Среднеазиатская черепаха: учеты численности и ресурсы в юго-восточном Казахстане. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции.* Киев: Наукова думка. С. 127–128.

Кубыкин Р.А., Брушко З.К. 1994. О промысле амфибий и рептилий в Казахстане. *Selevinia*, 3(2): 78–81.

Курбонов Ш., Тошев А. (ред.). 2015. *Китоби сурхи Чумхурии Тоҷикистон: Олами ноботот ва ҳайвонот*

[Красная книга Республики Таджикистан]. 2-е изд. Душанбе: Дониш. 535 с. [На тадж.]

Лаханов Ж.Л. 1965. О биологии некоторых дневных хищных птиц юго-западного Кызылкума. *Узбекский биологический журнал*, 5: 64–67.

Лаханов Ж.Л., Алланазарова Н.А. 2004. Материалы по гнездовой биологии и стратегии выживания некоторых видов птиц пустыни Кызылкум. В кн.: Состояние и перспективы сети охраняемых территорий Центральной Азии. *Труды заповедников Узбекистана. Вып. 4–5*. Ташкент: Chinor ENK. С. 117–123.

Лобачев В.С., Чугунов Ю.Д., Чуканина И.Н. 1973. Особенности герпетофауны Северного Приаралья. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 3-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Л.: Наука. С. 116–118.

Лотоцкий Б.В. 1945. Материалы по фауне, биологии клещей надсем. Ixodoidea в Гиссарской долине Таджикистана в связи с обоснованием мер профилактики пироплазмозов крупного рогатого скота. В кн.: Комплексные исследования по вредителям животноводства и по борьбе с ними. *Труды Таджикского филиала Академии наук СССР. Т. 14. Зоология и паразитология*: 69–120.

Макеев В.М. 1974. Численность рептилий в Пашхуртской котловине и на восточных склонах Кугитанга. *Зоологический журнал*, 53(9): 1428–1430.

Макеев В.М., Божанский А.Т., Кудрявцев С.В., Фролов В.Е., Хомустенко Ю.Д. 1988. Некоторые результаты герпетологического обследования Восточной Туркмении. В кн.: *Редкие и малоизученные животные Туркменистана*. Ашхабад: Ылым. С. 127–143.

Мамбетжумаев А.М. 1972. О питании степной черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray) в низовьях Амударьи и прилегающих Кызылкумах. *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*, 5: 23–28.

Марков Г.С., Иванов В.П., Никулин В.П., Чернобай В.Ф. 1962. Гельминтофауна пресмыкающихся дельты Волги и прикаспийских степей. В кн.: *Труды Астраханского заповедника. Вып. 6*. Астрахань: Волга. С. 145–172.

Мекленбурцев Р.Н. 1958. Материалы по наземным позвоночным бассейна реки Кашка-дарья. *Труды Среднеазиатского государственного университета. Биологические науки*, 130(30). Ташкент: Издательство САГУ. 141 с.

Милько Д.А., Панфилов А.М. 2006. Амфибии и рептилии. В кн.: Красная книга Кыргызской Республики. Государственное агентство по охране окружающей среды и лесному хозяйству при Правительстве Кыргызской Республики, Биолого-почвенный институт Национальной академии наук Кыргызской Республики, Экологическое движение Кыргызстана "Алейне". 2-е изд. Бишкек. С. 314–345.

Митропольский О.В., Фоттелер Э.Р., Третьяков Г.П. 1987. Отряд Соколообразные Falconiformes. В кн.: *Птицы Узбекистана. Т. 1*. Ташкент: Фан. С. 123–246.

Нуриджанов Д.А. 2012. Современное состояние численности и распространения рептилий на плато Устюрт (Узбекистан). *Материалы международной конференции «Наземные позвоночные животные аридных экосистем», посвященной памяти Н.А. Зарудного*. Ташкент, Узбекистан. С. 248–252.

Нуриджанов А.С., Вашетко Э.В., Нуриджанов Д.А., Абдураупов Т.В. 2016. Среднеазиатская черепаха (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) в Узбекистане: распространение, численность, сохранение и рациональное использование вида. *Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование*, 2(1): 132–140.

Палваниязов М. 1974. *Хищные звери пустынь Средней Азии*. Нукус. 320 с.

Панов Е.Н., Галиченко М.В. 1980. О пространственной организации популяций среднеазиатской черепахи *Testudo horsfieldi* в Бадхызе. *Зоологический журнал*, 59(6): 875–884.

Параскив К.П. 1956. *Пресмыкающиеся Казахстана*. Алма-Ата: Издательство Академии наук Казахской ССР. 228 с.

Пестов М.В., Нурмухамбетов Ж.Э. 2012. Амфибии и рептилии Устюртского государственного заповедника (Казахстан). *Selevinia*, 20: 77–82.

Поляков В.А. 1946. О биологии степной черепахи *Testudo horsfieldi* Gray. В кн.: *Сборник трудов Бухарского государственного педагогического и учительского института им. Орджоникидзе. Химия и биология*. Самарканд – Бухара: Издательство БГПИ. С. 32–42.

Розанов А.Н. 1945. Почвы Афганистана. *Почвоведение*, 3–4: 199–208.

Рустамов А.К. 1954. *Птицы пустыни Кара-Кум*. Ашхабад: Издательство Академии наук Туркменской ССР.

344 с.

Рустамов А.К. 1956. К фауне амфибий и рептилий Юго-Восточной Туркмении. *Труды Туркменского сельскохозяйственного института им. М.И. Калинина*, 8: 293–306.

Саид-Алиев С.А. 1979. *Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана*. Душанбе: Дониш. 147 с.

Сатторов Т.С. 1993. *Пресмыкающиеся Северного Таджикистана*. Душанбе: Дониш. 276 с.

Сергеев А.М. 1941. Материалы по биологии размножения степной черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray). *Зоологический журнал*, 20(1): 118–134.

Сергеев А.М., Исаков Ю.А. 1941. О питании серого варана. *Природа*, 6: 75–76.

Скрынник А.Н. 1959. Норовые клещи Средней Азии – переносчики возбудителя клещевого возвратного тифа. *Вопросы медицинской паразитологии. Труды Военно-медицинской академии им. С.М. Кирова*, 105: 109–124.

Соколов В.Е., Сухов В.П. 1977. Радиотелеметрическое изучение двигательной активности и температур степной черепахи. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Л.: Наука. С. 193–194.

Соколов В.Е., Сухов В.П., Степанов А.В. 1975. Использование магнитоуправляемых контактов (герконов) для регистрации двигательной активности некоторых пресмыкающихся. *Зоологический журнал*, 54(3): 438–440.

Сухинин А.Н. 1960. О размножении и питании стервятника. *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*, 4: 83–86.

Терентьев П.В., Чернов С.А. 1949. *Определитель пресмыкающихся и земноводных*. М.: Советская наука. 340 с.

Ушакова Г.В. 1958. О нахождении клещей *Ornithodoros tartakovskyi* Ol., 1931 в пустынях Муюн-Кум и Бетпак-Дала. *Труды Института зоологии Академии наук Казахской ССР. Паразитология*, 9: 117–123.

Чернов С.А. 1959. Пресмыкающиеся. *Фауна Таджикской ССР. Т. 18. Труды Института зоологии и паразитологии Академии наук Таджикской ССР. Т. 98*. Сталинабад. 205 с.

Чирикова М.А. 2015. О нелегальном отлове и обороте среднеазиатской черепахи в Казахстане. *Степной бюллетень*, 43–44: 68–70.

Чхиквадзе В.М. 1988. О систематическом положении современных сухопутных черепах Средней Азии и Казахстана. *Известия Академии наук Грузинской ССР. Серия биологическая*, 4(2): 110–114.

Чхиквадзе В.М. 2010. Морфология, филогения, систематика и таксономия мелких сухопутных черепах Палеарктики и Африки. В кн.: *Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах*. Алматы: АСБК – СОПК. С. 233–245.

Чхиквадзе В.М., Амиранашвили Н.Г., Атаев Ч.А. 1990. Новый подвид сухопутной черепахи из Юго-Западного Туркменистана. *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*, 1: 72–75.

Чхиквадзе В.М., Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 2008. Краткий обзор систематики среднеазиатских черепах (Testudinidae: *Agrionemys*) и подвижные зоны панциря у этой группы черепах. *Selevinia*, 16: 108–112.

Чхиквадзе В.М., Атаев Ч., Шаммаков С. 2009. Новые таксоны среднеазиатских черепах (Testudinidae: *Agrionemys bogdanovi* и *A. kazakhstanica kuznetzovi*). *Проблемы освоения пустынь*, 1–2: 49–54.

Чхиквадзе В.М., Бондаренко Д.А., Шаммаков С. 2010. Морфология панциря среднеазиатской черепахи – *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) из Юго-Восточного Туркменистана и Северного Ирана и систематическое положение рода *Agrionemys*. *Современная герпетология*, 10(1/2): 40–46.

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

Шарпило В.П. 1976. *Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР (систематика, хорология, биология)*. Киев: Наукова думка. 288 с.

Эргашев У., Сатторов Т., Шахзода А., Бабаджонова М. 2013. Особенности зимовки пресмыкающихся Таджикистана. *Материалы 5-й международной конференции «Экологические особенности биологического разнообразия»*. Худжанд, Таджикистан. С. 119–120.

Ядгаров Т.Я. 1968. Материалы по экологии серого варана (*Varanus griseus*) из бассейна Сурхандарьи. В кн.: *Герпетология Средней Азии. Институт зоологии и паразитологии Академии наук Узбекской ССР*. Ташкент: Фан. С. 24–28.

Ядгаров Т., Вашетко Э.В. 1989. Ландшафтно-зональное распределение и численность некоторых видов рептилий бассейна р. Сурхандарьи. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной*

герпетологической конференции. Киев: Наукова думка. С. 301–303.

Яковлева И.Д. 1964. *Пресмыкающиеся Киргизии*. Фрунзе: Илим. 272 с.

Anderson S.C., Leviton A.E. 1969. Amphibians and reptiles collected by the Street Expedition to Afghanistan, 1965. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4(37): 25–56.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2003. The state of populations *Agrionemys horsfieldi* in Uzbekistan. *Abstracts of the 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH)*. Saint-Petersburg, Russia. P. 41.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2006b. Perspectives of study and protection of steppe tortoise in Uzbekistan. In: Chelonii. Vol. 4. *Second Congress International sur la Conservation des Cheloniens*. P. 278–284.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2009. Peculiarities of landscape distribution of the Central Asian Tortoise, *Agrionemys horsfieldii*, in Iran (Reptilia: Testudines). *Zoology in the Middle East*, 48: 49–62.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Starkov V.G. 2003. Investigation of *Agrionemys horsfieldi* habitats in South Uzbekistan. *Abstracts of the 12th Ordinary general meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH)*. Saint-Petersburg, Russia. P. 41.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Neronov V.V. 2011. Ecological and geographical feeding peculiarities of the Central Asian Tortoise (*Agrionemys horsfieldii* GRAY, 1844) in desert landscapes. *Russian Journal of Herpetology*, 18(3): 175–184.

Bonnet X., Lagarde F., Henen B., Corbin J., Nagy K.A., Naulleau G., Balhoul K., Chastel O., Legrand A., Cambag R. 2001. Sexual dimorphism in steppe tortoise : influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 357–372. <https://doi.org/10.1006/bjil.2000.0504>

Bouamer S., Morand S. 2006. Nematodes parasites of Testudinidae (CHELONIA): list of species and biogeographical distribution. *Annales zoologici (Warszawa)*, 56(2): 225–240.

Brushko Z.K., Kubykin R.A. 1982. Horsfield's tortoise (*Agrionemys horsfieldi* Gray, 1844) and the ways of its rational utilization in Kazakhstan. *Vertebrata Hungarica*, 21: 55–61.

Chirikova M.A., Zima Yu.A., Pestov M.V., Terentjev V.A. 2020. Biodiversity of the herpetofauna of the Muyunkum Desert, Kazakhstan. *Herpetological Review*, 51(3): 438–446.

Fritz U., Kraus O. 2008. Comments on «Chersine Merrem, 1820 and Chersina Gray, 1831: a nomenclatural survey by Bour & Ohler, Zootaxa, 1752: 66 – 68». *Zootaxa*, 1893: 65–68.

Fritz U., Auer M., Chirikova M.A., Duysebayeva T.N., Eremchenko V.K., Gholi K.H., Kashkarov R.D., Masroor R., Moodley Y., Pindrani A., Šíroký P., Hundsdoerfer A.K. 2009. Mitochondrial diversity of the widespread Central Asian steppe tortoise (*Testudo horsfieldii* Gray, 1844): implications for taxonomy and relocation of confiscated tortoises. *Amphibia – Reptilia*, 30: 245–257.

Hai-tao S. 1998. A review on the ecology and conservation status of *Testudo horsfieldi*. *Sichuan Journal of Zoology*, 2: 65–69.

Hai-tao S., She-ke X., Zhi-xiao L., Chen-xi J., Zhi-tong L. 1995. Activity rhythm of *Testudo horsfieldi*. *Chinese Journal of Zoology*, 30(4): 40–45. [In Chinese]

Jablonski D., Regan J.M., Holzheuser C., Farooqi J., Basit A., Masroor R. 2019. Additional data to the herpetofauna of Afghanistan. *Herpetozoa*, 32: 177–193. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e38171.suppl1>

Javanbakht H., Kvičerová J., Dvořáková N., Mikulíček P., Sharifi M., Kautman M., Maršíková A., Šíroký P. 2015. Phylogeny, diversity, distribution, and host specificity of *Haemoproreus* spp. (Apicomplexa: Haemosporida: Haemoproreidae) of Palaearctic tortoises. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 62: 670–678.

Khan M.S. 2006. *Amphibians and Reptiles of Pakistan*. Malabar. 311 p.

Lagarde F., Bonnet X., Henen B.T., Corbin J., Nagy K. A., Naulleau G. 2001. Sexual size dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldi*): growth, maturity, and individual variation. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1433–1441. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-8-1433>

Lagarde F., Bonnet X., Nagy K., Henen B., Corbin J., Naulleau G. 2002. A short spring before a long jump: the ecological challenge to the steppe tortoise (*Testudo horsfieldi*). *Canadian Journal of Zoology*, 80: 493–502. <https://doi.org/10.1139/z02-032>

Lagarde F., Bonnet X., Corbin J., Henen B., Nagy C., Mardanov B., Naulleau G. 2003a. Foraging behaviour and diet of an ectothermic herbivore: *Testudo horsfieldi*. *Ecography*, 26: 236–242.

Lagarde F., Bonnet X., Henen B., Legrand A., Corbin J., Nagy K., Naulleau G. 2003b. Sex divergence in space utilisation in the steppe tortoise (*Testudo horsfieldi*). *Canadian Journal of Zoology*, 81: 380–387. <https://doi.org/10.1139/>

[z02-032](#)

Makeev V.M., Bozhanski A.T., Frolov V.E. 1986. Distribution of the Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldi* Gray, 1844) in the south of Turkmen SSR. In: *Studies in Herpetology*. Prague. Societas Europaea Herpetologica. P. 711–712.

Młynarski M. 1966. Morphology of the shell of *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Reptilia). *Acta Biologica Cracoviensia. Seria Zoology*, 9: 219–223.

Petter A. J. 1966. Équilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du côlon des tortues terrestres. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*. Paris, Nouvelle série A. Zoologie. Vol. 39. 252 p.

UNEP – WCMC. 2010. *Review of Significant Trade: Species selected by the CITES Animals Committee following CoP14*. Available at: <https://cites.org/sites/default/files/eng/com/ac/25/E25-09-04A.pdf> (accessed 15 February 2017).

Wagner P., Bauer A.M., Leviton A.E., Wilms T.M., Böhme W. 2016. A Checklist of the Amphibians and Reptiles of Afghanistan – Exploring Herpetodiversity using Biodiversity Archives. *Proceedings of the California Academy of sciences, Seria 4*, 63(13): 457–565.

References

Alenitsin V.D. 1876. The reptiles and amphibians of islands and coasts of the Aral Sea. *Proceedings of the Aral-Caspian Expedition. Issue 3*. St. Petersburg: Printing house of M. Stasyulevich. 68 p. [In Russian]

Anderson S.C., Leviton A.E. 1969. Amphibians and reptiles collected by the Street Expedition to Afghanistan, 1965. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4(37): 25–56.

Andreev I.F. 1948. On the ecology of reptiles in the area Kzyl-Orda town. *Proceedings of the Chernivtsi University. Seria: Biology*, 1(1): 94–106. [In Russian]

Ataev Ch. 1979. Data on the ecology of the Central Asian tortoise of Kopetdag Region. In: *Environmental Protection of Turkmenistan*. Ashkhabad: Ylym. P. 161–167. [In Russian]

Ataev Ch. 1985. Reptiles of Turkmenistan Mountains. Ashkhabad: Ylym. 344 p. [In Russian]

Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G. Rustamov A. K., Shcherbak N.N. 1977. *Guide to the Amphibians and Reptiles of the Fauna of the USSR*. Moscow: Prosveshchenie. 415 p. [In Russian]

Belova L.M. 1997. *Blastocystis agrionemidis* sp. nov. (Rhizopoda: Lobosea) from the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldi*. *Parasitology*, 31(3): 269–272. [In Russian]

Bernadskaya Z.M. 1959. Brief results of the research of the UzNIVI on ixodic ticks study in Uzbekistan. In: *Diseases of Farm animals*. Tashkent: Publishing house of the Uzbek SSR. P. 39–69. [In Russian]

Bogdanov M.N. 1882. Essays on the Khiva Oasis Nature and the Kizil-Kum Desert. *Description of the Khiva Campaign of 1873, Edited by Lieutenant-General V. N. Trotsky of the General Staff. Issue 12*. Tashkent. 155 p. [In Russian]

Bogdanov O.P. 1956. The change of herpetofauna under the influence of irrigation. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences*, 108(6): 1177–1178. [In Russian]

Bogdanov O.P. 1978. The number, protection and rational use of the Central Asian tortoise. In: *Protection of the Animal World and Plants of the Uzbek SSR. Abstracts of Conference*. Tashkent: Fan. P. 15–16. [In Russian]

Bogdanov O.P. 1960. *The Fauna of the Uzbek SSR. Vol. 1. Amphibians and Reptiles*. Tashkent: Publishing house of the Uzbek SSR Academy of Sciences. 260 p. [In Russian]

Bogdanov O.P. 1962. *Reptiles of Turkmenistan*. Ashkhabad: Publishing house of the Turkmen SSR Academy of Sciences. 236 p. [In Russian]

Bogdanov O. P. 1965. *Ecology of Central Asian Reptiles*. Tashkent: Nauka. 260 p. [In Russian]

Bozhansky A.T., Frolov V.E. 2001. To the estimation of the resources of *Agrionemys horsfieldi* in Turkmenistan. In: *The Problems of Herpetology. Proceedings of the 1st Conference of the Nikolsky Herpetological Society*. Pushchino – Moscow: MSU. P. 36–38. [In Russian]

Bondarenko D.A. 1989. Distribution and population density of the desert monitor (*Varanus griseus*) in the Karshy steppe zone. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 94(3): 24–32. [In Russian]

Bondarenko D.A. 1994a. Distribution and population density of Horsfield's tortoise in Central Kizil-Kum (Uzbekistan). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 99(1): 22–27. [In Russian]

Bondarenko D.A. 1994b. Spatial structure of the population of reptiles of the Karshi steppe and its changes

under the influence of Economic Development. *Abstract of dissertation on degree of candidate of biological sciences*. Moscow. 20 p. [In Russian]

Bondarenko D.A. 2007. Characteristics of the reptiles' populations cosmodrome "Baikonur" (Kazakhstan) and adjoining deserts area. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 112(2): 67–71. [In Russian]

Bondarenko D.A. 2013. Central Asian tortoise, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844), in the diet of Central Asian vertebrates: study results. *Current Studies of Herpetology*, 12(1/2): 3–21. [In Russian]

Bondarenko D.A. 2015. Relations of Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) with parasites in nature. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 94(7): 801–815. [In Russian]

Bondarenko D.A., Dujsebayeva T.N. 2012. Central Asian tortoise, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844), in Kazakhstan (distribution, habitat division, population density). *Current Studies of Herpetology*, 12(1/2): 3–26. [In Russian]

Bondarenko D.A., Ergashev U.H. 2015. On the hibernation conditions of the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) in different areas of its range. *Proceedings of the 6th International Conference "Ecological features of Biological Diversity"*. Dushanbe, Tajikistan. P. 38–39. [In Russian]

Bondarenko D.A., Ergashev U.H. 2018. Distribution and density of reptile population in the desert landscapes of the Northern Tajikistan. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 123(1): 23–33. [In Russian]

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2003. The state of populations *Agrionemys horsfieldii* in Uzbekistan. *Abstracts of the 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH)*. Saint Petersburg, Russia. P. 41.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2006a. Distribution of Horsfield's Tortoise (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) in virgin and anthropogenic landscapes of South Uzbekistan. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 111(2): 10–17. [In Russian]

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2006b. Perspectives of study and protection of steppe tortoise in Uzbekistan. In: Chelonii. Vol. 4. *Second Congress International sur la Conservation des Cheloniens*. P. 278–284.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2009. Peculiarities of landscape distribution of the Central Asian tortoise, *Agrionemys horsfieldii*, in Iran (Reptilia: Testudines). *Zoology in the Middle East*, 48: 49–62.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2012. The result of the study of feeding of the tortoise *Agrionemys horsfieldii*. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 91(11): 1397–1410. [In Russian]

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2017. Distribution of the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) in Uzbekistan (range, regional and landscape distribution, population density). *Current Studies of Herpetology*, 17(3/4): 124–146. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2017-17-3-4-124-146> [In Russian]

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2018. Features of seasonal activity of Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844). In: *Zoosociology of Terrestrial Vertebrates. Proceedings of the Conference dedicated to the 80th anniversary of birth of Professor O.V. Mitropolskiy*. Tashkent: Print Media. P. 32–36. [In Russian]

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A. 2019. Thermal biology and daily activity of Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) (Testudinidae, Reptilia). *Current Studies of Herpetology*, 19(1/2): 17–30. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-17-30> [In Russian]

Bondarenko D.A., Bozhansky A.T., Peregontsev E.A. 2001. Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii*): Current State in Uzbekistan. In: *The Problems of Herpetology. Proceedings of the 1st Meeting of the Nikolsky Herpetological Society*. Pushchino – Moscow: MSU. P. 38–41. [In Russian]

Bondarenko D.A., Ergashev U.Kh., Nazhmudinov T.A. 2014. The current state of populations of the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) in Southern Tajikistan. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 119(4): 19–29. [In Russian]

Bondarenko D.A., Ergashev U.H., Nazhmudinov T.A. 2015. Materials on the landscape distribution and ecology of the Central Asian Tortoise *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) in Southern Tajikistan. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Tajikistan Republic. Biological and Medical Sciences*, 192(4): 29–37. [In Russian]

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Starkov V.G. 2003. Investigation of *Agrionemys horsfieldii* habitats in South Uzbekistan. *Abstracts of the 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH)*. Saint Petersburg, Russia. P. 41.

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Mukhtar G.B. 2008. Current state of the steppe tortoise (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) populations in landscapes of Southern Kazakhstan. *Ecology*, 3: 222–226. [In Russian]

Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Sudarev V.O. 2010. The spread of the Central Asian tortoise *Agrionemys*

- horsfieldii* (Gray, 1844) in the Ustyurt Plateau (Uzbekistan). In: *Herpetological Researches in Kazakhstan and Adjacent Countries*. Almaty: ASBK – SOPK. P. 53–62. [In Russian]
- Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Neronov V.V. 2011. Ecological and geographical feeding peculiarities of the Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii* GRAY, 1844) in desert landscapes. *Russian Journal of Herpetology*, 18(3): 175–184.
- Bonnet X., Lagarde F., Henen B., Corbin J., Nagy K.A., Naulleau G., Balhoul K., Chastel O., Legrand A., Cambag R. (2001). Sexual dimorphism in steppe tortoise : influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 357–372. <https://doi.org/10.1006/bjil.2000.0504>
- Bouamer S., Morand S. 2006. Nematodes parasites of Testudinidae (CHELONIA): list of species and biogeographical distribution. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 56(2): 225–240.
- Brushko Z.K., Kubykin R.A. 1982. Horsfield's tortoise (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) and the ways of its rational utilization in Kazakhstan. *Vertebrata Hungarica*, 21: 55–61.
- Brushko Z.K. 1977a. The number and movements of the Central Asian tortoise in Kazakhstan. In: *The Problems of Herpetology. The 4th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 47–48. [In Russian]
- Brushko Z.K. 1977 b. Data on reproduction of the steppe tortoise in the southern Balkhash Lake region. *Proceedings of the Zoological Institute Academy of Sciences of the USSR*, 74: 32–35. [In Russian]
- Brushko Z.K. 1978. Reproduction of the Central Asian tortoise in the Alma-Ata region. *News of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR. Biological Series*, 2: 16–22. [In Russian]
- Brushko Z.K. 1981. The reproductive cycle of the Horsfield's terrapin (*Testudo horsfieldi*) males in Kazakhstan. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 60(3): 410–417. [In Russian]
- Brushko Z.K., Dujsebayeva T.N. 2007. The materials on Central Asian tortoise in South-Eastern Kyzylkum. *Selevinia*, 15: 120–124. [In Russian]
- Brushko Z.K., Kubykin R.A. 1977. Morphological features of the Central Asian tortoise in some populations of the Southern Balkhash region. *News of the Academy of Science of the Kazakh SSR. Biological Series*, 3: 31–37. [In Russian]
- Brushko Z.K., Kubykin R.A. 1981. The number of Central Asian tortoise in some areas of the Dzhambul region (Kazakhstan). In: *The Problems of Herpetology. The 5th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 24. [In Russian]
- Brushko Z.K., Kubykin R.A. 1982. Activity and movements of the Central Asian tortoise in Southern Kazakhstan. *News of the Academy of Science of the Kazakh SSR. Biological Series*, 6: 35–39. [In Russian]
- Chernov S. A. 1959. Reptiles. Fauna of the Tajik SSR. Vol. 18. *Proceedings of Zoology and Parasitology Institute of the Academy of Sciences of the Tajik SSR. Vol. 98*. Stalinabad. 205 p. [In Russian]
- Chirikova M.A. 2015. About illegal capture and trade of the Central Asian tortoise in Kazakhstan. *Steppe Bulletin*, 43–44: 68–70. [In Russian]
- Chirikova M.A., Zima Yu.A., Pestov M.V., Terentjev V.A. 2020. Biodiversity of the herpetofauna of the Muyunkum Desert, Kazakhstan. *Herpetological Review*, 51(3): 438–446.
- Chkhikvadze V.M. 1988. Systematic classification of contemporary land turtles of middle Asia and Kazakhstan. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgia SSR. Biological Series*, 4(2): 110–114. [In Russian]
- Chkhikvadze V.M. 2010. Morphology, phylogeny, systematics and taxonomy of small land tortoises of the Palearctic and Africa. In: *Herpetological Research in Kazakhstan and Neighboring Countries*. Almaty: ASBK – SOPK. P. 233–245. [In Russian]
- Chkhikvadze V.M., Amiranashvili N.G., Ataev Ch.A. 1990. A new subspecies of the land tortoise from Southwestern Turkmenistan. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biological Sciences*, 1: 72–75. [In Russian]
- Chkhikvadze V.M., Brushko Z.K., Kubykin R.A. 2008. A brief overview of the systematics of the Central Asian tortoises (Testudinidae: *Agrionemys*) and the shell mobile zones in this group of tortoises. *Selevinia*, 16: 100–104. [In Russian]
- Chkhikvadze V.M., Ataev Ch., Shammakov S. 2009. New taxa of Central Asian tortoises (Testudinidae: *Agrionemys bogdanovi* and *A. kazakhstanica kuznetzovi*). *Problems of Desert Development*, 1–2: 49–54. [In Russian]
- Chkhikvadze V.M., Bondarenko D.A., Shammakov S. 2010. Shell morphology of Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) in southeastern Turkmenistan and northern Iran, and taxonomic status of *Agrionemys* genus.

Current Studies of Herpetology, 10(1/2): 40–46. [In Russian]

Dal S.K. 1937. On the ecology of terrestrial vertebrate systems of the Zaravshan Valley. *Proceedings of Uzbek State University*, 10: 165–186. [In Russian]

Davronov O. 1985. Coccidia of reptiles from southern Uzbekistan. *Parazitologiya*, 19(2): 158–161. [In Russian]

Dementyev G.P. 1952. *Birds of Turkmenistan*. Ashkhabad: Publishing house of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. 548 p. [In Russian]

Dementiev G.P., Kartashev N.N., Soldatova A.N. 1953. Nutrition and practical significance of some birds of prey in Southwestern Turkmenistan. *Zoologicheskij Zhurnal*, 32(3): 361–375. [In Russian]

Dubin V.B. 1954. Ecologic and faunistic essay of amphibians and reptiles of the Khavast district of Tashkent region of the UzSSR. *Proceedings of Zoological and Parasitological Institute of the Academy of Sciences of the Uzbek SSR*, 3: P. 159–170. [In Russian]

Dubinina M.N. 1949. Ecological studies on the parasite fauna of *Testudo horsfieldi* Gray from Tajikistan. *Parasitological Journal of Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, 11: P. 61–97. [In Russian]

Ergashev U., Sattorov T., Shakhzoda A., Babadzhonova M. 2013. Features of wintering of reptiles of Tajikistan. *Proceedings of the 5th International Conference "Ecological features of biological diversity"*. Hudzhand, Tajikistan. P. 119–120. [In Russian]

Fritz U., Kraus O. 2008. Comments on «Chersine Merrem, 1820 and Chersina Gray, 1831: a nomenclatural survey by Bour & Ohler, Zootaxa, 1752: 66 – 68». *Zootaxa*, 1893: 65–68.

Fritz U., Auer M., Chirikova M.A., Duysebayeva T.N., Eremchenko V.K., Gholi K.H., Kashkarov R.D., Masroor R., Moodley Y., Pindrani A., Široký P., Hundsdoerfer A.K. 2009. Mitochondrial diversity of the widespread Central Asian steppe tortoise (*Testudo horsfieldii* Gray, 1844): implications for taxonomy and relocation of confiscated tortoises. *Amphibia – Reptilia*, 30: 245–257.

Galichenko M.V. 1983. Annual behavior cycle of the Mediterranean and Central Asian tortoise (*Testudo graeca* L. and *Testudo horsfieldi* Grey). In: *Mechanisms of behavior. Proceedings of the 3rd All-Union Conference on Animal Behavior. Vol. 1*. Moscow. P. 88–90. [In Russian]

Gnetneva A.N. 2020. Systematics and distribution of tortoises of the genus *Agrionemys*. [Electronic resource]. *Scientific report on the main results of the prepared scientific qualification work (dissertation)*. Saint Petersburg. 52 p. https://www.zin.ru/postgraduate/DOCs/BKP_Гнетнева_2020.pdf (date of request: 1.02.2021). [In Russian]

Grebenyuk R.V. 1966. *Ixodid Ticks of Kyrgyzstan*. Frunze: Ilim. 328 p. [In Russian]

Hai-tao S. 1998. A review on the ecology and conservation status of *Testudo horsfieldi*. *Sichuan Journal of Zoology*, 2: 65–69.

Hai-tao S., She-ke X., Zhi-xiao L., Chen-xi J., Zhi-tong L. 1995. Activity rhythm of *Testudo horsfieldi*. *Chinese Journal of Zoology*, 30(4): 40–45. [In Chinese]

Ishunin G.I. 1968. Death of reptiles by predators in Uzbekistan. In: *Herpetology of Central Asia. Institute of Zoology and Parasitology of the Academy of Science of the Uzbek SSR*. Tashkent: Fan. P. 51–60 [In Russian]

Ivanov A.I. 1969. *Birds of the Pamir-Alai*. Leningrad: Nauka. 448 p. [In Russian]

Jablonski D., Regan J.M., Holzheuser C., Farooqi J., Basit A., Masroor R. 2019. Additional data to the herpetofauna of Afghanistan. *Herpetozoa*, 32: 177–193. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e38171.suppl1>

Javanbakht H., Kvičerová J., Dvořáková N., Mikulíček P., Sharifi M., Kautman M., Maršíková A., Široký P. 2015. Phylogeny, diversity, distribution, and host specificity of *Haemoproteus* spp. (Apicomplexa: Haemosporida: Haemoproteidae) of Palaearctic tortoises. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 62: 670–678.

Karelin G. S. 1883. Travel of Grigory Silych Karelin on the Caspian Sea. *Notes of the Imperial Russian Geographical Society on General Geography. Vol. 10*. Saint Petersburg: Printing house of the Imperial Academy of Sciences. 497 p. [In Russian]

Karpenko V.P. 1967. Reptiles. In: *Ecology, Measures of Conservation and Rational use of Vertebrate Animals of the Karshi Steppe*. Tashkent: Fan. P. 129–151 [In Russian]

Karyakin I.V., Kovalenko A.V., Levin A.C., Pazhenkov A.S. 2011. Eagles of the Aral-Caspian Region, Kazakhstan. *Raptors Conservation*, 22: 92–152. [In Russian]

Kashkarov D.N. 1931. Animals of Turkestan. *Manual for teachers and students of the advanced school and for local historians. 2nd edition*. Tashkent: Uzbek State Publishing house. 448 p. [In Russian]

- Khan M.S. 2006. *Amphibians and Reptiles of Pakistan*. Malabar. 311 p.
- Korelov M.N. 1962. The order of birds of prey – Falconiformes. In: *Birds of Kazakhstan. Vol. 2*. Alma-Ata: Publishing house of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR. P. 488–707. [In Russian]
- Kubykin R.A. 1982. The abundance of the Central Asian tortoise in southeast Kazakhstan and some problems of its harvesting. In: *The Animal World of Kazakhstan and the Problems of Its Conservation*. Alma-Ata: Nauka. P. 101–102. [In Russian]
- Kubykin R.A. 1985. The abundance of the Central Asian tortoise in some areas of the Chimkent region (Kazakhstan). In: *The Problems of Herpetology. The 6th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 112–113. [In Russian]
- Kubykin R.A. 1988. The population density of the Central Asian tortoise in some areas of the Alma-Ata and Taldy-Kurgan regions. *Russian Journal of Ecology*, 1: 80–83. [In Russian]
- Kubykin R.A. 1989. Central Asian tortoise: population counts and resources in southeastern Kazakhstan. In: *The Problems of Herpetology. The 7th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Kiev: Naukova dumka. P. 127–128. [In Russian]
- Kubykin R.A., Brushko Z.K. 1994. Amphibian and Reptile trade in Kazakhstan. *Selevinia*, 3(2): 78–81. [In Russian]
- Kurbonov Sh., Toshev A. (eds.). 2015. *Red Data Book of the Republic of Tajikistan. 2nd edition*. Dushanbe: Donish. 535 p. [In Tajik]
- Lagarde F., Bonnet X., Henen B.T., Corbin J., Nagy K. A., Naulleau G. 2001. Sexual size dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldi*): growth, maturity, and individual variation. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1433–1441. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-8-1433>
- Lagarde F., Bonnet X., Nagy K., Henen B., Corbin J., Naulleau G. 2002. A short spring before a long jump: the ecological challenge to the steppe tortoise (*Testudo horsfieldi*). *Canadian Journal of Zoology*, 80: 493–502. <https://doi.org/10.1139/z02-032>
- Lagarde F., Bonnet X., Corbin J., Henen B., Nagy C., Mardanov B., Naulleau G. 2003a. Foraging behaviour and diet of an ectothermic herbivore: *Testudo horsfieldi*. *Ecography*, 26: 236–242.
- Lagarde F., Bonnet X., Henen B., Legrand A., Corbin J., Nagy K., Naulleau G. 2003b. Sex divergence in space utilisation in the steppe tortoise (*Testudo horsfieldi*). *Canadian Journal of Zoology*, 81: 380–387. <https://doi.org/10.1139/z02-032>
- Lakhanov Zh. L. 1965. On the biology of some diurnal birds of prey of Southwestern Kyzylkum. *Uzbekskij Biologicheskij Zhurnal*, 5: 64–67. [In Russian]
- Lakhanov Zh.L., Allanazarova N.A. 2004. Data on breeding biology and survival strategies of some bird species in the Kyzylkum desert. In: State and Prospects of Network of the Protected Areas in Central Asia. *Works of Nature Reserves of Uzbekistan. Issue 4–5*. Tashkent: Chinor ENK. P. 117–123. [In Russian]
- Lobachev V.S., Chugunov Yu.D., Chukanina I.N. 1973. Features of herpetofauna of the Northern Aral region. In: *The Problems of Herpetology. The 3rd All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 116–118. [In Russian]
- Lototsky B.V. 1945. Materials on the fauna and biology of superfamily ticks Ixodoidea in the Hissar valley of Tajikistan in connection with the justification of measures for the prevention of bovine pyroplasmosis. In: Comprehensive Research on Animal Pests and Their Control. *Proceedings of Tajik Branch of the Academy of Science of the USSR. Vol. 14. Zoology and Parasitology*. Moscow – Leningrad. P. 69–120. [In Russian]
- Makeev V.M. 1974. The number of reptiles in the Pashkhurt hollow and on eastern slopes of the Kugitang Ridge. *Zoologicheskij Zhurnal*, 53(9): 1428–1430. [In Russian]
- Makeev V.M., Bozhanski A.T., Frolov V.E. 1986. Distribution of the Central Asian tortoise (*Agryonemys horsfieldi* Gray, 1844) in the south of Turkmen SSR. In: *Studies in Herpetology*. Prague. Societas Europaea Herpetologica. P. 711–712.
- Makeev V.M., Bozhanskiy A.T., Kudryavtsev S.V., Frolov V.E., Khomustenko Yu.D. 1988. Some results herpetological survey in Eastern Turkmenistan. In: *Rare and Poorly Studied Animals of Turkmenistan*. Ashgabat: Ylym. P. 127–143. [In Russian]
- Mambetzhumaev A.M. 1972. On the nutrition of steppe tortoise (*Testudo horsfieldi* Gray) at the lower reaches of the Amudarya and neighboring Kyzyl-Kum. *Nauchnye doklady vysshej shkoly. Biologicheskie nauki*, 5: 23–28. [In Russian]

Russian]

Markov G.S., Ivanov V.P., Nikulin V.P., Chernobai V.F. 1962. Helminth parasites of reptiles of the Volga-delta and Caspian steppe. In: *Proceedings of the Astrakhan Reserve. Issue 6*. Astrakhan': Volga. P. 145–172. [In Russian]

Meklenburtsev R.N. 1958. Materials on the terrestrial vertebrates of the Kashka-darya River basin. *Proceedings of Central Asian State University. Biological Science. Issue 130(30)*. Tashkent: Publishing house of Central Asian State University. 141 p. [In Russian]

Milko D.A., Panfilov A.M. 2006. Red Data Book of Kyrgyz Republic. *State Agency on Environment Protection and Forestry under the Government of Kyrgyz Republic. Institute for Biology and Pedology of National Academy of Sciences of Kyrgyz Republic. Ecological Movement "Aleine" of Kyrgyzstan. 2nd edition*. Bishkek. P. 314–345. [In Kyrgyz, Russian]

Mitropolsky O.V., Fotteler E.R., Tretyakov G.P. 1987. Birds of Prey Falconiformes. In: *Birds of Uzbekistan. Vol. 1*. Tashkent: Fan. P. 123–246. [In Russian]

Młynarski M. 1966. Morphology of the shell of *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Reptilia). *Acta Biologica Cracoviensia. Seria Zoology*, 9: 219–223.

Nuridzhanov D.A. 2012. Current state of reptile's number and distribution on the Ustyurt plateau (Uzbekistan). *Proceedings of the International Conference "Terrestrial vertebrates of arid ecosystems", devoted to the memory of N.A. Zarudny*. Tashkent, Uzbekistan. P. 248–252. [In Russian]

Nuridzhanov A.S., Vashetko E.V., Nuridzhanov D.A., Abdurauupov T.V. 2016. Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) in Uzbekistan: distribution, abundance, conservation measures and sustainable use. *Tyumen State University Herald. Ecology and Natural Resource Management*, 2(1): 132–140. [In Russian]

Palvaniyasov M. 1974. *Predatory Animals of the Central Asia Deserts*. Nukus. 320 p. [In Russian]

Panov E.N., Galichenko M.V. 1980. Spatial organization of a population of *Testudo horsfieldi* in Badkhyz. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 59(6): 875–884. [In Russian]

Paraskiv K.P. 1956. *Reptiles of Kazakhstan*. Alma-Ata: Publishing house of the Academy of Science of the Kazakh SSR. 228 p. [In Russian]

Pestov M.V., Nurmukhambetov Zh.E. 2012. Amphibians and reptiles of Ustyurt state nature reserve (Kazakhstan). *Selevinia*, 20: 77–82. [In Russian]

Petter A. J. 1966. Équilibre des Espèces Dans les Populations de Nématodes Parasites du Côlon des Tortues Terrestres. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*. Paris, Nouvelle série A. Zoologie. Vol. 39. 252 p.

Polyakov V.A. 1946. On the biology of the steppe tortoise *Testudo horsfieldi* Gray. *Proceedings of Bukhara State Pedagogical and Teaching Institute. Chemistry and Biology*. Samarkand – Bukhara: Publishing house of BSPTI. P. 32–42. [In Russian]

Rosanov A.N. 1945. Soils of Afghanistan. *Soil Science*, 3–4: 199–208. [In Russian]

Rustamov A.K. 1954. *Birds of the Kara-Kum Desert*. Ashkhabad: Publishing house of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. 344 p. [In Russian]

Rustamov A.K. 1956. On the fauna of amphibians and reptiles of Southeastern Turkmenistan. *Proceedings of the Turkmen Agricultural Institute Named after M.I. Kalinin*, 8: 293–306. [In Russian]

Said-Aliev S. A. 1979. *Amphibians and Reptiles of Tajikistan*. Dushanbe: Donish 147 p. [In Russian]

Sattorov T.S. 1993. *Reptiles of Northern Tajikistan*. Dushanbe: Donish. 276 p. [In Russian]

Sergeev A.M. 1941. Data on reproduction of the steppe tortoise (*Testudo horsfieldi* Gray). *Zoologicheskyy Zhurnal*, 20(1): 118–134. [In Russian]

Sergeev A.M., Isakov Yu.A. 1941. About the nutrition of the desert monitor. *Priroda*, 6: 75–76. [In Russian]

Shammakov S. 1981. *Reptiles of the Turkmenistan Plane*. Ashkhabad: Ylym. 312 p. [In Russian]

Sharpilo V.P. 1976. *Parasitic Worms of Reptilian Fauna of the USSR (Systematics, Chorology, Biology)*. Kiev: Naukova Dumka. 288 p. [In Russian]

Skrynnik A.N. 1959. Burrowing ticks of Central Asia are carriers of the causative agent of tick-borne recurrent typhus. *The Problems of Medical Parasitology. Proceedings of S.M. Kirov Military Medical Academy*, 105: 109–124. [In Russian]

Sokolov V.E., Sukhov V.P. 1977. Radio-telemetric study of the motor activity and temperatures of the steppe tortoise. In: *The Problems of Herpetology. The 4th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad:

Nauka. P. 193–194. [In Russian]

Sokolov V.E., Sukhov V.P., Stepanov A.V. 1975. Utilization of magnetic reed switches for registration the motor activity of some reptiles. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 54(3): 438–440. [In Russian]

Sukhinin A.N. 1960. On reproduction and nutrition of the egyptian vulture. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biological Sciences*, 4: 83–86. [In Russian]

Terentyev P.V., Chernov S.A. 1949. *Guide to Amphibians and Reptiles*. Moscow: Sovetskaya Nauka. 340 p. [In Russian]

UNEP – WCMC. 2010. *Review of Significant Trade: Species selected by the CITES Animals Committee following CoP14*. Available at: <https://cites.org/sites/default/files/eng/com/ac/25/E25-09-04A.pdf> (accessed 15 February 2017).

Ushakova G. V. 1958. On the finding of ticks *Ornithodoros tartakovsky* Ol., 1931 in the deserts of Muyun–Kum and Betpak–Dala. *Proceedings of Zoology Institute of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR. Parasitology*, 9: 117–123. [In Russian]

Varshavsky S.N., Shilov M.N. 1958. Spring-summer feeding of the brown-necked raven in the Northern Aral Sea region. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 37(10): 1521–1530. [In Russian]

Vashetko E.V. 1981. The number and biomass of some species of reptiles on the natural and anthropurgic conditions of the Jizzakh Region. In: *The Problems of Herpetology. The 5th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 29. [In Russian]

Vashetko E.V. 2019. Steppe Tortoise. *Testudo (Agrionemys) horsfieldii* Gray, 1844. In: *Red Data Book of the Republic of Uzbekistan. Vol. 2. Animals*. Tashkent: “Tasvir” publishing house. P. 130–131. [In Uzbek, Russian]

Vasiliev V.A., Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Voronov A.S., Ryskov A.P., Semenova S.K. 2008. Polymorphism of gene 12S rRNA and phylogeography of the Horsfield's tortoise, *Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844. *Genetika*, 44(6): 784–788. [In Russian]

Vasiliev V.A., Korsunen A.V., Pereshkolnik S.L., Mazanaeva L.F., Bannikova A.A., Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Semyenova S.K. 2014. Differentiation of tortoises of the Genera *Testudo* and *Agrionemys* (Testudinidae) based on the polymorphism of nuclear and mitochondrial markers. *Genetika*, 50(10): 1200–1215. [In Russian]

Wacker V.G. 1970. Parasitofauna of reptiles of the South of Kazakhstan and their role in the circulation of some helminths of humans and animals. *Abstract of dissertation on degree of candidate of biological sciences*. Alma-Ata. 27 p. [In Russian]

Wagner P., Bauer A.M., Leviton A.E., Wilms T.M., Böhme W. 2016. A Checklist of the Amphibians and Reptiles of Afghanistan – Exploring Herpetodiversity using Biodiversity Archives. *Proceedings of the California Academy of sciences, Seria 4*, 63(13): 457–565.

Yadgarov T.Ya. 1968. Data on ecology of the desert monitor (*Varanus griseus*) from the Surkhandarya. In: *Herpetology of Central Asia. Institute of Zoology and Parasitology of the Academy of Sciences of the Uzbek SSR*. Tashkent: Fan. P. 24–28 [In Russian]

Yadgarov T., Vashetko E.V. 1989. The landscape and zonal distribution and the number of some reptile species on the basin Surkhandarya. In: *The Problems of Herpetology. The 7th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Kiev: “Naukova Dumka”. P. 301–303. [In Russian]

Yakovleva I.D. 1964. *Reptiles of Kyrgyzstan*. Frunze: Ilym. 272 p. [In Russian]

Zakhidov T.Z. 1938. Biology of reptiles of the Southern Kyzyl-Kum Desert and the Nura-Tau Mauntin range. *Proceedings of Central Asian State University. Series VIIIa, Zoology*, 54: 1–52. [In Russian]

Zakhidov T.Z., Mecklenburtsev R.N., Bogdanov O.P. 1971. *Wildlife and Animals of Central Asia. Vertebrate Animals. Vol. 2*. Tashkent: Ukituvchi. 324 p. [In Russian]

Ортаазиялық тасбақаның *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Testudinidae) таралуын, жүйеленуін және экологиясын зерттеу нәтижелері

Д.А. Бондаренко

Федералды медициналық-биологиялық агенттіктің гигиена және эпидемиология бас орталығы, 1-ші Пехотный пер. 6, Мәскеу 123182, Ресей; dmbonda@list.ru

Тұжырым. Ортаазиялық тасбақаның *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) таралуы мен экологиясын ұзақ мерзімді зерттеу нәтижелері түрдің барлық аймағынан келтірілді. Соңғы 50 жыл ішінде алынған нәтижелерге ерекше назар аударылды. Түрдің таралуы мен таксономиялық жағдайы, кеңістіктік таралуы мен тығыздығы, термобиология, маусымдық және тәуліктік белсенділік, қоректену, паразиттер және жыртқыштармен қарым-қатынасы, экономикалық қызметтің популяция жағдайына әсері қарастырылды.

Кілт сөздер: ортаазиялық тасбақа, таралу аймағы, таксономия, экология, антропогендік әсер, Орталық Азия, шолу

Results of a long term study on the distribution, taxonomy, and ecology of the Central Asian Tortoise, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Testudinidae)

D.A. Bondarenko

Head Center of Hygiene and Epidemiology, Federal Medical and Biological Agency, 6 1st Pekhotny Pereulok, Moscow 123182, Russia; dmbonda@list.ru

Abstract. The results of a long-term study of the distribution and ecology of the Central Asian Tortoise, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) across its species range are summarized in this article. Particular attention is paid to the results obtained over the past 50 years. The distribution and taxonomic position of the species, spatial distribution and population density, thermobiology, seasonal and daily activity, nutrition, relationship with parasites and predators, and the influence of economic activity on the state of populations are considered.

Key words: *Agrionemys horsfieldii*, range, taxonomy, ecology, anthropogenic impact, Central Asia, review