

Термобиология и суточная активность среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*) (Testudinidae, Reptilia)

Д. А. Бондаренко¹, Е. А. Перегонцев²

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

² Госбиоконтроль при Госкомприроде Республики Узбекистан
Узбекистан, 100149, Ташкент, Чашмена, 21А
E-mail: dmbonda@list.ru

Поступила в редакцию 4.03.2019 г., после доработки 17.04.2019 г., принята 27.04.2019 г.

На основании собственных наблюдений и литературных сведений проведено обобщение данных по термобиологии и суточной активности среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*). Представлено описание циклов суточной активности с характеристикой температур тела и внешней среды. Выделено 8 периодов суточной активности и терморегуляторного поведения. По данным измерения клоакальной температуры выход черепах из нор происходит при минимальной температуре тела 9.4°C и поверхности субстрата 11.8°C. В период выхода и период нагревания между температурой тела и температурами внешней среды прослеживается достоверная корреляционная связь. Она одинаково высокая как с температурой воздуха ($r = 0.86 - 0.67$), так и поверхностью грунта ($r = 0.88 - 0.75$). Утром добровольная температура тела *A. horsfieldii* варьирует в пределах 22.1 – 38.0°C при среднем значении 30.5±0.3°C. У самок, самцов и неполовозрелых особей средние значения статистически достоверно не различались. 76% активных особей имели температуру в диапазоне 28.0 – 35.9°C. В этот период активности температура тела сохраняет высокую корреляционную связь только с температурой субстрата ($r = 0.72$). Вечерняя (послеполуденная) активность зависела от температуры грунта меньше, чем от температуры воздуха. Во время остывания связь температуры тела и субстрата снова возрастает ($r = 0.68$), как при утреннем нагреве, хотя и не достигает такой силы. При бимодальном цикле активности в вечерний пик наблюдается меньше черепах, чем утром. Поэтому для корректной оценки плотности популяции следует воздержаться от проведения вечернего учета. С середины мая температуры субстрата утром быстро повышается выше 40°C и длительно сохраняется до вечера. Такой температурный режим создает «острый» дефицит времени для кормовой активности. Даже при наличии корма высокая температура внешней среды не позволяет среднеазиатской черепахе им воспользоваться. Отсутствие кормовой базы и высокая температура не позволяют ей быть активной летом.

Ключевые слова: *Agrionemys horsfieldii*, черепахи, суточная активность, термобиология.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-18-1-2-17-30>

ВВЕДЕНИЕ

Среднеазиатская черепаха (*Agrionemys horsfieldii*), обитающая в пустынных ландшафтах Средней Азии с резко континентальным климатом, активна всего 2.5 – 3 месяца в году. Но даже в этот короткий период ее жизнедеятельность сильно ограничена высокой дневной температурой. Между тем черепахе необходимо за это время восстановиться после длительной спячки, завершить размножение и подготовиться к очередному сезонному покою. В отличие от многих пустынных видов пресмыкающихся она не способна продолжительное время оставаться на поверхности и выдерживать высокую внешнюю температуру. Тем не менее, среднеазиатская черепаха приспособилась обитать в жестких температурных условиях. Изучение зависимости ее жизнедеятельности от температуры среды имеет большое значение для понимания механизма выживания в пустынном климате. К настоящему времени за длительный пе-

риод изучения экологии среднеазиатской черепахи накоплено много сведений по ее суточной активности и отношению к температурам среды (Захидов, 1938; Поляков, 1946; Андреев, 1948; Параскив, 1956; Рустамов, 1956; Богданов, 1960, 1962; Шаммаков, 1981; Атаев, 1979, 1985; Hai-tao et al., 1995 и др.). Однако оказалось, что имеющиеся данные требуют существенного дополнения. Особенно это касается влияния внешней температуры на жизнедеятельность животных. Во многих публикациях ход активности вида рассматривался в зависимости от времени суток, но не температуры. В течение нескольких весенних сезонов в пустынном районе Узбекистана изучали отношение к температурам среды и суточную активность *A. horsfieldii*. Результаты собственных наблюдений и литературных сведений позволили подвести некоторые итоги. Полагаем, изложенные данные более полно представят особенности суточной активности и терморегуляторного поведения средне-

азиатской черепахи, а поскольку вид считается популярным террариумным животным, окажутся полезными при создании оптимальных условий его содержания в неволе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район работ. Материал по изучению термобиологии и суточной активности *A. horsfieldii* собирался в Узбекистане параллельно с работой по оценке плотности населения вида в республике и изучению его питания. Наблюдения проводили весной в 2003 – 2005 гг. и весной в 2014 – 2016 гг. в северо-западных предгорьях хребта Нуратау западнее пос. Кызылча (40°46.405' с.ш., 65°52.148' в.д.) на участке с естественно высокой плотностью среднеазиатской черепахи. Это условие позволило работать с большим количеством животных и в сжатые сроки получить репрезентативный материал. Место наблюдений располагалось на высоте 360 м над ур. м. и представляло лёссовые предгорья, покрытые полынно-эфемеровой растительностью. Ее видовой состав более подробно описан в статье по питанию среднеазиатской черепахи (Bondarenko et al., 2011).

Методы. Сбор данных по отношению черепах к температурам среды проводился на произвольно выбранных маршрутах. Для каждой обнаруженной по ходу маршрута черепахи отмечали время встречи, особенности поведения, пол и возраст. Одновременно измеряли температуры тела и среды обитания. Возраст определяли по числу годичных колец на роговых щитках панциря. К половозрелым особям относили животных старше 10 лет. Пол определяли по длине хвоста: у самцов он заметно удлинен, у самок короткий и широкий. Половой диморфизм среднеазиатской черепахи выражен также в размерах и массе тела. Самки крупнее самцов. Эти особенности учитывались при оценке терморегуляции. Температура тела измерялась в клоаке в течение 30 с цифровым термометром Digitemp 4089 (Kaiser, Германия). Крупным особям датчик вводился на глубину около 2 см, мелким – до 1 см. Метод измерения температуры в клоаке позволял быстро обследовать большое количество разных особей и получить независимые результаты. В местах обнаружения каждой особи фиксировалась температура среды. Температура субстрата и воздуха на высоте 1.5 м и 2 см над поверхностью измерялась этим же термометром. Во время измерения температуры воздуха создавали кратковременную тень, чтобы избежать нагрева датчика

солнцем. Температуру поверхности грунта (субстрата) и температуру карапакса со стороны солнечной экспозиции измеряли инфракрасным электротермометром IR 320-EN-00 (Union Test, Китай). Дополнительно температуру субстрата контролировали также электротермометром, использованным для измерения температуры тела и воздуха. Суточную активность *A. horsfieldii* оценивали на постоянном маршруте длиной 1.12 км. Для этого примерно с часовым интервалом проводили количественный учет черепах в полосе 30 м. Учет начинали перед утренним выходом черепах из нор и заканчивали после их ухода вечером. Ночью территорию осматривали с фонарем. Для контроля состояния среды во время учета ежедневно в одной и той же точке измеряли температуру воздуха на высоте 1.5 м и 2 см над поверхностью, а также грунта на глубине 15 см (использовали электротермометр RST 06917) (RST, Швеция). Такое заглубление датчика объясняется тем, что большинство черепах устраивались на отдых в неглубоких временных норах у основания кустарничков полыни. Освещенность измеряли люксметром Ю116 (МП Вектор, Россия).

Материал. Всего за время работ обследовали 514 черепах. Данные по 494 особям представлены в табл. 1; по 20 животным, наблюдавшимся в норах, результаты частично использованы в тексте.

Статистическая обработка данных. Для статистических расчетов использовался программный инструмент Microsoft Excel, с помощью которого вычислялись средние значения и их ошибки ($M \pm m$), а также коэффициенты линейной корреляции Пирсона (r). Статистическая значимость различия средних значений температур оценивалась критерием Стьюдента (Вознесенский, 1969). Ошибку и достоверность значений коэффициента корреляции вычисляли отдельно для малых ($N < 100$) и больших выборок (Зайцев, 1984). Для малых выборок ошибку находили по формуле: $m_z = 1/\sqrt{N-3}$, где m_z – ошибка преобразованного коэффициента корреляции, вычисляемого по таблице; N – объем выборки. Достоверность вычислялась по критерию Стьюдента: $t = z/m_z$, где z – преобразованный коэффициент корреляции. Для больших выборок ошибку коэффициента корреляции (m_r) находили по формуле: $m_r = (1 - r^2)/\sqrt{N}$, где r – коэффициент корреляции; N – объем выборки. Критерий достоверности Стьюдента рассчитывали по формуле: $t = r/m_r$.

Таблица 1. Периоды суточной активности среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* с характеристикой температуры тела и среды обитания**Table 1.** Daily activity periods of the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* with the body and environmental temperatures characterized

Периоды (фазы) активности	Пол	Количество особей	Температура тела, °C			Температура среды обитания, °C		
			Средняя (M±m)	Min	Max	Поверхн. субстрата	Воздуха 2 см от поверхн.	Воздуха 1.5 м от поверхн.
Подготовка к выходу и выход утром	Все	19	14.1±0.7	9.4	21.1	15.2±0.7	13.0±0.8	12.0±0.8
	Самки	14	14.6±0.9	9.4	21.1	16.0±0.9	13.0±0.9	12.1±1.0
	Самцы	4	12.7±1.0	10.4	16.3	12.8±0.5	12.2±1.2	11.0±1.0
	Неполовозрелые	1	16.3	16.3	16.3	14.1	15.9	14.7
Нагревание	Все	136	21.1±0.4	9.4	30.3	20.9±0.3	16.9±0.4	14.3±0.4
	Самки	96	21.0±0.5	9.4	28.7	21.0±0.4	16.9±0.4	14.3±0.4
	Самцы	33	20.9±0.8	11.0	30.3	20.4±0.7	16.7±0.7	13.4±0.6
	Неполовозрелые	7	24.2±1.1	20.5	27.5	23.8±1.5	18.7±0.9	16.1±0.4
Утренняя активность	Все	142	30.5±0.5	22.1	38.0	33.2±0.6	23.7±0.5	20.9±0.5
	Самки	88	30.5±0.4	22.1	36.5	33.8±0.6	25.0±0.7	22.4±0.6
	Самцы	41	30.7±0.5	24.3	38.0	33.4±1.1	22.8±0.8	19.8±0.8
	Неполовозрелые	13	30.2±0.9	23.5	35.0	30.0±1.6	18.7±0.7	15.2±0.6
Дневное снижение активности (отдых)	Все	105	32.2±0.2	25.7	37.0	30.5±0.5	29.7±0.5	26.9±0.5
	Самки	73	32.2±0.2	25.7	36.2	30.5±0.6	30.5±0.6	27.5±0.5
	Самцы	28	32.2±0.4	28.1	37.0	30.8±1.1	28.8±0.9	26.5±0.9
	Неполовозрелые	4	30.3±0.7	29.0	32.6	27.4±1.0	22.7±0.9	19.6±0.9
Вечерняя активность	Все	48	32.4±0.2	28.2	35.1	32.8±0.4	26.6±0.6	25.2±0.6
	Самки	28	32.4±0.2	28.2	35.1	32.6±0.5	27.5±0.8	26.3±0.7
	Самцы	18	32.4±0.3	30.1	35.1	32.8±0.8	25.1±1.1	23.8±0.8
	Неполовозрелые	2	31.2±1.8	29.4	32.9	34.5±1.2	26.9±1.0	22.3±2.2
Остывание и догревание	Все	26	30.8±0.5	26.4	35.4	28.2±1.0	22.1±0.4	21.0±0.5
	Самки	17	31.0±0.5	26.4	34.9	28.6±1.5	22.0±0.6	20.9±0.6
	Самцы	9	30.4±1.0	26.4	35.4	27.3±1.9	22.0±0.6	21.0±0.6
	Неполовозрелые	–	–	–	–	–	–	–
Уход на ночной покой	Все	18	31.0±0.5	27.5	34.2	26.5±1.0	22.6±0.9	21.7±1.1
	Самки	13	30.7±0.5	27.5	33.2	26.3±1.3	22.2±0.8	22.0±0.9
	Самцы	5	31.6±1.1	30.0	34.2	26.8±1.3	23.0±2.7	21.0±3.0
	Неполовозрелые	–	–	–	–	–	–	–

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Периоды суточной активности среднеазиатской черепахи

В суточном цикле активности *A. horsfieldii* выделяется несколько периодов или фаз. Эти периоды примерно соответствуют формам терморегуляторного поведения (Черлин, 2010, 2014). Количество периодов в наибольшей степени зависит от погодных условий. Некоторые исследователи насчитывают 6 периодов суточной жизнедеятельности среднеазиатской черепахи (Hai-tao et al., 1995): повороты, принятие солнечных ванн, ранняя активность, укрытие от жары, поздняя активность, ночной покой. Более детальное рассмотрение терморегуляторной деятельности позволяет выделить 8 таких периодов: утренний выход, нагревание, утреннюю (дополуденную) активность, дневное снижение активности (отдых), вечернюю

или послеполуденную активность, остывание с вечерним догревом (баскинг), уход в норы и собственно ночной покой. В холодный пасмурный день количество периодов сокращается до минимума: выход из укрытий, нагревание, уход в норы и ночной покой. При таких условиях черепахи не могут нагреться до нужной температуры и спустя некоторое время возвращаются в укрытия.

Подготовка к выходу и выход. Время выхода из нор зависит от времени года и погоды. Мы наблюдали выход черепах в конце апреля в предгорьях гор Нуратау в 6 ч 15 мин спустя некоторое время после восхода солнца. Такое же время выхода в конце апреля – мае отмечали в Туркменистане другие зоологи (Шаммаков, 1981). После дождя, увлажнившего грунт и снизившего его температуру, черепахи появляются позже, а их выход растягивается из-за медленного прогревания убежищ. Интересно, что первые движения в норе после

ночного покоя начинаются рано утром еще до восхода солнца. По телеметрическим наблюдениям, проведенным в Туркменистане в конце мая (Соколов и др., 1975; Соколов, Сухов, 1977), периодическую активность животных регистрировали после 4 ч при клоакальной температуре 22.6 – 25.9°C. Вышедшие на поверхность черепахи оставались неподвижными, так как температура тела еще снижалась под действием внешней температуры до суточного минимума (18.4 – 21.0°C).

Перед тем как выйти из норы черепахи разворачиваются и некоторое время неподвижно лежат с прикрытыми глазами и наполовину втянутой головой и конечностями. Это действие назвали «периодом поворотов» (Hsi-tao et al., 1995), что, по нашему мнению, не совсем верно, поскольку разворот черепах в норе скорее представляет подготовку к выходу. Температура тела *A. horsfieldii* во время поворотов может значительно различаться. По сведениям тех же авторов, с весны до лета она варьировала от 5.0 до 20.0°C. На основании экспериментов с закапыванием 34 особей китайские зоологи пришли к выводу, что повороты зависят не от температуры тела и солнечного света, а от биологического ритма (Hsi-tao et al., 1995). По нашим наблюдениям, температура тела выходящих из укрытий черепах также колебалась в широких пределах – 9.4 – 21.1°C. Первое значение получено 23 апреля после прошедшего накануне дождя и похолодания, второе – в сухой и жаркий период 11 мая. Температура выходящих из нор черепах в среднем составила 14.1±0.7°C с разницей со средней температурой субстрата всего 1.1°C (см. табл. 1).

Нагревание (баскинг). Вышедшие на поверхность черепахи обычно не удаляются от норы более чем на 1 м. По мере нагревания они перебираются на более прогреваемый участок с хорошей инсоляцией и продолжают лежать, вытянув шею и конечности (рис. 1). В ветреную погоду, чтобы быстрее нагреться, черепахи укрываются за кустарничками с подветренной стороны. Температура тела греющихся животных постепенно повышается вместе с температурой субстрата в линейной зависимости (рис. 2). Карапакс черепах на солнце в большинстве случаев нагревался быстрее тела. При больших различиях этих температур у отдельных особей – до 9.8°C, среднее значение оказалось выше всего на 1.8°C. Минимальная температура тела выходящих из нор и начавших греться черепах составила 9.4°C. Температурный максимум – 30.3°C – был зарегистрирован у самца. Парное сравнение отдельных температурных значений показало, что между температурой тела и температурой внешней среды имела сильная связь. Коэффициент корреляции (*r*) температуры

тела и поверхности грунта с высокой достоверностью составил 0.75 ($t = 20.0, p < 0.001, v = 134$). Такая же высокая корреляция была с температурой воздуха на высоте 2 см от поверхности (табл. 2). Средние значения температур тела и внешней среды для периодов нагревания и охлаждения были вычислены, но не представлены в анализе, поскольку процессы динамичные и усредненная характеристика значений ряда не отражает биологический смысл.



Рис. 1. Греющаяся среднеазиатская черепаха *Agrionemys horsfieldii* у кустарничка полыни. Предгорья хребта Нуратау (Узбекистан)

Fig. 1. A Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) basks in the morning sun near a wormwood bush. Foothills of the Nuratau range (Uzbekistan)

Утренняя активность. Нагретые черепахи начинают перемещаться по территории, питаются, спариваются. Минимальная температура тела, зарегистрированная у активной самки, была 22.1°C. Наблюдения показали, что температура

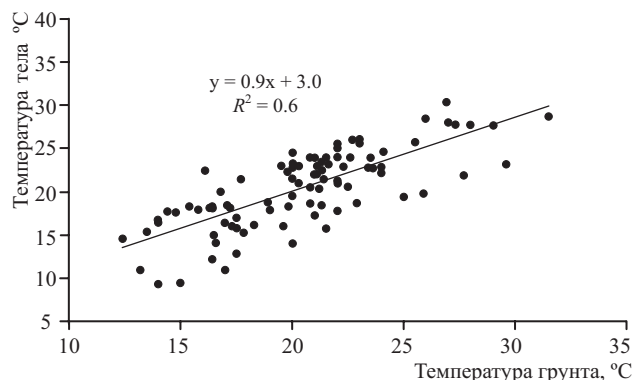


Рис. 2. Зависимость температуры тела среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* от температуры поверхности грунта в период утреннего нагревания

Fig. 2. Dependence of the body temperature of the Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) on the ground surface temperature during its morning heating period

Таблица 2. Связь температуры тела среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* с температурой внешней среды**Table 2.** Correlation of the body temperature of the Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) the with the environmental temperature

Период (фаза) суточной активности	С температурой поверхности субстрата		С температурой воздуха на высоте 2 см		С температурой воздуха на высоте 1.5 м	
	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>n</i>	<i>r</i>
Подготовка к выходу и выход утром	19	0.88	19	0.86	19	0.82
Нагревание	136	0.75	130	0.71	128	0.67
Утренняя активность	142	0.72	126	0.37	134	0.26
Дневной отдых	105	0.17	100	0.00	100	0.06
Вечерняя активность	48	0.44	48	0.66	48	0.62
Остывание и догревание	26	0.67	26	0.15	24	-0.22
Уход на ночной покой	20	0.68	18	0.52	18	0.49

Примечание. *n* – количество измерений, *r* – коэффициент корреляции.

Note. *n* – number of measurements, *r* – correlation coefficient.

тела черепах в этот период не поднималась выше 38°C даже если температура субстрата превышала это значение (рис. 3). В период утренней активности, который можно характеризовать как термонейтральное поведение (ТНП - 1), средняя температура тела передвигающихся и питающихся утром особей составила 30.5±0.3°C (*n* = 142). При этом средние значения температуры самок и самцов статистически достоверно не различались (*t* = 0.3, *p* > 0.05, *v* = 127), как и значения температуры самок и самцов с неполовозрелыми особями (*t* = 0.3, *p* > 0.05, *v* = 99) и (*t* = 0.3, *p* > 0.05, *v* = 52). Температура тела активных особей широко варьировала от 22.1 до 38.0°C, а у 76% черепах находилась в интервале от 28.0 до 35.9°C.

Температура *A. horsfieldii* имела достоверно высокую корреляцию с температурой поверхности грунта (*r* = 0.72, *t* = 17.8, *p* < 0.001, *v* = 140).

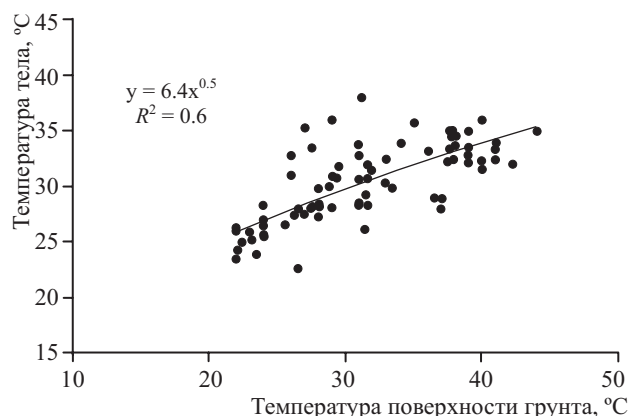


Рис. 3. Зависимость температуры тела среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* от температуры поверхности грунта в период активности

Fig. 3. Dependence of the body temperature of the Central Asian tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) on the ground surface temperature in its activity period

С температурой воздуха на всех уровнях эта связь оказалась значительно слабее. Температура тела 58 кормившихся черепах варьировала от 22.1°C до 36.0°C, а ее среднее значение (29.6±0.5°C,) сходно с температурой субстрата (30.1±0.9°C). Минимальная температура тела и поверхности грунта, при которой черепахи начинали добывать корм утром, также оказалась одинаковой (см. табл. 1).

Обитающая в экстремальных пустынных условиях, *A. horsfieldii* не способна быстро регулировать температуру тела поведением, чтобы избежать перегрева, как это делают некоторые термофильные виды пресмыкающихся (Черлин, 2014). Панцирь черепах нагревается на солнце и массивным неповоротливым животным не удается быстро снизить температуру. Терморегуляторное поведение, сохраняющее температуру тела черепахи в оптимальных пределах, ограничивается простым перемещением с нагретых солнцем участков в укрытия и выходом из них после снижения температуры. Средняя температура поверхности карапакса составила 34.5±0.7°C (*n* = 56) и всего на 0.9°C была ниже средней температуры субстрата. При этом разница между средней температурой тела (30.2±0.5°C) оказалась значительно больше – 4.3°C (максимальное различие 8.6°C). Черепахи могут дольше оставаться на поверхности при высокой температуре грунта при прохладном ветре. Например, при температуре субстрата выше 40°C (42.6±0.5°C) температура тела в таких условиях могла сохраняться на уровне 32.4±0.5°C (*n* = 12). Температура воздуха в это время была 26.1±1.4°C.

Черепахи остаются на поверхности до тех пор, пока температура тела не приблизится к критическому значению. Максимальная добровольная температура тела варьировала от 36.5°C у самок до 38.0°C у самцов. Что касается температу-

ры, при которой начинается гибель *A. horsfieldii*, то некоторые сведения приводят З. К. Брушко и Р. А. Кубыкин (1982, с. 36): «Известно, что при температуре тела 38.5°C (воздуха 34.5°C, почвы 47.2°C) животные гибнут от кислородного голодания». Здесь, вероятно, имелась в виду температура начала слюноотделения, поскольку для гибели ее нельзя считать высокой. В лабораторных условиях саливация с частым открыванием рта и мочеиспусканием возникала у среднеазиатской черепахи при температуре 36 – 38°C (Исабекова, 1990). Примечательно, что у киниксы Спекса (*Kinixys spekii*), леопардовой черепахи (*Geochelone pardalis*) и других мелких видов слюноотделение начиналось при близкой температуре – 38.4°C (Hailey, Coulson, 1996). Летальная температура для среднеазиатской черепахи доподлинно не установлена. В. А. Поляков (1946), проводивший в начале июня в 10 ч опыт с привязанной за ноги на солнце черепахой, описал ее поведение до смерти, наступившей через 40 – 50 мин, но данных о температурах не привел. Мы, в свою очередь, не взяли на себя ответственность за гибель черепах в подобном эксперименте. Известны данные о критических температурах других черепах. Например, гибель греческой черепахи наступает при 42.8 – 43.6°C, а пустынного западного гофера (*Gopherus agassizii*) при 43.1°C (Hutchison et al., 1966). Для техасского гофера (*Gopherus berlandieri*) критический максимум также близок к этим значениям (Brattstrom, 1965). Полагаем, что гибель *A. horsfieldii* также должна наступать в температурном диапазоне 42 – 44°C.

Дневное снижение активности (отдых).

Первые черепахи начинают уходить в тень или норы при повышении температуры субстрата до 34.0 – 36.0°C. В предгорьях гор Нуратау температура тела спасающихся от жары черепах составила по нашим измерениям 34.3±0.3°C, а на северо-востоке ареала – 35.1±0.8°C (Hai-tao et al., 1995). В переменную облачную погоду некоторые особи не уходят в норы и переживают неблагоприятный период в тени кустарничков. При снижении температуры они быстро выходят из укрытий на открытые участки и начинают питаться, ищут партнеров для размножения и т.д. Когда субстрат и воздух в местах временного отдыха чрезмерно нагревались, животные глубже зарывались в основание кустарничков или перебирались в другое укрытие. Средняя температура тела укрывшихся в неглубоких норах черепах была 32.2±0.2°C и незначительно превышала температуру субстрата (30.5±0.5°C). Максимальная температура грунта (30.4°C), отмеченная на глубине 15 см в один из жарких дней, также не превысила это значение.

Температура тела самцов и самок достоверно не различалась, несмотря на их различие по размеру и массе.

Вечерняя (послеполуденная) активность.

По мере снижения температуры черепахи начинают выходить из укрытий. Первыми реагируют на понижение температуры животные, переживающие полуденный зной в тени кустарников и неглубоких рывинах. Выход из укрытий обычно начинался после охлаждения субстрата ниже 39°C. В период вечерней активности, которую можно рассматривать как термонейтральное поведение (ТНП-2), около 98% особей наблюдали при температуре, не превышавшей это значение. Температура тела активных черепах составила в среднем 32.4±0.2°C, из которых 96% особей сохраняли температуру в интервале 30 – 35°C. Средняя температура тела самок и самцов не различалась.

Во время вечерней активности средняя температура тела *A. horsfieldii* была на 1.9°C выше, чем утром (значения статистически значимо различались, $t = 5.28, p < 0.001, v = 188$). Температура кормившихся черепах (31.9±0.3°C, $n = 22$) также достоверно различалась с температурой кормившихся утром животных ($t = 3.97, p < 0.001, v = 78$). Более высокая температура тела животных при ТНП-2 объясняется тем, что вечером черепахам не требовалось нагреваться, как утром. Находящиеся в укрытиях животные были достаточно разогреты, чтобы после снижения внешней температуры приступить к поиску корма и партнеров для размножения. В этом убеждает полное совпадение средних значений температуры тела черепах на открытых участках и в укрытиях.

Замечено, что на второй фазе активности некоторые особи не выходят из нор. Эта особенность отмечалась также другими исследователями (Брушко, Кубыкин, 1982). По нашим наблюдениям, из укрытий не выходят хорошо напитавшиеся поздно укрывшиеся в норы черепахи. Животные могут также остаться в норах, когда их выход задерживает до 16 – 18 ч высокая температура или внезапно изменяется погода.

Остывание и догревание (баскинг). К вечеру по мере снижения температуры среды черепахи начинают мало двигаться, чаще отдыхают, прекращают питаться и не проявляют полового влечения. Происходит их остывание, сочетающееся с догреванием. Животные стараются сохранить температуру, подставляя тело солнцу. Соответственно связь температуры тела и субстрата оказалась достаточно высокой ($r = 0.67, t = 3.9, p < 0.001, v = 24$). Диапазон значений температуры тела догревающихся особей составил 9.0°C (26.4 – 35.4°C). Температура поверхности субстрата

варьировала значительно больше. При парном сравнении значений температура тела в среднем была на 2.6°C выше температуры поверхности. С температурой воздуха даже в приземном слое корреляционная связь отсутствовала ($r = 0.15$, $t = 0.7$, $p > 0.05$, $v = 24$).

Уход на ночной покой. Уход *A. horsfieldii* в укрытия зависит от температуры, освещенности и погодных условий. При внезапной перемене погоды и похолодании черепахи быстрее остывают, спешат скрыться в ближайшие норы. В ясную теплую погоду они дольше догреваются и уход заканчивается позже. По нашим данным, температура тела уходящих на отдых черепах варьировала от 27.5 до 34.2°C . Это близко к значениям, зарегистрированным при их уходе на ночевку в мае – июне в Восточных Каракумах (Соколов, Сухов, 1977). По их данным, температура изменялась в более узких пределах – от 29.2 до 31.9°C . В районе наших наблюдений средняя температура тела ($31.0 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$) заканчивающих активность черепах была заметно выше температуры поверхности грунта ($26.5 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$). Однако с ней имела наиболее сильная корреляционная связь ($r = 0.68$, $t = 3.2$, $p < 0.05$, $v = 16$). С температурой воздуха связь была немного слабее.

На завершение вечерней активности влияет как внешняя температура, так и освещенность. Однако температурный фактор более приоритетный. Так, в предгорьях хребта Нуратау в конце апреля в теплую погоду черепахи заканчивали активность в 19 ч 40 мин при освещенности 180 люкс и температуре поверхности 23°C , а в более прохладный ветренный день значительно раньше – в 18 ч 30 мин при такой же температуре и освещенности 1200 люкс. Поздней весной и в начале лета высокая температура воздуха иногда позволяет черепахам задерживаться ненадолго на поверхности после захода солнца.

Ночной покой. Ночью передвижение черепах полностью прекращается, что подтверждают наблюдения в различных районах ареала вида (Параскив, 1956; Богданов, 1960, 1962; Шаммаков, 1981; Атаев, 1985; Брушко, Кубыкин, 1982). Нам также не приходилось наблюдать их деятельность в это время суток, что подтверждают результаты ночного обследования местообитания с фонарем. Не выявили двигательную активность *A. horsfieldii* телеметрические наблюдения (Соколов и др., 1975; Соколов, Сухов, 1977; Lagarde et al., 2002). Имеется сообщение о появлении черепах ночью во время дождя после засушливого периода: «Черепашки вылезают из нор, чтобы намочить под дождем, и даже глубокая ночь не является исключением» (Hai-tao et al., 1995, с. 42). Их появ-

ление не было массовым, тем не менее, это единственный известный случай такого рода.

У ушедших на ночевку черепах температура тела обычно превышает температуру убежища. В начале мая в 23 ч у 6 черепах клоакальная температура составила $26.5 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$ и на 6°C превышала температуру внутри норы ($20.8 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$). Панцирь охладился к этому времени до $22.3 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$. В течение ночи температура тела снижается и к утру приближается к температуре убежища.

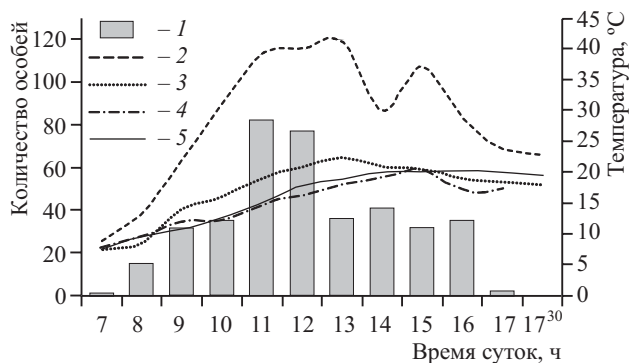
Неточные данные могут привести к неожиданным выводам. Установили, что температура тела во время ночного покоя оказалась выше нижнего ее предела в период активности и «постоянно находится примерно на уровне оптимальной температуры тела $32.4 \pm 1^{\circ}\text{C}$ » (Hai-tao et al., 1995, с. 41). На основании этих данных авторы предположили, что ночной покой не связан с температурой тела и главное влияние на окончание активности вечером оказывает интенсивность освещения. С этим трудно согласится. Столь высокую температуру могли регистрировать только в очень жаркий период года, когда они и работали. По нашим наблюдениям и данным других исследователей (Lagarde et al., 2002), ночные температуры значительно уступают дневным. Сложно спорить с тем, что ночной покой представляет эндогенную фазу суточного ритма, зависящего как от освещенности, так и температуры, а также обеспечивает защиту от внешних условий, включая хищников.

Циклы суточной активности

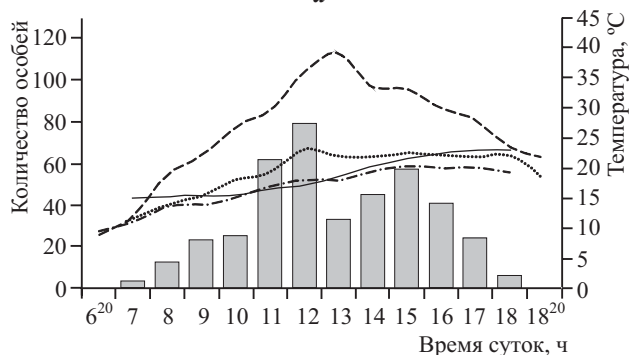
Ход суточной активности *A. horsfieldii* значительно варьирует в зависимости от времени года (месяца), погодных условий и географического расположения местообитания. Выделено три типа циклов суточной активности: *униmodalный*, *би-modalный* и промежуточный между ними – *неполный бимodalный*. Униmodalный цикл имеет одну фазу с одним пиком активности, бимodalный цикл – две фазы с двумя выраженными пиками. В неполном бимodalном цикле также прослеживаются два пика, но полного прекращения активности животных между ними не происходит, она лишь снижается. В марте – начале апреля наблюдается преимущественно униmodalный цикл. Во второй половине апреля он сменяется неполным бимodalным и бимodalным циклом. В мае при отсутствии похолоданий и осадков цикл активности становится исключительно бимodalным и остается таким до ухода черепах в летнюю спячку.

В апреле – начале мая мы наблюдали все типы циклов суточной активности благодаря переменчивой погоде, сопровождавшейся похолоданием.

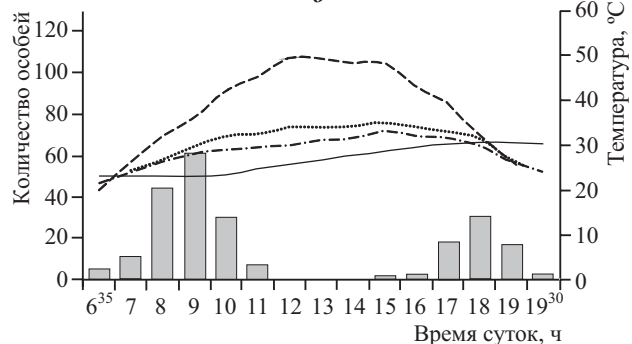
Унимодальный цикл активности среднеазиатской черепахи наблюдали 2.05.2003 г. в облачную погоду (рис. 4, а). К 11 ч при нагреве грунта до 39.0°C и приземного слоя воздуха до 19.0°C



а



б



в

Рис. 4. Циклы суточной активности среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* в предгорьях хребта Нуратау (Узбекистан): а – унимодальный цикл (2.05.2003 г.), б – неполный бимодальный цикл (27.04.2004 г.), в – бимодальный цикл, 29.04.2005 г.; 1 – количество особей (левая шкала) и температура (правая шкала): 2 – поверхности субстрата, 3 – воздуха на высоте 2 см, 4 – воздуха на высоте 1.5 м, 5 – грунта на глубине 15 см

Fig. 4. Daily activity cycles of the *Agrionemys horsfieldii* on the foothills of the Nuratau range (Uzbekistan): а – the unimodal activity cycle, 2.05.2003, б – the incomplete bimodal activity cycle, 27.04.2004, в – the bimodal activity cycle, 29.04.2005; 1 – the number of individuals (left-hand scale) and temperature (right-hand scale): 2 – that of the substrate surface, 3 – that of the air at a 2 cm altitude, 4 – that of the air at a 1.5 m altitude, 5 – that of the ground at a 15 cm depth

на маршруте наблюдали максимальное количество черепах (82 особи). Дальнейшее повышение температуры субстрата до 40.0°C вызвало их уход в 13 ч. Укрывшиеся от жары пресмыкающиеся чутко реагировали на изменение условий. Кратковременная облачность, снизившая температуру поверхности до 30.0°C, вызвала появление некоторых особей из укрытий. Однако последующее ее снижение и повышение температуры приостановило их активность. После 16 ч, когда температура поверхности опустилась ниже 30.0°C, активность пошла на спад. Окончательно уход *A. horsfieldii* завершился при температуре субстрата 23.0 – 24.0°C.

Неполный бимодальный цикл активности наблюдали 27.04.2004 г. В течение дня поверхность не нагревалась выше 39.0°C. При этих условиях многие особи оставались на поверхности (рис. 4, б). Активность *A. horsfieldii* достигла своего пика в 12 ч. При температуре субстрата 36.0°C и приземного слоя воздуха 23.0°C отметили 77 особей. Спустя час почва прогрелась до 39.0°C и черепахи стали уходить. Их количество снизилось по сравнению с пиковым более чем в два раза. К 14 ч из-за внезапной перемены погоды температура субстрата снизилась до 33.5°C. Количество животных при этом возросло до 53 особей. Во второй половине дня температура поверхности стала снижаться и при 30°C черепахи стали уходить. К 18 ч субстрат охладился до 23.5°C и на поверхности оставались только 6 особей. Их уход завершился к 18 ч 20 мин при температуре поверхности грунта 22.5°C. При неполном бимодальном цикле активное состояние популяции может быть продолжительным и составлять 11 – 12 ч.

Бимодальный цикл активности популяции наблюдали в ясную безветренную погоду 29.04.2005 г., которая обычно характерна для второй половины весны – начала лета. Утром черепахи начали выходить рано – в 6 час 15 мин. Пик активности пришелся на 9 ч, когда температура поверхности нагрелась до 36.0°C, а приземный слой воздуха до 29.6°C (рис. 4, в). Уже к 10 ч температура поверхности повысилась до 42.0°C и активность черепах заметно снизилась. К 11 ч она достигла 45.0°C. В тени кустарничков оставались единичные особи, которые позднее перебрались в более прохладные норы. С 11 до 16 ч температура грунта на глубине 15 см не поднималась выше 30°C, в то время как температура его поверхности не опускалась ниже 40.0°C. В приземном слое воздуха в это время отмечали 34.0 – 35.0°C, а на высоте 1.5 м – 30.0°C. Из-за жары вторая фаза активности началась поздно. Ее пик пришелся на 18 ч, когда температура грунта снизилась до 32.0°C.

Во время вечернего подъема активности отметили только 51% особей от того количества, которое наблюдали в утренний пик.

Неполную суточную активность A. horsfieldii наблюдали 30.04.2003 г. в прохладную погоду после ночного дождя. В 9 ч 30 мин температура грунта в норе (13.3°C) была выше, чем на поверхности (10.6°C). Вышедшие из нор черепахи пытались нагреться. Температура тела крупной самки, вышедшей из норы в 9 ч 50 мин, составила всего 11.3°C. В этот день на высоте 1.5 м воздух прогрелся до 9.5°C, а температура субстрата не превысила 17.0°C. На учетном маршруте максимально встретили 11 особей, что составило 13.4% от количества, отмеченного здесь при ясной погоде спустя трое суток. Наибольшая температура тела гревшихся черепах не превысила 16.8°C. После полудня все они ушли в укрытия.

Влияние атмосферных осадков

Атмосферные осадки снижают активность черепах. Сильный продолжительный дождь, сопровождающийся похолоданием, полностью прекращает активность. Однако в теплую погоду во время редкого непродолжительного дождя, заставшего черепах активными, нередко наблюдали кормящихся особей. Сходную реакцию *A. horsfieldii* отметили другие зоологи. По их наблюдениям, в жаркие дни во время дождя черепахи не спешили спрятаться, а, напротив, старались намочить в траве (Hsi-tao et al., 1995). Представляется, что они использовали возможность снизить таким образом температуру тела и получить дополнительную влагу.

Географические и сезонные особенности суточной активности

Наблюдения показывают, что после выхода из спячки в конце февраля – марте черепахи находятся на поверхности непродолжительное время. В это время года они поздно выходят из нор, пытаются нагреться, но из-за низкой температуры воздуха рано покидают поверхность. Из-за холодной пасмурной погоды суточная активность часто бывает неполной. На юге ареала (Туркменистан) в марте наибольшую активность *A. horsfieldii* наблюдали с 11 до 16 ч (Атаев, 1985). По мере повышения дневной температуры время пребывания черепах на поверхности увеличивается. В конце марта – начале апреля они появляются в 7 ч 30 мин – 9 ч (Рустамов, 1956; Атаев, 1979; Шаммаков, 1981). В это время года активность имеет преимущественно унимодальный цикл, пик которой приходится на середину дня (11 – 13 ч). В апреле по мере повыше-

ния дневной температуры и нагреве поверхности грунта выше 37.0 – 39.0°C активность популяции все чаще становится двухфазной. По наблюдениям, сделанным в различных районах Средней Азии, наибольшая активность *A. horsfieldii* в первой половине дня приходится на 9 – 12 ч, во второй половине – на 17 – 19 ч (Атаев, 1979, 1985; Шаммаков, 1981; Брушко, Кубыкин, 1982). Перерыв активности в апреле обычно начинается с 12 – 13 ч и продолжается до 15 – 16 ч. На отдых животные затрачивают от 2 до 4 ч. В Казахстане во второй половине апреля общая продолжительность времени, во время которого черепахи были активны, составила 5 – 6 ч (Брушко, Кубыкин, 1982; Brushko, Kubikin, 1982). Постепенно это время увеличивается за счет более раннего выхода черепах утром и более позднего их ухода вечером. По разным сведениям, в апреле – мае продолжительность активного периода составляла 7 – 8 ч (Параскив, 1956; Hsi-tao et al., 1995; Lagarde et al., 2002). Однако из-за высокой температуры начинает увеличиваться время отдыха, в течение которого черепахи укрываются от жары. Уже в мае время активности черепах сильно сокращается. В первой декаде мая 2015 г. в предгорьях Нуратау черепахи уходили в 9 ч 15 мин при температуре субстрата выше 40.0°C, а появлялись только после 16 ч. В очень жаркие дни в конце мая суточная активность может ограничиваться 2 – 3 ч (Брушко, Кубыкин, 1982).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С марта по июнь из-за сезонного повышения температуры среды прослеживается тенденция смены суточного цикла активности *A. horsfieldii* от унимодального к бимодальному с переходом через неполный бимодальный. Вместе с тем все циклы активности можно наблюдать при переменных погодных условиях в апреле – мае. Погодные и, соответственно, температурные условия весеннего сезона в отдельные годы сильно различаются. Поэтому литературные данные по активности *A. horsfieldii* в разные годы в одной и той же местности в одно и то же время суток нередко не совпадают, поскольку получены в контрастных погодных условиях. Особенно это касается времени появления черепах утром и продолжительности нахождения на поверхности. Поэтому рассматривать ход суточной активности необходимо в зависимости от внешних температур, влияющих на поведение животных.

В период выхода из убежищ и нагревания между температурой тела черепах и внешними температурами прослеживается сильная корреляционная связь. Она одинаково высокая с темпера-

турой воздуха и поверхностью субстрата. В период утренней активности *A. horsfieldii* при ТНП-1 высокая корреляция температуры тела наблюдается только с поверхностью субстрата ($r = 0.72$). С температурой воздуха эта связь слабая ($r = 0.37 - 0.26$). Во время дневного отдыха сильной связи между температурой тела и внешними температурами не наблюдалось. Во время вечерней активности (ТНП-2) зависимость от температуры грунта слабее, чем от температуры воздуха. Это связано с тем, что черепахи появляются при допустимой температуре субстрата и активны на фоне снижения температуры до остывания. Во время остывания зависимость температуры тела от температуры внешней среды снова возрастает ($r = 0.68$), как при утреннем нагреве, хотя и не достигает такой силы.

Установлены пределы температуры тела для всех периодов активности *A. horsfieldii*. Клоакальная температура тела выходящих утром из нор черепах сильно варьирует – от 9.4 до 21.1°C. У греющихся черепах температурный диапазон еще шире – 20.9°C (9.4 – 30.3°C). Во время полной активности размах добровольных температур сужается до 15.9°C (22.1 – 38.0°C) при среднем значении 30.5±0.3°C. Близкие значения клоакальной температуры – 32.6±3.6°C с диапазоном 25.0 – 39.4°C – получены для *G. pardalis* из Южной Африки (Hailey, Coulson, 1996), что предполагает сходство предпочитаемых температур у видов семейства Testudinidae, обитающих в разных регионах и природных зонах.

В первой половине дня у активных черепах пол и размер тела не влиял на температуру. У самок, самцов и неполовозрелых особей средние температурные значения не различались. Так, уровень статистического различия (t) температуры самцов и самок, активных в утренней фазе, составил 0.3 ($p > 0.05$, $v = 127$), а самцов и неполовозрелых особей – 0.5 ($p > 0.05$, $v = 52$).

Представляется, что кормовая активность некоторых видов сухопутных черепах протекает при близких температурах тела. К этому выводу пришли, сравнив имевшиеся температурные данные кормящихся *A. horsfieldii* и балканских черепах (*Testudo hermanni*). Температурный диапазон у последних оказался уже – 27.5 – 32.8°C (Meek, 1984), но полностью вписывался в температурный диапазон кормящихся *A. horsfieldii*.

Максимальная добровольная температура тела (38.0°C), зафиксированная у самца *A. horsfieldii*, оказалась выше известного значения для нее (Черлин, 2014), а также других видов сухо-

путных черепах. Максимум активности у *T. hermanni* и *T. graeca* по различным данным наблюдался в пределах 33 – 35°C (Meek, Inscreeper, 1981; Meek, Jayes, 1982; Meek, 1984). Эти черепахи обитают в гористой местности с более густой растительностью и более мягким климатом (Wright et al., 1988; Cheylan, 2001; Rozyłowicz, Popescu, 2013). Они менее устойчивы к высоким внешним температурам, чем обитающая на равнинах с резко континентальным климатом среднеазиатская черепаха.

Реакция на высокую температуру у *A. horsfieldii* в различных географических районах оказалась сходной. Температура тела большинства спасающихся от жары черепах в Западном Китае (Hai-tao et al., 1995) и Узбекистане составила 34.0 – 35.0°C. Обращает на себя внимание то, что оптимальная и дискомфортная температура тела, наблюдавшаяся в лабораторных условиях (Исабекова, 1990), оказались значительно ниже той, которая наблюдалась в природе. В лаборатории диапазон оптимальных значений регистрировался в пределах 22 – 28°C, а уже при 32 – 34°C черепахи проявляли беспокойство.

Жизнедеятельность *A. horsfieldii*, как и других черепах, обитающих в аридных условиях, ограничена температурными пределами. Поэтому для устойчивого обитания популяции необходимо наличие убежищ. Летом от солнца и высокой температуры, зимой от холода. По этой причине животные не заселяют равнинные ландшафты, в которых нет готовых укрытий или их трудно вырыть в очень плотном грунте. Даже если черепахи появляются в таких местообитаниях, их обилие бывает очень низким (Бондаренко, Дуйсебаева, 2012; Бондаренко, Перегонцев, 2017).

Отношение среднеазиатской черепахи к внешним температурам позволяет скорректировать время проведения количественных учетов для более точной оценки плотности популяции. Такой учет необходимо проводить в период оптимума активности пресмыкающихся в сухую (без осадков) и маловетреную погоду, а при биомодальном цикле суточной активности – в первой половине дня. Учет *A. horsfieldii* во второй половине дня на втором пике может занижить оценку численности. Температура субстрата больше влияет на активность, чем температура воздуха. Поэтому желательно, чтобы она находилась в интервале 26.0 – 39.0°C. В этом диапазоне наблюдали 60% всех активных черепах. Начи-

нать учет следует при активном перемещении черепах по территории, а заканчивать – с началом ухода их в укрытия (под кусты или в норы).

Особенности суточной активности и отношение к внешним температурам дают возможность понять причину ухода среднеазиатской черепахи в летнюю спячку. Как правило, начало ее ухода связано с массовым увяданием травянистой растительности, вызванным повышением температуры и снижением влаги в почве. Однако даже при наличии корма летняя активность *A. horsfieldii* была бы невозможна из-за возросшего дефицита времени на полную активность. По наблюдениям одного из авторов (Д. А. Бондаренко), в Каршинской степи (Узбекистан) в конце июля уже к 9 ч температура поверхности ежедневно нагревалась выше 38.0°C, а температура воздуха доходила до 26.0°C. До 19 ч температура субстрата не опускалась ниже 42.0°C. При таких условиях кормовые ресурсы были недоступны не менее 10 ч и на их добывание оставалось недостаточно времени. Становится понятным отсутствие черепах летом в долинах рек и оазисах Средней Азии, несмотря на то, что в них имеется кормовая база. Пребывание *A. horsfieldii* на поверхности летом невозможно не только из-за отсутствия корма, но и времени на активность. Эта фенологическая особенность природы Средней Азии, наряду с холодной зимой, привели к формированию годового цикла с короткой весенней активностью и длительным периодом покоя. Но даже за это время черепаха успевает завершить репродуктивный цикл и накопить достаточно питательных веществ для продолжительной спячки.

Благодарности

Авторы глубоко благодарны В. А. Черлину за советы и замечания, сделанные им по тексту рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев И. Ф. 1948. К экологии рептилий района г. Кызыл-Орда // Учен. зап. Черновиц. ун-та. Сер. биол. науки. Т. 1, вып. 1. С. 94 – 106.
- Атаев Ч. 1979. Материалы по экологии среднеазиатской черепахи Копетдага // Охрана природы Туркменистана. Ашхабад : Ылым. С. 161 – 167.
- Атаев Ч. 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад : Ылым. 344 с.
- Богданов О. П. 1960. Фауна Узбекской ССР. Т. 1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент : Изд-во АН УзССР. 260 с.
- Богданов О. П. 1962. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад : Изд-во АН ТуркмССР. 236 с.
- Бондаренко Д. А., Дуйсебаева Т. Н. 2012. Среднеазиатская черепаха, *Agriemys horsfieldii* (Gray, 1844), в Казахстане (распространение, деление ареала, плотность населения) // Современная герпетология. Т. 12, вып. 1/2. С. 3 – 26.
- Бондаренко Д. А., Перегонцев Е. А. 2017. Распространение среднеазиатской черепахи *Agriemys horsfieldii* (Gray, 1844) в Узбекистане (ареал, региональное и ландшафтное распределение, плотность населения) // Современная герпетология. Т. 17, вып. 3/4. С. 124 – 146.
- Брушко З. К., Кубыкин Р. А. 1982. Активность и перемещения среднеазиатской черепахи в Южном Казахстане // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 6. С. 35 – 39.
- Вознесенский В. Л. 1969. Первичная обработка экспериментальных данных. (Практические приемы и примеры). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 84 с.
- Зайцев Г. Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука. 424 с.
- Захидов Т. З. 1938. Биология рептилий Южных Кызыл-Кумов и хребта Нура-Тау // Тр. Среднеазиат. гос. ун-та. Сер. VIII а, зоология. Вып. 54. С. 1 – 52.
- Исабекова С. Б. 1990. Термобиология рептилий. Алма-Ата : Гылым. 143 с.
- Параскив К. П. 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР. 228 с.
- Поляков В. А. 1946. О биологии степной черепахи *Testudo horsfieldi* Gray // Сб. тр. Бухарского гос. пед. и учительского ин-та им. Орджоникидзе. Химия и биология. Бухара : Изд-во Бухар. гос. пед. ин-та. С. 32–42.
- Рустамов А. К. 1956. К фауне амфибий и рептилий Юго-Восточной Туркмении // Тр. Туркм. с.-х. ин-та им. М. И. Калинина. Т. 8. С. 293 – 306.
- Соколов В. Е., Сухов В. П. 1977. Радиотелеметрическое изучение двигательной активности и температур степной черепахи // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 193 – 194.
- Соколов В. Е., Сухов В. П., Степанов А. В. 1975. Использование магнитоуправляемых контактов (герконов) для регистрации двигательной активности некоторых пресмыкающихся // Зоол. журн. Т. 54, вып. 3. С. 438 – 440.
- Черлин В. А. 2010. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). СПб. : Изд-во Русско-Балтийского информационного центра «Блиц». 124 с.
- Черлин В. 2014. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken : LAP LAMBERT Academic Publ. 442 с.
- Шаммаков С. 1981. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад : Ылым. 312 с.
- Бондаренко Д. А., Peregontsev E. A., Neronov V. V. 2011. Ecological and geographical feeding peculiarities of the Central Asian Tortoise (*Agriemys horsfieldii*

- Gray, 1844) in desert landscapes // Russian J. of Herpetology. Vol. 18, № 3. P. 175 – 184.
- Brattstrom B. H. 1965. Body temperatures in reptiles // American Midland Naturalist. Vol. 73, № 2. P. 376 – 422.
- 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. Vol. 21. P. 55 – 61.
- Cheylan M. 2001. *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 – Griechische Landschildkröte // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 3/III A. Schildkröten (Testudines) I. Wiebelsheim : Aula Verlag. S. 179 – 289.
- Hai-tao S., She-ke X., Zhi-xiao L., Chen-xi J., Zhi-tong L. 1995. Activity rhythm of *Testudo horsfieldi* // Chinese J. of Zoology. Vol. 30, № 4. P. 40 – 45.
- Hailey A., Coulson I. M. 1996. Temperature and the tropical tortoise *Kinixys spekii* : constraints on activity level and body temperature // J. Zoology. London. Vol. 240, iss. 3. P. 523 – 536.
- Hutchison V. H., Vinegar A., Kosh R. J. 1966. Critical thermal maxima in turtles // Herpetologica. Vol. 22, № 1. P. 32 – 41.
- 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 J. of Zoology. Vol. 80, № 3. P. 493 – 502.
- Meek R. 1984. Thermoregulatory behavior in a population of Hermann's tortoise (*Testudo hermanni*) in southern Yugoslavia // British J. Herpetology. Vol. 6, № 11. P. 387 – 391.
- Meek R., Inscreeper R. 1981. Aspects of the field biology of a population of Hermann's tortoise (*Testudo hermanni*) in southern Yugoslavia // British J. Herpetology. Vol. 6. P. 159 – 164.
- Meek R., Jayes A. S. 1982. Body temperatures and activity patterns of *Testudo graeca* in North West Africa // British J. Herpetology. Vol. 6. P. 194 – 197.
- Rozyłowicz L., Popescu V. D. 2013. Habitat selection and movement ecology of eastern Hermann's tortoises in a rural Romanian landscape // European J. of Wildlife Research. Vol. 59, iss. 1. P. 47 – 55.
- Wright J., Steer E., Hailey A. 1988. Habitat separation in tortoises and the consequences for activity and thermoregulation // Canadian J. of Zoology. Vol. 66, № 7. P. 1537 – 1544.

Образец для цитирования:

Бондаренко Д. А., Перегонцев Е. А. 2019. Термобиология и суточная активность среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*) (Testudinidae, Reptilia) // Современная герпетология. Т. 19, вып. 1/2. С. 17 – 30. DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-17-30>

**Thermal Biology and Dayly Activity of Central Asian Tortoise
(*Agrionemys horsfieldii*) (Testudinidae, Reptilia)**

Dmitry A. Bondarenko¹ and Evgeny A. Peregontsev²

¹ *Head Center of Hygiene and Epidemiology, Federal Medical and Biological Agency
6 1st Pekhotny Pereulok, Moscow 123182, Russia*

² *«Davbioonazarat», State Committee of Nature Protection
21a Chashtepa St., Tashkent 100149, Uzbekistan
E-mail: dmbonda@list.ru*

Received 4 March 2019, revised 17 April 2019, accepted 27 April 2019

The data on the thermal biology and daily activity of the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* have been generalized on the basis of our own research and literature information. A description of the daily activity cycles with the body and environmental temperatures characterized is proposed. There are 8 periods of the daily activity and thermoregulatory behavior. According to our measurement data of the tortoise's cloacal temperature, their egress from their burrows takes place under a minimum body temperature of 9.4°C and a minimum substrate one of 11.8°C. A significant correlation is traced between the body and environmental temperatures in the periods of egress and heating. It is equally high for both air temperature ($r = 0.86-0.67$) and ground surface one ($r = 0.88-0.75$). In the morning, the spontaneous body temperature of *Agrionemys horsfieldii* was varying within 22.1–38.0°C at the mean value of 30.5±0.3°C. The mean values were statistically insignificant in females, males and immature individuals. 76% of active individuals had their body temperature within the range of 28.0–35.9°C. In this period of activity the body temperature keeps a high correlation with the substrate temperature only ($r = 0.72$). The evening (afternoon) activity depended on the ground temperature weaker than on the air temperature. During the cooling down the relation between the body and substrate temperatures rose again ($r = 0.68$), as during the morning heating, although it didn't reach such a power. During the bimodal activity cycle, fewer tortoises were observed in their evening peak than in the morning one. That is why we should ignore evening counts to correctly estimate the population density. From the middle of May the substrate temperature rapidly rises above 40°C in the morning and protractedly remaining till the evening. Such a temperature regime leads to an "acute" time deficit for feed activity. Even in the presence of food the high environmental temperature doesn't allow the Central Asian tortoise to eat it. The absence of forage reserve and high temperature make the continuation of its activity impossible in the summer period.

Key words: *Agrionemys horsfieldii*, tortoises, daily activity, thermal biology.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-17-30>

REFERENCES

- Andreev I. F. On the ecology of reptiles of Kyzyl-Orda region. *Proc. Chernivtsi University, Ser. Biol. Sciences*, 1948, vol. 1, iss. 1, pp. 94–106 (in Russian).
- Ataev Ch. Materials on the Ecology of the Central Asian tortoise of Kopetdag Region. In: *Environmental Protection of Turkmenistan*. Ashkhabad, Ylym Publ., 1979, pp. 161–167 (in Russian).
- Ataev Ch. *Reptiles of Turkmenistan*. Ashkhabad, Ylym Publ., 1985. 344 p. (in Russian).
- Bogdanov O. P. *The Fauna of the Uzbek SSR. Vol. 1. Amphibians and Reptiles*. Tashkent, Izdatel'stvo AN UzSSR, 1960. 260 p. (in Russian).
- Bogdanov O. P. *Reptiles of Turkmenistan*. Ashkhabad, Izdatel'stvo AN TSSR, 1962. 236 p. (in Russian).
- Bondarenko D. A., Duysebayeva T. N. Central Asian tortoise, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844), in Kazakhstan (distribution, habitat division, population density). *Current Studies of Herpetology*, 2012, vol. 12, iss. 1–2, pp. 3–26 (in Russian).
- Bondarenko D. A., Peregontsev E. A. Distribution of the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) in Uzbekistan (range, regional and landscape distribution, population density). *Current Studies of Herpetology*, 2017, vol. 17, iss. 3–4, pp. 124–146 (in Russian).
- Brushko Z. K., Kubykin R. A. Activity and movement of the Central Asian tortoise in southern Kazakhstan. *News of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR, Biol. Ser.*, 1982, no. 6, pp. 35–39 (in Russian).
- Voznesensky V. L. *Pervichnaia obrabotka eksperimental'nykh dannykh. (Prakticheskie priemy i primery)* [Primary processing of experimental data. (Practical techniques and examples)]. Leningrad, Nauka Publ., 1969. 84 p. (in Russian).
- Zaitsev G. N. *Matematicheskaya statistika v eksperimental'noi botanike* [Mathematical statistics in the

experimental botany]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 424 p. (in Russian).

Zakhidov T. Z. Biology of reptiles of the Southern Kyzyl-Kum and Nura-Tau ridge. *Proc. of Central Asia State University, Ser. VIII a, Zoology*, 1938, iss. 54, pp. 1–52 (in Russian).

Isabekova S. B. *Thermobiology of Reptiles*. Almaty, Galym Publ., 1990. 143 p. (in Russian).

Paraskiv K. P. *The Reptiles of Kazakhstan*. Alma-Ata, Izdatel'stvo AN KazSSR, 1956. 228 p. (in Russian).

Polyakov V. A. On the biology of the steppe tortoise *Testudo horsfieldi* Gray. In: *Proc. of the Bukhara State Pedagogical and Teaching Institute, Chemistry and Biology*. Bukhara, Izdatel'stvo Buharskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta, 1946, pp. 32–42 (in Russian).

Rustamov A. K. On the fauna of amphibians and reptiles of Southeastern Turkmenistan. *Proc. of the Turkmen Agricultural Institute named after Mikhail Kalinin*, 1956, vol. 8, pp. 293–306 (in Russian).

Sokolov V. E., Sukhov V. P. Radio-telemetric study of the motor activity and temperatures of the steppe tortoise. *The Problems of Herpetology: Abstracts of Fourth Herpetological Conference*. Leningrad, Nauka Publ., 1977, pp. 193–194 (in Russian).

Sokolov V. E., Sukhov V. P., Stepanov A. V. The use of magnetical reed switches for registration the motor activity of some reptiles. *Zoologicheskii zhurnal*, 1975, vol. 54, no. 3, pp. 438–440 (in Russian).

Cherlin V. A. *Thermobiology of reptiles. General information and research methods (manual)*. St. Petersburg, Izdatel'stvo Russko-Baltiyskogo informacionnogo centra "Blitz", 2010. 124 p. (in Russian).

Cherlin V. *Reptiles: Temperature and Ecology*. Saarbrücken, LAP LAMBERT Academic Publ., 2014. 442 p. (in Russian).

Shammakov S. *Reptiles of the Plane of Turkmenistan*. Ashkhabad, Ylym Publ., 1981. 312 p. (in Russian).

Bondarenko D. A., Peregontsev E. A., Neronov V. V. Ecological and geographical feeding Peculiarities of the Central Asian Tortoise (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) in desert landscapes. *Russian J. Herpetology*, 2011, vol. 18, no. 3, pp. 175–184.

Brattstrom B.H. Body Temperatures in Reptiles. *American Midland Naturalist*, 1965, vol. 73, no. 2, pp. 376–422.

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

Cheylan M. *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 – Griechische Landschildkröete. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Bd. 3/III A. Schildkröten (Testudines) I. Wiebelsheim, Aula Verlag, 2001. S. 179–289.

Hai-tao S., She-ke X., Zhi-xiao L., Chen-xi J., Zhi-tong L. Activity rhythm of *Testudo horsfieldi*. *Chinese J. of Zoology*, 1995, vol. 30, no. 4, pp. 40–45 (in Chai-nian).

Hailey A., Coulson I. M. Temperature and the tropical tortoise *Kinixys spekii*: constraints on activity level and body temperature. *J. Zoology*. London, 1996, vol. 240, iss. 3, pp. 523–536.

Hutchison V. H., Vinegar A., Kosh R. J. Critical thermal maxima in turtles. *Herpetologica*, 1966, vol. 22, no. 1, pp. 32–41.

Lagarde F., Bonnet X., Nagy K., Henen B., Corbin J., Naulleau G. A short spring before a long jump: the ecological challenge to the steppe tortoise (*Testudo horsfieldi*). *Canadian J. of Zoology*, 2002, vol. 80, no. 3, P. 493–502.

Meek R. Thermoregulatory behavior in a population of Hermann's tortoise (*Testudo hermanni*) in southern Yugoslavia. *British J. Herpetology*, 1984, vol. 6, pp. 387–391.

Meek R., Inscreep R. Aspects of the field biology of a population of Hermann's tortoise (*Testudo hermanni*) in southern Yugoslavia. *British J. Herpetology*. 1981, vol. 6, pp. 159–164.

Meek R., Jayes A. S. Body temperatures and activity patterns of *Testudo graeca* in North West Africa. *British J. Herpetology*, 1982, vol. 6, pp. 194–197.

Rozyłowicz L., Popescu V. D. Habitat selection and movement ecology of eastern Hermann's tortoises in a rural Romanian landscape. *European J. of Wildlife Research*, 2013, vol. 59, iss. 1, pp. 47–55.

Wright J., Steer E., Hailey A. Habitat separation in tortoises and the consequences for activity and thermoregulation. *Canadian J. of Zoology*, 1988, vol. 66, no. 7, pp. 1537–1544.

Cite this article as:

Bondarenko D. A., Peregontsev E. A. Thermal Biology and Dayly Activity of Central Asian Tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) (Testudinidae, Reptilia). *Current Studies in Herpetology*, 2019, vol. 19, iss. 1–2, pp. 17–30 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-17-30>
