

Том I, выпуск 1

ТРУДЫ

Института
зоологии
Республики
Казахстан



Серый варан *Varanus griseus* (Daudin, 1803)

Алматы, 2021



Журнал «Труды Института зоологии РК» – международный журнал исследований в области фундаментальной и практической зоологии, издатель – Институт зоологии Республики Казахстан (Алматы, Казахстан).

«Труды Института зоологии Республики Казахстан», 2021, Том 1, выпуск 1 — Алматы: Институт зоологии Республики Казахстан — 164 стр., илл.

"Trudy of the Institute of Zoology RK", 2021, Volume 1, Issue 1. Almaty — Institute of Zoology of the Republic of Kazakhstan — 164 pages, illustrations.

Главный редактор:

Ященко Р.В., докт. биол. наук, Институт зоологии Республики Казахстан, Казахстан; roman.jashenko@zool.kz

Редакционная коллегия:

Бланк Д., PhD, НИЦ экологии и окружающей среды Центральной Азии, Кыргызстан; blankdavid958@yahoo.com
Доронин И.В., канд. биол. наук, Зоологический институт Российской академии наук, Россия; ivdoronin@mail.ru
Дубянский В.М., докт. биол. наук, Ставропольский противочумный институт, Россия; dvmplague@gmail.com
Дуйсебаева Т.Н., канд. биол. наук, Институт зоологии Республики Казахстан, Казахстан; tatjana.dujsebajeva@zool.kz
Кабак И.И., канд. биол. наук, Всероссийский институт защиты растений, Россия; ilkabak@yandex.ru
Кадырбеков Р.Х., докт. биол. наук, Институт зоологии Республики Казахстан, Казахстан; rustem.kadyrbekov@zool.kz
Казенас В.Л., докт. биол. наук, Научное общество «Тетис», Казахстан; kazenas@tethys.pro
Ковшарь А.Ф., докт. биол. наук, Институт зоологии Республики Казахстан, Казахстан; ibisbilkovshar@mail.ru
Крупа Е.Г., докт. биол. наук, Институт зоологии Республики Казахстан, Казахстан; elena.krupa@zool.kz
Николаев Г.В., докт. биол. наук, Институт зоологии Республики Казахстан, Казахстан; nikolajev@tethys.pro
Тлеубердина П.А., канд. биол. наук, Институт зоологии Республики Казахстан, Казахстан; piruza.tleuberdina@zool.kz
Федотова З.А., докт. биол. наук, Всероссийский институт защиты растений, Россия; zoya-fedotova@mail.ru
Чильдебаев М.К., канд. биол. наук, КазНИИ защиты и карантина растений, Казахстан; muratbek.childebaev@zool.kz
Чирикова М.А., канд. биол. наук, Институт зоологии Республики Казахстан; marina.chirikova@zool.kz
Varga Z., D.Sc., Prof., University of Debrecen, Hungary; zoltan.varga@science.unideb.hu
Rákósy L., D.Sc., Prof., Babeş-Bolyai University, Romania; laszlo.rakosy@ubbcluj.ro
Schmitt Th., D.Sc., Prof., Senckenberg Entomological Institute, Germany; thomas.schmitt@senckenberg.de
Zonstein S., PhD., Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University, Israel; znn@tauex.tau.ac.il
Lei Fumin, PhD, Prof., Institute of Zoology CAS, China; leifm@ioz.ac.cn
Lu Zhaozhi, PhD, Prof., Xinjiang Institute of Ecology and Geography CAS, China; zhaozhi@ms.xjb.ac.cn
Ji Rong, PhD, Prof., Xinjiang Normal University, China; jirong@xjnu.edu.cn

Ответственный редактор выпуска: **Дуйсебаева Т.Н.**

Секретарь редколлегии: **Арифурова И.И.**

E-mail: editorial@trudyzool.kz

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	6
От редактора выпуска.....	7
Ананьева Н.Б. Герпетологические исследования в Средней Азии и Казахстане: краткая история изучения рептилий, основные достижения и перспективы в XXI веке.....	9
Ахмеденов К.М., Бакиев А.Г. Стрела-змея <i>Psammophis lineolatus</i> (Brandt, 1838) (Serpentes: Lamprophiidae) в Мангистауской и Атырауской областях Республики Казахстан.....	29
Бондаренко Д.А. Итоги изучения распространения, систематики и экологии среднеазиатской черепахи, <i>Agrionemys horsfieldii</i> (Gray, 1844) (Testudines, Testudinidae).....	37
Дуйсебаева Т.Н. Систематический список амфибий Казахстана: краткая история формирования, современная таксономия, вопросы актуализации.....	71
Дайк Г.Дж., Малахов Д.В. Перспективы изучения меловых позвоночных в Казахстане.....	83
Кидов А.А., Кидова Е.А., Дроздова Л.С., Вяткин Я.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Африн К.А., Иванов А.А. Обзор методик зоокультуры редких и исчезающих земноводных России и сопредельных стран: опыт Тимирязевской академии.....	89
Шестопал А.А., Аманов А., Овезов Т. Обзор современной фауны пресмыкающихся Капканкырского заповедника и сопредельных территорий.....	105
Чирикова М.А. История и итоги изучения ящурок (Sauria, Lacertidae, <i>Eremias</i>) Казахстана.....	127
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ	
Хромов В.А. О находке разноцветной ящурки (<i>Eremias arguta</i>) на гарях в Семипалатинском ленточном бору.....	137
Чирикова М.А. О факте бифуркации хвоста у желтопузика (<i>Pseudopus apodus</i>) в Южном Казахстане.....	141
Шакула В.Ф., Шакула Г.В. Учет численности такырной круглоголовки <i>Phrynocephalus helioscopus cameranoi</i> в Государственном национальном природном парке «Алтын-Эмель».....	145
Список научных трудов Зои Карповны Брушко	151

МАЗМҰНЫ

Алғысөз.....	6
Редактордан.....	7
Ананьева Н.Б. Орта Азия мен Қазақстандағы герпетологиялық зерттеулер: бауырымен жорғалаушыларды зерттеудің қысқаша тарихы, XXI ғасырдағы негізгі жетістіктер мен болашағы...9	
Ахмеденов К. М., Бакиев А. Г. Қазақстан Республикасының Маңғыстау және Атырау облыстарындағы оқжылан <i>Psammophis lineolatus</i> (Brandt, 1838) (Serpentes: Lamprophiidae).....29	
Бондаренко Д.А. Ортаазиялық тасбақаның <i>Agrionemys horsfieldii</i> (Gray, 1844) (Testudines, Testudinidae) таралуын, жүйеленуін және экологиясын зерттеу нәтижелері.....37	
Дуйсебаева Т.Н. Қазақстандағы қосмекенділердің жүйелі тізімі: қысқа қалыптасу тарихы, қазіргі таксономиясы, өзектілендіру мәселелері.....71	
Дайк Г.Дж., Малахов Д.В. Қазақстандағы бор омыртқалыларын зерттеу перспективалары.....83	
Кидов А.А., Кидова Е.А., Дроздова Л.С., Вяткин Я.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Африн К.А., Иванов А.А. Ресейде және оған іргелес елдерде сирек кездесетін және жойылып бара жатқан қосмекенділердің зоокультура әдістеріне шолу: Тимирязев академиясының тәжірибесі.....89	
Шестопал А.А., Аманов А., Овезов Т. Капланкыр қорығы мен іргелес аумақтардағы бауырымен жорғалаушылардың қазіргі фаунасына шолу.....105	
Чирикова М.А. Қазақстандағы кесірттердің зерттеу тарихы мен қорытындылары (Sauria, Lacertidae, <i>Eremias</i>).....127	
ҚЫСҚА ХАБАРЛАМАЛАР	
Хромов В.А. Семей таспа қарағайлы орманының өртенген жерінен табылған түрлі түсті кесірт (<i>Eremias arguta</i>) жайлы.....137	
Чирикова М.А. Оңтүстік Қазақстандағы сарыбауыр кесіртке (<i>Pseudopus apodus</i>) құйрығының бифуркация фактісі туралы.....141	
Шакула В.Ф., Шакула Г.В. «Алтынмел» мемлекеттік ұлттық табиғи паркіндегі тақыр батбатының <i>Phrynocephalus helioscopus cameranoi</i> (Reptilia, Agamidae) санын есепке алу.....145	
Зоя Карповна Брушконың ғылыми еңбектер жарияланымдарының тізімі.....151	

CONTENTS

<i>Preface</i>	6
<i>From the Editor of the issue</i>	7
Ananjeva N.B. Herpetological research in Central Asia and Kazakhstan: A brief history of reptile studies, main achievements and prospects in the 21st century.....	9
Akhmedenov K. M., Bakiev A. G. The Steppe Ribbon Racer <i>Psammophis lineolatus</i> (Brandt, 1838) (Serpentes: Lamprophiidae) in Mangistau and Atyrau oblasts from the Republic of Kazakhstan.....	29
Bondarenko D. A. Results of a long term study on the distribution, taxonomy, and ecology of the Central Asian Tortoise, <i>Agrionemys horsfieldii</i> (Gray, 1844) (Testudines, Testudinidae).....	37
Dujsebayeva T. N. Checklist of the amphibians of Kazakhstan: A short history of study, taxonomy and issues of actualization.....	71
Dyke D. J., Malakhov D. V. Prospects for Cretaceous vertebrate exploration in Kazakhstan.....	83
Kidov A. A., Kidova E. A., Drozdova L. S., Vyatkin Ya. A., Ivolga R. A., Kondratova T. E., Afrin K. A., Ivanov A. A. A review of zooculture methods for studying rare and endangered amphibians from Russia and adjacent countries: The Timiryazev Academy experience.....	89
Shestopal A., Amanov A., Ovezov T. An overview of reptiles from the Kaplankyr Nature Reserve and adjacent territories.....	105
Chirikova M.A. Historical context and results of a study on Racerunners (Sauria, Lacertidae, <i>Eremias</i>) in Kazakhstan.....	127
 BRIEF COMMUNICATIONS	
Khromov V. A. On the occurrence of the Racerunner (<i>Eremias arguta</i>) in scorched places within the Semipalatinsk belt pine forests.....	137
Chirikova M. A. Tail bifurcation in the European Glass Lizard (<i>Pseudopus apodus</i>) in South Kazakhstan.....	141
Shakula V. F., Shakula G. V. Estimating the numbers of the Sunwatcher Toadhead Agama, <i>Phrynocephalus helioscopus cameranoi</i> in the “Altyn-Emel” National Park.....	145
List of the scientific publications of Dr. Zoya K. Brushko	151

ПРЕДИСЛОВИЕ

Народная мудрость гласит: «Новое это хорошо забытое старое». Первый том Трудов созданного в 1943 году Института зоологии Академии наук Казахской ССР (так назывался до 1991§ г. Институт зоологии МОН РК) увидел свет в 1946 году.

Им стала монография А.А. Целищева «Паразитические простейшие Казахстана Т. 1. Тейлерии и тейлериоз крупного рогатого скота» (под ред. Е.Н. Павловского). Второй том (1953 г.) содержал 12 статей и 4 заметки по млекопитающим, птицам, рыбам и насекомым; среди них – капитальная работа А.А. Слудского «Джуты в пустынях Казахстана и влияние их на численность животных», обзор грызунов Павлодарской области (А.В. Афанасьев, А.М. Беляев) и материалы по птицам Таласского Алатау (Л.М. Шульпин) и Западного Алтая (М.А. Кузьмина). Следующие 40 лет (1953-1993) Труды Института публиковались не ежегодно, но иногда по несколько томов в год. За эти годы вышло 45 томов объёмом более 800 учётно-издательских листов. Некоторые из них посвящались отдельным группам животных (млекопитающие, птицы, насекомые и др.), были и «смешанные» выпуски – тематические сборники по промысловым животным, вредителям сельского и лесного хозяйства, экологии наземных позвоночных, паразитам диких животных и т.д.

В «лихие 90-е» выпуск Трудов практически прекратился (только в 2004 г. появились сразу два орнитологических тома – 47-й и 48-й) и одновременно в 1993 году как бы на смену им начал издаваться первый казахстанский зоологический журнал «Selevinia», пилотный выпуск которого был посвящён 50-летию юбилею Института зоологии.

Последние три тома Трудов Института (52, 53, 54) увидевшие свет в 2011 году под названием «Материалы к Кадастру животного мира Алматинской области», представляли собой компилятивные списки животных и уже мало походили на научные труды. Так перестало существовать это непериодическое продолжающееся научное издание.

И вот спустя 10 лет снова подготовлен Первый том Трудов Института зоологии – уже в статусе научного журнала. Это возрождение приветствуют все зоологи не только Казахстана и Средней Азии, но и гораздо более обширного региона стран Содружества Независимых Государств. Примечательно, что том этот посвящён 90-летию юбилею ведущего герпетолога Казахстана Зои Карповны Брушко, внёсшей неоценимый вклад в изучение амфибий и рептилий Казахстана. Вполне естественно, что содержание его герпетологическое. Особо хотелось бы отметить такие капитальные обзорные статьи как «Состояние и перспективы изучения рептилий Центральной Азии» (Н.Б. Ананьева), «Ранние сведения и первое «краткое обозрение» герпетофауны Казахстана (вторая половина XVIII и первая треть XIX ст.)» (Л.Я. Боркин) и «Систематический список амфибий Казахстана: краткая история формирования, современная таксономия, вопросы актуализации» (Т.Н. Дуйсебаева). Но и остальные статьи – о среднеазиатской черепахе, стреле-змее, ящурках и др. – представляют собой большой вклад в наши знания об этих пресмыкающихся на территории Казахстана.

Хочется пожелать новому зоологическому журналу славного и долгого пути, не менее продолжительного, чем у его предтечи, а его авторам – больших успехов в изучении фауны Казахстана, биологии населяющих нашу страну животных, и в решении теоретических и прикладных проблем сохранения и использования животного мира.

*А.Ф. Ковшарь
доктор биологических наук, профессор
сотрудник Института с 1966 по 2017 год*

ОТ РЕДАКТОРА ВЫПУСКА

26–27 марта 2021 года на базе Института зоологии Республики Казахстан в on-line формате на ZOOM-платформе прошла Международная научная конференция «Земноводные и пресмыкающиеся Казахстана и сопредельных территорий», посвящённая 90-летию юбилею известного советского и казахстанского герпетолога Зои Карповны БРУШКО. Организаторами конференции выступили Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан, Зоологический институт Российской академии наук (РАН), Герпетологическое общество им. А.М. Никольского при РАН и Научный совет по изучению биоразнообразия и биологических ресурсов Отделения биологических наук РАН. ресурсов ОБН РАН. Зоя Карповна лично приветствовала участников и благословила открытие форума: «Я очень рада принять участие в этой необычной, хорошо организованной конференции. Рада, что вы все вместе. Я жду интересных выступлений, содержательных докладов, новых показателей, находок... Не волнуйтесь, будьте смелее, говорите о своих достижениях всему миру... Счастливого вам пути!».

С именем З.К. Брушко связано восстановление активных работ в области герпетологии в Казахстане в 1970-е годы и расцвет фаунистического и экологического направлений герпетологических исследований в 1980–2000-е годы. Выпускница Среднеазиатского государственного университета им. В.И. Ленина, талантливая ученица и аспирантка крупнейшего герпетолога Средней Азии Олега Петровича Богданова, Зоя Карповна переехала в Алма-Ату в начале 1970-х годов. В 1975 г. она возглавила герпетологическое направление в Институте зоологии АН КазССР, угасшее за полтора десятилетия до этого.

Главное внимание в своем научном творчестве Зоя Карповна уделяла вопросам географического распространения, экологии и проблемам охраны земноводных и пресмыкающихся, с особым акцентом на редкие и уязвимые виды. Хорошо известны её работы по распространению в Казахстане семиреченского лягушкозуба, центральноазиатской лягушки, среднеазиатской черепахи, стрелы-змеи, обыкновенного щитомордника, выполненные совместно с Р.А. Кубыкиным. Статьи по экологии семиреченского лягушкозуба (частью в соавторстве с С.П. Нарбаевой) и ящериц – гекконов, круглоголовок и ящурок, вошли в золотой фонд классических зоологических работ. В них до деталей рассмотрены вопросы биотопического размещения, суточной и сезонной активности ящериц, оценены размеры их индивидуальных участков, приведены уникальные наблюдения за поведением, т.е. изучены те аспекты жизнедеятельности животных, которые уже много реже, чем в прошлом, привлекают внимание современных исследователей. Очерки по земноводным и пресмыкающимся во всех изданиях Красной книги Казахстана, которых было четыре (1978, 1991, 1996, 2010), включали результаты исследований Зои Карповны. Она – автор и соавтор многих научно-популярных произведений, активный участник работ по экологическому просвещению, постоянный наставник молодых учёных-герпетологов.

Список научных публикаций З.К. Брушко составляет 115 работ, охватывая все основные группы земноводных и пресмыкающихся – хвостатых и бесхвостых амфибий, черепах, ящериц и змей. Итогом изучения ящериц стала монография «Ящерицы пустынь Казахстана» (1995), которая была высоко оценена герпетологическим сообществом и получила всемирное признание. Спустя четверть века после выхода, книга остаётся настольным путеводителем для всех герпетологов, связавших свою деятельность с исследованием ящериц Центральной Азии.

Мы очень рады возможности начать восстановление выпуска Трудов Института зоологии Республики Казахстан с герпетологических материалов, посвященных славному юбилею Зои Карповны Брушко. Именно она поставила казахстанскую герпетологию на высокое место в рейтинге герпетологических школ мира.



Степная агама *Trapelus sanguinolentus* (Pallas, 1814)
Фото: О. Белялов

Герпетологические исследования в Средней Азии и Казахстане: краткая история изучения рептилий, основные достижения и перспективы в XXI веке

Н.Б. Ананьева

Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, г. Санкт-Петербург 199034, Россия;
nananjeva09@gmail.com

Данный обзор посвящен герпетологическим исследованиям в Средней Азии и Казахстане – регионе, который в современной терминологии позиционируется в составе Центральной Азии. Исследования герпетологического разнообразия Средней Азии имеют долгую историю, которая составляет область самостоятельных исследований. В их развитии можно выделить несколько этапов, содержание первого из которых связано с ранними экспедициями в стремлении исследователей вглубь Азии. Начиная с первых академических экспедиций П.С. Палласа и И.И. Лепехина, интерес естествоиспытателей был прикован к этой обширной неисследованной территории. В плеяду замечательных исследователей-энциклопедистов и великих путешественников входили Э.И. Эйхвальд, А.А. Кайзерлинг, В.А. Перовский, А.И. Шренк, Г.С. Карелин, Г.И. Радде, Г.И. Сиверс, Э.А. Эверсманн, О.А. Грим, А.И. Леман, О. Беттгер, В.Д. Аленицын, Н.А. Северцов, М.Н. Богданов, А.П. Федченко, С.Н. Алфераки, П.Ю. Шмидт, Н.А. Зарудный, Л.С. Берг и многие другие. На этом историческом этапе герпетологические исследования часто не были выделены в отдельную научную сферу и проводились в составе комплексных зоологических работ. В двадцатом веке были развернуты широкомасштабные герпетологические исследования, проведена предварительная инвентаризация фауны, описаны многие виды, создан синопсис видового состава, проведен зоогеографический анализ аридных территорий Средней и Центральной Азии. Впервые это было сделано выдающимся герпетологом А.М. Никольским, имя которого носит наше Герпетологическое общество. Подробно рассматривается история исследований в двадцатом веке и современные тренды герпетологической ветви зоологии, которые требуют аналитического осмысления накопленных за предшествующие периоды описательных и сравнительных данных. В настоящее время все более актуальным становится использование в зоологических исследованиях интегративного подхода, включающего в себя результаты изучения структуры разнообразия, модусов видообразования и экогеографических трендов в филогенетическом контексте. По существу, именно интегративный подход с применением молекулярно-генетических методов позволил подойти к решению вопросов, которые ставили в тупик многие поколения герпетологов. Расширяются горизонты сравнительного анализа и в связи с более высокой доступностью для исследователей новых, ранее неизученных территорий. Полученные данные имеют практическое значение при подготовке предложений по выделению охраняемых территорий и оценке природоохранного статуса конкретных видов модельных групп, в том числе, и пресмыкающихся. Приведены примеры интегративных исследований в модельных группах пресмыкающихся (в различных группах черепах и ящериц).

Ключевые слова: пресмыкающиеся, герпетологические исследования, Средняя Азия, Казахстан, история

Предлагаемый обзор посвящен герпетологическим исследованиям в Средней Азии и Казахстане – регионе, который в современной терминологии рассматривается в составе Центральной Азии. Четыре страны (Туркменистан, Узбекистан, Таджикистан, Киргизстан) традиционно включались в Среднюю Азию в географической и исторической русскоязычной научной литературе. Совместно с Казахстаном они охватывает обширную территорию между Каспийским морем на западе и Памиром на востоке, между горами Копетдага и Гиндукуша на юге и низовьями Амударьи и Сырдарьи на севере. В физико-географическом и климатологическом отношении в состав региона входят плато Устюрт, Туранская низменность и частично горы: Копетдаг, Памиро-Алай, Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Саур и Тарбагатай. В географической

и исторической русскоязычной научной литературе за ним укрепилось название Средняя Азия. Взамен ему в начале 1990-х годов вводится новое – Центральная Азия, которое все больше внедряется как в научную литературу, так и в повседневную практику. Зачастую, особенно с начала XXI века, эти названия существуют параллельно, что вносит большую путаницу в понимание конкретного содержания территории, поскольку как Центральная Азия в отечественной науке понималась как территория Казахстана, Алтая, Монголии, Восточного Туркестана, Западного Китая и Тибета. Последний в европейской науке часто носит название «Inner Asia» в отличие от «Central Asia». С точки зрения географической науки Центральная Азия – это гораздо более обширный регион, включающий в себя, помимо Средней Азии и Казахстана, также Монголию, западную часть Китая и Южную Сибирь; такого же мнения придерживается и ЮНЕСКО.

Природа Средней Азии определяется прежде всего засушливостью климата, здесь проходит аридный пояс Евразии. Большая часть территории занята пустынями и полупустынями, выделяются 2 основных пояса: 1) равнинный: равнины Туркмении, Казахстана и Узбекистана и долины Таджикистана и Киргизии с тёплой мягкой субтропической зимой и очень жарким сухим летом и 2) горный: высокогорья Тянь-Шаня и Памиро-Алая в Казахстане, Таджикистане, Киргизии и Узбекистане.

Исследования герпетологического разнообразия Средней Азии имеют долгую историю, которая составляет область самостоятельных исследований. В их развитии можно выделить несколько этапов. Опыт такой периодизации и подробное описание выделенных этапов были осуществлены Г.С. Султановым и Л.А. Персиановой ([Sultanov & Persyanova] 1982). Содержание первого из них связано с первыми экспедициями в стремлении исследователей вглубь Азии. Начиная с первых академических экспедиций П.С. Палласа и И.И. Лепехина, интерес естествоиспытателей был прикован к этой обширной неисследованной территории. В плеяду замечательных исследователей-энциклопедистов и великих путешественников входили Э.И. Эйхвальд, А.А. Кайзерлинг, В.А. Перовский, А.И. Шренк, Г.С. Карелин, Г.И. Радде, Г.И. Сиверс, Э.А. Эверсманн, О.А. Грим, А.И. Леман, О. Беттгер, В.Д. Аленицын, Н.А. Северцов, М.Н. Богданов, А.П. Федченко, С.Н. Алфераки, П.Ю. Шмидт, Н.А. Зарудный, Л.С. Берг и многие другие. На этом историческом этапе герпетологические исследования часто не были выделены в отдельную научную сферу и проводились в составе комплексных зоологических работ. Во время своих знаменитых путешествий в 1876 году Пржевальский предпринял поход из Кульджи на реку Или, через Тянь-Шань и реку Тарим к озеру Лоб-Нор. В 1879 году он выступил из города Зайсан в третье путешествие во главе отряда из 13 человек. Наконец, возвращаясь после своего успешного четвертого путешествия, его отряд прошел через Цайдам к Лоб-Нору и в 1886 году остановился в городе Каракол (Пржевальск). В этом же городе Пржевальский скончался в 1888 году, не осуществив свое пятое путешествие. Отдавая дань уважения вкладу своих предшественников, авторы обобщающих монографий о герпетологической фауны различных территорий внутри Средней Азии второй половины двадцатого века публиковали исторические обзоры этих исследований в Казахстане (Параскив [Paraskiv] 1956), Таджикистане (Чернов [Chernov] 1959, Саид-Алиев [Said-Aliyev] 1979), Киргизии (Яковлева [Yakovleva] 1964), Узбекистана (Богданов [Bogdanov] 1960), Туркмении (Богданов [Bogdanov] 1962), равнинного (Шаммаков [Shammakov] 1981), и горного (Атаев [Atayev] 1985) Туркменистана, а также северного Таджикистана (Сатторов [Sattorov] 1993). Важным этапом в познании заурофауны Казахстана была публикация монография З.К. Брушко ([Brushko] 1995). Специальный труд был посвящен подробному описанию истории зоологических исследований в Средней Азии с 1820 до 1975 гг. (Султанов, Персианова [Sultanov & Persyanova] (1982). В этой важной для понимания содержания и логики развития герпетологии в Средней Азии монографии произведен опыт периодизации исследований: в дореволюционное время авторы выделяют три периода, связывая их с именами выдающихся исследователей Средней Азии (первый период: Эверсманн и Карелин – 1820–1857 гг.), второй (Н.А. Северцов – 1857–1884) и третий (Н.А. Зарудный – 1884–1919 гг.) В процессе развития зоологических исследований в советское время авторы выделили первый период до Великой Отечественной войны (экологическая школа

Д.Н. Кашкарова – 1920–1941 гг.), второй военный (Великая Отечественная война – 1941–1945 гг.), и третий послевоенный, где подробно описаны важнейшие достижения зоологической науки и, в том числе герпетологии, с 1945 по 1975 гг. Каждый этап содержательно наполнен важной для истории науки информацией, в которой герпетологическим исследованиям и достижениям конкретных исследователей уделено достойное место.

В двадцатом веке были развернуты широкомасштабные герпетологические исследования, проведена предварительная инвентаризация фауны, описаны многие виды, создан синопсис видового состава, проведен зоогеографический анализ аридных территорий Средней и Центральной Азии. Впервые это было сделано выдающимся герпетологом А.М. Никольским ([Nikolsky] 1905, 1915, 1916), имя которого носит наше Герпетологическое общество при РАН.

В тридцатые годы во всех республиках Средней Азии и Казахстана были созданы филиалы Академии Наук. Это было не столько формальным организационным моментом, сколько началом комплексных научных исследований. Наиболее ярким примером можно назвать организацию Таджикской комплексной экспедиции 1932 г. В последующие 1933–1937 гг. она продолжала работу как небывалого масштаба (Лукницкий [Luknitsky] 1955) Таджикско-Памирская экспедиция, история которой незаслуженно забыта. В 1931 г. научная общественность СССР обосновала необходимость организации комплексной научной экспедиции, действующей по единому плану, в которой приняли бы участие специалисты разных научных специальностей. Целью такой экспедиции должно было стать разностороннее исследование естественных ресурсов Таджикистана. Таджикская комплексная экспедиция была организована по решению Совнаркома и Президиума Академии наук. Ее подготовкой руководил научный совет под председательством академика Александра Евгеньевича Ферсмана (1883–1945). В совет входили ученые с мировым именем, вдохновленные масштабом исследований в интереснейшей и мало исследованной части Средней Азии. Среди них были генетик Николай Иванович Вавилов (1887–1943) и геолог Дмитрий Васильевич Наливкин (1889–1982). Паразитологическую группу возглавлял Евгений Никанорович Павловский (1884–1965) – академик и президент Географического общества СССР, основатель Тропического института в Таджикистане, легендарный директор Зоологического института АН СССР в период 1942–1962 гг. С 1937 г. по 1946 г. Павловский был директором Таджикской базы АН СССР, а с 1933 г. по 1951 г. – заведующим сектором зоологии и паразитологии этой базы. В статье, посвященной 85-летию экспедиции, в 2017 г. историк Г. Шерматов ([Shermatov] 2017) признает, что никогда до 1932 г. и никогда после 1937 г. в Таджикистане не проводилось столь масштабных научных исследований по изучению природных богатств страны, ее флоры и фауны, климатических условий, истории материальной и духовной культуры. Известный герпетолог и заведующий отделением герпетологии Зоологического института Сергей Александрович Чернов начал многолетнее изучение пресмыкающихся именно в этой экспедиции (Ананьева, Доронин [Ananjeva & Doronin] 2020). Паразитологический отряд начал свою работу в 1932 г., развернув широкую научную работу по изучению переносчиков малярии, клещевого возвратного тифа, лейшманиоза и лихорадки папатачи, эколого-фаунистические исследования по млекопитающим и по гельминтофауне человека и животных, а также санитарно-гигиеническое обследование основных пунктов маршрута.

Любопытен «герпетологический» эпизод, которые показывает, как пересекаются судьбы. Он связан с кратковременным участием в том же паразитологическом отряде Таджикской экспедиции (но несколько ранее – в 1932 г.) двадцатилетнего Льва Николаевича Гумилева (1912–1992), выдающегося археолога, востоковеда и географа, историка, этнолога и философа, создателя пассионарной теории этногенеза. В отряд его привел Павел Николаевич Лукницкий (1900–1973) – автор многочисленных книг, пьес, газетных корреспонденций о Таджикистане, участник Памирских экспедиций 1930–1934 гг., ученый секретарь Таджикско-Памирской экспедиции в 1932–1934 гг. Из интервью Гумилева 1987 г.: *«меня устроили в экспедицию в Таджикистан. Но дело в том, что мой новый начальник экспедиции – очень жесткий латыш – занимался гельминтологией, т.е. из животнов лягушек извлекал глистов. Мне это мало нравилось, это было не в моем вкусе, а*

самое главное – я провинился тем, что, ловя лягушек (это была моя обязанность), я пощадил жабу, которая произвела на меня исключительно хорошее впечатление, и не принес ее на растерзание. За это был выгнан из экспедиции, но устроился там малярным разведчиком и целых 11 месяцев жил в Таджикистане, изучая таджикский язык. Научился я говорить там довольно бодро, бегло, это мне принесло потом большую пользу» (Беляков [Belyakov] 2013: 40).

В послевоенный период (несколько ранее в Узбекистане) филиалы Академии Наук СССР были преобразованы в самостоятельные Академии Наук союзных республик (в 1943 г. – в Узбекистане, в 1946 г. – в Казахстане, в 1951 г. – в Таджикистане и в Туркменистане, в 1954 г. – в Киргизстане), в которых работали институты зоологии (зоологии и паразитологии – в Таджикистане и Узбекистане), сформировавшие высокопрофессиональные научные коллективы и воспитавшие выдающихся герпетологи. Я считаю своим долгом вспомнить замечательных исследователей, без которых невозможно было бы развитие герпетологических исследований Средней Азии. Вклад этих зоологов неоценим и остается важным источником знаний и в настоящее время. Среди них мои старшие коллеги и друзья, вместе с которыми пройдены долгие маршруты в горах и пустынях, и это была неоценимая жизненная и профессиональная школа. Вот их далеко не полный список: Н.В. Шибанов (1903–1960), Т.З. Захидов (1906–1981), А.М. Андрушко (1906–1981), К.И. Исакова (1912–2002), К.П. Параскив (1914–1959), А.К. Рустамов (1917–2005), С.А. Саид-Алиев (1917–1983), О.П. Богданов (1925–2007), И.Д. Яковлева (1927–1970), Ч.А. Атаев (1936–2008), С.М. Шаммаков (1933–2021), Р.А. Кубыкин (1937–2001), В.К. Еремченко (1949–2014), Ю.А. Чикин (1951–2014), А.С. Нуриджанов (1960–2014) и многие другие. Большинство из них всю свою жизнь работали в Средней Азии и были непревзойденными знатоками ее природы.

Зоологический институт АН СССР в своей исследовательской деятельности был неразрывно связан со Средней Азией, начиная с упомянутой выше Таджикско-Памирской экспедиции. Ученик А.М. Никольского, заведующий отделением герпетологии ЗИН АН СССР в 1931–1962 гг., Сергей Александрович Чернов провел в Таджикистане весь период эвакуации из блокадного Ленинграда (1942–1944). В своей докторской диссертации (Чернов [Chernov] 1949), а затем в монографии (Чернов [Chernov] 1959) ученый внес существенный вклад в систематику сложных групп, составляющих ядро герпетофауны аридного пояса Евразии, таких как *Phrynocephalus*, *Eremias*, *Eryx*, *Gloydus* (*Ancistrodon* в монографии Чернова, 1959) и комплекса форм степной гадюки, рассматриваемой на тот момент как *Vipera ursinii*. Он одним из первых обсуждал экоморфологические паттерны, в которых важное значение имеет анализ корреляций особенностей структуры фоллидоза пальцев круглоголовки и особенностей субстрата, на котором они обитают. Специальные главы посвящены происхождению современной герпетологической фауны Средней Азии. Чернов дал исчерпывающий анализ истории вопроса и представил свою точку зрения, согласно которой герпетофауна Средней и Центральной Азии – дочерние участки некогда единой области. Это противоречило взглядам его учителя – А.М. Никольского, развившего концепцию М.А. Мензбира ([Menzbier] 1914) о молодом послеледниковом происхождении Арало-Каспийских пустынь и древнем (эоценовом) – пустынь Центральной Азии (Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 1997).

Кроме названных выше монографий по фауне различных стран и регионов Средней Азии, основы современных представлений о ключевых группах ящериц этой фауны были заложены в монографиях Н.Н. Щербака ([Szczerbak] 1974, 1993), Н.Н. Щербака и М.Л. Голубева ([Szczerbak & Golubev] 1986), В.К. Еремченко и Н.Н. Щербака ([Eremchenko & Szczerbak] 1984), В.К. Еремченко с коллегами ([Eremchenko et al.] 1992). Эти знания послужили прочным фундаментом последующего прогресса.

Отдельно важно остановиться на оригинальной морфологической школе, созданной блестящим учеником профессора Б.А. Домбровского, Маратом Ельтоковичем Дильмухамедовым, с которым мне посчастливилось работать в области изучения покровов рептилий (Дуйсебаева и др. [Dujsebajeva et al.] 2020). Эти исследования успешно продолжает Татьяна Николаевна Дуйсебаева и ее ученики.

Замечательной площадкой для обсуждения результатов исследований служили Всесоюзные герпетологические конференции (Рис. 1), две из которых были проведены в республиках Средней Азии, в Ашхабаде (Рис. 2) в 1981 г. и в Ташкенте (Рис. 3) в 1985 г. Опубликованные по материалам докладов на этих конференциях сборники отражают весь спектр проводимых в тот период исследований, включая практически сведенные до минимума в настоящее время работы по токсикологии и токсинологии, которые возглавляли З. Баркаган (Барнаул) и Я.Д. Давлятов (Ташкент) (сайт Герпетологического общества им. А.М. Никольского <https://www.zin.ru/societies/nhs/publications.html>).



Рис. 1. Участники IV Всесоюзной герпетологической конференции на парадной лестнице в здании Президиума Ленинградского научного центра АН СССР. Первый ряд (слева направо): З.С. Баркаган, А.М. Андрушко, И.С. Даревский, Н.Б. Ананьева и М.Ф. Тertyshnikov. Ленинград, СССР. 3 февраля 1977 г.

Fig. 1. Participants in the fourth All-Union Herpetological conference, Leningrad. First row: Z.S. Barkagan, A.M. Andrushko, I.S. Darevsky, N.B. Ananjeva, M.F. Tertyshnikov on the main staircase in the building of Presidium of Leningrad scientific center of USSR Academy of Sciences. Leningrad, USSR. February 3, 1977.



Рис. 2. Участники IV Всесоюзной герпетологической конференции. Ашхабад, СССР. 21 сентября 1981 г.
Fig. 2. Participants of the fifth All-Union Herpetological Conference. Ashkhabad, USSR. September 21, 1981.



Рис. 3. Участники VI Всесоюзной герпетологической конференции. Первый ряд (сидят слева направо):
 Ф.Д. Даниелян, ?, Н.Н. Щербак, Н.В. Ананьева, И.С. Даревский, Г.П. Лукина, Л.А. Куприянова и Т.Я. Ядгаров.
 Ташкент, СССР. 20 сентября 1985.

Fig. 3. Participants of the sixth All-Union Herpetological Conference. The first rank (sitting left to right):
 F.D. Danielyan, ?, N.N. Szczerbak, N.B. Ananjeva, I.S. Darevsky, G.P. Lukina, L.A. Kupriyanova and T.Ya. Yadgarov.
 Tashkent, USSR. September 20, 1985

Важность проведенных в этот период исследований для современных зоологов подтверждается созданием мемориальных сборников, в которых опубликованы результаты, полученные уже в новейшее время: памяти К.П. Параскива (Дуйсебаева [Dujsebajeva] 2010) и памяти А.К. Рустамова (Ананьева [Ananjeva] 2018), включающих среди прочих также специальную статью, посвященную подробному обзору герпетологических исследований в Казахстане (Брушко, Дуйсебаева [Brushko & Dujsebajeva] 2010).

Следующий этап был связан с открывшимися возможностями организации международных экспедиций и конференций, а также участия в международных проектах. В этот период были собраны обширные материалы для анализа ключевых групп рептилий региона на новом, современном этапе зоологических исследований. Первая ласточка опыта международных совещаний для многих герпетологов старших поколений – конференция герпетологов социалистических стран в Будапеште в 1981 году (Рис. 4), на которой выступали и герпетологи из Казахстана (З.К. Брушко) и Туркменистана (С.М. Шаммаков). Отдельного упоминания заслуживают масштабные международные экспедиции, которые были проведены в девяностые годы прошлого века в Туркменистане и Казахстане совместно с герпетологами университета Беркли, США (1988, 1992), Гетеборгского университета, Швеция (1993), Цюрихского университета, Швейцария (1994), Еврейского университета в Иерусалиме, Израиль (1995). В них участвовали Н.Б. Ананьева, Т.Н. Дуйсебаева, Н.Л. Орлов, Б.С. Туниев, А.А. Иогансен, Ю.Г. Каверкин. В этот же период результаты многоплановых исследований биоразнообразия герпетофауны Средней Азии были успешно доложены в 1989 г. на Первом Всемирном герпетологическом конгрессе в Кентербери, Великобритания и в 1992 на Первой Азиатской герпетологической конференции в Хуаньшань сити, КНР). Следующие, второй и третий конференции Азиатского герпетологического общества (Азиатские герпетологические конференции) были организованы в 1995 г. в Туркменистане (Ашхабад) (Рис. 5) и в 1998 г. в Казахстане (Алматы).

Интересный и перспективный, но, к сожалению, не полностью реализованный проект широкомасштабных герпетологических исследований в Средней Азии и Казахстане природоохранной лаборатории «Варан» под руководством А.Ю. Целлариуса и В.А. Черлина объединил усилия группы специалистов в области систематики и экологии преимущественно пресмыкающихся, что обеспечило значительные успехи в области термобиологии аридных рептилий и комплексного изучения уникального вида среднеазиатских пустынь – серого варана. Часть результатов этих исследований опубликована в первом выпуске запланированного периодического издания «Герпетологические исследования» (Черлин, Целлариус [Cherlin & Tselarius] 1991).

Развитие науки в современный период требует аналитического осмысления накопленных за предшествующие периоды описательных и сравнительных данных. В настоящее время все более актуальным становится использование в зоологических исследованиях интегративного подхода, включающего в себя результаты изучения структуры разнообразия, модусов видообразования и экогеографических трендов в филогенетическом контексте. Это обусловлено бурным развитием новых методов морфологического, молекулярно-генетического анализа и ГИС-технологий, широко внедряющихся в экологию, систематику и зоогеографию. В исследованиях этих групп органично определяются решения иерархически соподчиненных задач выяснения статуса и взаимоотношений групп разного таксономического уровня, от самого высокого (филогения семейств) до родственных взаимоотношений внутри некоторых надвидовых комплексов (superspecies), а также анализ морфологических и экологических параллелизмов в их эволюции. До недавнего времени оставались слабо изученными сравнительные паттерны формирования фауны Средней Азии, Казахстана и сопредельных территорий, важные для понимания структуры и формирования герпетологического разнообразия аридного пояса Евразии. Однако в первые десятилетия XXI века усилиями новых поколений герпетологов были получены принципиально новые результаты на современном уровне зоологических исследований. Один из первых опытов параллельного филогенетического и экоморфологического изучения агамовых ящериц (Clemann et al., 2008; Melville et al., 2009; Smirina & Ananjeva, 2017) был также и примером успешного анализа результатов международных экспедиций в Узбекистан (2003) и Казахстан (2006).



Рис. 4. Участники Первой герпетологической конференции социалистических стран: 1. Я. Шимура; 2. Мадам Гаск; 3. Н.Б. Ананьева; 4. Л.А. Куприянова; 5. Г.П. Лукина; 6. З.К. Брушко; 7. В. Бёме; 8. З. Шпинар; 9. К Ганс; 10. И.С. Даревский; 11. А.М Алекперов; 12. Л.П. Татаринов; 13. Л. Бергер; 14. К. Адлер; 15. В.П. Шарпило; 16. Ж.П. Гаск; 17. Фрау Петерс; 18. Г. Петерс; 19. М. Жаниш; 20. С.М Шаммаков; 21. В.М. Макеев; 22. З. Рочек; 23. Н.Н. Щербак; 24. Й. Эйзельт; 25. Ч.Д. Клавер; 26. М. Ходрова; 27. В.-Е. Энгельманн; 28. Г. Холло; 29. М. Фишер; 30. Фрау Фрайтаг; 31. Г.Е. Фрайтаг; 32. С. Муди; 33. З. Корсош; 34. Р. Гюнтер; 35. Миссис Дели; 36. М. Комей; 37. Э. Крамер; 38. К. Клеммер; 39. Г. Эрдели; 40. О.Г. Дели; 41. А. Таборский. Будапешт, Венгрия. 25 августа 1981 г. (из: Adler, 1982: 6).

Fig. 4. Participants of the First Herpetological Conference of Socialist Countries: 1. J.M Szytura; 2. Mrs. Gasc; 3. N.B. Ananjeva; 4. L.A. Kiriyanova; 5. G.P. Lukina; 6. Z.K. Brnshko; 7. W. Böhme; 8. Zd. Spinar; 9. C. Gans; 10. I.S. Darevsky; 11. A.M. Alekperov; 12. L.P. Tatarinov; 13. L. Berger; 14. K. Adler; 15. V.P. Sharpilo; 16. J.P. Gasc; 17. Mrs. Peters; 18. G. Peters; 19. M. Janisch; 20. S.M. Shammakov; 21. V.M. Makeev; 22. Zb. Rocek; 23. N.N. Szezerbak; 24. J. Eiselt; 25. Ch. J. Klaver; 26. M. Hodrava; 27. W.-E. Engelmann; 28. G. Hollo; 29. M. Fischer; 30. Mrs. Freytag; 31. G.E. Freytag; 32. S.M. Moody; 33. Z. Korsos; 34. R. Günther; 35. Mrs. Dely; 36. M. Komyei; 37. E. Kramer; 38. K.Klemmer; 39. G. Erdelyi; 40. O.Gy. Dely; 41. A. Taborski. Budapest, Hungary. August 25, 1981 (from: Adler, 1982: 6).

Расширяются горизонты сравнительного анализа и в связи с более высокой доступностью для исследователей новых, ранее неизученных территорий. Объем настоящей статьи позволяет остановиться лишь на нескольких примерах таких интегративных исследований в модельных группах пресмыкающихся, а именно в различных группах черепах и ящериц. Черепахи рода *Agrionemys*, известные под названиями степная, или сухопутная черепаха *A. horsfieldii* относятся к семейству Сухопутных черепах (Testudinidae) и рассматриваются в глобальной базе IUCN (Международного Союза Охраны Природы) в категории «Находятся в уязвимом положении»



Рис. 5. Ашхабад 1995. Участники Второй Азиатской герпетологической конференции. Ашхабад, Туркменистан, сентябрь 1995.

Fig. 5. Participants of the Second Asian Herpetological Meeting. Ashkhabad, Turkmenistan. September 1995.

(уязвимые виды) (*Vulnerable species, VU*), то есть имеют охранный статус, присваиваемый биологическим видам, которые находятся под риском вымирания. Общеизвестно, что они нуждаются в мониторинге численности и темпа размножения, а также в мерах, способствующих сохранению их среды обитания. Такие исследования, которые в Казахстане в течение многих лет возглавляла З.К. Брушко, успешно развернуты под руководством известного специалиста по аридной герпетофауне и эксперта по изучению среднеазиатской черепахи Д.А. Бондаренко (Васильев и др. [Vassyljev et al.] 2008; Нуриджанов и др. [Nurijanov et al.] 2016; Чхиквадзе [Chkhikvadze et al.] 2010; Бондаренко, Дуйсебаева [Bondarenko & Dujsebajeva] 2012; Бондаренко [Bondarenko] 2013; Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2006, 2017, 2019) и другие.

Особое внимание исследователей сосредоточено на сложных комплексах видов, представляющих ядро аридной герпетофауны, а также на широкоареальных видах, многие из которых в настоящее время рассматриваются как комплексы криптических видов. Чешуйчатые пресмыкающиеся (более 10000 видов ящериц, змей и амфисбен), наряду с воробьинообразными птицами (более 5500 видов), рассматриваются авторами гипотезы об эволюционной диверсификации клад (Ricklefs et al., 2007) как две доминирующие группы современной фауны наземных позвоночных. В структуре биоразнообразия аридной фауны именно ящерицы играют важную роль в силу относительно высокой численности и плотности популяций. Такие исследования с учетом особенностей их морфологии, экологической специализации, поведения и географического распределения предполагают создание и тестирование биогеографических гипотез, построение деревьев, отражающих филогенетические взаимоотношения и модусы видообразования с использованием комплекса современных и классических зоологических методов. Полученные данные (включая таковые по генетической структуре популяций редких и исчезающих видов ящериц, змей и наземных черепах) будут направлены на разработку теоретических основ охраны герпетофауны регионов, включенных в список приоритетных охраняемых регионов планеты. Они также позволят представить картину эволюционной диверсификации клад различных групп рептилий, дисперсии и/или фрагментации в процессе формирования их ареалов, выявить центры разнообразия для подготовки предложений по выделению охраняемых территорий.

Наиболее наглядны результаты современных исследований гекконообразных (Gekkota: Gekkonidae, Sphaerodactylidae), агамовых (Agamidae) и настоящих (Lacertidae) ящериц. Результаты интегративного морфологического и молекулярно-генетического (аллозимный анализ, анализ митохондриальной ДНК) изучения палеарктических гекконов *Cyrtodactylus*, *Mediodactylus* и *Tenuidactylus* (Gekkonidae) привели к подтверждению их монофилии и самостоятельного родового статуса, а также выявлению таксономического разнообразия внутри этих родов (Macey et al., 2000; Назаров, Поярков [Nazarov & Poyarkov] 2013), в том числе, на территории Средней Азии.

Один из наиболее ярких примеров целостного модельного исследования – серия статей международных коллективов герпетологов, посвященный филогении и биогеографии круглопалых гекконов – рода сцинковых гекконов (*Teratoscincus*). Он включает 9 видов эндемиков пустынь Средней Азии, Казахстана, Монголии, Китая, Ирана, Афганистана, Пакистана, восточной части Аравийского полуострова (Катар, Оман, Объединённые Арабские Эмираты). Эти гекконы стали одной из первых среди пресмыкающихся аридного пояса групп рептилий Евразии, в интегративном изучении которых были использованы методы аллозимного анализа (nuclear-encoded allozyme loci) (Macey et al., 1997), а несколько позднее – методы анализа митохондриального и ядерного генома (Macey et al., 1997, 1999, 2005; Nazarov et al., 2017; Tamar et al., 2021).

Значительные успехи достигнуты в изучении групп, считающихся наиболее проблематичными и сложными в таксономическом отношении среди ящериц Палеарктики, агамовых ящериц – круглоголовок рода *Phrynocephalus* и настоящих ящериц рода *Eremias* (Чернов [Chernov] 1959; Щербак [Szczerbak] 1974; Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 1997; Varabanov & Ananjeva, 2007); Дунаев [Dunayev] 2008, 2009; Macey et al., 2018; Solovyeva et al., 2018). По существу, именно интегративный подход с применением молекулярно-генетических методов позволил подойти к решению вопросов, которые ставили в тупик многие поколения герпетологов. Не имея возможности подробно останавливаться на длительной истории изучения этих групп, хочу обратить внимание на показательный факт публикации в 2018 году двух монографических статей, в которых суммированы полученные международными коллективами исследователей за последние три десятилетия интегративные данные морфологического, аллозимного анализа, анализа митохондриальной и ядерной ДНК. В одной из них (Macey et al., 2018) подведены итоги комплексной ревизии современных представлений о филогенетических взаимоотношениях и экогеографических трендах более 30 видов круглоголовок на основе детального анализа: (1) митохондриальной ДНК (ND1, tRNAGln, tRNAIle, tRNAMet, ND2, tRNATrp, tRNAAla, tRNAAsn, tRNACys, tRNATyr, COI) (1595 последовательностей, из них 839 информативных), (2) ядерной ДНК RAG-1 DNA (2760 последовательностей, из них 342 информативных), and и (3) 25 информативных аллозимных локусов с 213 аллелями (107 информативных, кодированных по принципу наличие/отсутствие). На основе полученных данных высказано утверждение о том, что биогеографические паттерны отражают линии разломов древних тектонических плит в Азии, дополненными более поздними индийскими и арабскими столкновениями плит Аравии и Индийского субконтинента, подтверждена гипотеза происхождения рода в Юго-Западной Азии. Цель исследования Соловьевой с соавторами (Solovyeva et al., 2018) – выявить, каким образом изменения окружающей среды и, в частности, климатические факторы в прошлом повлияли на эволюционную и биогеографическую историю ящериц рода *Phrynocephalus*. Анализ морфологических, экологических и молекулярных данных о 33 видах круглоголовок (4 гена мт ДНК (COI, ND2, ND4, *cytb* и 4 ядерных гена (RAG1, BDNF, AKAP9, NKTR) дает основания для реконструкции биогеографического сценария, Авторы выдвинули предположение об интрогрессии мтДНК в результате древней гибридизации для интерпретации полученных результатов. Род *Phrynocephalus* возник в позднем олигоцене (26,9 млн лет назад) и был диверсифицирован в течение среднего миоцена (14,8–13,5 млн лет), при этом миниатюризация размеров тела, вероятно, происходила на ранних этапах эволюции *Phrynocephalus*. В этой работе подчеркивается роль прогрессирующей аридизации в позднем миоцене и вероятных климатических колебаний плио-плейстоцена в эволюционной истории этих аридных ящериц. Оба исследования подтверждают гипотезу о предковом песчаном типе субстрата для этих агамовых ящериц.

Еще один важный пример успешного решения дискуссионных проблем таксономии и филогении в модельной группе аридных ящериц – результаты многолетних исследований В.Ф. Орловой с группой коллег из РФ, Казахстана и Монголии ящериц рода *Eremias*. Интересные новые выводы были получены на примере исследований одного из самых широкоареальных видов ящериц, *E. arguta* (Poyarkov et al., 2014) с ареалом от Румынии на западе до Джунгарской Гоби и Монголии на востоке. Разграничение подвидов было чрезвычайно проблематичным из-за морфологической изменчивости классических признаков, а анализ митохондриальной ДНК позволил провести ревизию подвидовой структуры и выделить шесть основных филогенетических линий. Для таксономических выводов важны данные о вхождении популяций, относимых к *E. a. potanini*, в кладу, представляющую номинативный подвид *E. a. arguta*. В то же время популяции из долины реки Или формируют самостоятельную линию, сестринскую по отношению к другим линиям внутри вида *E. arguta* и, вероятно, представляющую неописанный самостоятельный таксон.

Опубликованы результаты интегративного (морфологический и молекулярно-генетический) анализа (Orlova et al., 2017) разнообразия сложного в таксономическом отношении комплекса «*E. multiocellata*—*E. przewalskii*», эндемичного для Центральной Азии и распространенного в северном Китае, Монголии, пограничных районах южной Сибири (республика Тыва, РФ), Казахстане и в восточном Киргизстане (Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 1997; Дуйсебаева и др. [Dujsebayaeva et al.] 2018). Это исследование позволило определить таксономический статус и распространение видов и подвидов этого комплекса и описать новый вид *Eremias dzungarica* Orlova, Poyarkov, Chirikova, Nazarov, Munkhbaatar, Munkhbayar et Terbish, 2017.

Названные публикации далеко не исчерпывают всего разнообразия проводимых в настоящее время исследований герпетологического разнообразия Средней и Центральной Азии, которые становятся особенно масштабными и перспективными в результате создания международных коллективов, что особенно наглядно демонстрирует сотрудничество с герпетологами Ирана, Китая и Монголии. Приобретает все большее значение исследование исторических коллекций, что становится возможным благодаря коллекционным базам данных, которые позволяют оперативно и эффективно работать с различными частями коллекций, например, исследовать «золотой фонд» коллекции Зоологического института (Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 2020), а именно, сборы XIX века первопроходцев-исследователей Центральной Азии Н.М. Пржевальского, П.К. Козлова, В.И. Роборовского и зоолога и путешественника Н.А. Зарудного из Ирана (Ananjeva et al., 2020), среди которых сотни типовых экземпляров рептилий. Исследования коллекций получили новый импульс и благодаря прогрессу методов выделения деградированной ДНК, который делает возможным генетический анализ митохондриальной и ядерной ДНК образцов с типовой территории или в идеале самих типовых экземпляров (Parham et al., 2012) и, таким, образом, получение генетической информации о таксоне.

При накопленном объеме знаний о герпетологическом биоразнообразии будут перспективными экологические исследования на новом методическом уровне и с использованием ГИС-технологий, а также в области экоморфологии. Актуально развитие методов экоморфологических исследований и идентификации эволюционных стратегий из больших наборов биологических признаков (способ размножения, размер и частота кладок, тип охотничьей стратегии, темпы роста, продолжительность жизни, микробиотопическое распределение и т.д.), с использованием ранее полученных филогенетических представлений как источников значимой исторической и экологической информации. Многомерные методы для создания и анализа пространственных моделей на основе анализа комбинаций биологических признаков эффективно раскрывают положение исследуемых структур и их комбинаций по отношению к различным топологиям филогенетических деревьев с использованием эмпирических данных и успешно реализуется в пакете Aderphylo доступного статистического программного обеспечения R. В настоящее время успешно развиваются методы анализа факторов, определяющих биогеографические паттерны и прогнозирование структуры биоразнообразия рептилий и их

ареалов в прошлом, настоящем и будущем, и моделирования экологических ниш, что эффективно также и при анализе рисков биологических инвазий и выработки природоохранных стратегий. До настоящего времени эти вопросы остаются не изученными по отношению к большинству групп рептилий региона, что будет возможно только на основании масштабных экологических исследований.



Рис. 6. Участники международного рабочего семинара Комиссии по выживанию видов Всемирного союза охраны природы (оценка биоразнообразия рептилий Центральной Азии). Первый ряд слева направо: Т.Н. Дусейбаева, Л.К. Иогансен, Моника Бём, Филип Боулз, Н.Б. Ананьева; второй ряд: А.А. Острошатов, М.А. Чирикова, И.В. Доронин, А.Н. Гнетнева, В.Ф. Орлова, Н.Л. Орлов; третий ряд: А.В. Барабанов, Л.Я. Боркин, Т.С. Сатторов, Х. Тербиш, Р.А. Назаров, Д. Мельников; четвертый ряд: Е.А. Голынский, Тед Папенфус, М. Мунхбаатар, А.А. Шестопал, Х. Мунхбаяр, Э.А. Рустамов, Д.А. Нуриджанов, К.Д. Мильто. Санкт-Петербург, Россия, 6 апреля 2016 г.

Fig. 6. Participants of the workshop of the Species Survival Commission Specialist Group, the International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (Global Assessment of Reptiles of Central Asia). First row from left to right: T.N. Dujsibayeva, L.K. Johansen, Monika Böhm, Philip Bowles, N.B. Ananjeva; second row: A.A. Ostroshabov, M.A. Chirikova, I.V. Doronin, A.N. Gnetneva, V.F. Orlova, N.L. Orlov; third row: A.V. Barabanov, L.Ya. Borkin, T.S. Sattorov, H. Terbish, R.A. Nazarov, D. Melnikov; fourth row: E.A. Golynsky, Ted Papenfuss, M. Munkhbaatar, A.A. Shestopal, H. Munkhbayar, E.A. Rustamov, D.A. Nuridjanov, K.D. Milto. Saint Petersburg, Russia, April 6, 2016.

В настоящее время все более актуальным становится важный практический аспект герпетологических исследований – разработка и реализация природоохранных стратегий. Итоги таких разработок были подведены в ходе Международного рабочего семинара Комиссии по выживанию видов по оценке биоразнообразия рептилий Центральной Азии, который состоялся 4–8 апреля 2016 г. в Санкт-Петербурге на базе Зоологического института РАН (Ананьева,

Доронин [Ananjeva & Doronin] 2016). В его работе приняли участие 25 исследователей-экспертов, представляющих научно-исследовательские организации Казахстана, Монголии, России, Таджикистана, Туркменистана и Узбекистана (Рис. 6, 7), которые суммировали накопленные данные совместно с кураторами программы из Великобритании, Моники Бём (Monika Bohm, Institute of Zoology, Zoological Society, London, United Kingdom) и США, Филипа Боулза (Philip Bowles, Biodiversity Assessment Unit, Conservation International, Arlington, USA). К этому семинару была организована библиографическая выставка, посвященная изучению герпетофауны Средней Азии и Монголии. На выставке особое внимание было уделено публикациям известных советских зоологов Олега Павловича Богданова, Николая Николаевича Щербака, Чары Атаевича Атаева, Сахата Мурадovichа Шаммакова и др.



Рис. 7. Работа по анализу данных по оценке биоразнообразия рептилий Центральной Азии во время международного рабочего семинара Комиссии по выживанию видов Всемирного союза охраны природы. Слева направо: Тед Папенфус, М. Чирикова, Филип Боулз, Т.Н. Дуйсебаева, М. Мунхбаатар, Р. Назаров. Санкт-Петербург, Россия. 5 апреля 2016 г.

Fig. 7. Work on the analysis of data on the assessment of biodiversity of reptiles in Central Asia during the international workshop of the Commission on Species Survival of the World Conservation Union. From left to right: T. Papenfuss, M. Chirikova, Ph. Bowles, T.N. Dujsebayeva, M. Munkhbaatar, R. Nazarov. Saint Petersburg, Russia. April 5, 2016.

Таким образом была практически реализована возможность практического применения собранной информации в оценке природоохранного статуса конкретных видов, пресмыкающихся во всемирной базе МСОП (<https://www.iucnredlist.org/>).

Благодарности. Автор выражают глубокую признательность организаторам Международной конференции «Земноводные и пресмыкающиеся Казахстана и сопредельных территорий», посвященной 90-летию юбилею советского и казахстанского герпетолога Зои Карповны Брушко, и И.В. Доронину (ЗИН РАН) за помощь в подборе иллюстраций. Статья подготовлена в рамках Госзадания «Изучение и сохранение структуры и динамики биоразнообразия амфибий, рептилий и птиц Евразии» АААА-А19-119020590095-9.

Литература

Ананьева Н.Б. (ред.). 2018. *Герпетологические орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005)*. Санкт-Петербург–Москва: Товарищество научных знаний КМК. 149 с.

Ананьева Н.Б., Доронин И.В. 2016. Международный рабочий семинар Всемирного союза охраны природы по биоразнообразию рептилий Центральной Азии (г. Санкт-Петербург, Россия, 4–8 апреля 2016 г.). *Современная герпетология*, 16(1/2): 67–69.

Ананьева Н.Б., Доронин И.В. 2020. Сергей Александрович Чернов (1903–1964): биография герпетолога. *Труды Зоологического института РАН*, 324(1): 7–40. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.1.7>

Ананьева Н.Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л., Орлова В.Ф., Семенов Д.В., Тэрбиш Х. 1997. *Серия «Позвоночные животные Монголии». Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся*. Москва: Товарищество научных знаний КМК. 416 с.

Ананьева Н.Б., Войта Л.Л., Волкович М.Г., Дианов М.Б., Медведев С.Г., Мильто К.Д., Петрова Е.А., Синев С.Ю., Смирнов И.С., Смирнов Р.В., Халиков Р.Г., Халин А.В. 2020. Коллекции Зоологического института РАН как

- важный инструмент и информационная основа фундаментальных биологических исследований. *Вестник РФФИ*, 106(2): 115–125. <https://doi.org/10.22204/2410-4639-2020-106-02-115-125>
- Атаев Ч. 1985. *Пресмыкающиеся гор Туркменистана*. Ашхабад: Ылым. 344 с.
- Беляков С.С. 2013. *Гумилев, сын Гумилева*. Москва: АСТ. 797 с.
- Богданов О.П. 1960. *Фауна Узбекской ССР. Т. I. Земноводные и пресмыкающиеся*. Ташкент: Издательство Академии наук Узбекской ССР. 260 с.
- Богданов О.П. 1962. *Пресмыкающиеся Туркмении*. Ашхабад: Издательство Академии наук Туркменской ССР. 236 с.
- Богданов О.П. 1965. *Экология пресмыкающихся Средней Азии*. Москва: Наука. 259 с.
- Бондаренко Д.А. 2013. Среднеазиатская черепаха, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) в питании позвоночных животных Средней Азии: итоги изучения проблемы. *Современная герпетология*, 13(1/2): 3–21.
- Бондаренко Д.А., Дуйсебаева Т.Н. 2012. Среднеазиатская черепаха, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) в Казахстане (распространение, районирование ареала, плотность населения). *Современная герпетология*, 12(1/2): 3–26.
- Бондаренко Д. А., Перегонцев Е. А. 2006. 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. 2017. Распространение среднеазиатской черепахи (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. 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>
- Брушко З.К. 1995. *Ящерицы пустынь Казахстана*. Алматы: Конжык. 232 с.
- Брушко З.К., Дуйсебаева Т.Н. 2010. О развитии герпетологии в Казахстане. В кн.: *Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах*. Алматы: АСБК – СОПК. С. 13–36
- 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.
- Черлин В.А, Целлариус А.Ю (ред.). 1991. *Герпетологические исследования*. Вып. 1. Ленинград: Лисс. 182 с.
- Дуйсебаева Т.Н. (ред.). 2010. *Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах*. Алматы: АСБК – СОПК. 260 с.
- Дуйсебаева Т.Н., Хромов В.А., Малахов Д.В. 2020. Марат Ельтокович Дильмухамедов (к 80-летию). *Selevinia*, 28: 326–329.
- Дунаев Е.А. 2008. Филогения ящериц рода *Phrynoscephalus* (Reptilia: Agamidae): история изучения и методические подходы. В кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского*. Санкт-Петербург. С. 117–126.
- Дунаев Е.А. 2009. Систематика и палеогеография: концептуальный синтез на примере *Phrynoscephalus* (superspecies *guttatus*) (Reptilia: Agamidae). В кн.: *Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. Труды Зоомузея МГУ. Т. 50*. Москва: Товарищество научных знаний КМК. С. 274–298.
- Еремченко В.К., Щербак Н.Н. 1986. *Аблефаридные ящерицы фауны СССР и сопредельных стран*. Фрунзе: Илим. 171 с.
- Еремченко В.К., Панфилов А.М., Цариненко Е.И. 1992. *Конспект исследований по цитогенетике и систематике некоторых азиатских видов Scincidae и Lacertidae*. Бишкек: Илим. 182 с.
- Лукницкий П.Н. 1955. *Путешествия по Памиру*. Москва: Молодая гвардия. 502 с.
- Мензбир М.А. 1914. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. *Труды Общества содействия успехам опытных наук и их практических применений имени Х.С. Леденцова. Отдел биологии. Дополнение 4*. 144 с.
- Назаров Р.А., Поярков Н.А. 2013. Таксономическая ревизия рода *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev 1984 (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) с описанием нового вида из Средней Азии. *Зоологический журнал*, 92(11): 1312–1332. <http://dx.doi.org/10.7868/S0044513413110093>
- Никольский А.М. 1905. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи (Herpetologica rossica). *Записки Императорской Академии наук. 8-я серия. Физ.-матем. отделение. Т. 17. Вып. 1*. Санкт-Петербург. 518 с.
- Никольский А.М. 1915. *Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Том I. Chelonia и Sauria*. Петроград: Типография Императорской Академии наук. 534 с.

- Никольский А.М. 1916. *Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Том II. Ophidia*. Петроград: Типография Императорской Академии наук. 350 с.
- Нуридджанов А.С., Вашетко Э.В., Нуридджанов 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. Серия: Экология и природопользование*, 2(1): 132–140.
- Параскив К.П. 1956. *Пресмыкающиеся Казахстана*. Алма-Ата: Издательство Академии наук Казахской ССР. 228 с.
- Саид-Алиев С.А. 1979. *Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана*. Душанбе: Дониш. 146 с.
- Сайт Герпетологического общества им. А.М. Никольского. <https://www.zin.ru/societies/nhs> Downloaded on August 8, 2021
- Саттаров Т.С. 1993. *Пресмыкающиеся Северного Таджикистана*. Душанбе: Дониш. 276 с
- Султанов Г.С., Персианова Л.А. 1982. *Зоологические исследования в Средней Азии*. Ташкент: Фан. 240 с.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. 1949. *Определитель пресмыкающихся и земноводных*. Третье дополненное издание. Москва: Советская наука. 340 с.
- 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.
- Чернов С.А. 1949. Пресмыкающиеся Таджикистана и происхождение современной герпетофауны Средней Азии. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. ЗИН АН СССР. Ленинград. 7 с.
- Чернов С.А. 1959. *Фауна Таджикской ССР. Т. 18: Пресмыкающиеся*. Сталинабад: Академия наук Таджикской ССР. Институт зоологии и паразитологии им. акад. Е.Н. Павловского. 203 с.
- Шаммаков С. 1981. *Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана*. Ашхабад: Ылым. 312 с.
- Шерматов Г. 2017. *Первая конференция. Перелом в развитии таджикской науки (статья Гафура Шерматова)*. <https://tjk.rs.gov.ru/ru/news/24057>
- Щербак Н.Н. 1974. *Ящурки Палеарктики*. Киев: Наукова Думка. 296 с.
- Щербак Н.Н., Голубев М.Л. 1986. *Гекконы фауны СССР и сопредельных стран*. Киев: Наукова Думка. 232 с.
- Щербак Н.Н. (ред.). 1993. *Разноцветная ящурка*. Киев: Наукова Думка. 237 с.
- Яблоков А.В. 1976. *Пряткая ящерица*. Москва: Наука. 376 с.
- Яковлева И.Д. 1964. *Пресмыкающиеся Киргизии*. Фрунзе: Издательство Академии наук Киргизской ССР. 273 с.
- Adler K.I. 1982. Conferencia Herpetologica Republicarum Socialistarum. *Herpetological Review*, 13(1): 6.
- Ananjeva N.B., Milto K.D., Barabanov Andrei V., Golynsky E.A. 2020. An annotated type catalogue of amphibians and reptiles collected by Nikolay A. Zarudny in Iran and Middle Asia. *Zootaxa*, 4722(2): 101–128. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4722.2.1>
- Barabanov A.V., Ananjeva N.B. 2007. Catalogue of the available scientific species-group names for lizards of the genus *Phrynocephalus* Kaup, 1825 (Reptilia, Sauria, Agamidae). *Zootaxa*, 1399: 1–56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1399.1.1>
- Cleemann N., Melville J., Ananjeva N.B., Scroggie M.P., Milto K., Kreuzberg E. 2008. Microhabitat occupation and functional morphology of four species of sympatric agamid lizards in the Kyzylkum Desert, central Uzbekistan. *Animal Biodiversity and Conservation*, 31(2): 51–62.
- IUCN. 2021. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1*. <https://www.iucnredlist.org> Downloaded on June 25, 2021.
- Macey J.R., Ananjeva N.B., Papenfuss T.J. 1997. A Taxonomic reevaluation of the Gekkonid lizard genus *Teratoscincus* in China. *Russian Journal of Herpetology*, 4 (1): 8–16.
- Macey J.R., Fong J.J., Kuehl J.V., Shafiei S., Ananjeva N.B., Papenfuss T.J., Boore J.L. 2005. The complete mitochondrial genome of a gecko and the phylogenetic position of the Middle Eastern *Teratoscincus keyserlingii*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36 (1): 188–193. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.03.025>
- Macey J.R., Wang Y., Ananjeva N.B., Larson A., Papenfuss T.J. 1999. Vicariant patterns of fragmentation among gekkonid lizards of the genus *Teratoscincus* produced by the Indian collision: A molecular phylogenetic perspective and an area cladogram for Central Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12 (3): 320–332. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0641>
- Macey J.R., Ananjeva N.B., Wang Y., Papenfuss T.J. 2000. Phylogenetic relationships among Asian gekkonid

lizards formerly of the genus *Cyrtodactylus* based on cladistic analyses of allozyme data: monophyly of *Cyrtopodion* and *Mediodactylus*. *Journal of Herpetology*, 34(2): 258–265. <https://doi.org/10.2307/1565422>

Macey J.R., Schulte J., Ananjeva N.B., Van Dyke E., Wang Yu., Orlov N., Shafiei S., Robinson M. D., Dujsebayaeva T., Freud G., Füscher C., Liu D., Papenfuss T.J. (2018). A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus* reveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics. *Zootaxa*, 4467(1): 1–81. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4467.1.1>

Melville J., Hale J., Mantziou G., Ananjeva N.B., Milto K., Clemann N. 2009. Historical biogeography, phylogenetic relationships and intraspecific diversity of agamid lizards in the Central Asian deserts of Kazakhstan and Uzbekistan. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(1): 99–112. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.011>

Nazarov R.A., Radjabzadeh M., Poyarkov N.A., Jr., Ananjeva N.B., Melnikov D.A., Rastegar-Pouyani E. 2017. A New Species of Frog-Eyed Gecko, Genus *Teratoscincus* Strauch, 1863 (Squamata: Sauria: Sphaerodactylidae), from Central Iran. *Russian Journal of Herpetology*, 24(4): 291–310.

Orlova V.F., Poyarkov N.A.Jr., Chirikova M.A., Nazarov R.A., Munkhbaatar M., Munkhbayar Kh., Terbish Kh. 2017. MtDNA differentiation and taxonomy of Central Asian racerunners of *Eremias multiocellata*-E. przewalskii species complex (Squamata, Lacertidae). *Zootaxa* 4282 (1): 001–042.

Parham J.F., Stuart B.L., Danilov I.G., Ananjeva N.B. 2012. A genetic characterization of CITES-listed Iranian tortoises (*Testudo graeca*) through the sequencing of topotypic samples and a 19th century holotype. *Herpetological Journal*, 22: 73–78.

Poyarkov JR, N.A., Orlova V.F., Chirikova M.A. 2014. The mitochondrial phylogeography and intraspecific taxonomy of the Steppe Racerunner, *Eremias arguta* (Pallas) (Lacertidae: Sauria, Reptilia), reflects biogeographic patterns in Middle Asia. *Zootaxa* 3895 (2): 208–224.

Ricklefs R.E., Losos J.B., Townsend T.M. 2007. Evolutionary diversification of clades of squamate reptiles. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 1751–1762.

Smirina E.M., Ananjeva N.B. 2017. On the longevity, growth and reproductive characteristics of Lichtenstein's Toadhead Agama, *Phrynocephalus interscapularis* Lichtenstein, 1856 (Agamidae, Sauria). *Amphibia-Reptilia*, 38 (1): 31–39.

Solovyeva E.N., Lebedev V.S., Dunayev E.A., Nazarov R.A., Bannikova A.A., Che J., Murphy R.W., Poyarkov N.A. 2018. Cenozoic aridization in Central Eurasia shaped diversification of toad-headed agamas (*Phrynocephalus*; Agamidae, Reptilia). *PeerJ*, 6: e4543. <https://doi.org/10.7717/peerj.4543>

Szczerbak N.N. 2003. *Guide to the reptiles of the Eastern Palearctic*. Malabar, Florida: Krieger Publishing Co. 260 p.

Tamar K., Els J., Kornilios P., Soorae P., Tarroso P., Thanou E., Pereira J., Shah J.N., Elfaki E., Elhassan M., Aguhob J.C., Saoud Faisal Badaam S.F., Eltayeb M.M., Pusey R., Carranza S. 2021. The demise of a wonder: Evolutionary history and conservation assessments of the Wonder Gecko *Teratoscincus keyserlingii* (Gekkota, Sphaerodactylidae) in Arabia. *PLoS ONE*, 16(1): e0244150. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244150>

IUCN 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on [7th August 2021].

Zhao E., Adler K. 1993. Herpetology of China. *Contribution to Herpetology*, 10. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 522 p.

References

Adler K.I. 1982. Conferencia Herpetologica Republicarum Socialistarum. *Herpetological Review*, 13(1): 6.

Ananjeva N.B. (ed.). 2018. *Herpetological and Ornithological Research: Current Aspects. Dedicated to the 100th Anniversary of A.K. Rustamov (1917–2005)*. Saint Petersburg – Moscow: KMK. 149 p. [In Russian]

Ananjeva N.B., Doronin I.V. 2020. Sergey Alexandrovich Chernov (1903–1964): biography of herpetologist. *Proceedings of Zoological Institute of the Russian Academy of Science*, 324(1): 7–40. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.1.7> [In Russian, with English abstract]

Ananjeva N.B., Doronin I.V. 2016. IUCN Red List Workshop for Central Asian reptiles (Saint-Petersburg, Russia, 4–8 April, 2016). *Current Studies in Herpetology*, 16(1/2): 67–69. [In Russian]

Ananjeva N.B., Milto K.D., Barabanov A.V., Golynsky E.A. 2020. An annotated type catalogue of amphibians and reptiles collected by Nikolay A. Zarudny in Iran and Middle Asia. *Zootaxa*, 4722(2): 101–128. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4722.2.1>

Ananjeva N.B., Munkhbayar Kh., Orlov N.L., Orlova V.F., Semenov D.V., Terbish Kh. 1997. *Amphibians and Reptiles of Mongolia*. Reptiles. Moscow: KMK. 416 p. [In Russian]

- Ananjeva N.B, Voita L.L., Volkovich M.G., Dianov M.B., Medvedev S.G., Milto K.D., Petrova E.A., Sinev S.Yu., Smirnov I.S., Smirnov R.V., Khalikov R.G., Khalin A.V. 2020. The collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences as an important tool and informational basis of fundamental biological researches. *Vestnik RFFI*, 106(2): 115–125. <https://doi.org/10.22204/2410-4639-2020-106-02-115-125> [In Russian].
- Atayev Ch. 1985. *Reptiles of the Mountains of Turkmenistan*. Ashkhabad: Ilym. 344 p. [In Russian]
- Barabanov A.V., Ananjeva N.B. 2007. Catalogue of the available scientific species-group names for lizards of the genus *Phrynocephalus* Kaup, 1825 (Reptilia, Sauria, Agamidae). *Zootaxa*, 1399: 1–56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1399.1.1>
- Belyakov S.S. 2013. *Gumilyov, Son of Gumilyov*. Moscow: AST. 797 p. [In Russian]
- Bogdanov O.P. 1960. *Fauna of Uzbek SSR. Vol. I. Amphibians and Reptiles*. Tashkent: Publishing House of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. 260 p. [In Russian]
- Bogdanov O.P. 1962. *Reptiles of Turkmenia*. Ashkhabad: Publishing House of the Academy of Sciences of the Uzbek SSR. 236 p. [In Russian]
- Bogdanov O.P. 1965. *Ecology of Reptiles of the Middle Asia*. Moscow: Nauka. 259 p. [In Russian]
- Bondarenko D.A. 2013. Central Asian tortoise, *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844), in the diet of Central Asian vertebrates: study results. *Current Studies in Herpetology*, 13 (1/2): 3–21. [In Russian]
- Bondarenko D.A., Dujsebajeva T.N. 2012. Central Asian Turtle, *Agrionemys horsfieldii* (GRAY, 1844), in Kazakhstan (distribution, habitat division and population density). *Current Studies in Herpetology*, 12(1/2): 3–26. [In Russian]
- Bondarenko D. A., Peregotsev E.A. 2006. Distribution of the Central Asian Tortoise (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) in natural and anthropogenic landscapes of South Uzbekistan. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 111(2): 10–17. [In Russian]
- Bondarenko D.A., Peregotsev E.A. 2017. Distribution of the Central Asian Tortoise *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) in Uzbekistan (Range, Regional and Landscape Distribution, Populations Density). *Current Studies in Herpetology*, 17(3/4): 124–146. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-17-30> [In Russian]
- Bondarenko D.A., Peregotsev E.A. 2019. Thermal biology and daily activity of Central Asian Tortoise (*Agrionemys horsfieldii*) (Testudinidae, Reptilia). *Current Studies in Herpetology*, 19 (1/2): 17–30. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-17-30> [In Russian]
- Brushko Z.K. 1995. *Lizards of the Deserts of Kazakhstan*. Almaty: Konzhyk. 232 p. [In Russian]
- Brushko Z.K., Dujsebajeva T.N. 2010. About development of herpetology in Kazakhstan. In: *Herpetological Research in Kazakhstan and Adjacent Countries*. Almaty: ASBK – SOPK. P. 13–36. [In Russian]
- Cherlin V.A., Tselarius A.Yu. (eds.) 1991. *Herpetological Research*. Issue 1. Leningrad: Liss. 182 p. [In Russian]
- Chernov S.A. 1949. Reptiles of Tajikistan and the origin of recent herpetofauna of the Middle Asia. *Thesis of dissertation on degree of doctor of biological sciences*. Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Leningrad. 7 p. [In Russian]
- Chernov S.A. 1959. *Fauna of the Tajik SSR. V. 18. Reptiles*. Stalinabad: Academy of Sciences of the Tajik SSR. Institute of Zoology and Parasitology named after E.N. Pavlovskii. 203 p. [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 in Herpetology*, 10(1/2): 40–46. [In Russian]
- Cleemann N., Melville J., Ananjeva N.B., Scroggie M.P., Milto K., Kreuzberg E. 2008. Microhabitat occupation and functional morphology of four species of sympatric agamid lizards in the Kyzylkum Desert, central Uzbekistan. *Animal Biodiversity and Conservation*, 31(2): 51–62.
- Dujsebajeva T.N. (ed.). 2010. *Herpetological Research in Kazakhstan and Adjacent Countries*. Almaty: ASBK – SOPK. 260 p. [In Russian]
- Dujsebajeva T.N., Khromov V.A., Malakhov D.V. 2020. Marat Eltokovich Dilmukhamedov (to the 80th Anniversary). *Selevinia*, 28: 326–329. [In Russian]
- Dunayev E.A. 2008. Phylogeny of lizards of *Phrynocephalus* genus (Reptilia: Agamidae): history of study and methodic approaches. In: *The Problems of Herpetology. Proceedings of the 3rd Conference of the Nikolsky Herpetological Society*. Saint Petersburg. P. 117–126. [In Russian]
- Dunayev E.A. 2009. Systematics and paleogeography: conceptual synthesis by the example of *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) (Reptilia: Agamidae). In: *Evolution and Systematics: Lamarck and Darwin in Modern Studies. Archives of the Zoological Museum of Moscow State University. Vol. 50*. Moscow: KMK. P. 274–298. [In Russian]
- Eremchenko V.K., Szczerbak N.N. 1986. *Ablepharid Lizards of the Fauna of USSR and Adjacent Countries*. Frunze: Ilym. 171 p. [In Russian]

- Eremchenko V.K., Panfilov A.M., Tsarinenko E.I. 1992. *Conspect of Research on Cytogenetics and Systematics of Several Asian Species of Scincidae u Lacertidae*. Bishkek: Ilym. 182 p. [In Russian]
- IUCN. 2021. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1*. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on June 25, 2021.
- Luknitsky P.N. 1955. *Travel to the Pamirs*. Moscow: Young Guard. 502 p. [In Russian]
- Macey J.R., Ananjeva N.B., Papenfuss T.J. 1997. A Taxonomic reevaluation of the Gekkonid lizard genus *Teratoscincus* in China. *Russian Journal of Herpetology*, 4(1): 8–16.
- Macey J.R., Fong J.J., Kuehl J.V., Shafiei S., Ananjeva N.B., Papenfuss T.J., Boore J.L. 2005. The complete mitochondrial genome of a gecko and the phylogenetic position of the Middle Eastern *Teratoscincus keyserlingii*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36(1): 188–193. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.03.025>
- Macey J.R., Wang Y., Ananjeva N.B., Larson A., Papenfuss T.J. 1999. Vicariant patterns of fragmentation among gekkonid lizards of the genus *Teratoscincus* produced by the Indian collision: A molecular phylogenetic perspective and an area cladogram for Central Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(3): 320–332. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0641>
- Macey J.R., Ananjeva N.B., Wang Y., Papenfuss T.J. 2000. Phylogenetic relationships among Asian gekkonid lizards formerly of the genus *Cyrtodactylus* based on cladistic analyses of allozyme data: monophyly of *Cyrtopodion* and *Mediodactylus*. *Journal of Herpetology*, 34(2): 258–265. <https://doi.org/10.2307/1565422>
- Macey J.R., Schulte J., Ananjeva N.B., Van Dyke E., Wang Yu., Orlov N., Shafiei S., Robinson M. D., Dujsebayaeva T., Freud G., Fuscher C., Liu D., Papenfuss T.J. (2018). A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus* reveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics. *Zootaxa*, 4467(1): 1–81. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4467.1.1>
- Melville J., Hale J., Mantziou G., Ananjeva N.B., Milto K., Clemann N. 2009. Historical biogeography, phylogenetic relationships and intraspecific diversity of agamid lizards in the Central Asian deserts of Kazakhstan and Uzbekistan. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(1): 99–112. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.011>
- Menzbier M.A. 1914. Zoological Areas of Turkestan and the Probable Origin of the Fauna of the Last. *Proceedings of the Society for Promoting the Success of Experimental Sciences and Their Practical Applications named after H.S. Ledencov. Department of Biology. Supplement 4*. 144 p. [In Russian]
- Nazarov R.A., Poyarkov N.A. 2013. A Taxonomic revision of the genus *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev 1984 (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) with a description of a new species from Central Asia. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 92(11): 1312–1332. [In Russian]
- Nazarov R.A., Radjabzadeh M., Poyarkov N.A., Jr., Ananjeva N.B., Melnikov D.A., Rastegar-Pouyani E. 2017. A New Species of Frog-Eyed Gecko, Genus *Teratoscincus* Strauch, 1863 (Squamata: Sauria: Sphaerodactylidae), from Central Iran. *Russian Journal of Herpetology*, 24(4): 291–310.
- Nikolsky A.M. 1905. Reptiles and Amphibians of Russian Empire (Herpetologica rossica). *Memoires de l'Academie Imperiale des Sciences. Series VIII. Vol. 17. Issue 1*. Saint Petersburg. 518 p. [In Russian]
- Nikolsky A.M. 1915. Fauna of Russia and Adjacent Countries. *Reptiles (Reptilia). Vol. 1. Chelonia u Sauria*. Petrograd: Printing House of the Imperial Academy of Sciences. 534 p. [In Russian]
- Nikolsky A.M. 1916. *Faunae de la Russie et des Days Limitrophes Fondée Principalement sur les Collections du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences. Reptiles (Reptilia). Vol. 2. Ophidia*. Petrograd: Printing House of the Imperial Academy of Sciences. 350 p. [In Russian]
- Nurijanov A.S., Vashetko E.V., Nurijanov A.S., Abduraupov T.V. 2016. Central Asian Turtle, (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) in Uzbekistan: distribution, number, conservation and rational exploitation of species. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Ekologiya i prirodopol'zovanie*, 2(1): 132–140. [In Russian]
- Orlova V.F., Poyarkov N.A.Jr., Chirikova M.A., Nazarov R.A., Munkhbaatar M., Munkhbayar Kh., Terbish Kh. 2017. MtDNA differentiation and taxonomy of Central Asian racerunners of *Eremias multiocellata-E. przewalskii* species complex (Squamata, Lacertidae). *Zootaxa* 4282 (1): 001–042.
- Paraskiv K.P. 1956. *Reptiles of Kazakhstan*. Alma-Ata: Publishing House of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR. 228 p. [In Russian]
- Parham J.F., Stuart B.L., Danilov I.G., Ananjeva N.B. 2012. A genetic characterization of CITES-listed Iranian tortoises (*Testudo graeca*) through the sequencing of topotypic samples and a 19th century holotype. *Herpetological Journal*, 22: 73–78.
- Poyarkov JR, N.A., Orlova V.F., Chirikova M.A. 2014. The mitochondrial phylogeography and intraspecific taxonomy of the Steppe Racerunner, *Eremias arguta* (Pallas) (Lacertidae: Sauria, Reptilia), reflects biogeographic patterns in Middle Asia. *Zootaxa* 3895 (2): 208–224.
- Ricklefs R.E., Losos J.B., Townsend T.M. 2007. Evolutionary diversification of clades of squamate reptiles. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 1751–1762.

- Said-Aliev S.A. 1979. *Amphibians and Reptiles of Tajikistan*. Dushanbe: Donish. 146 p. [In Russian]
- Sattarov T.S. 1993. *Reptiles of the North Tajikistan*. Dushanbe: Donish. 276 p. [in Russian]
- Shammakov S. 1981. *Reptiles of the Lowland Turkmenistan*. Ashkhabad: Ilym. 312 p. [In Russian]
- Shermatov G. 2017. *The first conference. A turning point in the development of Tajik science (paper of Gafur Shermatovamova)*. <https://tjk.rs.gov.ru/ru/news/24057>
- Smirina E.M., Ananjeva N.B. 2017. On the longevity, growth and reproductive characteristics of Lichtenstein's Toadhead Agama, *Phrynocephalus interscapularis* Lichtenstein, 1856 (Agamidae, Sauria). *Amphibia-Reptilia*, 38(1): 31–39.
- Solovyeva E.N., Lebedev V.S., Dunayev E.A., Nazarov R.A., Bannikova A.A., Che J., Murphy R.W., Poyarkov N.A. 2018. Cenozoic aridization in Central Eurasia shaped diversification of toad-headed agamas (*Phrynocephalus*; Agamidae, Reptilia). *PeerJ*, 6: e4543. <https://doi.org/10.7717/peerj.4543>
- Sultanov G.S., Persianova L.A. 1982. *Zoological Research in the Middle Asia*. Tashkent: Fan. 241 p. [In Russian]
- Tamar K., Els J., Kornilios P., Soorae P., Tarroso P., Thanou E., Pereira J., Shah J.N., Elfaki E., Elhassan M., Aguhob J.C., Saoud Faisal Badaam S.F., Eltayeb M.M., Pusey R., Carranza S. 2021. The demise of a wonder: Evolutionary history and conservation assessments of the Wonder Gecko *Teratoscincus keyserlingii* (Gekkota, Sphaerodactylidae) in Arabia. *PLoS ONE*, 16(1): e0244150. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244150>
- Szcerbak N.N. 1974. *Eremias of Palearctic*. Kiev: Naukova Dumka. 296 p. [In Russian]
- Szcerbak N.N., Golubev M.L. 1986. *Gecko Fauna of the USSR and Contiguous Regions*. Kiev: Naukova Dumka. 232 p. [In Russian]
- Szcerbak N.N. (ed.). 1993. *Eremias arguta*. Kiev: Naukova Dumka. 237 p. [In Russian]
- Szcerbak N.N. 2003. *Guide to the Reptiles of the Eastern Palearctic*. Malabar, Florida: Krieger Publishing Co. 260 p.
- Terentyev P.V., Chernov S.A. 1949. *Guide to Amphibians and Reptiles*. 3rd edition. Moscow: Sovetskaya nauka. 340 p. [In Russian]
- IUCN. 2021. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1*. <https://www.iucnredlist.org> Downloaded on [7th August 2021].
- Vasilyev V. A., Bondarenko D.A., Peregontsev E.A., Voronov A.S., Ryskov A.P., Semenova S.K. 2008. Polymorphism of the 12S rRNA Gene and Phylogeography of the Central Asian Tortoises *Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844. *Russian Journal of Genetics*, 44(6): 682–685. [In Russian]
- Yablokov A.V. 1976. *Sand Lizard*. Moscow: Nauka. 376 p. [in Russian]
- Yakovleva I.D. 1964. *Reptiles of Kyrgyzia*. Frunze: Publishing House of the Academy of Sciences of the Kirgiz SSR. 273 p. [In Russian]
- Zhao E., Adler K. 1993. Herpetology of China. *Contribution to Herpetology*, 10. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 522 p.

Орта Азия мен Қазақстандағы герпетологиялық зерттеулер: бауырымен жорғалаушыларды зерттеудің қысқаша тарихы, ХХІ ғасырдағы негізгі жетістіктер мен болашағы

Н. Б. Ананьева

Ресей Ғылым Академиясының Зоологиялық институты, Университет Жағалауы, 1, Санкт-Петербург 199034, Ресей; nananjeva09@gmail.com

Тұжырым. Бұл шолу қазіргі заманғы терминологияда Орталық Азияның құрамында орын алатын Орта Азия мен Қазақстандағы герпетологиялық зерттеулерге арналған. Орталық Азияның герпетологиялық әртүрлілігін зерттеудің ұзақ тарихы бар, ол тәуелсіз зерттеу саласын құрайды. Олардың дамуында бірнеше кезеңдерді бөліп көрсетуге болады, олардың біріншісінің мазмұны зерттеушілердің Азияға деген ұмтылысындағы ерте экспедициялармен байланысты. П.С. Паллас пен И.И. Лепехиннің алғашқы академиялық экспедицияларынан бастап, жаратылыстанушылардың қызығушылығы осы кең зерттелмеген аумаққа байланысты болды. Энциклопедиялық және ұлы саяхатшылардың көрнекті зерттеушілерінің саңлақтар тобына Э.И. Эйхвальд, А.А. Кайзерлинг, В.А. Перовский, А.И. Шренк, Г.С. Карелин, Г.И. Радде, Г.И. Сиверс, Э.А. Эверсман, О.А. Грим, А.И. Леман, О. Беттгер, В.Д. Аленицын, Н.А. Северцов, М.Н. Богданов, А.П. Федченко, С.Н. Альфераки, П.Ю. Шмидт, Н.А. Зарудный, Л.С. Берг және басқалар. Бұл тарихи кезеңде герпетологиялық

зерттеулер көбінесе жеке ғылыми салаға бөлінбеді және күрделі зоологиялық жұмыстардың бөлігі ретінде жүргізілді. XX ғасырда кең ауқымды герпетологиялық зерттеулер жүргізілді, фаунаға алдын-ала түгендеу жүргізілді, көптеген түрлер сипатталды, түрлер құрамының синопсисі жасалды, Орта және Орталық Азияның қуаң аймақтарына зоогеографиялық талдау жүргізілді. Мұны алғаш рет көрнекті герпетолог А.М. Никольский жасаған, біздің Герпетологиялық қоғам оның атымен аталады. XX ғасырдағы зерттеу тарихы және алдыңғы кезеңдерде жинақталған сипаттамалық және салыстырмалы деректерді аналитикалық түсінуді қажет ететін зоологияның герпетологиялық саласының қазіргі тенденциялары егжей-тегжейлі қарастырылады. Қазіргі уақытта зоологиялық зерттеулерде филогенетикалық контексте әртүрлілік құрылымын, түрдің пайда болуын және экогеографиялық тенденцияларды зерттеу нәтижелерін қамтитын интегративті тәсілді қолдану өзекті болып отыр. Шын мәнінде, бұл герпетологтардың көптеген ұрпақтарын шатастыратын мәселелерді шешуге мүмкіндік беретін молекулалық-генетикалық әдістерді қолданатын интегративті тәсіл. Салыстырмалы талдау көкжиектері жаңа, бұрын зерттелмеген аумақтарды зерттеушілер үшін қол жетімділіктің жоғарылауына байланысты кеңейуде. Алынған мәліметтер қорғалатын аумақтарды бөлу және модельдік топтардың нақты түрлерінің, соның ішінде бауырымен жорғалаушылардың экологиялық мәртебесін бағалау бойынша ұсыныстар дайындауда практикалық маңызы бар. Бауырымен жорғалаушылардың модельдік топтарындағы интегративті зерттеулердің мысалдары келтірілген (тасбақалар мен кесірткелердің әртүрлі топтарында).

Кілт сөздер: бауырымен жорғалаушылар, герпетологиялық зерттеулер, Орта Азия, Қазақстан, тарих

Herpetological research in Central Asia and Kazakhstan: A brief history of reptile studies, main achievements and prospects in the 21st century

N.B. Ananjeva

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Nab., 1, Saint Petersburg 199034, Russia; nananjeva09@gmail.com

Abstract. This review is devoted to the history and progress in herpetological research in Central Asia and Kazakhstan, a region that is positioned within Central Asia. Studies of the herpetological diversity of Central Asia have a long history and are a special field of research. Research in this area has passed through several developmental stages, the first of which was associated with early expeditions which penetrated into Asia including those of P.S. Pallas and I.I. Lepekhin. The interest of naturalists was focused on this vast unexplored territory. The list of prominent researchers-encyclopedists and great travelers to work in Central Asia included E.I. Eichwald, A.A. Kaiserling, V.A. Perovsky, A.I. Schrenk, G.S. Karelin, G.I. Radde, G.I. Sievers, E. A. Eversmann, O. A. Grim, A.I. Lehman, O. Bettger, V.D. Alenitsyn, N.A. Severtsov, M.N. Bogdanov, A.P. Fedchenko, S.N. Alferaki, P. Y. Schmidt, N.A. Zarudny, L.S. Berg, and many others. At this historical stage, herpetological studies were often not separated into a special scientific branch and were carried out as part of complex zoological works. Later, in the twentieth century, large-scale herpetological studies were launched; a preliminary inventory of the fauna was carried out, many species were described, a synopsis of the species composition was created, and a zoogeographic analysis of the arid territories of Central Asia was performed. For the first time, the outstanding herpetologist A.M. Nikolsky, whose name our Herpetological Society bears, undertook this task. The history of research in the twentieth century and the current trends of the herpetological branch of zoology, which require an analytical understanding of descriptive and comparative data accumulated over previous periods, are considered in detail in this article. The use of an integrative approach in zoological research is becoming increasingly relevant, including the results of studying diversity structures, modes of speciation, and ecogeographic trends in a phylogenetic context. An integrative approach with the use of molecular genetic methods has allowed us to approach the solution of issues that have confounded many generations of herpetologists. The horizons of comparative analyses have also been expanded due to the increased availability of new, previously unexplored territories for researchers. Data obtained are of practical importance in the preparation of proposals for the allocation of protected areas and the assessment of the conservation status of particular species of model groups, including reptiles. Examples of integrative studies in model groups of reptiles (in various groups of turtles and lizards) are therefore also presented in this article.

Key words: reptiles, herpetological research, Central Asia, Kazakhstan, history

Стрела-змея *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838) (Serpentes: Lamprophiidae) в Мангистауской и Атырауской областях Республики Казахстан

К.М. Ахмеденов¹, А.Г. Бакиев^{2*}

¹ Западно-Казахстанский университет им. М. Утемисова, проспект Н. Назарбаева, 162, Уральск, 090000, Казахстан; kazhmurat78@mail.ru

² Самарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003, Россия; herpetology@list.ru

*Автор-корреспондент

Аннотация. Приведены материалы по истории изучения распространения стрелы-змеи *Psammophis lineolatus* в Западном Казахстане. На основании литературных и оригинальных данных составлена карта с кадастром распространения вида в Мангистауской и Атырауской областях Казахстана, через которые проходит северо-западная граница ареала. Эта граница поднимается от восточного побережья Каспийского моря вдоль левого берега Урала (Жайыка) почти до границы с Западно-Казахстанской областью и поворачивает на восток в Индерском районе Атырауской области, проходя по северному побережью озера Индер. Известный к настоящему времени северный предел распространения для ареала стрелы-змеи в целом, по нашим данным, находится на северо-западной окраине песков Тайсойган, в Кзылкогинском районе Атырауской области (48°49,97'N, 52°55,545'E).

Ключевые слова: *Psammophis lineolatus*, ареал, Западный Казахстан

Стрела-змея *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838) распространена в пустынных регионах Евразии от южного Закавказья до Монголии и Китая (Sindaco et al. 2013; Доронин [Doronin] 2016). Сведения о стреле-змее в нынешнем Казахстане впервые опубликовал Пётр Иванович Рычков ([Rychkov] 1762: 300): «Киргис-Кайсаки сказывают, яко бы <...> есть у них род называемой *Ок-Джилан*, видом власно как медная. Про сих говорят, яко бы они как стрела бросаяся на человека, на сквозь его пробивают; почему и называются они *Ок-Джилан*, то есть *Стреляные*».

Первые достоверные данные о стреле-змее непосредственно в Западном Казахстане территориально относились к современной Мангистауской области. Данный вид под названием *Coluber (Taphrometopon) lineolatum* описал Иоганн Фридрих фон (в России – Фёдор Фёдорович) Брандт (Brandt 1838) по экземпляру, добытому Григорием Сильчем Карелиным на восточном берегу Каспийского моря. «Под камнями Мангишланских и Туманных гор» отмечал эту змею в 1832 г. Г.С. Карелин ([Karelin] 1883: 127). Ограниченное типовое местонахождение (*terra typica restricta*) описанного Брандтом монотипического вида с современным биномиальным названием *Psammophis lineolatus*: гора Унгоза к югу от залива Сарыташ, полуостров Мангыстау (Доронин и др. [Doronin et al.] 2020).

Александр Адольфович Леман передал в Зоологический музей Санкт-Петербургской академии наук экземпляр стрелы-змеи из окрестностей форта Ново-Александровск «№ 2043 Nowo-Alexandrowsk. D-r Lehmann. 1840», Николай Алексеевич Северцов – из окрестностей Кендерлинского залива Каспийского моря «№ 2055 Kenderlinsk. D-r Sewezow. 1859», Гёбель – из Усун-Кудук-Каратау «№ 2061 Usun-Kuduk-Karatau. Mag. Goebel. 1864» и Джалбарта «№ 2062 Dshalbart. Mag. Goebel. 1865» (Никольский [Nikolsky] 1905: 286, 287). В песчано-глинистой степи полуострова Бузачи вид отметил в 1888 г. Алексей Александрович Остроумов ([Ostroumov] 1889), в глинистой и глинисто-каменной степи Мангышлака в 1906 г. – Иван Васильевич Васильев ([Vasil'yev] 1914), по всему Мангышлаку (в полынных и полынно-злаковых ассоциациях, на каменистых склонах с редко растущими кустарниками) в 1947 г. – Константин Петрович Параскив ([Paraskiv] 1948).

Позже последний (Параскив [Paraskiv] 1956) опубликовал карту с местами находок стрелы-змеи в Казахстане, включая Мангистаускую область.

Информацию о местах встреч этого вида на территории современной Атырауской области Республики Казахстан начали публиковать в последней четверти XX века (Неручев, Васильев [Neruchev & Vasil'yev] 1978; Киреев [Kireyev] 1981; Неручев и др. [Neruchev et al.] 1984; Неручев, Шатилович [Neruchev & Shatilovich] 1985; Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubykin] 1988, 2000). В начале XXI века изданные материалы по распространению вида на территории Западного Казахстана продолжали накапливаться (Пестов, Сараев [Pestov & Saraev] 2009; Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010; Зима [Zima] 2011; Пестов и др. [Pestov et al.] 2011; Кубыкин, Плахов [Kubykin & Plakhov] 2012; Пестов, Нурмухамбетов [Pestov & Nurmukhambetov] 2012; Сараев [Sarayev] 2017; Ахмеденов и др. [Akhmedenov et al.] 2017, 2018a, b; Ахмеденов [Akhmedenov] 2018).

Задача настоящей публикации – дополнение и обобщение данных о распространении вида в Мангистауской и Атырауской областях.

Александр Михайлович Никольский ([Nikolsky] 1916: 199) заявил: «Самым северным пунктом нахождения этой змеи надо считать низовья р. Тургая, где её нашел П. П. Сушкин, доставивший оттуда один экземпляр в наш музей». Речь шла об экземпляре «№ 9183 Fl. Turgai infer. Ssuschkin, 1898» ([Nikolsky] 1905: 288). Зоя Карповна Брушко и Рудольф Александрович Кубыкин ([Brushko & Kubykin] 2000: 130) писали о распространении стрелы-змеи в Казахстане: «К югу она едва заходит за 48° сев. широты», подразумевая находки вида из Иргизского района Актюбинской области Петра Петровича Сушкина в конце XIX века и Р.А. Кубыкина в 1983 г.

Однако данные, полученные в последние годы, изменили устоявшиеся представления о северном пределе распространения стрелы-змеи, переместив его из Актюбинской области на запад, в Атыраускую область.

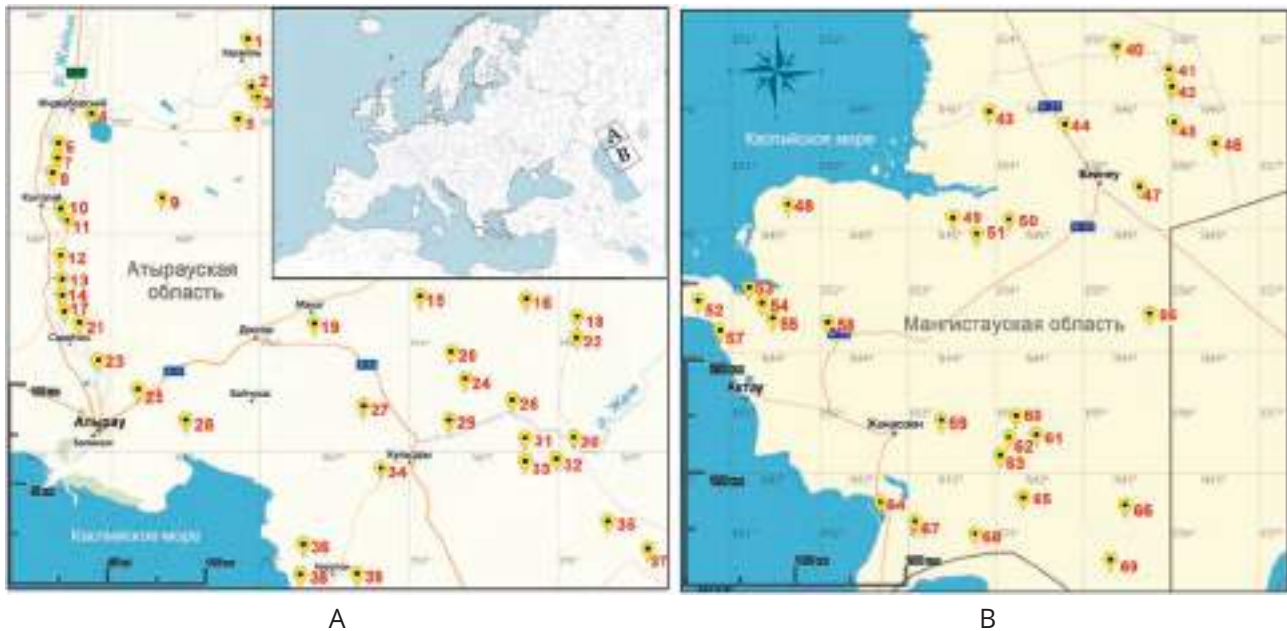
Марк Валентинович Пестов и соавторы ([Pestov et al.] 2011: 193) сообщили о находке 17 сентября 2010 г. стрелы-змеи, которая погибла в Индерском районе Атырауской области, на грунтовой дороге рядом с трубопроводом «Средняя Азия – Центр», проходящем от пос. Макат к пос. Индерборский, в 70 км юго-восточнее последнего (Рис. 1А, точка 9). Кроме того, отмечена предположительно стрела-змея на северном берегу оз. Индер, «однако в последнем случае змею видели на обочине дороги из окна движущегося автомобиля. Её не удалось отловить или сфотографировать, поэтому факт обнаружения данного вида здесь нуждается в подтверждении». Мы (Ахмеденов и др. [Akhmedenov et al.] 2017, 2018a, b; Ахмеденов [Akhmedenov] 2018; Рис. 1А, точка 4) подтвердили в 2015, 2017 и 2018 гг. обитание вида в северных окрестностях Индера.

Фёдор Александрович Сараев ([Saraev] 2017) отметил стрелу-змею 2 октября 2016 г. еще северней – в Кзылкогинском районе, в низовьях реки Уил (Ойыл), в 16 км севернее поселка Карабау (Рис. 1А, точка 3), а 4 октября 2016 г. – по левому берегу Урала (Жайыка) от окрестностей пос. Будене (Индерский район) на севере (Рис. 1А, точка 6) до окрестностей пос. Алга (Махамбетский район) на юге (Рис. 1А, точка 23).

Позже, 10 августа 2020 г., самые северные находки стрелы-змеи для Казахстана и ареала в целом мы сделали в Кзылкогинском районе, на западных окраинах песков Тайсойган (Рис. 1А, точки 1 и 2).

Приведенные ниже места встреч стрелы-змеи в Атырауской (Рис. 1А) и Мангистауской (Рис. 1В) областях ранжированы по номерам с севера на юг в порядке возрастания.

Атырауская область: 1) сев.-зап. окраина песков Тайсойган (48°49,97'N, 52°55,545'E), 10.08.2020 (наши данные); там же (48°49,495'N, 52°54,815'E), 10.08.2020 (наши данные); там же (48°45,748'N, 52°53,458'E), 10.08.2020 (наши данные); 2) 7 км юго-зап. пос. Карабау, на дороге Миялы – Карабау, юго-зап. окраина песков Тайсойган (48°35,952'N, 52°56,345'E), 10.08.2020 (наши данные); 3) 16 км сев. пос. Карабау (48°35,277'N, 52°58,771'E), 02.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 4) сев. берег озера Индер (Пестов и др. [Pestov et al.] 2011); окрестности родника Тилепбулак (48°30,822'N, 51°52,525'E), 27.06.2015 (наши данные); там же, 18–20.05.2017 (наши данные); там же, 09.06.2018 (наши данные); 5) 6 км сев.-зап. пос. Карабау (48°28,324'N, 52°51,536'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev]



А

В

Рис. 1. Места встреч *Psammophis lineolatus* в Атырауской (А) и Мангистауской (В) областях Казахстана (кадастр в тексте).

Fig. 1. Places of *Psammophis lineolatus* encounters in Atyrau (A) and Mangistau (B) oblasts of Kazakhstan (cadaster in the text).

2017); 6) 4,5 км юж. пос. Будене (48°21,152'N, 51°38,913'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 7) 6 км сев. пос. Жарсуат (48°18,884'N, 51°38,302'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 8) 3 км юго-вост. пос. Жарсуат (48°14,573'N, 51°37,123'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 6 км юж. пос. Жарсуат (48°13,183'N, 51°37,258'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 7 км сев. пос. Курылыс (48°11,293'N, 51°37,258'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 6 км сев. пос. Курылыс (48°10,557'N, 51°37,465'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 9) 70 км юго-вост. пос. Индерборский, 5 км вост. бугра Шалкаркудук (48°07,917'N, 52°21,533'E), 17.09.2010 (Пестов и др. [Pestov et al.] 2011); 10) 7 км юго-вост. пос. Курылыс (48°05,23'N, 51°40,981'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 11) 11 км юго-вост. пос. Курылыс (48°02,84'N, 51°41,5'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 12) юж. окраина пос. Акжаик (47°52,251'N, 51°40,27'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 13) 14 км юж. пос. Акжаик (47°45,107'N, 51°40,363'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 14) 11–9 км сев.-вост. пос. Ортақшил (47°41,489'N, 51°40,557'E), 04.10.2016; 5 км сев.-вост. пос. Ортақшил (47°40,548'N, 51°40,597'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 15) юго-вост. пос. Кенбай 10 км (47°41'N, 54°05'E), 17.04.2009 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 16) окрестности некрополя Калатмола (47°40,25'N, 54°48,124'E), 23.05.2012 (Сараев [Sarayev] 2017); 17) 3 км вост. пос. Ортақшил (47°37,914'N, 51°41,393'E), 28.07.2016, там же 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 18) гряда Актолагай (~47°35'N, ~55°08'E) (Неручев и др. [Neruchev et al.] 1984); там же (47°36'N, 55°09'E), 18.04.2009 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 19) низовья р. Сагиз (~47°33'N, ~53°22'E) (Неручев и др. [Neruchev et al.] 1984); 20) гора Кой-Кара (47°26'N, 54°18'E) (Неручев и др. [Neruchev et al.] 1984); 21) 4 км вост. пос. Енбекшил (47°32,072'N, 51°47,091'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 22) гряда Актолагай (47°29,183'N, 55°07,303'E), 18.09.2011 (Сараев [Sarayev] 2017); 23) 5 км юго-вост. пос. Алга (47°23,416'N, 51°55,422'E), 04.10.2016 (Сараев [Sarayev] 2017); 15 сев.-зап. окраина пос. Макат (47°40,454'N, 53°13,255'E), 07.06.2013 (Сараев [Sarayev] 2017); 24) гора Аккергешин (47°19'N, 54°24'E) (Неручев, Шатилович [Neruchev & Shatilovich] 1985); там же (47°19'N, 54°24'E) 24.07.2003 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); там же, 24–25.04.2008 (Пестов, Сараев [Pestov & Sarayev] 2009); там же (47°19'N, 54°24'E), 26.04.2008 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 25) 22 км сев.-вост. г. Атырау (47°14'N, 52°11'E), 29.09.2009 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 26) Аралтүбе (~47°11'N, ~54°42'E) (Неручев и др. [Neruchev et al.] 1984); 27) окрестности оз. Бартылдакты (~47°10'N, ~53°42'E) (Неручев и др. [Neruchev et al.] 1984); 28) 17 км юго-зап. пос. Искининский (47°07'N, 52°31'E), 16.06.2009 (Сараев, Пестов [Sarayev

& Pestov] 2010); 29) ур. Брлик (47°06'N, 54°17'E) (Неручев и др. [Neruchev et al.] 1984); 30) среднее течение р. Эмба, ур. Жанбике (47°01'N; 55°07'E), 05.1976 (Неручев, Васильев [Neruchev & Vasil'yev] 1978); там же (47°02'N, 55°07'E), 18.09.2009 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 31) бугор Кыргынтюбе (47°01'N, 54°47'E), 06.10.1999 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 32) окрестности пос. Кульсары (46°57'N; 55°00'E), 06.1962 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); там же, 05.1984 (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 1988); 33) сев.-вост. берег сора Есекжал (46°56'N, 54°47'E), 01.05.2005 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 34) 16-й км дороги Кульсары – Косчагыл (46°53'N, 53°49'E), 25.09.2009 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 35) горы Шолькара (46°39'N, 55°21'E), 06.10.1999 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 36) приморская равнина, ур. Теренозек (46°33'N, 53°18'E), 23.06.1989 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 37) горы Жельтай (~46°30'N, ~55°30'E), 09–10.1977 и 07–08.1980 (Киреев [Kireyev] 1981); там же, юж. склон (46°28'N, 55°33'E), 01.10.1999 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 38) ур. Терен-Озек, 20 км зап. пос. Каратон (~46°26'N, ~53°10'E) (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 2000); 39) между бывшими поселками Каратон и Сарыкамыс (~46°24'N, ~53°29'E) (Зима [Zima] 2011).

Мангистауская область: 40) горы Коленкелы, подъем на зап. склоне (46°23'N, 55°23'E), 22.09.2006 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 41) 6,5 км юго-вост. горы Карашоки (46°11,264'N, 55°58,888'E), 23.09.2010 (Сараев [Sarayev] 2017); 42) пески Шагырлыкум (46°02'N, 56°00'E), 24.09.2009 (Сараев, Пестов [Sarayev & Pestov] 2010); 43) 24 км вост. пос. Кенарал (46°00,364'N, 53°53,866'E), 21.04.2012 (Сараев [Sarayev] 2017); 44) 5 км сев. пос. Сагра (45°45, 833'N, ~54°48,315'E), 07.10.2020 (наши данные); 45) 95 км сев.-вост. пос. Бейнеу (45°56,58'N, 56°08,086'E), 30.04.2021 (наши данные); 46) пески Сам (~45°36'N, ~56°30'E) (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 2000); 47) пески Уялы (45°22'N, 55°45'E), 06–09.06.1990 (Кубыкин Плахов [Kubukin & Plakhov] 2012); 48) полуостров Бузачи (~45°07'N, ~51°39'E), 1888 (Остроумов [Ostroumov] 1889); 49) Ново-Александровск (44°54'N, 53°49'E), 1840 (Никольский [Nikolsky] 1916); 50) Жаманайракты (45°00'N, 54°10'E); 51) горы Кызылтас (44°55'N, 53°45'E), 1832 (Карелин [Karelin] 1883); 52) Усун-Кудук-Каратау (~44°27' N, ~50°35'E), 1864 (Никольский [Nikolsky] 1916); 53) гора Унгоза (44°26'N, 51°12'E), 1832 (Карелин [Karelin] 1883); 54) Джалбарт (~44°25'N, ~51°20'E), 1864 (Никольский [Nikolsky] 1916); 55) полуостров Мангышлак, с. Таушик (~44°20'N, ~51°21'E) (Параскив [Paraskiv] 1956); 56) окрестности оз. Тугаракчан, 140 км юго-зап. песков Сам (~44°14'N, ~55°45'E) (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 2000); 57) окрестности колодца Саура (~44°13'N, ~50°48'E), 1906 (Васильев [Vasiliev] 1914); 58) окрестности с. Шетпе (44°10'N, 52°07'E) 2013 (наши данные); 59) окрестности пос. Сенек (~43°21'N, ~53°23'E) (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 2000); 60) возле колодца Кугусем (43°10'N, 54°53'E), 02–05.05.1990 (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 2000; Кубыкин Плахов [Kubukin & Plakhov] 2012); 61) в 5 км юго-западнее колодца Саммамбет (43°12'N, 55°15'E), 26–27.04.1990 (Кубыкин Плахов [Kubukin & Plakhov] 2012); 62) балка Кендерли (42°57'N, 54°40'E), 20.04.2010, 04.2011 (Пестов, Нурмухамбетов [Pestov & Nurmukhambetov] 2012); 63) пески Карынжарык, в 14 км вост. пос. Аккудук (~43°06'N, ~54°05'E) (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 2000); 64) у залива Кендерли (~42°45'N, ~52°40'E) (Никольский [Nikolsky] 1916). 65) урочище Онере (42°36'N, 54°26'E), 05.2012 (Пестов, Нурмухамбетов [Pestov & Nurmukhambetov] 2012); 66) окрестности поселка Тулеп (42°38'N, 55°23'E), 27.04.1990 (Кубыкин Плахов [Kubukin & Plakhov] 2012); 67) пески Карынжарык, в 79 км юго-юго-зап. пос. Аккудук (~42°29'N, ~53°05'E) (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 2000); 68) в 2 км севернее колодца Туебаткан, Южный Карынжарык (42°21'N, 53°39'E), 10–11.05.1990 (Кубыкин Плахов [Kubukin & Plakhov] 2012); 69) окрестности пос. Тулеп (~42°29'N, ~55°14'E) (Брушко, Кубыкин [Brushko & Kubukin] 2000).

В Атырауской области западнее реки Урал (Жайык) стрела-змея пока не встречена (Рис. 1А). Левобережье Урала (Жайыка) в настоящее время, по-видимому, является границей ареала. По мнению Ф.А. Сараева ([Sarayev] 2017: 319), «в будущем можно ожидать появление этого вида и на правом берегу», чему способствуют, заметил этот автор, мосты через Урал (Жайык), в частности, (тогда еще неоткрытый) автомобильный мост около пос. Махамбет, расположенном в правобережье Урала (Жайыка). Как сообщалось в этой же публикации, Атырауская область в северно-восточной части остается малоизученной герпетологами, «и вопрос об обитании на этой

территории стрелы-змеи остается открытым» (Сараев [Sarayev] 2017: 318). Мангистауская область полностью охвачена ареалом, на ней географическое распространение встреч вида более равномерное по сравнению с Атырауской областью (Рис. 1В).

Итак, согласно последним сведениям, ареал *P. lineolatus* охватывает всю Мангистаускую область, центральную и юго-восточную часть Атырауской области. Северо-западная граница ареала стрелы-змеи в Казахстане из Мангистауской области поднимается на север вдоль восточного побережья Каспийского моря и левого берега Урала (Жайыка) в Атырауской области, поворачивая на восток в Индерском районе последней и проходя далее на восток и северо-восток через ее Кызылкогинский район. Известный к настоящему времени северный предел распространения вида находится в Кызылкогинском районе, на северо-западной окраине песков Тайсойган (48°49,97'N, 52°55,545'E).

Благодарности. Авторы признательны Р.А. Горелову и А.Е. Кузовенко за помощь в сборе материала.

Литература

- Ахмеденов К.М. 2018. Новые данные по уточнению северной границы ареала стрелы-змеи (*Psammophis lineolatus*, Brandt, 1838). В кн.: *Зоологические и паразитологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Посвящено 85-летию Института зоологии и 100-летию академика НАН РК Евгения Васильевича Гвоздева*. Алматы. С. 166–170.
- Ахмеденов К.М., Бакиев А.Г., Ефимов В.М., Кузовенко А.Е., Хайдаров Е.Е., Шпигельман М.И. 2018а. *Индер – перспективный геопарк Приуралья: Дневник международной научно-познавательной экспедиции в рамках программы «Рухани жаңғыру» и 55-летия Западно-Казахстанского аграрно-технического университета имени Жангир хана, 6-15 июня 2018 года*. Уральск: Западно-Казахстанского аграрно-технический университет имени Жангир хана. 118 с.
- Ахмеденов К.М., Петрищев В.П., Головачев И.В., Бакиев А.Г., Горелов Р.А., Калмыкова О.Г., Майканов Н.С. 2017. *Индерский солянокупольный ландшафт – заповедная жемчужина Западного Казахстана: монография*. Уральск: Западно-Казахстанский аграрно-технический университет им. Жангир хана. 142 с.
- Ахмеденов К.М., Петрищев В.П., Головачев И.В., Бакиев А.Г., Горелов Р.А., Калмыкова, О.Г., Майканов Н.С., Норейка С.Ю., Барбазюк Е.В., Ефимов В.М., Лактионов А.П., Кузовенко А.Е., Дюжаева И.В., Тилли А.С., Белослудцев Е.А., Казадаев Д.С., Тюфяков К.В., Якубсон П.Ю., Шпигельман М.И., Хайдаров Е.Е. 2018б. *Индер – перспективный геопарк Приуралья: монография*. Уральск: Западно-Казахстанский аграрно-технический университет им. Жангир хана. 280 с.
- Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 1988. *Каталог герпетологической коллекции Института зоологии АН КазССР*. Алма-Ата: Наука. 40 с.
- Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 2000. Распространение и экология стрелы-змеи (*Psammophis lineolatus* Brandt, 1838) в Казахстане. *Selevinia*, 1–4: 130–137.
- Васильев И. 1914. К познанию фауны и биологии рептилий Мангишлака. *Любитель природы*, 4: 97–107.
- Доронин И.В. 2016. Новая находка стрелы-змеи, *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1836) (Serpentes: Lamprophiidae) на Кавказе. *Современная герпетология*, 16 (3–4): 161–163.
- Доронин И.В., Дуйсебаева Т.Н., Ахмеденов К.М., Бакиев А.Г., Плахов К.Н. 2020. О типовом местонахождении стрелы-змеи, *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838) (Serpentes: Lamprophiidae). *Труды Зоологического института РАН*, 324 (2): 262–272.
- Зима Ю.А. 2011. Материалы по земноводным и пресмыкающимся северо-восточной части Прикаспийской низменности. *Selevinia*, 1–4: 152–155.
- Карелин Г.С. 1883. Путешествия Г.С. Карелина по Каспийскому морю. *Записки императорского Русского географического общества по общей географии*. Т. 10. Санкт-Петербург: Типография Императорской Академии наук. VI+497 с., 6 л. карт.
- Киреев В.А. 1981. Земноводные и пресмыкающиеся хребта Жельтау. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Ленинград: Наука. С. 64–65.
- Кубыкин Р.А., Плахов К.Н. 2012. О фауне амфибий и рептилий Арало-Каспийского водораздела (по материалам экспедиций Р.А. Кубыкина в 1989-1990 гг.). *Selevinia*, 20: 66–76.
- Неручев В.В., Васильев Н.Ф. 1978. Фауна рептилий (Reptilia) Северо-Восточного Прикаспия. *Вестник зоологии*, 6: 36–41.
- Неручев В.В., Шатилович О.А. 1985. О некоторых закономерностях формирования герпетофауны

Северо-Восточного Прикаспия. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Ленинград: Наука. С. 147–148.

Неручев В.В., Ширяев А.Ф., Капустина С.Ф., Кудаккина Е.Ю. 1984. Фауна и ландшафтные комплексы рептилий юга Урало-Эмбинского междуречья. В кн.: *Наземные и водные экосистемы*. Горький. С. 86–91.

Никольский А.М. 1905. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи. (*Herpetologia rossica*). *Записки Императорской Академии Наук. VIII серия. По физико-математическому отделению*, 17 (1): 1–518.

Никольский А.М. 1916. *Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии наук. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. II. Ophidia*. Петроград: Типография Императорской Академии наук. 349 с.

Остроумов А. 1889. Зоологическая экскурсия на полуострова Мангышлак и Бузачи. *Приложения к Протоколам заседаний Общества Естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете*, 113: 1–18.

Параскив К.П. 1948. К фауне амфибий и рептилий полуострова Мангышлак. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия зоологическая*, 8: 161–167.

Параскив К.П. 1956. *Пресмыкающиеся Казахстана*. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.

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

Пестов М.В., Сараев Ф.А. 2009. Находки гнезд некоторых пернатых хищников на меловом плато Аккергешин, Атырауская область, Казахстан. *Пернатые хищники и их охрана*, 15: 132–133.

Пестов М.В., Сараев Ф.А., Агеев В.С. 2011. Новые находки рептилий в Северном Прикаспии (Республика Казахстан). *Современная герпетология*, 11 (3/4): 192–195.

Рычков П.И. 1762. *Топография Оренбургская, то есть: обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочиненное коллежским советником и Императорской Академии наук корреспондентом Петром Рычковым. Часть I*. Санктпетербург: при Императорской Академии Наук. 331 с.

Сараев Ф.А. 2017. Распространение стрелы-змеи *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838) в Северо-Восточном Прикаспии. В кн.: *Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна. Материалы II Международной конференции, посвященной памяти выдающегося натуралиста и путешественника Николая Алексеевича Зарудного*. Оренбург: ИПК «Университет». С. 317–320.

Сараев Ф.А., Пестов М.В. 2010. К кадастру рептилий Северного и Северо-Восточного Прикаспия. В кн.: *Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах*. Алматы: АСБК – СОПК. С. 172–191.

Brandt. 1838. Note sur quatre nouvelles espèces de serpents de la côte occidentale de la mer Caspienne et de la Perse septentrionale, découvertes par M. Kareline; par M. BRANDT (in le 22 décembre 1837). *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint Pétersbourg*, 3 (16): 241–244.

Sindaco R., Venchi A., Grieco C. 2013. *The Reptiles of the Western Palearctic. 2. Annotated Checklist and Distributional Atlas of the Snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an Update to the Societas Herpetologica Italica. Vol. 1*. Latina: Edizioni Belvedere. 544 p.

References

Akhmedenov K.M. 2018. New data to clarify the northern border of the range of the arrow-snake (*Psammophis lineolatus*, Brandt, 1838). In: *Zoological and Parasitological Studies in Kazakhstan and Neighboring Countries. Dedicated to the 85th Anniversary of the Organization of the Institute of Zoology and the 100th Anniversary of Academician of the National Academy of Sciences of Kazakhstan Yevgeny Vasilievich Gvozdev*. Almaty. P. 166–170. [In Russian]

Akhmedenov K.M., Bakiev A.G., Efimov V.M., Kuzovenko A.E., Khaidarov E.E., Shpigelman M.I. 2018a. *Inder – a Promising Geopark of the Urals: Diary of an International Scientific and Educational Expedition within the Framework of the «Rukhani Zhagyru» Program and the 55th Anniversary of the West Kazakhstan Agrarian and Technical University Named after Zhangir Khan, June 6-15, 2018*. Uralsk: West Kazakhstan Agrarian Technical University named after Zhangir Khan. 118 p. [In Russian]

Akhmedenov K.M., Petrishchev V.P., Golovachev I.V., Bakiev A.G., Gorelov R.A., Kalmykova O.G., Maikanov N.S. 2017. *Inder Sky Salt-dome Landscape – a Reserved Pearl of Western Kazakhstan: Monograph*. Uralsk: West Kazakhstan Agrarian Technical University named after Zhangir Khan. 142 p. [In Russian]

Akhmedenov K.M., Petrishchev V.P., Golovachev I.V., Bakiev A.G., Gorelov R.A., Kalmykova, O.G., Maikanov N.S., Noreika S.Yu., Barbazyuk E.V., Efimov V.M., Laktionov A.P., Kuzovenko A.E., Dyuzhaeva I.V., Tilly A.S., Belosludtsev E.A., Kazadaev D.S., Tyufyakov K. V., Yakubson P.Yu., Shpigelman M.I., Khaidarov E.E. 2018b. *Inder – a Promising Geopark of the Urals: Monograph*. Uralsk: West Kazakhstan Agrarian Technical University named after Zhangir Khan. 280 p. [In Russian]

Brandt. 1838. Note sur quatre nouvelles espèces de serpents de la côte occidentale de la mer Caspienne et de la Perse septentrionale, découvertes par M. Kareline; par M. BRANDT (in le 22 décembre 1837). *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint Pétersbourg*, 3 (16): 241–244.

- Brushko Z.K., Kubykin R.A. 1988. *Catalog of the Herpetological Collection of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR*. Alma-Ata: Nauka. 40 p. [In Russian]
- Brushko Z.K., Kubykin R.A. 2000. Distribution and ecology of the steppe ribbon racer (*Psammophis lineolatus* Brandt, 1838) in Kazakhstan. *Selevinia*, 1–4: 130–137. [In Russian]
- Doronin I.V. 2016. A new record of the steppe ribbon racer, *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1836) (Serpentes: Lamprophiidae) in the Caucasus. *Current Studies in Herpetology*, 16 (3–4): 161–163. [In Russian]
- Doronin I.V., Dujsebajeva T.N., Akhmedenov K.M., Bakiev A.G., Plakhov K.N. 2020. On the type locality of the Steppe Ribbon Racer, *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838) (Serpentes: Lamprophiidae). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Science*, 324 (2): 262–272. [In Russian]
- Karelin G.S. 1883. Travel G.S. 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: VI+497 p., 6 sheets of maps. [In Russian]
- Kireev V.A. 1981. Amphibians and reptiles of the Zheltau ridge. In: *The Problems of Herpetology. The 5th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 64–65. [In Russian]
- Kubykin R.A., Plakhov K.N. 2012. On the fauna of amphibians and reptiles of the Aral-Caspian watershed (based on the materials of the expeditions of R.A.Kubykin in 1989–1990). *Selevinia*, 20: 66–76. [In Russian]
- Neruchev V.V., Vasilyev N.F. 1978. Reptile fauna (Reptilia) of the North-Eastern Caspian region. *Vestnik Zoologii*, 6: 36–41. [In Russian]
- Neruchev V.V., Shatilovich O.A. 1985. About some regularities of herpetofauna formation in the North-Eastern Caspian region. In: *The Problems of Herpetology. The 6th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 147–148. [In Russian]
- Neruchev V.V., Shiryayev A.F., Kapustina S.F., Kudakina E.Yu. 1984. Fauna and landscape complexes of reptiles in the south of the Ural-Emba interfluvium. In: *Terrestrial and Aquatic Ecosystems*. Gor'kiy. P. 86–91. [In Russian]
- Nikolsky A.M. 1905. Reptiles and amphibians of the Russian Empire. (Herpetologia rossica). *Notes of the Imperial Academy of Sciences. VIII series. Physics and Mathematics Department*, 17 (1): 1–518. [In Russian]
- Nikolsky A.M. 1916. *Fauna of Russia and Neighboring Countries, Mainly from the Collections of the Zoological Museum of the Imperial Academy of Sciences. Reptiles (Reptilia). Vol. 2. Ophidia*. Petrograd: Printing house of the Imperial Academy of Sciences. 350 p. [In Russian]
- Ostroumoff A. 1889. Zoological excursion to the Mangishlak and Buzachi peninsulas. *Appendices to Protocols of Meetings of the Society of Naturalists at the Imperial Kazan University*, 113: 1–18. [In Russian]
- Paraskiv K.P. 1948. To the fauna of amphibians and reptiles of the Mangyshlak Peninsula. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR. Zoological Series*, 8: 161–167. [In Russian]
- Paraskiv K.P. 1956. *Reptiles of Kazakhstan*. Alma-Ata: Publishing house of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR. 228 p. [In Russian]
- Pestov M.V., Nurmukhambetov Zh.E. 2012. Amphibians and reptiles of the Ustyurt state reserve (Kazakhstan). *Selevinia*, 20: 77–82. [In Russian]
- Pestov M.V., Saraev F.A. 2009. Nest Discoveries of Some Birds of Prey on the Akkeregeshin Chalk Plateau, Atyrau District, Kazakhstan. *Feathered Predators and their Protection*, 15: 132–133. [In Russian]
- Pestov M.V., Sarayev F.A., Ageyev V.S. 2011. New Reptile Findings in the Northeastern Precaspian Lowland (Republic of Kazakhstan). *Current Studies in Herpetology*, 11 (3/4): 192–195. [In Russian]
- Rychkov P.I. 1762. *Orenburg Topography, that is: A Detailed Description of the Orenburg Province, Written by the Collegiate Counselor and the Imperial Academy of Sciences, Correspondent Peter Rychkov. Part I*. Saint Petersburg: under the Imperial Academy of Sciences. 331 p. [In Russian]
- Sarayev F.A. 2017. Distribution of the steppe ribbon racer *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838) in the North-Eastern Caspian region. In: *Spatial-Temporal Dynamics of Biota and Ecosystems of the Aral-Caspian Basin. Materials of the 2 International Conference Dedicated to the Memory of the Outstanding Naturalist and Traveler Nikolai Alekseevich Zarudny*. Orenburg: Publishing and printing complex «University». P. 317–320. [In Russian]
- Sarayev F.A., Pestov M.V. 2010. On the Cadaster of the Reptiles of Northern and North Eastern Caspian Sea Region. In: *Herpetological Researches in Kazakhstan and Adjacent Countries*. Almaty: Association for the Conservation of Biodiversity of Kazakhstan – Birds Conservation Union of Kazakhstan. P. 172–191. [In Russian]
- Sindaco R., Venchi A., Grieco C. 2013. *The Reptiles of the Western Palearctic. 2. Annotated checklist and distributional atlas of the snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an update to the Societas Herpetologica Italica. Vol. 1*. Latina: Edizioni Belvedere. 544 p.
- Vasilyev I. 1914. To the knowledge of the fauna and biology of reptiles of Mangishlak. *Nature Lover*, 4: 97–107. [In Russian]
- Zima Yu.A. 2011. Materials on amphibians and reptiles of the northeastern part of the Caspian lowland. *Selevinia*, 1–4: 152–155. [In Russian]

**Қазақстан Республикасының Маңғыстау және Атырау облыстарындағы оқжылан
Psammophis lineolatus (Brandt, 1838) (Serpentes: Lamprophiidae)**

Қ.М. Ахмеденов¹, А.Г. Бакиев^{2*}

¹ М. Өтемісов атындағы Батыс Қазақстан университеті, Н.Назарбаев даңғылы 162, 090000 Орал,
Қазақстан; kazhmurat78@mail.ru

² Ресей Ғылым академиясының Самара федералдық зерттеу орталығы, Ресей Ғылым академиясының Еділ
бассейнінің экологиясы Институты, Комзин көшесі 10, 445003 Тольятти,
Ресей; herpetology@list.ru

* Тілші-Автор

Тұжырым. Мақалада Батыс Қазақстанда оқжыланның *Psammophis lineolatus* таралуын зерттеу тарихы туралы материалдар келтірілген. Әдеби және түпнұсқалық деректер негізінде таралу аймағының солтүстік-батыс шекарасы өтетін Қазақстанның Маңғыстау және Атырау облыстарында түрдің таралу кадастры бар карта жасалды. Бұл шекара Каспий теңізінің шығыс жағалауынан Жайықтың сол жағалауымен Батыс Қазақстан облысының шекарасына дейін көтеріледі және Индер көлінің солтүстік жағалауымен өтіп, Атырау облысының Индер ауданында шығысқа бұрылады. Қазіргі уақытта белгілі оқжыланның таралу аймағының солтүстік шегі, біздің мәліметтеріміз бойынша, Тайсойған құмдарының солтүстік-батыс шетінде, Атырау облысының Қызылқоға ауданында (48°49,97'N, 52°55,545'E) орналасқан.

Кілт сөздер: *Psammophis lineolatus*, таралу аймағы, Батыс Қазақстан

The Steppe Ribbon Racer *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838) (Serpentes: Lamprophiidae) in Mangistau and Atyrau oblasts from the Republic of Kazakhstan

K.M. Akhmedenov¹, A.G. Bakiev^{2*}

¹ M. Utemisov West Kazakhstan University, N. Nazarbayev Avenue, 162, Uralsk, 090000,
Kazakhstan; kazhmurat78@mail.ru

² Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga Basin of the
Russian Academy of Sciences, st. Komzina, 10, Togliatti, 445003,
Russia; herpetology@list.ru

* Corresponding author

Abstract. Materials related to the history of the study of the distribution of the steppe ribbon racer *Psammophis lineolatus* in Western Kazakhstan are presented in this article. Thus, based on literature and original data, a map was compiled with an inventory of the distribution of the species in the Mangistau and Atyrau oblasts of Kazakhstan through which the northwestern border of the range passes. This border rises from the eastern coast of the Caspian Sea along the left bank of the Urals almost to the border of the West-Kazakhstan oblast before then turning eastwards into the Indersky district of the Atyrau oblast, passing along the northern coast of Lake Inder. Data show that the currently known northern distribution limit for the Steppe Ribbon Racer is on the northwestern edge of the Taisoigan sands, in the Kyzylkoginsky district of the Atyrau oblast (48°49,97'N, 52°55,545'E).

Key words: *Psammophis lineolatus*, range, Western Kazakhstan

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; Нуридджанов [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 Бетпақдала 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-

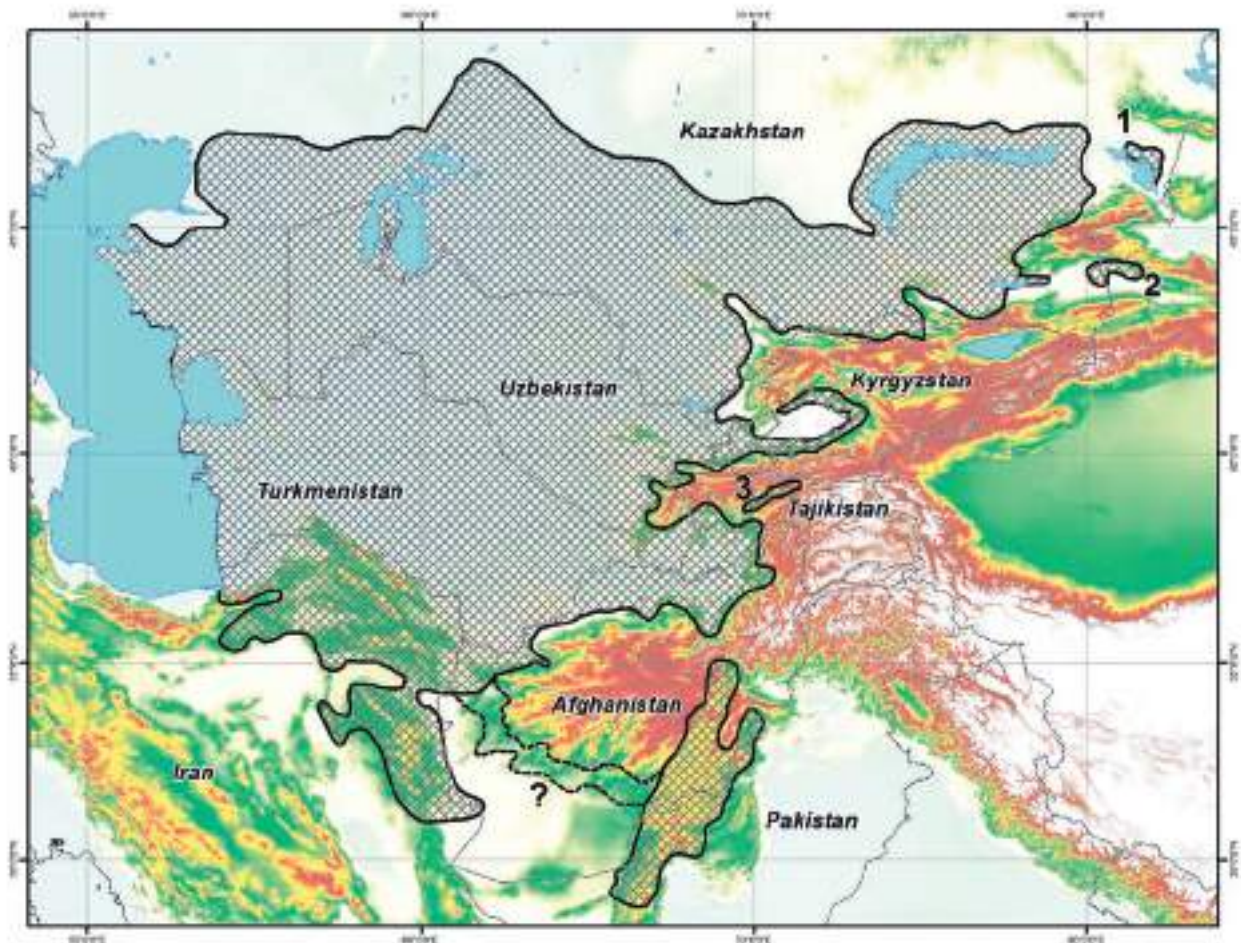


Рис. 1. Ареал *Agrionemys horsfieldii*. Обозначения популяционных группировок: 1 – Хоргос-Илийская, 2 – Северо-Алакольская, 3 – Сурхобская.

Fig. 1. The range of *Agrionemys horsfieldii*. The abbreviations indicate the population groups: 1 – Khorgos-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 подвид *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.

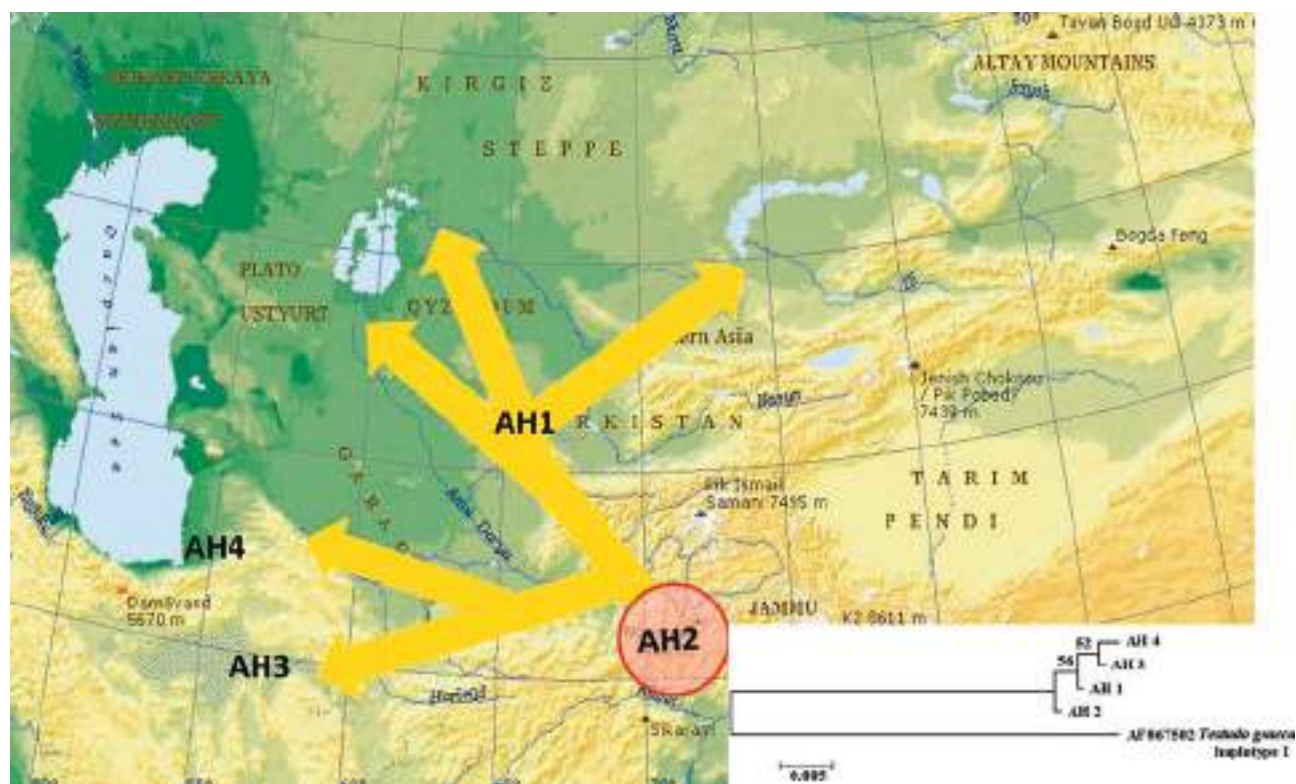


Рис. 2. Расселение *Agrionemys horsfieldii* по территории Средней Азии по данным молекулярно-генетического анализа. На врезке: филогенетические связи гаплотипов гена 12 S рРНК, обнаруженных в популяциях *A. horsfieldii* (Васильев и др. [Vasilyev et al.] 2008).

Fig. 2. Distribution of *Agrionemys horsfieldii* in Central Asia according to molecular genetic data. Inset: phylogenetic relationships of 12SrRNA 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 эфемерной 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 согласится. 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 & Dujsebayaeva] 2012; Brushko & Kubukin, 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 низкогорья 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 [Kubukin] 1988; Brushko & Kubukin, 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 [Kubukin] 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. Сырдарья (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] 1994а), Пашхуртской котловине (Макеев [Makeev] 1974), Каршинской степи (Бондаренко, Перегонцев [Bondarenko & Peregontsev] 2006а), 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 Туберо-Оланд 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 & Dujsebayeva] 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, хребет 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 & Kubikin] 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% выборок преобладали самки, но их доля, как правило, не превышала долю самцов более чем в 2 раза, а в 33% выборок 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 & Kubykin] 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 (Казakhstan), 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 эфемерной 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 & Kubikin] 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-тао, 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-тао 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 & Kubikin] 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 эфемерные 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 [Mambetdzhumaev] 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 & Peregotsev] 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 низкогорья 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; Vouamer & 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 Pharyngodonidae. 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 [Mambetdzhumayev] 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 низкогорья 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 прояснения 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 horsfieldii*) 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*. Пуцино – 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., Нажмуудинов 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., Нажмуудинов 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. 1977б. 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/ВКР_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., Солдатова 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., Бабаджоновна 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., 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.
- 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., 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.
- 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Peregotsev 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., Dujsebajeva 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. kazachstanica 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. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 32(3): 361–375. [In Russian]

Dubinina 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., Hundsdörfer 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 Taldi-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 pyroplasmiasis. 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 (*Agriemys 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]

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*. Astrahan': 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]

Rosanolov 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 anthropogenic 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 Mountain 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

Систематический список амфибий Казахстана: краткая история изучения, современная таксономия, вопросы актуализации

Т. Н. Дуйсебаева

Институт зоологии Республики Казахстан, пр. Аль-Фараби 93, Алматы 050060, Казахстан;

tatjana.dujsebajeva@zool.kz

Аннотация. В статье кратко излагается история формирования современного систематического списка земноводных Казахстана. Эта история, как академическое явление, начинается со второй половины XVIII столетия, со времени научных путешествий по Западному Казахстану Петра Симона Палласа. Основой списка можно считать перечень видов, указанный для казахстанской территории А.М. Никольским в монографии 1918 г., при этом научные названия амфибий, в большинстве своем, трактовались в корректной форме: *Ranodon sibiricus*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Rana arvalis*, *R. asiatica*, *R. esculenta*, *R. temporaria* (9 видов). В последующее столетие в количественном отношении список не претерпел серьезных изменений и варьировал от 10 до 12 видов. Качественные изменения определялись взглядами на таксономическую позицию и родственные связи конкретных видов и родов: *Rana amurensis* – *Rana asiatica*, *Hynobius* – *Salamandrella*, *Rana* – *Pelophylax* и др. Таксономические ревизии последних двух десятилетий, основанные преимущественно на молекулярно-генетическом анализе, внесли серьезные коррективы в список батрахофауны Казахстана. Был определен видовой состав родов *Pelobates* (*P. verspetinus*) и *Bufo* (*B. sitibundus*, *B. perrini*, *B. pewzowi*) и подтверждена сложность внутривидовой структуры *Pelophylax ridibundus* в современном представлении о комплексах криптических видов. Актуализация списка имеет перспективы. Первоочередными задачами являются тщательное обследование сопредельных с Россией северных территорий Казахстана для решения вопроса об обитании обыкновенного тритона, травяной и сибирской лягушек и продолжение таксономических исследований в отношении состава комплексов *Bufo* *viridis* и *Pelophylax ridibundus*.

Ключевые слова: земноводные, видовой состав, таксономические изменения, Казахстан

В 2010 г., анализируя последние изменения в систематическом списке герпетофауны Казахстана, мы писали: «<...> даже с учетом всех последних изменений [этот список] не претендует на роль окончательного и неизменного. Изучение проблемных таксонов <...> продолжается <...>. Не исключено, что уже в ближайшее время в представленный список будут внесены очередные поправки» (Дуйсебаева [Dujsebajeva] 2010: 42). Прошедшие 10 лет подтвердили справедливость сказанного. В 2018 г. вышла статья с обсуждением последних изменений в таксономическом списке заурофауны Казахстана, индуцированных преимущественно современными молекулярно-генетическими исследованиями (Дуйсебаева и др. [Dujsebajeva et al.] 2018). Серьезные изменения произошли во взглядах на таксономическое положение некоторых видов и родов змей. Не остались в стороне и земноводные. В настоящем обзоре мы привели краткую историю формирования систематического списка амфибий Казахстана, подвели итог результатам таксономических ревизий последнего десятилетия и очертили перспективы актуализации списка.

Сокращения, использованные в тексте: ZISP – Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург (ранее Зоологический музей Императорской академии наук).

Краткая история формирования систематического списка батрахофауны Казахстана

Российский учёный, академик Пётр Симон Паллас был первым, кто проложил дорогу академическому изучению амфибий в Казахстане (Боркин [Borkin] 2022). В 1769, 1773 и 1793 гг. он экскурсировал по Западному Казахстану, изучая биоразнообразие Прикаспийской равнины, и

изложил свои наблюдения в нескольких обобщающих сводках (Pallas, 1771, 1776, 1814). П.С. Паллас указывал два вида амфибий, которые фигурировали в его работах под разными названиями: озёрная лягушка – *Rana ridibunda* Pallas, 1771: 428; *Rana cachinnans* Pallas, 1814: 7 и зелёная жаба – *Rana variabilis* Pallas, 1769; *Rana sitibunda* Pallas, 1771: 367, *Rana mutabilis* Pallas, 1776: 538) (Боркин, Литвинчук [Borkin & Litvinchuk] 2015).

В XIX – первой четверти XX столетий немало ученых и естествоиспытателей прокладывали свои маршруты через Казахстан, привозя из экспедиций как устные сведения о встречах амфибий, так и экземпляры для коллекций. Все эти материалы в 1918 г. обобщил А.М. Никольский. Можно говорить о том, что в его монографии содержалась основа систематического списка амфибий Казахстана, при этом большее число видов имели как литературное, так и коллекционное (не единичное!) подтверждение, а научные названия видов в большинстве своем трактовались в корректной форме: *Ranodon sibiricus*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Rana arvalis*, *Rana asiatica*, *Rana esculenta*, *Rana temporaria* (9 видов).

А.М. Никольский ([Nikolsky] 1918) рассматривал бурых лягушек с р. Или и Чунджи в рамках отдельного вида *R. asiatica* (сборы Н.М. Пржевальского: ZISP 1064 и Алфераки: ZISP 1257–1258), отличая его от *R. temporaria* и *R. arvalis*, но больше сближая с последним (с. 66). Морфологическое сходство бурых лягушек создавало трудности в определении некоторых коллекционных экземпляров. Так, к травяной лягушке А.М. Никольский корректно относил сборы с Уральска от Кейсерлинга (ZISP 362), с р. Илек от Эверсмана (Lichtenstein, 1823), из окрестностей Кокчетавы (сборы экспедиции Географического общества: ZISP 2339). Но со ссылкой на В.С. Елпатьевского ([Elpatjevsky] 1907) и коллекции, упоминал в рамках этого же вида бурых лягушек с Семиречья: Верного (с сомнением), Балхаша (ZISP 2326), низовий р. Или, а в ранней своей работе (Никольский [Nikolsky] 1887) лягушек с р. Лепсы у Лепсинского пикета и Хоргоса.

В монографии А.М. Никольского ([Nikolsky] 1918) нет конкретных указаний о находках сибирского углозуба с казахстанской территории, но в перечне коллекции им упомянут экземпляр за № 119 неизвестного года сбора (или поступления) из Киргизских степей от В.И. Мочульского (с. 240). Анализ маршрутов этого коллектора и известного специалиста по насекомым позволяет утверждать, что углозуб был собран Виктором Ивановичем в 1839 г. в северной части Киргизской степи при переезде из Омска в Троицк (Moschulsky, 1850). Этот маршрут пролегал по северу нынешних Костанайской и Северо-Казахстанской областей (Мочульский [Moschulsky] 2013), где лежит южная граница ареала *S. keyserlingii*.

А.М. Никольский ([Nikolsky] 1918) относил сибирского углозуба к роду *Salamandrella*, а не *Hynobius*, как имеющего четыре, а не пять пальцев на задних конечностях, подчеркивая при этом близость и высокое морфологическое сходство представителей двух родов. В отношении обыкновенного тритона, *Triturus vulgaris* он писал, что этот вид «<...> В Закаспийской области и Туркестане <...> не водится.» (с. 230). Александр Михайлович также упоминал близкие к современным границам Казахстана находки квакши: Эйхвальд (Eichwald, 1841: *Hyla viridis*) – дельта р. Волга и Н.А. Зарудный ([Zarudny] 1895: *Hyla arborea*) – под Оренбургом. Можно принять, что в количественном и качественном отношении систематический список земноводных Казахстана был в основе своей сформирован в начале XX столетия именно А.М. Никольским. В последующем, большая часть появлявшихся изменений касалась включения или исключения из списка некоторых видов и переименований научных названий видов и родов по мере совершенствования таксономических взглядов.

П.В. Терентьев и С.А. Чернов ([Terentyev & Chernov] 1949) принимали для казахстанской территории 10 видов, «официально» включая в список обыкновенного тритона и сибирского углозуба, но исключая травяную лягушку. Согласно карте 1 в их монографии, южная граница ареала сибирского углозуба, рассматриваемого в рамках р. *Hynobius*, проходила по крайнему северу Казахстана. Для обыкновенного тритона они указывали находки с северных берегов Балхаша (сообщение Л.С. Берга ([Berg] 1923): *Molge vulgaris*) и Аральского моря [к сожалению, автора первичной ссылки так и не удалось установить – ТД]; озёрную лягушку принимали как *Rana ridibunda*, а семиреченских бурых лягушек (Балхаш, Джаркент) относили к подвиду сибирской

лягушки *R. chensinensis balchaschensis* (= *R. amurensis balchaschensis* в более ранней работе: Терентьев, Чернов [Terentyev & Chernov] 1936), отмечая их длинноноготь.

Этот перечень видов в своей основе сохранился и в монографии К.И. Исаковой ([Isakova] 1959) (11 видов). В список была вновь внесена травяная лягушка, которую в единственном экземпляре Каден Исаковна нашла у пос. Дарьинское в долине р. Урал, а остромордая лягушка была описана как *R. terrestris*. 11 видов амфибий упоминали для Казахстана и А.Г. Банников с коллегами ([Bannikov et al.] 1977). При этом остромордой лягушке было возвращено прежнее название – *R. arvalis*, обитание сибирской лягушки констатировалось в Северном Казахстане, а популяции бурых лягушек из Семиречья рассматривались в рамках ее подвида – *R. amurensis balchaschensis*.

В «Книге генетического фонда Казахской ССР» ([Kniga Geneticheskogo Fonda Kazakhskoj SSR] 1989) перечислялось 12 видов. В списке появилась тетраплоидная зелёная жаба – *Bufo danatensis* (данатинская, или среднеазиатская жаба). После обнаружения тетраплоидных зелёных жаб в Киргизии (Мазик и др. [Mazik et al.] 1976) и описания первой тетраплоидной популяции в Туркмении (Писанец ([Pisanez] 1978), тетраплоидные жабы были найдены и на территории Казахстана (Borkin et al., 1986). Л.Я. Боркин (см. Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 1998), принимая 12 видов, корректно дифференцировал сибирскую и центральноазиатскую лягушек, возвратив самостоятельность последней – *R. asiatica* и исключив *R. amurensis* из состава фауны Казахстана. Для обыкновенного тритона он предполагал обитание в «<...> Зауралье, включая самую западную часть Казахстана <...>» (с. 66) [правда, первичных данных мы так и не нашли – ТД] и подчеркивал, что изолированные находки с берегов Балхаша и Аральского моря не подтверждаются. Этот список принимался и С.Л. Кузьминым ([Kuzmin] 1999), но обитание *T. vulgaris* в Казахстане по сути отрицалось (11 видов).

В обзоре последних изменений в систематическом списке герпетофауны Казахстана в 2010 г. мы принимали те же 11 видов (Дуйсебаева [Dujsebajeva] 2010), что и С.Л. Кузьмин ([Kuzmin] 1999), но с некоторыми изменениями в таксономической принадлежности для некоторых из них. Так, использование видового названия *Bufo danatensis* для обозначения всех популяций тетраплоидных жаб Азии оказалось неверным: было установлено существование целого комплекса тетраплоидных видов (Stöck et al., 2001, 2006). Для тетраплоидных популяций, населяющих территорию северо-восточнее пустыни Каракум (Узбекистан, Кыргызстан, южный Казахстан, северо-западный Китай, Монголия), существовало наиболее старое пригодное название – *B. pewzowi* Bedriaga, 1898 (see Stöck et al., 2001: 276, 279), которое и было принято для обозначения тетраплоидных жаб Казахстана. Предложение отнести виды комплекса *Bufo viridis* к роду *Pseudepidalea* (Frost et al., 2006) не нашло поддержку у многих исследователей, так как был найден старший синоним – *Bufotes* (Dubois & Bour, 2010).

На остеологические различия между представителями комплексов бурых и зелёных лягушек неоднократно указывали палеонтологи (Чхиквадзе [Chkhikvadze] 1984; Roček & Šandera, 2008; Ратников [Ratnikov] 2012). Особенности генома, жизненного цикла и разный уровень способности к гибридизации служили дополнительной поддержкой к отнесению их к разным под родам – *Rana* и *Pelophylax* (Dubous & Ohler, 1994) или даже родам (Frost et al., 2006). Последняя точка зрения была учтена С.Л. Кузьминым ([Kuzmin] 2012) во втором издании его монографии «Земноводные бывшего СССР», где озёрная лягушка фигурировала под видовым названием *Pelophylax ridibundus*. В остальном список не претерпел существенных изменений.

Изменения в систематическом списке земноводных Казахстана в последнее десятилетие

Изменения в представлениях о видовом разнообразии батрахофауны Казахстана носили как количественной, так и качественной характер и касались представителей трёх родов – *Pelobates*, *Bufotes* и *Pelophylax*.

Чесночница Палласа *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771). Согласно прошлых представлений,

в Казахстане располагалась восточная часть ареала обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Терентьев, Чернов [Terentyev & Chernov] 1949; Банников и др. [Bannikov et al.] 1977; Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 1998). В конце 1990-х гг. – начале нынешнего тысячелетия было установлено, что популяции из западной и восточной частей ареала *P. fuscus* достоверно отличаются по размеру генома, при большем количестве ядерной ДНК у «восточной» формы (Barabanov et al., 1998; Borkin et al., 2001, 2003). Неперекрывающиеся размеры геномов и узкая зона гибридизации между «западной» и «восточной» формами чесночниц (менее 20 км шириной) на фоне высокого морфологического сходства позволили рассматривать эти формы в качестве самостоятельных криптических видов, оставляя за «западной» формой прежнее название – *P. fuscus* (обыкновенная чесночница) и рассматривая «восточную» как самостоятельный вид *Pelobates vespertinus* (чесночница Палласа) (Халтурин и др. [Khalturin et al.] 2003; Литвинчук и др. [Litvinchuk et al.] 2008; Dufresnes et al., 2019a, b). Граница между ними проходит от устья Днепра, по западной части Харьковской области Украины, далее через Белгородскую, Курскую, Орловскую, Тульскую и Московскую к Ярославской областям России (Litvinchuk et al., 2013; Dufresnes et al., 2019a, b). Таким образом, в Казахстане обитает *P. vespertinus*. Однако не все авторы поддерживают этот вывод, полагая, что генетическая дифференциация западной и восточной форм не достигает видового уровня, как у других форм рода *Pelobates* (Veith et al., 2006).

Комплекс *Bufo viridis* (зелёные жабы). Согласно современных представлений (Dufresnes et al., 2019c; Frost, 2021) комплекс зелёных жаб рассматривают в рамках рода *Bufo* (Dubois & Bour, 2010). В составе комплекса принимают 15 видов разной ploidy и 2 неописанные формы. Из них в Казахстане достоверно обитают три вида из этого комплекса: два диплоидных ($2n=22$) – *B. perrini* (ранее туранская жаба *B. turanensis* Hemmer, Schmidtler and Böhme, 1978) и *B. sitibundus* (в некоторых работах упоминаемая как *B. variabilis* Pallas, 1769) и один тетраплоидный ($2n=44$) – *B. pewzowi*.

Комплекс *Pelophylax ridibundus* (озёрные лягушки). Исследования последних десятилетий показали, что и озёрная лягушка на самом деле является «букетом криптических видов» («a bunch of cryptic species»: Borkin et al. 2004, p. 89). Таксон представлен комплексом близких форм, различающихся генетически и занимающих разные ареалы с широкими зонами гибридизации на огромном пространстве от Европы (Франции) до Центральной Азии (Литвинчук и др., 2008). Сейчас по митохондриальным маркерам различают не менее 8 генетических линий, очень сходных морфологически (Akin et al., 2010; Akin, 2015). Таксономический ранг многих из них неясен (Plötner, 2005; Plötner et al., 2008). Исследованный до недавнего времени материал из Казахстана включал лягушек с рек Урал (Атырау, Чаганский) и Эмба (Кульсары), полуострова Мангышлак, Актюбинска и Джамбула (ныне Тараз) (Литвинчук и др. [Litvinchuk et al.] 2008; Akin et al., 2010; Akin, 2015; Иванов [Ivanov] 2019). Особи были отнесены к разным формам: соответственно «западной форме» *P. ridibundus*, «восточной» форме *P. cf. bedriagae* и *P. sp. nov.*, сходной с лягушками из Кыргызстана и Узбекистана (Akin, 2015), но окончательных выводов пока не было сделано.

Систематический список амфибий Казахстана с учетом последних таксономических изменений приведен в таблице 1.

Каковы перспективы актуализации списка батрахофауны Казахстана? Прежде всего, необходимы прицельные фаунистические исследования на севере страны (Актыбинская, Костанайская, Северо-Казахстанская, Акмолинская, Павлодарская области), где могут быть найдены обыкновенный тритон, травяная и сибирская лягушки. В настоящее время достоверные находки этих амфибий известны с сопредельной территории России, включая приграничные с Казахстаном районы. В ЗИН РАН есть сборы травяной лягушки с окрестностей Уральска и Кокчетава (Никольский [Nikolsky] 1918), а в литературе – сведения о находках травяной лягушки и обыкновенного тритона по долине Урала и в низовьях Илека (Никольский [Nikolsky], 1918; Исакова [Isakova], 1959). Но современных подтверждающих данных нет. Другое дело, что уменьшение площади лесов на фоне периодических колебаний регионального климата могло стать причиной исчезновения этих видов из районов бывшего обитания в Казахстане. Как было показано для территории России, таких изменений вполне достаточно для сокращения ареалов мезофильных земноводных европейского

и европейско-сибирского фаунистических комплексов, к которым относятся *L. vulgaris*, *R. amurensis* и *R. temporaria* (Гаранин [Garanin] 1983; Кузьмин [Kuzmin] 2012).

Помимо фаунистических работ необходимо продолжать таксономические исследования и, в первую очередь, с целью выяснения таксономического состава комплекса *Pelophylax ridibundus* в Казахстане, поскольку данные по восточной части ареала комплекса пока скудны. По последним данным, в Казахстане живут две нативные формы озёрных лягушек и широко расселилась инвазивная азиатская форма «bedriagae» (Dujsebajeva et al., 2021).

Таблица 1. Систематический список земноводных Казахстана*.

Table 1. Checklist of the amphibians of Kazakhstan*.

AMPHIBIA – ЗЕМНОВОДНЫЕ			
CAUDATA Duméril, 1805 – Хвостатые земноводные			
HYNOBIIDAE Cope, 1859 – Углозубые			
1	<i>Ranodon sibiricus</i> Kessler, 1866	Семиреченский лягушкозуб	Жетісу аяқтыбалығы
2	<i>Salamandrella keyserlingii</i> Dybowski, 1870	Сибирский углозуб	Сібір бұрыштістісі
ANURA Duméril, 1805 – Бесхвостые земноводные			
BOMBINATORIDAE Gray, 1825 – Жерлянковые			
3	<i>Bombina bombina</i> (Linnaeus, 1761)	Краснобрюхая жерлянка	Қызылбауыр шұбар бақа
PELOBATIDAE Bonaparte, 1850 – Чесночницы			
4	<i>Pelobates vespertinus</i> (Pallas, 1771)	Чесночница Палласа	Паллас тарбақасы
BUFONIDAE Gray, 1825 – Жабы			
5	<i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758)	Обыкновенная жаба	Кәдімгі құрбақа
6	<i>Bufoes sitibundus</i> (Pallas, 1771)	Изменчивая жаба**	Өзгергіш құрбақа
7	<i>Bufoes perrini</i> Mazera, Litvinchuk, Jablonski, Dufresnes, 2019	Жаба Перрина	Перрин құрбақасы
8	<i>Bufoes pewzowi</i> (Bedriaga, 1898)	Жаба Певцова	Певцов құрбақасы
RANIDAE Batsch, 1796 – Лягушки			
9	<i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) ***	Озёрная лягушка	Көлбақа
10	<i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842	Остромордая лягушка	Сүйіртұмсық көлбақа
11	<i>Rana asiatica</i> Bedriaga, 1898	Центральноазиатская лягушка	Қызылаяқ бақа

* *L. vulgaris*, *R. amurensis* и *R. temporaria* в список не внесены: необходимо подтверждение их обитания;

** точный перевод с латинского – “жаждущая жаба” (см. статью Л.Я. Боркина в этом выпуске);

*** вероятно, комплекс видов.

Интересным представляются дополнительные молекулярно-генетические исследования по уточнению присутствия в Казахстане вида *B. viridis*. В двух пунктах западного Казахстана – Сейткали и Жарменке, недалеко от границы с Волгоградской и Астраханской областями России, были найдены гибриды между *B. sitibundus* и *B. viridis* (Dufresnes et al., 2019c: Supplement, Table S3). Stöck et al. (2006) указывал на присутствие генома *B. viridis* по митохондриальной ДНК у жаб из окрестностей расположенного рядом г. Урда. Вероятно, в западном Казахстане, в приграничных районах с Россией, проходит зона гибридизации между *B. sitibundus* и *B. viridis*. Сложнее интерпретировать данные Stöck et al. (2006) о находке генома *viridis* (по митохондриальной ДНК) в окрестностях г. Караганды (Центральный Казахстан), поскольку, по известным данным, центральные и северные районы Казахстана населены *B. sitibundus* (Betto-Colliard et al., 2018;

Dufresnes et al., 2019c). Ближайшие к этой находке популяции *B. viridis* известны из Новосибирской области России (Dufresnes et al. 2019c), но они появились здесь в результате интродукции еще в 1980-е гг. (Золотаренко [Zolotareno] 1985), и об их расселении к югу пока данных нет.

Следует акцентировать внимание на значении интегрального подхода к таксономическим исследованиям. При этом важным представляется не только применение разных методов (молекулярно-генетических, морфологических, экологических), но и охват разных уровней организации животных. При изучении кожного покрова диплоидных и тетраплоидных видов зелёных жаб рода *Bufo* в коже спины и паротидах тетраплоидной *B. reuwoi* мы обнаружили слизистые железы с секреторным эпителием необычного морфологического оформления (Dujsebajeva et al., 2009), продуцирующего преимущественно белковый секрет (Fedotovskikh et al., 2020). Это явление, в целом, не характерное для секреторного эпителия слизистых желез амфибий, было определено нами как «протеинизация мукоцитов» и рассматривалось как один из путей адаптации покрова тетраплоидных жаб к обитанию в экстремальных условиях Центральной Азии. Показательно, что на фоне высокого внешнего морфологического сходства (криптические виды) зелёные жабы демонстрируют заметные различия в покрове на клеточном и субклеточном уровнях.

Такова вкратце история формирования современного систематического списка батрахофауны Казахстана и перспективы его дальнейшей актуализации.

Благодарности. Моя признательность А.В. Барабанову и И.И. Кабаку за дополнительную информацию по маршрутам российских ученых и естествоиспытателей XIX столетия, П.А. Есенбековой за помощь с переводом видовых названий на казахский язык и С.Н. Литвинчуку за критические замечания по рукописи.

Литература

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. *Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России*. Москва: АБФ. 576 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.
- Берг Л.С. 1923. *Molge vulgaris* L. с берегов Балхаша. *Русский гидробиологический журнал*, 2(11–12): 218.
- Боркин Л.Я. 2022. *Ранние сведения о герпетофауне Казахстана (XVIII век)*. Труды Института зоологии Республики Казахстан, 2(1) (в печ.).
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. 2015. Герпетологические исследования на западе Казахстана: П.С. Паллас и современность. В кн.: *Природа западного Казахстана и Петр Симон Паллас (полевые исследования 2012 года)*. СПб: Изд-во «Евразийский Дом». С. 53–79.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. 2004. *О криптических видах (на примере амфибий)*. Зоологический журнал, 83(8): 936–960.
- Гаранин В.И. 1983. *Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края*. Москва: Наука. 176 с.
- Дуйсебаева Т.Н. 2010. Краткий обзор последних изменений в систематическом списке амфибий и рептилий Казахстана. В сб.: *Герпетологические исследования в Казахстане и в сопредельных странах*. Посвящ. памяти К.П. Параскива. Алматы: АСБК – СОПК. С. 37–52.
- Дуйсебаева Т.Н., Ананьева Н.Б., Барабанов А.В. 2018. Ящерицы фауны Казахстана: этапы изучения и актуальная таксономия. В сб.: *Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты*. Посвящ. 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005). СПб – Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 78–86.
- Елпатьяевский В.С. 1907. Пресмыкающиеся и земноводные, собранные Балхашской экспедицией в 1903 г. на берегах Балхаша и р. Или. *Известия Туркестанского отдела ИРГО*, 4(7). *Научные результаты Аральской экспедиции*: 49–59.
- Зарудный Н.[А]. 1896. Материалы для фауны амфибий и рептилий Оренбургского края. *Бюллетень Московского общества испытателей природы*, 1895. Новая серия, 9(3): 361–370.
- Золотаренко Г.С. 1985. О нахождении зеленой жабы в окрестностях Новосибирска. *Вопросы герпетологии. Тезисы докладов VI Всесоюзной герпетологической конференции*. Ленинград: Наука. С. 80–81.
- Иванов А.Ю. 2019. Молекулярно-генетические и экологические особенности распространения криптических форм озерной лягушки в восточной части ареала. *Автореф. дисс. на соискание степени канд.*

биол. наук. Пенза. 23 с.

Искакова К.И. 1959. *Земноводные Казахстана*. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 92 с.

Книга генетического фонда фауны Казахской ССР. Ч. I. Позвоночные животные. Алма-Ата: «Наука» КазССР, 1989. 215 с.

Кузьмин С.Л. 1999. *Земноводные бывшего СССР*. 1-ое изд. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.

Кузьмин С.Л. 2012. *Земноводные бывшего СССР*. 2-е изд. перераб. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.

Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В. 2008. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран. *Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского*. СПб: Зоологический институт РАН. С. 247–257.

Мазик Е.Ю., Кадырова Б.К., Токтосунов А.Т. 1976. Особенности кариотипа зеленой жабы (*Bufo viridis*) в Киргизии. *Зоологический журнал*, 55(11): 1740–1743.

Мочульский В.И. 2013. *Приключение жизни Виктора Ивановича Мочульского, описанное им самим*. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 261 с.

Никольский А.М. 1887. *О фауне позвоночных животных дна Балхашской котловины*. Труды СПб общества естествоиспытателей. СПб.: Типография В. Демакова. 133 с.

Никольский А.М. 1918. *Фауна России и сопредельных стран. Земноводные. (Amphibia)*. Петроград: Типография Российской академии наук. 309 с.

Писанец Е.М. 1978. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis* Pisanetz sp. n. из Туркмении. *Доклады АН УССР. Серия Б: геология, геофизика, химия и биология*, 3: 280–284.

Ратников В.Ю. 2012. Остеологические характеристики надвидовых таксонов жаб и лягушек Восточной Европы. *Вопросы герпетологии. Материалы V съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского*. Минск: «Право и Экономика». С. 269–273.

Терентьев П.В., Чернов С.А. 1936. *Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР*. Москва: Государственное учебно-педагогическое изд-во. 96 с.

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

Чхиквадзе В.М. 1984. Обзор ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных СССР. *Известия АН ГССР. Серия биологическая*, 10(1): 5–13.

Халтурин М.Д., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М., Мильто К.Д. 2003. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома. *Цитология*, 45(3): 308–323.

Akin Peksen Ç.P. (2015). Molecular evolution and phylogeography of the Eastern Mediterranean water frog (*Pelophylax*) complex. PhD thesis, School of Natural and Applied Sciences of Middle East Technical University, Ankara, Turkey. 342 p.

Akin Ç., Bilgin C.C., Beerli P., Westaway R., Ohst T., Litvinchuk S.N., Uzzell T., Bilgin M., Hotz H., Guex G.-D., Plötner J. 2010. Phylogeographic patterns of genetic diversity in eastern Mediterranean water frogs were determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 37: 2111–2124.

Barabanov A.V., Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M. 1998. On distribution of *Pelobates fuscus* and *P. syriacus* in Asia. *Abstract of the Third Asian Herpetological Meeting*. Almaty, Kazakhstan. P. 10.

Betto-Colliard C., Hofmann S., Sermier R., Perrin N., Stöck M. 2018. Profound genetic divergence and asymmetric parental genome contributions as hallmarks of hybrid speciation in polyploid toads. *Proceedings of the Royal Society B*, 285: 20172667. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2667>.

Borkin L.J., Caune I.A., Pisanetz E.M., Rosanov Y.M. 1986. Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* group. *Studies in Herpetology. Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Prague. Czech Republic. P. 137–142.

Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Milto K.D. 2002[2001]. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry. *Amphibia-Reptilia*, 22: 387–396.

Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Khalturin M.D., Lada G.A., Borissovsky A. G., Faizulin A. I., Kotserzhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B. 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe. *Russian Journal of Herpetology*, 10(2): 111–118.

Dubois A., Ohler A. 1994. Frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, genus *Rana*): a catalogue of

- available and valid scientific names, with comments on name-bearing types, complete synonymies proposed common names, and maps showing all type localities. *Zoologica Poloniae*, 39(3–4): 139–204.
- Dubois A., Bour R. 2010. The nomenclatural status of the nomina of amphibians and reptiles created by Garsault (1764), with a parsimonious solution to an old nomenclatural problem regarding the genus *Bufo* (Amphibia, Anura), comments on the taxonomy of this genus, and comments on some nomina created by Laurenti (1768). *Zootaxa*, 2447: 1–52.
- Dufresnes C., Strachinis I., Suriadna N., Mykytynets G., Cogălniceanu D., Székely P., Vukov T., Arntzen J.W., Wielstra B., Lymberakis P., Geffen E. Gafny S., Kumlutas Y., Ilgaz Ç., Candan C., Mizsei E., Szabolcs M., Kolenda K., Smirnov N., Génies P., Lukanov S., Crochet P.-A., Dubey S., Perrin N., Litvinchuk S.N., Denoël M. 2019a. Phylogeography of a cryptic speciation continuum in Eurasian spadefoot toads (*Pelobates*). *Molecular Ecology*, 28(13): 3257–3270. <https://doi.org/10.1111/mec.15133>
- Dufresnes C., Strachinis I., Tzoras E., Litvinchuk S.N. and Denoël M. 2019b. Call a spade a spade: taxonomy and distribution of *Pelobates*, with description of a new Balkan endemic. *ZooKeys*, 859: 131–158. <https://doi.org/10.3897/zookeys.859.33634>
- Dufresnes C., Mazepa G., Jablonski D., Oliveira R. C., Wenseleers N., Shabanov D.A., Auer M., Ernst R., Koch C., Ramírez-Chaves H.E., Mulder K.P., Simonov E., Tiutenko A., Kryvokhyzha D., Wennekes P.L., Zinenko O.I., Korshunov O.V., Al-Johany A.M., Peregontsev E.A., Masroor R., Betto-Colliard C., Denoël M., Borkin L.J., Skorinov D.V., Pasynkova R.A., Mazanaeva L.F., Rosanov J.M., Dubey S., Litvinchuk S. 2019c. Fifteen shades of green: The evolution of *Bufo* toads revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 141, Article 106615. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106615>
- Dujsebajeva T.N., Arifulova I.I., Fedotovskikh G.V. 2009. Morphology and some histochemical peculiarities of the mucous glands in the integument of the green toads of *Bufo viridis* complex (Amphibia: Bufonidae). *Russian Journal of Herpetology*, 16(3): 221–227.
- Dujsebajeva T.N., Ivanov A.Yu., Kapyonkina A.G., Ualiyeva D.A., Krainyuk V.N., Cherednichenko A.V., Khromov V.A. The marsh frogs (*Pelophylax ridibundus* complex) in Central Kazakhstan: expansion and retreat. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2021;6(3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-3-3>
- Eichwald E. 1841. Fauna Caspio-Caucasica nonnullis observationibus novis illustravit. *Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 7(I–V): 1–290.
- Fedotovskikh G., Arifulova I.I. and Dujsebajeva T.N. 2020. Ultrastructural study of the mucocytes in the dermal glands of *Bufo pewzowi* (Amphibia, Bufonidae), with some reflections on the polymorphism of the secretory epithelium. *Acta Zoologica*. <https://doi.org/10.1111/AZO.12363>
- Frost D.R., Grant T, Faivovich J, Bain RH, Haas A, Haddad C.F.B., de Sa R.H., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S.C., Blotto B.L., Moler P., Drewes R.C., Nussbaum R.A., Lynch J.D., Green D.M., Wheeler W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2006(297). 371 p. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2006\)297\[0001:TATOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2006)297[0001:TATOL]2.0.CO;2)
- Frost D.R. 2021. *Amphibian Species of the World*, an Online Reference. Version 6.1 (Date of access: 2nd April 2021). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. <https://doi.org/10.5531/db.vz.0001>
- Lichtenstein H. 1823. *Naturhistorischer Anhang. Reise von Orenburg nach Buchara nebst einem Wortverzeichnis aus der Afghanischen Sprache begleitet von einem naturhistorischen Anhang und einer Vorrede*. Berlin: E.H.G. Christiani. 150 S.
- Litvinchuk S.N., Crottini A., Federici S., De Pous P., Donaire D., Andreone F., Miloš L.K., Džukić G., Lada G.A., Borkin L.J., Rosanov J.M. 2013. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact. *Organisms Diversity and Evolution*, 13(3): 433–451. <https://doi.org/10.1007/s13127-013-0127-5>
- Motschulsky V. 1850. *Die Käfer Russlands*. Moscou: Buchdruckerei von W. Gautier. 91 p.
- Pallas P.S. 1771. *Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs*. Theil 1. Saint Petersburg: Kayserlichen Academie der Wissenschaften. 504 S.
- Pallas P.S. 1776. *Reise aus Sibirien zurück an die Wolga im 1773sten Jahr. des Dritten Theil Zweytes Buch*. Saint Petersburg: Kayserliche Academie der Wissenschaften. S. 455–760.
- Pallas P.S. [1814]. *Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones anatomem atque icones plurimorum; auctore Petro Pallas, eq. aur. Academico Petropolitano. Tomus III. Animalia monocordia seu frigidi sanguinis Imperii Rosso-Asiatici*. Petropoli: ex officina Caes. Academiae Scientiarum, 1813. 428 p.
- Plötner J. 2005. *Die westpaläarktische Wasserfrösche*. Laurenti-Verlag, Bielefeld. 160 s.

- Plötner J., Uzzell T., Beerli P., Spolsky C., Ohst T., Litvinchuk S.N., Guex G.-D., Reyer H.-U., Hotz H. 2008. Widespread unidirectional transfer of mitochondrial DNA: a case in western Palaearctic water frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 668–681. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01527.x>
- Roček Z., Šandera M. 2008. Distribution of *Rana arvalis* in Europe: a historical perspective. In: *Der Moorfrosch. The Moor Frog* / D. Glandt & R. Jehle (Hrsg.). *Supplemente der Zeitschrift für Feldherpetologie*, 13: 135–150.
- Stöck M., Günther R., Böhme W. 2001. Progress towards a taxonomic revision of the Asian *Bufo viridis* group: Current status of nominal taxa and unsolved problems (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Zoologische Abhandlungen*, 51(2): 253–319.
- Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebajeva T., Eremchenko V., Macey J.R., Papenfus T.J., Wake D.B. 2006. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of diploid and polyploidy green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41(3): 663–689.
- Veith M., Fromhage L., Kosuch J., Vences M. 2006. Historical biogeography of Western Palaearctic pelobatid and pelodytid frogs: a molecular phylogenetic perspective. *Contributions to Zoology*, 75(3/4): 109–120.

References

- Akin Peksen Ç. 2015. *Molecular evolution and phylogeography of the Eastern Mediterranean water frog (Pelophylax) complex*. PhD thesis. School of Natural and Applied Sciences of Middle East Technical University, Ankara, Turkey. 342 p.
- Akın Ç., Bilgin C.C., Beerli P., Westaway R., Ohst T., Litvinchuk S.N., Uzzell T., Bilgin M., Hotz H., Guex G.-D., Plötner J. (2010b). Phylogeographic patterns of genetic diversity in eastern Mediterranean water frogs were determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 37: 2111–2124.
- Ananjeva N.B., Borkin L.YA., Darevsky I.S., Orlov N.L. 1998. *Amphibians and Reptiles. Encyclopedia of Nature of Russia*. Moscow: ABF. 576 p. [In Russian].
- Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K., Shcherbak N.N. 1977. *Guide to Amphibians and Reptiles of the Fauna of USSR*. Moscow: Prosveshchenie. 415 p. [In Russian].
- Barabanov A.V., Borkin L.J., Litvinchuk S.N. and Rosanov J.M. (1998). On distribution of *Pelobates fuscus* and *P. syriacus* in Asia. *Abstract of the Third Asian Herpetological Meeting*. Almaty, Kazakhstan. P. 10.
- Berg L.S. 1923. *Molge vulgaris* L. von den Ufern des Balchaschsees. *Russky Hydrobiologicheskyy Zhurnal*, 2(11-12): 218. [In Russian with German resume].
- Betto-Colliard C., Hofmann S., Sermier R., Perrin N., Stöck M. 2018. Profound genetic divergence and asymmetric parental genome contributions as hallmarks of hybrid speciation in polyploid toads. *Proceedings of the Royal Society B*, 285: 20172667. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2667>
- Borkin L.J. 2022. *Early data from the 18th century relating to the herpetofauna of Kazakhstan. Trudy of the Institute of Zoology of Republic of Kazakhstan*, 2(1) (in press). [In Russian with English Abstract]
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N. 2015. Herpetological field research in the western part of Kazakhstan: P. S. Pallas and present. In: *The Nature of Western Kazakhstan and Peter Simon Pallas (Field Research 2012)*. Saint Petersburg: "Europeisky Dom" Publ. House. P. 53–79.
- Borkin L.J., Caune I.A., Pisanetz E.M., Rosanov Y.M. 1986. Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* group. *Studies in Herpetology. Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Prague. Czech Republic. P. 137–142.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Milto K.D. 2002[2001]. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry. *Amphibia-Reptilia*, 22: 387–396.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov Yu.M., Skorinov D.V. 2004. *On Cryptic Species (an Example of Amphibians)*. *Entomological Review*, 84, Suppl. 1: S75–S98. Translated from *Zoologicheskii Zhurnal*, 2004, 84(8).
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Khalturin M.D., Lada G.A., Borissovsky A.G., Faizulin A.I., Kotserzhinskaya I.M., Novitsky R.V., Ruchin A.B. 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe. *Russian Journal of Herpetology*, 10(2): 111–118.
- Chkhikvadze V.M. 1984. Review of fossil urodelen and anuran amphibians of the USSR. *Izvestiya AN GSSR. Seria Biology*, 10(1): 5–13. [In Russian].
- Dubois A., Ohler A. 1994. Frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, genus *Rana*): a catalogue of available and valid scientific names, with comments on name-bearing types, complete synonymies proposed common names, and maps showing all type localities. *Zoologica Poloniae*, 39(3-4): 139–204.
- Dubois A., Bour R. 2010. The nomenclatural status of the nomina of amphibians and reptiles created by Garsault (1764), with a parsimonious solution to an old nomenclatural problem regarding the genus *Bufo* (Amphibia,

- Anura), comments on the taxonomy of this genus, and comments on some nomina created by Laurenti (1768). *Zootaxa*, 2447: 1–52.
- Dufresnes C., Strachinis I., Suriadna N., Mykytynets G., Cogălniceanu D., Székely P., Vukov T., Arntzen J.W., Wielstra B., Lymberakis P., Geffen E. Gafny S., Kumlutas Y., Ilgaz Ç., Candan C., Mizsei E., Szabolcs M., Kolenda K., Smirnov N., Génies P., Lukanov S., Crochet P.-A., Dubey S., Perrin N., Litvinchuk S.N., Denoël M. 2019a. Phylogeography of a cryptic speciation continuum in Eurasian spadefoot toads (*Pelobates*). *Molecular Ecology*, 28(13): 3257–3270. <https://doi.org/10.1111/mec.15133>
- Dufresnes C., Strachinis I., Tzoras E., Litvinchuk S.N. and Denoël M. 2019b. Call a spade a spade: taxonomy and distribution of *Pelobates*, with description of a new Balkan endemic. *ZooKeys*, 859: 131–158. <https://doi.org/10.3897/zookeys.859.33634>
- Dufresnes C., Mazepa G., Jablonski D., Oliveira R. C., Wenseleers N., Shabanov D.A., Auer M., Ernst R., Koch C., Ramírez-Chaves H.E., Mulder K.P., Simonov E., Tiutenko A., Kryvokhyzha D., Wennekes P.L., Zinenko O.I., Korshunov O.V., Al-Johany A.M., Peregontsev E.A., Masroor R., Betto-Colliard C., Denoël M., Borkin L.J., Skorinov D.V., Pasyukova R.A., Mazanaeva L.F., Rosanov J.M., Dubey S., Litvinchuk S. 2019c. Fifteen shades of green: The evolution of *Bufo* toads revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 141: Article 106615. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106615>
- Dujsebajeva T.N. 2010. Short review of last changes in the checklist of amphibians and reptiles of Kazakhstan. In: *Herpetological Researches in Kazakhstan and Adjacent Countries. Collection of scientific papers. Dedicated to the memory of K.P. Paraskiv*. Almaty: ACBK-KBCU. P. 37–52. [In Russian].
- Dujsebajeva T.N., Arifulova I.I., Fedotovskikh G.V. 2009. Morphology and some histochemical peculiarities of the mucous glands in the integument of the green toads of *Bufo viridis* complex (Amphibia: Bufonidae). *Russian Journal of Herpetology*, 16(3): 221–227.
- Dujsebajeva T.N., Ananjeva N.B., Barabanov A.V. 2018. Lizards of the Kazakhstan: stages of study and actual taxonomy. In: *Herpetological and Ornithological Research: Current Aspects. Dedicated to the 100th anniversary of A.K. Rustamov (1917–2005)*. Saint Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press. P. 78–86.
- Dujsebajeva T.N., Ivanov A.Yu., Kaptyonkina A.G., Ualiyeva D.A., Krainyuk V.N., Cherednichenko A.V., Khromov V.A. The marsh frogs (*Pelophylax ridibundus* complex) in Central Kazakhstan: expansion and retreat. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2021;6(3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-3-3>
- Eichwald E. 1841. Fauna Caspio-Caucasica nonnullis observationibus novis illustravit. *Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 7(I-V): 1–290.
- Elpatjevsky W.S. 1907. Verzeichnis der von der Balchschesee-Expedition an den Küsten des Balchasch-Sees und Ili-Flusses gesammelten Amphibien und Reptilien. *Izvestiya Turkestanskogo otdela IRGO*, 4(7). *Nauchnye rezultaty Aral'skoj ekspedicii*: 49–59. [In Russian]
- Fedotovskikh G., Arifulova I.I., Dujsebajeva T.N. 2020. Ultrastructural study of the mucocytes in the dermal glands of *Bufo pewzowi* (Amphibia, Bufonidae), with some reflections on the polymorphism of the secretory epithelium. *Acta Zoologica*. <https://doi.org/10.1111/AZO.12363>
- Frost D.R., Grant T, Faivovich J, Bain RH, Haas A, Haddad C.F.B., de Sa R.H., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S.C., Blotto B.L., Moler P., Drewes R.C., Nussbaum R.A., Lynch J.D., Green D.M., Wheeler W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297. 371 p. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2006\)297\[0001:TATOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2006)297[0001:TATOL]2.0.CO;2)
- Frost D.R. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (Date of access: 2nd April 2021). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Garanin V.I. 1983. *Amphibians and Reptiles of Volgo-Kamsky Region*. Moscow: Nauka. 176 p. [In Russian].
- Iskakova K.I. 1959. *The Amphibians of Kazakhstan*. Alma-Ata: Izd-vo Akademii Nauk KazSSR. 92 p. [In Russian].
- Ivanov A.Yu. 2019. Molecular-genetic and ecological features of distribution of the cryptic forms of the Marsh Frog in the eastern part of the species range. *Abstract of dissertation on degree of candidate of biological sciences*. Penza. 23 p. [In Russian with English resume].
- Khalthurin M.D., Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Milto K.D. 2003. Genetic variation in two cryptic forms, with different genome size, of the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia). *Tsitologiya*, 45: 308–323. [In Russian].
- Kovshar' A.F. (Ed.). 1989. *Book of Genetic Fund of the Fauna of Kazakh SSR. Chaper I. Vertebrate Animals*. Alma-Ata: "Nauka" KazSSR. 215 p. [In Russian].
- Kuzmin S.L. 1999. *Amphibians of the Former USSR*. 1st edition. Moscow: KMK Scientific Press. 298 p. [In Russian].
- Kuzmin S.L. 2012. *Amphibians of the Former USSR*. 2nd edition. Moscow: KMK Scientific Press. 370 p. [In Russian].
- Lichtenstein H. 1823. Naturhistorischer Anhang. In: *Reise von Orenburg nach Buchara nebst einem*

Wortverzeichniss aus der Afghanischen Sprache begleitet von einem naturhistorischen Anhang und einer Vorrede. Berlin: E.H.G. Christiani. 150 S.

Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J., Skorinov L.D. 2008. Molecular, biochemical and cytogenetic aspects of microevolution in anurans of Russia and adjacent countries. *The Problems of Herpetology. Proceedings of 3rd Congress of the A.M. Nikolsky Herpetological Society*. Saint Petersburg: Zool. Inst. RAS. Scientific Press. P. 247–257. [In Russian].

Litvinchuk S.N., Crottini A., Federici S., De Pous P., Donaire D., Andreone F., Miloš L.K., Džukić G., Lada G.A., Borkin L.J., Rosanov J.M. 2013. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact. *Organisms Diversity and Evolution*, 13(3): 433–451. <https://doi.org/10.1007/s13127-013-0127-5>

Mazik E.Yu., Kadyrova B.K. and Toktosunov A.T. (1976). Peculiarities of the karyotype of the Green Toad (*Bufo viridis*) in Kirgiziya. *Zoologicheskij Zhurnal*, 55(11): 1740–1743. [In Russian].

Motschulsky V. 1850. *Die Käfer Russlands*. Moscow: Buchdruckerei von W. Gautier. 91 p.

Motschulsky V.I. 2013. *The Adventure of the Life of Viktor Ivanovich Mochulsky, Described by Himself*. Moscow: KMK Scientific Press. 261 p. [In Russian].

Nikolsky A.M. 1887. *O faune pozvonochnyh zhivotnyh dna Balhashskoj kotloviny. Trudy Saint Petersburgskogo obshch-va estestvoispyt.* Saint Petersburg: Tipografiya V. Demakova. 133 p. [In Russian].

Nikolsky A.M. 1918. *Faune de la Russie et des Pays Limitrophes/ Amphibiens. (Amphibia)*. Petrograd. 309 p. [In Russian].

Pallas P.S. 1771. *Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Theil 1*. Saint Pétersbourg: Kayserlichen Academie der Wissenschaften. 504 S.

Pallas P.S. 1776. *Reise aus Sibirien zurück an die Wolga im 1773sten Jahr. des Dritten Theil Zweytes Buch*. Saint Petersburg: Kayserliche Academie der Wissenschaften. S. 455–760.

Pallas P.S. [1814]. *Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones anatomen atque icones plurimorum; auctore Petro Pallas, eq. aur. Academico Petropolitano. Tomus III. Animalia monocordia seu frigidi sanguinis Imperii Rosso-Asiatici*. Petropoli: ex officina Caes. Academiae Scientiarum, 1813. 428 p.

Pisanets E.M. 1978. On a new polyploid species *Bufo danatensis* Pisanetz sp. n. from Turkmenistan. *Doklady AN USSR. Seria B: Geology, Geofisics, Chemistry and Biology*, 3: 280–284. [In Russian].

Plötner J. 2005. *Die westpaläarktische Wasserfrösche*. Laurenti-Verlag, Bielefeld. 160 p.

Plötner J., Uzzell T., Beerli P., Spolsky C., Ohst T., Litvinchuk S.N., Guex G.-D., Reyer H.-U., Hotz H. 2008. Widespread unidirectional transfer of mitochondrial DNA: a case in western Palaearctic water frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 668–681. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01527.x>

Ratnikov V.Yu. 2012. Osteological characteristics of East European superspecies taxa of the toads and frogs. *The Problems of Herpetology. Proceedings of the 5th Congress of the A.M. Nikolsky Herpetological Society*. Minsk: «Pravo i Ekonomika». P. 269–273. [In Russian].

Roček Z., Šandera M. 2008. Distribution of *Rana arvalis* in Europe: a historical perspective. In: *Der Moorfrosch. The Moor Frog* \ D. Glandt & R. Jehle (Hrsg.), *Supplemente der Zeitschrift für Feldherpetologie*, 13: 135–150.

Stöck M., Günther R., Böhme W. 2001. Progress towards a taxonomic revision of the Asian *Bufo viridis* group: Current status of nominal taxa and unsolved problems (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Zoologische Abhandlungen*, 51(2): 253–319.

Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebajeva T., Eremchenko V., Macey J.R., Papenfus T.J., Wake D.B. 2006. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of diploid and polyploidy green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41(3): 663–689.

Terentyev P.V., Chernov S.A. 1936. *Brief FGuide of the Amphibians and Reptiles of the USSR*. Moscow: Gosudarstvennoye Uchebno-pedagogicheskoye Izdatelstvo. 96 p. [In Russian].

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

Veith M., Fromhage L., Kosuch J., Vences M. 2006. Historical biogeography of Western Palaearctic pelobatid and pelodytid frogs: a molecular phylogenetic perspective. *Contributions to Zoology*, 75(3/4): 109–120.

Zarudny N.A. 1895. Materials for the fauna of amphibians and reptiles of the Orenburg Region. *Bulletin Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1895. Nouvelle Série*, 9(3): 361–370. [In Russian].

Zolotareno G.S. 1985. On the find of the Green Toad in Novosibirsk Town vicinity. *The Problems of Herpetology. Proceedings of VI All-Union Herpetological Meeting*. Leningrad: Nauka. P. 80–81. [In Russian].

Қазақстандағы қосмекенділердің жүйелі тізімі: қысқа қалыптасу тарихы, қазіргі таксономиясы, өзектілендіру мәселелері

Т. Н. Дүйсебаева

Қазақстан Республикасының зоология институты, 050060, Алматы қ., Әл-Фараби даңғылы 93, Қазақстан;
tatjana.dujsebajeva@zool.kz

Тұжырым. Мақалада Қазақстан қосмекенділерінің қазіргі заманғы жүйелі тізімін қалыптастыру тарихы қысқаша баяндалады. Бұл оқиға академиялық құбылыс ретінде XVIII ғасырдың екінші жартысынан, Петр Симон Палластың Батыс Қазақстан бойынша ғылыми саяхаттары кезінен басталады. Тізімнің негізін 1918 жылғы монографияда А. М. Қазақстан территориясы үшін Никольский көрсеткен түрлер тізімі деп санауға болады, ал қосмекенділердің ғылыми атаулары көбінесе дұрыс көрсетілген: *Ranodon sibiricus*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Rana arvalis*, *R. asiatica*, *R. esculenta*, *R. temporaria* (9 түр). Келесі ғасырда сандық тұрғыдан алғанда, тізім айтарлықтай өзгеріске ұшыраған жоқ және 10-нан 12-ге дейін ғана өзгерді. Сапалық өзгерістер таксономиялық позицияға және белгілі бір түрлер мен туыстардың туыстық байланыстарына қатысты көзқарастармен анықталды: *Rana amurensis* – *Rana asiatica*, *Hynobius* – *Salamandrella*, *Rana* – *Pelophylax* және т.б. Негізінен молекулалық-генетикалық талдауға негізделген соңғы екі онжылдықтағы таксономиялық тексерулер Қазақстанның батрахофаунасы тізіміне елеулі түзетулер енгізді. *Pelobates* (*P. vespertinus*) және *Bufotes* (*B. sitibundus*, *B. perrini*, *B. pewzowi*) туыстарының түрлер құрамы анықталды және *Pelophylax ridibundus* түрішілік құрылымының күрделілігі криптикалық түрлер кешендерінің қазіргі заманғы көрінісінде расталды. Тізімді жаңартудың болашағы бар. Бірінші кезектегі міндеттер – Қазақстанның Ресеймен шектес солтүстік аумақтарын кәдімгі тритонның, шөпбақа мен сібір бақаларының мекендеу мәселесін шешу үшін мұқият зерттеу және *Bufotes viridis* және *Pelophylax ridibundus* кешендерінің құрамына қатысты таксономиялық зерттеулерді жалғастыру.

Кілт сөздер: қосмекенділер, түр құрамы, таксономиялық өзгерістер, Қазақстан

Checklist of the amphibians of Kazakhstan: A short history of study, taxonomy and issues of actualization

T.N. Dujsebajeva

Institute of Zoology of Republic of Kazakhstan, Al-Farabi Ave. 93, Almaty 050060, Kazakhstan;
tatjana.dujsebajeva@zool.kz

Abstract. The aim of this article is to briefly describe the history of creation of a recent checklist of amphibians of Kazakhstan. This history as an academic phenomenon begun in the second half of the 18th Century – the time of the scientific travels of Peter Simon Pallas in western Kazakhstan. The very first checklist of amphibians developed for the territory of Kazakhstan was by A.M. Nikolsky in a monograph published in 1918. This forms the basis of all future work and contains scientific names which, for the most part, were interpreted in their correct forms: *Ranodon sibiricus*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Rana arvalis*, *R. asiatica*, *R. esculenta*, and *R. temporaria* (nine species). Over the next 100 years, in quantitative terms, the checklist did not change much and varied between 10 species and 12 species. Qualitative changes were determined by views on the taxonomic position and phylogenetic relationships of specific and genera: *R. amurensis* – *R. asiatica*, *Hynobius* – *Salamandrella*, *Rana* – *Pelophylax*, for example. Taxonomic revisions carried out over the last two decades, based mainly on molecular genetic analysis, have made serious adjustments to the checklist of amphibian fauna of Kazakhstan. The species composition of the genera *Pelobates* (*P. vespertinus*) and *Bufotes* (*B. sitibundus*, *B. perrini*, *B. pewzowi*) has been determined and intraspecific heterogeneity of *Pelophylax ridibundus* has been confirmed in the modern concept of cryptic species complexes. This updating has further prospects and the most important tasks are to survey the northern territories of Kazakhstan adjacent to Russia to confirm or reject the presence of *Lissotriton vulgaris*, *R. temporaria* and *R. amurensis* as well as to continue taxonomic studies regarding the composition of the *Bufotes viridis* and *Pelophylax ridibundus* complexes.

Key words: amphibians, species checklist, taxonomic changes, Kazakhstan

Hence, this report; our goal is to highlight the known Cretaceous vertebrate sites across Kazakhstan, especially the ones we have experience of, in the hope that this will stimulate further research and exploration. The region of Central Asia is important because it provides a little studied, but very important, link between Europe to the west and China and Mongolia to the east. Vertebrates of this age are, of course, well known from Europe and southern-eastern Asia.

A number of known Upper Cretaceous continental stratigraphic units across Kazakhstan have produced vertebrate fossil remains. The best known and most extensively sampled is the Bostobe Formation, widely exposed over hundreds of kilometers northeast of the Aral Sea (Fig. 2) (Averianov et al., 2015, 2016).



Fig. 2. Map of known vertebrate localities in southern Kazakhstan (region of Kyzylorda) (from Averianov et al. 2015, 2016). 1. Tyulkili; 2. Shakh-Shakh; 3. Buroinak; 4. Akkurgan; 5. Baibishe; 6. Egizkara.

As noted by Averianov et al. (2015): “The first vertebrate fossils known from the Bostobe Formation, including turtles, crocodyliforms, and dinosaurs, were collected from the Shakh Shakh locality in 1956 by K.V. Nikiforova and N.A. Konstantinova. In 1957, a team from the Paleontological Institute of the Soviet Academy of Sciences, Moscow, under the direction of A.K. Rozhdestvensky, conducted extensive excavations at Shakh Shakh (Rozhdestvensky, 1964). Between 1961 and 1964, a team from the Institute of Zoology in Almaty led by T.N. Nurumov further explored the Shakh Shakh area (Nurumov, 1964). In 1977, P.V. Shilin discovered the Akkurgan locality north of Shakh Shakh (Shilin and Suslov, 1982) while L. A. Nesov (1995, 1997) discovered several new vertebrate localities (including Buroinak, Baibishe, and Egizkara) within the Bostobe Formation and the first vertebrate occurrences (Tyulkili) from the underlying Zhirkindek Formation in 1980 and 1982. Additional vertebrate fossils, including some microvertebrate specimens, were collected at Shakh Shakh by a Kazakh-American expedition in 1995 (Kordikova et al., 2001) and, later, we worked in this area between 2003 and 2007 (Dyke and Malakhov, 2004; Malakhov et al., 2009). In 2012, additional specimens were collected by an expedition from the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg. In 2007 and 2012, a large-scale screen-washing effort was undertaken at the Shakh Shakh and Tyulkili localities that produced numerous microvertebrate fossils, including mammals (Averianov et al., 2014, 2016). In this report we summarize the known vertebrate assemblages of the Zhirkindek and Bostobe formations and describe some of our more recent finds.” A comprehensive review of sites and fauna across this area was provided by Averianov et al. (2015, 2016). Our long term goal is to document vertebrate faunas across the Cretaceous-Paleogene (K-P) boundary in Kazakhstan.

Background

The transition between vertebrate faunas of the Cretaceous and Paleogene periods in geological time are marked by the K-P boundary (e.g., Benton, 1997, 2001; Gradstein et al., 2004; Schulte et al., 2010; Chiarenza et al., 2020), one of the largest extinction events in Earth’s history, 65 million years ago.

Likely caused by climate change associated with the impact of a giant asteroid, more than 40 percent of family-level diversity met its demise at this extinction, including all lineages of dinosaurs (apart from birds), marine sauropterygian reptiles, turtles and fish (Wolfe & Russell, 2001). The K-P extinction allowed 'faunal turnover' and is important to our understanding of the evolutionary dynamics of vertebrate lineages (Milner, 1998; Benton, 2001; Dyke, 2001). It has been suggested that the K-P extinction opened up a range of ecological niches to less diverse groups of taxa, not available during the Cretaceous: the evolutionary diversification of birds and mammals, for example, really began in earnest in the earliest Paleogene (Benton, 1997; Dyke, 2001).

The effects and aftermath of this major evolutionary transition have been well-studied in many regions of the world, particularly Europe and North America (reflecting obvious geological and palaeontological interest units and the history of fossil collecting). This is the state-of-the-art in our field. Moving away from North America and Western Europe, our palaeobiological team seeks a new direction: we aim to unravel fauna changes across this boundary in a much understudied region of the world -- Middle Asia -- an area considered critical for the exchange of taxa between Asia and Europe in the late Cretaceous and Paleogene (see Benton, 1997), but has never been explored in a systematic manner. We have assembled an international team of vertebrate palaeontologists, geologists and palaeobiological statisticians to document the K-P vertebrate faunal transition in the Republic of Kazakhstan. The main aim of our collaborative research project is to document the fossil vertebrate faunas preserved at three field sites (already identified) that span a range of sedimentary environments across Kazakhstan. The effects of the Cretaceous-Paleogene (K-P) boundary extinction event on vertebrate faunas in Middle Asia has never been documented, but is critically important because of linkages and faunal exchange between much better studied and understood Asian and European assemblages.

In the terminal Cretaceous, the end of the 'Age of Dinosaurs', Middle Asia (including the vast territories of the Republic of Kazakhstan) was located on the northern part of the tectonically active Turan Plate (Dyke & Malakhov, 2004). At this time, 70-65 mya, the Turan Plate is known to have formed a land connection linking and allowing exchange of taxa between the vertebrate faunas of Europe and Asia; movement along this plate margin created the so-called Lower Syr-Darya Uplift, a series of sedimentary basins in southern Kazakhstan (see below). Documenting end-Cretaceous faunas from this critical part of the world will allow us to statistically address the degree of actual faunal exchange for the first time. The palaeontology of Kazakhstan, the largest current member of the Commonwealth of Independent States (CIS), remains almost completely unexplored and undocumented. Very few field studies or geological surveys have ever been undertaken in the regions of this country that document the transition between the Cretaceous and the Paleogene, across the K-P faunal extinction horizon.

The primary scientific objective of our work is to understand the effects of the K-P extinction on vertebrate faunal assemblages in Kazakhstan and, in a more wider context, faunal evolution across this region (Fig. 3).

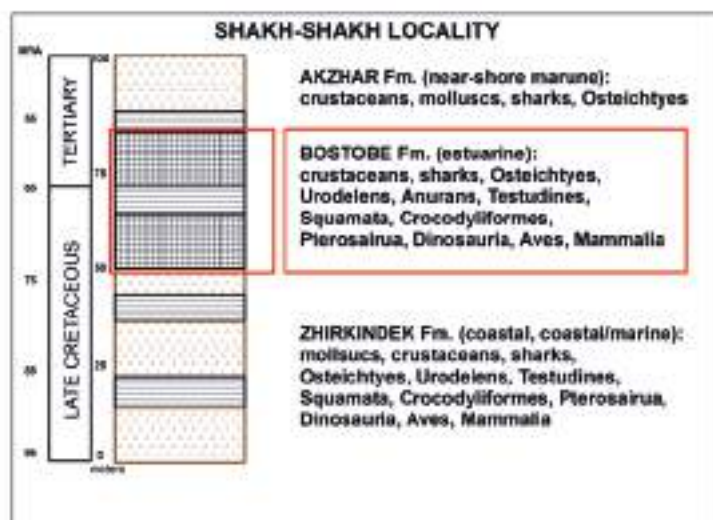


Fig. 3. Simplified stratigraphy of sections in the region of Kyzylorda, Kazakhstan.

Prospectus

To address questions of vertebrate faunal exchange across the K-P boundary in Kazakhstan we have already identified and researched three broad field areas that we will investigate. All three of these areas have been studied superficially in the past (by us and in historical studies) and are known to preserve sediments that document the terminal Cretaceous extinction event and contain the fossil remains of vertebrates in abundance. Survey work completed in field seasons 2003-2005 has allowed us to locate (but not yet record in context or excavate) fossil remains preserved both in situ (i.e., partial and complete articulated skeletons of dinosaurs and other vertebrates have been entered into our ongoing GPS database), and in abundance on sedimentary surfaces (i.e., microsites comprising scattered teeth, bone and scutes, etc). We will sample, describe, database and correlate the faunas preserved in the sediments in these three regions, namely:

- (1) The Mangystau region (marginal marine, low floodplain and freshwater sediments of western Kazakhstan).
- (2) The region of the Lower Syr-Darya Uplift (alternating freshwater, marine floodplain and fully terrestrial sediments; southern Kazakhstan).
- (3) Sediments of the former Turgay Strait (deep-water marine sediments of Northern Kazakhstan, extending into western Russia).

Through investigation of these sites by use of standard and state-of-the-art palaeobiological and geological methods forms the basis of our studies over the 30 month duration of this project. Sediments in the three regions we have selected document a suite of palaeoenvironments (i.e. ranging deep-water marine through terrestrial) and lithological conditions as well as spanning almost the entire geography of Kazakhstan.

To achieve the primary scientific objective of our project (outlined above) we will work within two themes. Aims of future work will be to:

(1) Document late-Cretaceous and early Paleogene fossil vertebrate faunas, on land and in the sea, within three broad palaeoenvironments across the territories of Kazakhstan (Mangystau, Syr-Darya and Turgay). This objective will be accomplished initially by extensive field-expeditions to the regions in question, followed by detailed descriptive palaeontology combined with an extensive data base of Kazakh fossil vertebrate records;

(2) Collect and use geological data to reconstruct geographic and climatic changes across the K-P transition in Kazakhstan in particular and Central Asia in general. This objective will be accomplished by detailed geological field observations as well as subsequent use of GIS methods and mapping of regions studied.

In addition, our data compilation combined with palaeobiogeographic information will allow us to test, for the first time, the widely stated hypothesis that Central Asia formed a 'land-bridge' for the late Cretaceous movement of vertebrates between Europe and Asia.

References

- Averianov A., Archibald J., Skutschas P., Dyke G. 2014. New mammal remains from the Late Cretaceous Bostobe Formation (Northeast Aral Sea Region, Kazakhstan). *Palaeoworld*. 23. 10.1016/j.palwor.2014.10.009.
- Averianov A., Dyke G., Danilov I., Skutschas P. 2015. The paleoenvironments of azhdarchid pterosaurs localities in the Late Cretaceous of Kazakhstan. *ZooKeys*. 483: 59-80. 10.3897/zookeys.483.9058.
- Averianov A., Danilov. I., Skutschas P., Kuzmin, I., Sues, H-D., Dyke, G. 2016. The late Cretaceous vertebrate assemblages of western Kazakhstan. In: Khosla, A. and Lucas, S.G. (Eds) *Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography*. New Mexico Museum of Natural History and Science 71. pp. 5-18.
- Benton M.J. 1997. *Vertebrate Palaeontology*. Chapman and Hall, 452 pp.
- Benton M.J. 2001. Biodiversity through time. In: Briggs, D.E.G. and Crowther, P.R. (Eds) *Palaeobiology*. Blackwell Publishing. Vol.II. pp. 211-219.

- Chiarenzaa, A.A., Farnsworth, A., Mannion, P.D., Lunt, D.C., Valdes, P.J., Morgan, J.V., Allison, P.A. 2020. Asteroid impact, not volcanism, caused the end-Cretaceous dinosaur extinction. *PNAS* 117: 17084-17093
- Dyke G.J. 2001. The evolution of birds in the early Tertiary: systematics and patterns of diversification. *Geological Journal*, 36: 305-315.
- Dyke G.J., Malakhov D.V. 2004. Abundance and taphonomy of dinosaur teeth and other vertebrate remains from the Bostobynskaya Formation, Northeastern Aral Sea region, Republic of Kazakhstan. *Cretaceous Research*, 25(5): 669-674.
- Gradstein F.M., Ogg J. 2004. *A Geologic Time Scale*. Cambridge University Press, 589 pp.
- Kordikova E.G., Polly P.D., Alifanov V.A., Rocek Z., Gunnel, G.F., Averianov A.O., 2001. Small vertebrates from the late Cretaceous and early Tertiary of the northeastern Aral Sea region, Kazakhstan. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 75: 390-400.
- Malakhov D.V., Dyke G.J. 2003. New finds of Upper Cretaceous vertebrates in North-Eastern Aral [Novye nakhodki verkhnemelovykh pozvonochnykh v Severo-Vostochnom Priaral'e]. *Selevinia*. 2003:66-73. [In Russian].
- Malakhov D. V. Dyke G. J. King Ch. 2009. Remote Sensing Applied to Paleontology: Exploration of Upper Cretaceous Sediments in Kazakhstan for Potential Fossil Sites. *Palaeontologia Electronica*. 12(2): 10p; http://palaeo-electronica.org/2009_2/164/index.html
- Milner A .C. 1998. Timing and causes of vertebrate extinctions across the Cretaceous-Tertiary boundary. In: McCall, G. J., Grady, M., Hutchison, R. and Rotherby, D. (Eds) *Meteorites: flux with time and impact effects*. A Geological Society, London, Special Publications, 140: 223-233.
- Nessov L.A., 1995. Dinosaurs of Northern Eurasia: New Data about Assemblages, Ecology and Paleobiogeography. St Petersburg, 156 p. [in Russian].
- Nessov L.A. 1997. *Cretaceous Nonmarine Vertebrates of Northern Eurasia*. St Petersburg, 218 pp. [in Russian].
- Nurumov T.N., 1964. On findings of dinosaur remains in Kazakhstan. In: Terentiev, P.V. (Ed.) *Questions of Herpetology*. Leningrad, pp. 49-50. [in Russian].
- Rozhdestvensky A.K., 1964. New data on the localities of dinosaurs on the territory of Kazakhstan and Middle Asia. *Nauchnye Trudy Tashkentskogo Gosudarstvennogo Universiteta imeni V.I. Lenina*. Ser. Geol., 234:227-241 [in Russian].
- Schulte P., et al. 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science* 327: 1214-1218.
- Shilin P.V., Suslov Y.V. 1982. Hadrosaur from northeastern Aral Sea region. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1:131-135 [in Russian].
- Wolfe J.A. Russell D.A. 2001. Impact of K-T boundary events on terrestrial life In: Briggs, D.E.G. and Crowther, P.R. (Eds) *Palaeobiology*. Blackwell Publishing. Vol.II., pp. 232-233.

Қазақстандағы бор омыртқалыларын зерттеу перспективалары

Гарет Дж. Дайк¹*, Дмитрий В. Малахов²

¹ Department of Geology, University of Debrecen, H-4032 Debrecen, Egyetem tér 1., Hungary;
garethdyke@gmail.com

²“Ұлттық ғарыштық зерттеулер мен технологиялар орталығы” ААҚ, Шевченко к-сі, 15, Алматы, 050010,
Қазақстан Республикасы, Қазақстан; d_malakhov_73@mail.ru

* Тілші-Автор

Тұжырым. Қазақстанның мезозой фаунасының зерттелуіне келтірілген шолу қазба фаунасының жаңа, бірегей үлгілерін анықтау үшін белгілі жерлердің жоғары әлеуетін көрсетеді. Маңғыстау, Қызылорда облысы (төменгісырдария көтерілімі), Торғай депрессиясы бор-палеоген шекарасындағы жер үсті және теңіз омыртқалылары қауымдастықтарының құрамындағы өзгерістер, яғни динозаврлар фаунасының жойылу дәуірі және сүтқоректілер фаунасының қалыптасуы туралы мәліметтерге қатысты өте перспективалы.

Кілт сөздер: омыртқалылар палеонтологиясы, бор мен палеоген шекарасы, зерттеу перспективалары

Перспективы изучения меловых позвоночных в Казахстане

Г. Дж. Дайк¹ *, Д. В. Малахов²

¹ Department of Geology, University of Debrecen, H-4032 Debrecen, Egyetem tér 1., Hungary;

garethdyke@gmail.com

² ОАО «Национальный центр космических исследований и технологий», ул. Шевченко, 15, Алматы, 050010,

Казахстан Республики, Казахстан; d_malakhov_73@mail.ru

* Автор-корреспондент

Аннотация. Приведенный обзор изученности мезозойской фауны Казахстана демонстрирует высокий потенциал известных местонахождений для выявления новых, уникальных образцов ископаемой фауны. Мангыстау, Кызылординская область (нижнесырдарьинское поднятие), Тургайская депрессия очень перспективны в отношении данных по изменениям в составе сообществ наземных и морских позвоночных на границе мел-палеоген, т.е. эпохи вымирания динозавровой фауны и становления фауны млекопитающих.

Ключевые слова: палеонтология позвоночных, граница мела и палеогена, перспективы изучения

Обзор методик зоокультуры редких и исчезающих земноводных России и сопредельных стран: опыт Тимирязевской академии

А. А. Кидов*, Е. А. Кидова, Л. С. Дроздова, Я. А. Вяткин, Р. А. Иволга, Т. Э. Кондратова,
К. А. Африн, А. А. Иванов

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Тимирязевская, 49,
Москва, 127550, Россия; kidov_a@mail.ru

* Автор-корреспондент

Аннотация. В статье обсуждаются проблемы зоокультуры (искусственное размножение в течение нескольких поколений) редких земноводных. Отмечается, что земноводных в России разводят не менее 150 лет, однако широкое распространение в неволе получили лишь небольшое число видов. К настоящему времени в лабораторных условиях было получено потомство от большинства амфибий, включенных в Красную книгу Российской Федерации. Начиная с 2008 г. в Тимирязевской академии (Российский государственный аграрный университет МСХА имени К.А. Тимирязева) осуществляются работы по введению в культуру пяти видов (*Lissotriton lantzi*, *Ommatotriton ophryticus*, *Triturus karelinii*, *Bufo verrucosissimus* и *Epidalea calamita*). От каждого из них в искусственных условиях получено 2–4 поколения, осуществлены работы по выявлению оптимальных плотностей содержания, температурного режима, фотопериода и рациона, отработана технология лабораторного размножения. В настоящем сообщении представлены некоторые оригинальные методики содержания, кормления и разведения этих видов. Авторы считают, что главным препятствием для введения в зоокультуру редких видов земноводных России и сопредельных стран является дефицит живых кормовых насекомых. Это не позволяет создать достаточно большие и генетически разнообразные группы животных. В этой связи, перспективным направлением исследований является поиск для лабораторных земноводных новых кормовых объектов, обладающих высокой пищевой ценностью, простотой и дешевизной культивирования, высокой скоростью прироста биомассы.

Ключевые слова: биология сохранения, разведение в неволе, содержание животных, рост, развитие, размножение, кормление

Введение

Зоокультура – это направление рационального природопользования, занимающееся вопросами содержания, кормления и разведения в течение ряда поколений диких животных любого таксономического ранга (Блохин и др. [Blokhin et al.] 2010). Традиционно, зоокультура рассматривается как связующее звено между управлением дикими популяциями животных и животноводством (Блохин [Blokhin] 2012). Учитывая современное значение этого термина, под зоокультурой нельзя понимать единичные случаи лабораторного размножения и выращивания, хотя они крайне важны на первых этапах введения вида в культуру.

Длительное время считалось (Флинт [Flint] 2004), что создание лабораторных популяций редких и исчезающих животных является наиболее надежным путем их сохранения в долгосрочной перспективе. Однако, опыт длительного применения искусственного воспроизводства в восстановлении и поддержании природных популяций показывает, что созданная человеком среда обитания обеспечивает селективное влияние на генофонд и приводит к существенному обеднению генетического разнообразия (Никоноров и Витвицкая [Nikonov & Vitvitskaya] 1993; Рябова и др. [Ryabova et al.] 2008; Шишанова и др. [Shishanova et al.] 2012; Мамонтова и Шишанова [Mamontova & Shishanova] 2016). По всей видимости, культивирование редких животных, включая амфибий, в искусственных условиях стоит считать только кратковременной мерой, а не основным путем их сохранения.

Зоокультура земноводных в нашей стране имеет длительную, как минимум, 150-летнюю историю (Reiss et al. 2015). На первом этапе интерес к разведению амфибий был чисто потребительский: они являлись модельными объектами в разнообразных биологических исследованиях (Воронцова и др. [Vorontsova et al.] 1952; Детлаф [Detlaf] 1975; Марголис и Мантейфель [Margolis & Manteyfel] 1978). Для видов, разводимых на протяжении ряда поколений в лабораториях нашей страны к концу XX в., характерны две особенности: 1) все их стадии развития могут проходить в воде без выхода на сушу; 2) они могут всю жизнь питаться неживыми кормами. Таким образом, несмотря на разнообразие экологических форм в пределах класса, надежно прижиться в неволе смогли немногие – *Ambystoma mexicanum* (Shaw et Nodder, 1978), *Pleurodeles waltl* Michahelles, 1830, *Xenopus laevis* Daudin 1802, значительно реже – *Hymenochirus boettgeri* (Tornier, 1896), *Pipa carvalhoi* (Miranda-Ribeiro, 1937), *X. borealis* Parker, 1936 (Кудрявцев и др. [Kudryavtsev et al.] 1991). По всей видимости, это объяснялось затрудненным трансграничным перемещением животных, отсутствием рынка живых кормов и регулярной подпиткой частных коллекций земноводными из лабораторий научно-исследовательских институтов. Характерно, что с появлением в СССР любительской террариумистики, которая преследует своей целью получение эстетического удовольствия от содержания животных, ассортимент культивируемых амфибий увеличился незначительно. Помимо вышеупомянутых земноводных, на протяжении нескольких поколений в коллекциях любителей в конце XX в. размножались *Kaloula pulchra* Gray, 1831, *Nyctimystes infrafrenatus* (Günther, 1867), *Osteopilus septentrionalis* (Duméril et Bibron, 1841), *Ranoidea caerulea* (White, 1790). В настоящее время террариумистика в России динамично развивается; в искусственных условиях содержатся десятки, преимущественно тропических, видов амфибий, однако в устойчивую зоокультуру введены лишь немногие. Отдельно стоит отметить, что большинство культур земноводных, находящихся за пределами научных лабораторий, неустойчивы, так как существуют благодаря усилиям лишь нескольких энтузиастов, которые насыщают рынок полученной в неволе молодью.

Еще в советский период стремление к увеличению списка видов для содержания в террариуме способствовало появлению интереса к отечественным видам, особенно – с Кавказа, Карпат и Дальнего Востока. Впрочем, дефицит материально-технической базы и, зачастую, легкая восполнимость потерь поимкой животных в природе, не привели к долговременному закреплению в культуре ни одного из видов, населяющих Россию и сопредельные страны. В то же время, спрос на отечественные виды позволил сформироваться черному рынку амфибий, а в Красных книгах отлов редких видов для нужд террариумистики стал рассматриваться как одна из угроз (например, Туниев [Tuniyev] 2001a; Кузьмин [Kuzmin] 2001).

Очевидно, что зоокультура земноводных до конца XX в. являлась роскошью, доступной лишь единичным любителям и государственным учреждениям с коллективом киперов и лабораториями для культивирования живых кормов. Наиболее значительного успеха в содержании и размножении отечественных амфибий, включая редких и исчезающих, достигла коллаборация исследователей (И.А. Сербинова, Б.Ф. Гончаров, Б.С. Туниев, В.К. Утешев, О.И. Шубравый) из нескольких учреждений (Московский зоопарк, Институт биофизики клетки АН СССР, Институт биологии развития АН СССР и Кавказский заповедник), осуществлявшая работы на рубеже 1980–1990-х гг. Этот коллектив смог получить потомство от большинства видов земноводных, занесенных в Красную книгу СССР, ими была разработана методика гормональной регуляции репродуктивного поведения (Гончаров и др. [Goncharov et al.] 1989a; Goncharov et al., 1989b; Shubray et al., 1991) и осуществлен ряд удачных реинтродукций рожденных в неволе животных (Сербинова и Туниев [Serbinova & Tuniyev] 1986; Сербинова и др. [Serbinova et al.] 1990a, 1990b; Туниев [Tuniyev] 2001b). Отдельно стоит отметить, что, помимо разовых случаев размножения многих отечественных видов, в Московском зоопарке на протяжении нескольких поколений культивировался малоазиатский тритон (*Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846)) (Сербинова и др. [Serbinova et al.] 1990a). К сожалению, отсутствие стабильного финансирования программы на фоне экономического кризиса, ограниченное число киперов, непосредственно обслуживающих животных, неясные перспективы дальнейшего

использования полученных от лабораторного разведения земноводных, не позволили создать долговременной зоокультуры ни одного из отечественных видов амфибий и на этом этапе.

В начале 2000-х гг. работы по разведению в лабораторных условиях редких отечественных амфибий возобновились, вначале – на базе Московского зоопарка (Сербинова [Serbinova] 2007; Кидов и Сербинова [Kidov & Serbinova] 2008), а в последующем – на кафедре зоологии РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева (Рис. 1).



Рис. 1. Лабораторный кабинет зоокультуры кафедры зоологии РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева.

Fig. 1. Laboratory of Zooculture, Department of Zoology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy.

При этом, главной задачей на новом этапе было введение земноводных в устойчивую культуру. Необходимо было создать простые, дешевые, повторяемые методики содержания, кормления и разведения, которые бы удовлетворяли биологическим потребностям разводимых видов. В качестве основных объектов культивирования были выбраны три вида тритонов (тритон Ланца (*Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914)), малоазиатский тритон, тритон Карелина (*Triturus karelinii* (Strauch, 1870)) и два вида жаб (кавказская (*Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814)) и камышовая (*Epidalea calamita* (Laurenti, 1768))), занесенных в Красную книгу Российской Федерации. К настоящему времени от каждого из этих видов в искусственных условиях было получено 2–4 поколения, осуществлены работы по выявлению оптимальных плотностей посадки, температурного режима, фотопериода и рациона для выращивания молоди этих видов, отработана технология их лабораторного размножения. Поскольку результаты этих исследований по большей части опубликованы (например: Кидов и др. [Kidov et al.] 2014, 2015, 2017a, 2017b, 2018, 2019a, 2019b, 2020a, 2020b; Кидов и Матушкина [Kidov & Matushkina] 2015, 2017; Кидов и Немыко [Kidov & Nemyko] 2018; Немыко и др. [Nemyko et al.] 2019a, 2019b; Африн и др. [Afrin et al.] 2020a, 2020b; Кидова и др. [Kidova et al.] 2020), в настоящем сообщении мы остановимся только на тех частных аспектах культивирования вышеперечисленных видов, которые не вошли в наши предыдущие сводки.

Технологические приемы содержания и разведения редких и исчезающих земноводных

Контейнеры и плотность посадки. По принятой у нас технологии, всех земноводных и в наземной и в водной фазах жизни содержат в прозрачных полиуретановых контейнерах марки «Самла» (производитель – ИКЕА, Россия) с крышками и съемными замками-защелками (Табл. 1 и Рис. 2). Срок службы контейнеров при содержании амфибий в воде составляет не менее 5–6 лет, после чего, из-за повреждения поверхности при мытье, они теряют прозрачность и могут использоваться для других целей (выращивание кормовых червей и насекомых, отстаивание воды). Контейнеры этой марки разрушаются при воздействии высоких температур и УФ-облучении, в связи с чем на них не следует ставить светильники и обогревательные приборы. Крышки и стенки контейнеров достаточно мягкие, чтобы в них прорезать вентиляционные и технологические отверстия дрелью и даже канцелярским ножом.

Таблица 1. Размеры контейнеров и плотность посадки земноводных при содержании и размножении в лаборатории.

Table 1. Container sizes and density of amphibians in laboratory keeping and captive breeding.

Вид	Возрастная группа	Размер контейнера, см	Полезный объем воды (для водной фазы), л	Плотность посадки
<i>Lissotriton lantzi</i>	взрослые	28×19×14	3	1 пара / контейнер
	личинки	39×28×28	18	3–5 экз. / л
	молодь после метаморфоза	39×28×14	–	25–30 экз. / контейнер
<i>Ommatotriton ophryticus</i>	взрослые	39×28×28	18	4–5 экз. / контейнер
	личинки	39×28×28	18	3–5 экз. / л
	молодь после метаморфоза	39×28×14	–	25–30 экз. / контейнер
<i>Triturus karelinii</i>	взрослые	39×28×14	9	1 пара / контейнер
	личинки	57×39×28	35	1 экз. / л
	молодь после метаморфоза	57×39×28	35	1 экз. / л
<i>Bufo verrucosissimus</i>	размножение	57×39×28	20	1 пара / контейнер
	взрослые на суше	57×39×28	–	3 (самки) – 5 (самцы) экз. / контейнер
	личинки	57×39×28	35	3–5 экз. / л
	молодь после метаморфоза	39×28×14	–	20–25 экз. / контейнер
<i>Epidalea calamita</i>	размножение	39×28×14	3–5	1 пара / контейнер
	взрослые на суше	57×39×28	–	10 экз. / контейнер
	личинки	57×39×28	35	3–5 экз. / л
	молодь после метаморфоза	39×28×14	–	25 экз. / контейнер

Большинство взрослых тритонов круглогодично содержат в контейнерах, наполненных водой, однако отдельные экземпляры *L. lantzi* и *O. ophryticus* годами не переходят в воду и содержатся на суше. Молодь *L. lantzi* и *O. ophryticus* после метаморфоза выращивают строго на суше, а *T. karelinii* – в воде.

Взрослых *E. calamita* помещают в контейнеры разнополыми группами, а у *B. verrucosissimus*, из-за существенных гендерных различий в размерах, самцов по возможности содержат отдельно от самок.



Рис. 2. Стойка с контейнерами марки «Самла» (производитель – ИКЕА, Россия) размером 39×28×14 с вентиляционными отверстиями в крышках.

Fig. 2. A rack with “Samla” containers (IKEA, Russia), 39×28×14 cm, with ventilation holes in the lids.

Субстрат. При содержании амфибий в водной фазе мы полностью отказались от грунта, что существенно облегчает уборку контейнеров. В наземной фазе субстрат необходим для всех видов: он препятствует повреждению покровов, снижает воздействие экзометаболитов, удерживает влагу, служит убежищем. В качестве грунта для всех сухопутных амфибий мы используем увлажненные полотенца из вискозы и полиэфирного волокна, например – «Тряпка для мытья пола 50×60 см» (производитель – ООО «Торговый дом Энергия», Россия). В зависимости от количества животных

в контейнере и интенсивности кормления, полотенца промывают под проточной водой 1–4 раза в неделю и заменяют на новые каждые 1–2 месяца. Полотенца после промывки необходимо тщательно отжимать: они должны быть влажными, но не мокрыми, т.к. это может приводить к массовой гибели животных, особенно молоди сразу после метаморфоза.

Источники воды. Для взрослых животных источниками воды являются пластиковые купалки, для молоди – чашки Петри (Рис. 3). Размеры купалки не должны позволять животным перевернуть ее, а уровень воды – препятствовать расплескиванию на субстрат. В купалки обычно помещают куски поролона, на которые выбираются попадающие в воду кормовые насекомые. Также поролон длительное время удерживает влагу при пересыхании купалки и спасает животных от обезвоживания. Замену воды в купалках у тритонов в наземную фазу осуществляют дважды в неделю, у жаб – через день. Умеренное опрыскивание контейнеров при высыхании субстрата применяем только для молоди после метаморфоза.

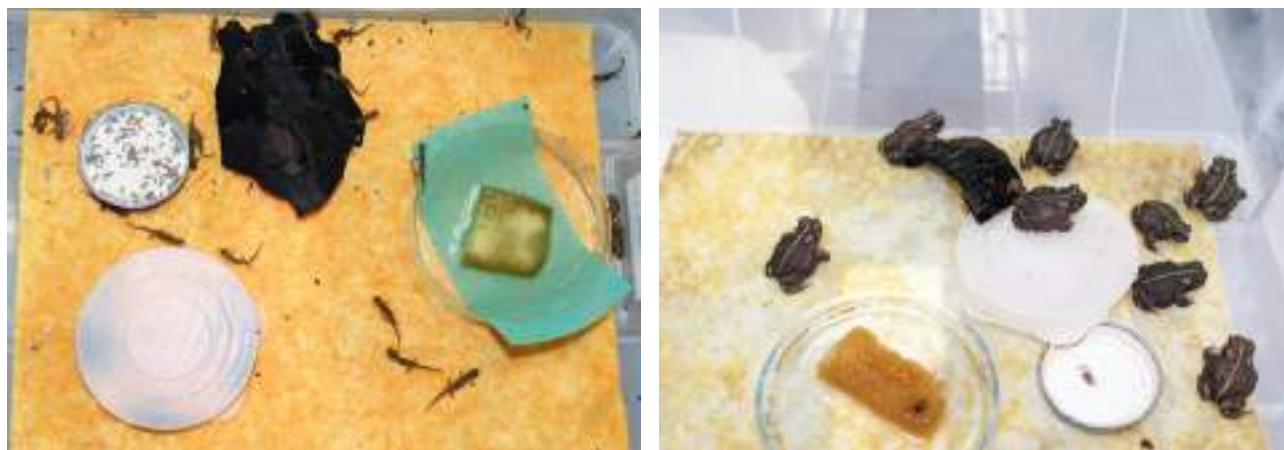


Рис. 3. Оборудование контейнеров для содержания молоди *Lissotriton lantzi* (A) и *Epidalea calamita* (B).
Fig. 3. Equipment of containers for keeping young *Lissotriton lantzi* (A) and *Epidalea calamita* (B).

Убежища. Укрытия используют только при содержании амфибий в наземную фазу жизни. Наиболее распространены небольшие убежища из естественных материалов (кусков коры (мульча) или осколков скорлупы кокосового ореха), однако они во влажной среде подвержены гниению, поражению плесневыми грибами и часто служат очагами распространения почвенных клещей, раздражающих покровы земноводных. В этой связи укрытия из растительного сырья нуждаются в еженедельной обработке горячей водой с моющими средствами для мытья посуды. Хорошо зарекомендовали себя полиэтиленовые крышки и перевернутые пищевые контейнеры с прорезанными в них входными отверстиями. Каменные и керамические укрытия из-за их большой массы могут придавливать молодых амфибий, приводить к травмам и гибели. Важное условие для использования животными укрытий – небольшой размер, дающий возможность соприкосновения с его стенками.

Освещение. При выращивании личинок, содержании молоди и взрослых в наземную фазу применяем только общее освещение помещения люминесцентными лампами в течение 9–10 ч в сутки. Контейнеры с тритонами на суше устанавливают на полки таким образом, чтобы большая часть их площади находилась в тени. Взрослых тритонов в водную фазу содержат на подоконниках при естественном фотопериоде.

Кормление. Личинок всех видов тритонов при начале экзогенного питания кормят живыми науплиусами артемии (*Artemia salina* Linnaeus, 1758), полученными в лаборатории в результате инкубации сухих цист. При этом, личинки охотно поедают и размороженную артемию, в связи с чем часть науплиусов замораживают впрок. По мере роста, обычно после второй (*T. karelinii*) – третьей (*L. lantzi* и *O. ophryticus*) недели выращивания, личинкам предлагают размороженных личинок хирономид (мотыль), вначале – измельченных скальпелем. Когда все личинки поедают

мотыля, долю артемии в рационе снижают, а в последующем полностью исключают из питания. Личинок кормят вволю 1–2 раза в сутки, сразу после подмены 1/2 – 2/3 объема воды на отстоянную той же температуры. Для *T. karelinii*, который может проходить метаморфоз и весь последующий период жить в воде, мотыль является основным кормом всю жизнь. Взрослым тритонам Карелина нерегулярно также предлагают красного навозного червя (*Eisenia fetida* (Savigny, 1826)), личинок большой восковой моли (*Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758)), перетертое и промытое в проточной воде говяжье сердце.

Для *L. lantzi* и *O. ophryticus*, у которых метаморфоз должен завершаться выходом на сушу, стартовым кормом в наземный период жизни служат личинки первых возрастов сверчков *Acheta domesticus* (Linnaeus, 1758) и *Gryllus bimaculatus* De Geer, 1773, а в последующем в рацион вводят личинок туркестанского таракана (*Shelfordella lateralis* (Walker, 1868)). Насекомых предлагают тритонам вволю каждые 2–3 суток, чтобы они находились в контейнерах постоянно. Эти кормовые объекты остаются основными до достижения тритонами половой зрелости и их перехода в водную фазу, когда животных кормят уже только мотылем.

Для личинок жаб весь период выращивания основным кормом являются хлопьевидные полнорационные комбикорма для аквариумных рыб марок «Sera Vipan» (производитель – Sera GmbH, Германия) и «Tetra Marine Flakes» (производитель – Tetra GmbH, Германия). Личинки кавказской жабы могут питаться только этими кормами от начала экзогенного питания до метаморфоза, а для камышовой жабы следует вводить в рацион также ошпаренные кипятком листья шпината и крапивы, а также желток сваренного вкрутую куриного яйца. Корма задают в избытке ежедневно, обычно – после подмены 1/3 – 4/5 объема воды, в зависимости от плотности посадки и размера личинок. После выхода на сушу, молодых жаб кормят так же, как и тритонов, но, начиная со второго месяца выращивания, в рацион включают также личинок большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758). Эти же корма остаются основными для содержания жаб весь последующий период жизни, однако кратность кормления взрослых животных сокращают до 2–3 раз в неделю.

Всех насекомых, предлагаемых тритонам и жабам в наземный период, передскармливанием припудривают порошком кормового мела.



Рис. 4. Сортировка молоди *Epidalea calamita*.

Fig. 4. Sorting of young *Epidalea calamita*.

Сортировка. Личинки и молодь после метаморфоза у амфибий нуждаются в регулярной сортировке (Рис. 4), так как в условиях лаборатории растут неравномерно, и размеры ровесников могут отличаться в несколько раз. При этом интенсивность роста неодинакова даже у животных разного пола: у жаб в первый год после метаморфоза самцы значительно превосходят самок, а у тритонов – наоборот. Отсутствие сортировки по размеру приводит к большим потерям у личинок (особенно у *T. karelinii*) вследствие каннибализма, у метаморфов – из-за угнетения более крупными сверстниками. Например, для кавказской жабы в условиях лаборатории отмечено, что мелкие сеголетки (чаще всего самки) перестают питаться в присутствии сибсов большего размера, быстро худеют и погибают. Таким образом, часто без сортировки к достижению половой зрелости в группе животных остаются только самки (у тритонов) или самцы (у жаб) из-за элиминации мелких экземпляров. В связи с вышесказанным, самых крупных особей в группе отсаживают и выращивают отдельно. В тех случаях, когда раздельное выращивание животных разного размера невозможно, кормление мелких особей осуществляют в отдельном контейнере.

Размножение. Для стимуляции размножения тритонов имитируют естественную годовую динамику фотопериода и температуры: контейнеры с животными ставят на подоконники и приоткрывают окна (Рис. 5).

Особи, недавно пойманные в природе, в искусственных условиях приступают к размножению только после длительного периода зимнего охлаждения (обычно не менее 2 месяцев при температуре ниже 10°C), а адаптированные и рожденные в неволе тритоны начинают откладывать яйца уже при снижении температуры до 16–18°C. Стоит, однако, отметить, что отсутствие зимовки существенно уменьшает долю развивающихся яиц в кладках без снижения общей плодовитости. Приближающийся период икрометания обычно предваряется частой линькой и усиливающимся аппетитом, животные быстро увеличивают массу. Для откладки яиц тритоны нуждаются в субстрате: при размножении *L. lantzi* и *O. ophryticus* используют живой яванский мох (*Vesicularia dubyana* (Müll.Hal.) Broth. (1908)), для *T. karelinii* – синтетические волокна, например – сетчатые нейлоновые мочалки. Яйца из субстрата необходимо выбирать ежедневно, а сам субстрат тщательно промывать в проточной воде, т.к. при его загрязнении яйца часто поражаются сапролегнией и поедаются планариями. При обильном кормлении, регулярной подмене воды и стабильной температуре тритоны способны существенно увеличивать репродуктивный период в сравнении с природными сроками: развивающиеся яйца у *L. lantzi* и *T. karelinii* отмечаются с сентября – ноября по июль, а у *O. ophryticus* – с февраля по июнь. Самые быстрорастущие самцы тритонов достигают половой зрелости в возрасте менее года (*L. lantzi* и *T. karelinii*) или полутора (*O. ophryticus*), а самки на полгода-год позднее.

У жаб обоих видов первые самцы созревают уже с восьмого месяца после метаморфоза, а в годовалом возрасте их начинают использовать в разведении. Самки обычно размножаются через полтора – два года после выхода на сушу. Лабораторное разведение жаб предваряют периодом зимнего охлаждения при температуре от 3 до 10–12°C в течение 3–16 недель в зависимости от кондиции животных. Животных содержат на глубокой (7–10 см) увлажненной подстилке: для *B. verrucosissimus* применяют опад дубовой листвы в чистом виде или в смеси со мхом *Pleurozium*, для *E. calamita* – смесь дубового опада с речным песком. Жаб во время зимовки содержат в темном помещении и не кормят. Нормально зимующие животные закапываются в субстрат, где неподвижно сидят с полуприкрытыми глазами (Рис. 6). Кавказские жабы при повышении температуры выше 12°C начинают активно передвигаться по контейнеру, вокализовать, линять, образуют устойчивый амplexус. Это служит сигналом, что животные готовы к размножению.

Добиться успешного икрометания можно и без зимовки, однако в этом случае плодовитость и доля развивающихся яиц будет существенно меньше.

Пару или группу с преобладанием самцов сразу (*B. verrucosissimus*) или спустя 3–10 суток (*E. calamita*) после зимовки, обычно вечером, высаживают в контейнер, наполненный водой таким образом, чтобы стоящие на выпрямленных задних конечностях амфибии могли свободно держать над поверхностью голову (Рис. 7). При размножении кавказской жабы нерестовые контейнеры



А



В

Рис. 5. Содержание взрослых *Triturus karelinii* (А), *Lissotriton lantzi* и *Ommatotriton ophryticus* (В).
Fig. 5. Keeping of adult *Triturus karelinii* (A), *Lissotriton lantzi*, and *Ommatotriton ophryticus* (B).



Рис. 6. Взрослые *Epidalea calamita* в период зимнего охлаждения.
Fig. 6. Adults of *Epidalea calamita* during the hibernation period.

устанавливают на подоконники с полуоткрытыми окнами, чтобы температура весь период подготовки к икрометанию не превышала 16°C. Камышовые жабы размножаются в лаборатории в диапазоне температур от 14 до 22°C (Рис. 8).



А



В

Рис. 7. *Bufo verrucosissimus* (а) и *Epidalea calamita* (b) в контейнерах для икрометания.

Fig. 7. *Bufo verrucosissimus* (a) and *Epidalea calamita* (b) in spawning containers.



А



В

Рис. 8. Икрометание *Bufo verrucosissimus* (А) и *Epidalea calamita* (В).

Fig. 8. Spawning of *Bufo verrucosissimus* (A) and *Epidalea calamita* (B).

Если животные не демонстрируют репродуктивного поведения, то для дополнительной стимуляции применяют инъекции сурфагона – синтетического аналога гонадотропин-рилизинг гормона (ГнРГ) люлиберина. Сухой сурфагон растворяют в стерильном дистилляте в концентрации 100 мкг/мл, разливают по пробиркам Эппендорфа и до применения хранят в морозилке. В замороженном состоянии раствор препарата не теряет активности на протяжении нескольких (не менее 10) лет.

Обычно мы применяем следующую схему стимуляции сурфагоном. Для камышовых жаб при каждой инъекции вводят 12,5 мкг сурфагона на особь, кавказским жабам – по 25 мкг. Вначале инъекцию осуществляют под кожу в подмышечной области передней конечности, после образования амplexуса – задней конечности (Рис. 9). Сразу после высадки животных в воду, сурфагоном стимулируют только самца. Если утром амplexус не образовался, самца стимулируют повторно. Когда животные образовали амplexус, то инъекции делают и самцу, и самке. Далее стимуляцию сурфагоном осуществляют обоим животным до наступления икрометания каждые 12 ч (*E. calamita*) – 24 ч (*B. verrucosissimus*), но не более 4–5 раз на самку.

После откладки яиц, икранные шнуры разделяют на куски и раскладывают на дно контейнеров таким образом, чтобы они не соприкасались. Воду в контейнерах с икрой подменивают ежедневно, а при начале отделения предличинок от икранных шнуров – по нескольку раз в день. Одновременно с этим из контейнера удаляют неразвивающиеся яйца, которые на 3–5 сутки начинают разлагаться и способны вызвать массовую гибель эмбрионов.

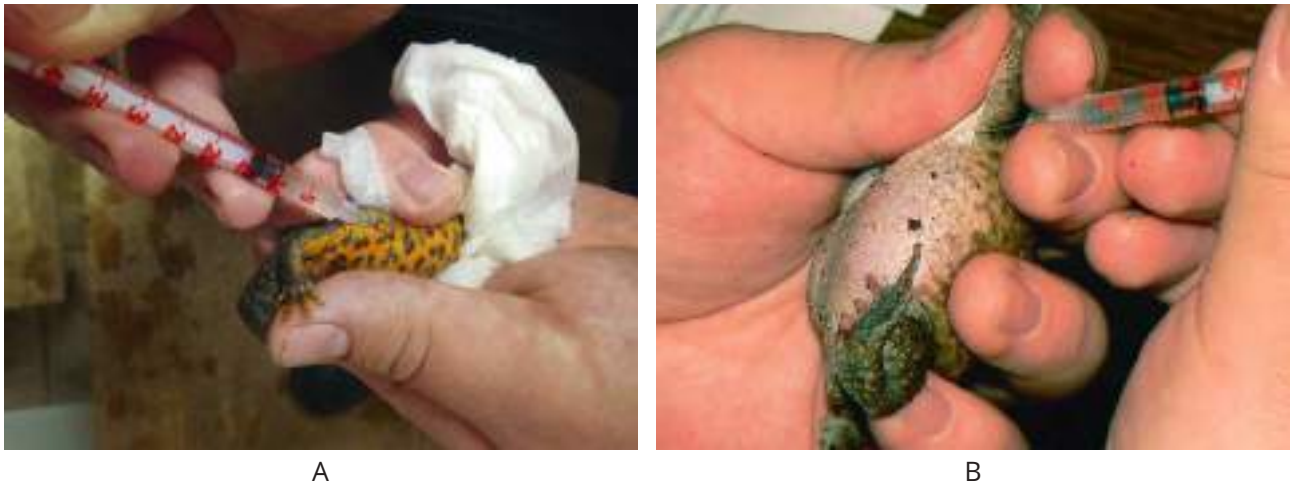


Рис. 9. Инъекция раствора сурфагона хвостатым (А) и бесхвостым (В) земноводным.
Fig. 9. Injection of surfagon solution to urodelens (A) and anurans (B).

Заключение

В заключение обзора следует отметить, что главным препятствием для введения в культуру с целью последующей реинтродукции большинства редких видов земноводных России и сопредельных стран является отсутствие доступной кормовой базы. Амфибии в наземный период нуждаются в очень больших количествах живых беспозвоночных, которых надо разводить или покупать, что не позволяет создать достаточно большие, а значит – и достаточно генетически разнообразные, группы животных. В этой связи, перспективным направлением исследований является поиск для лабораторных земноводных новых кормовых объектов, обладающих высокой пищевой ценностью, простотой и дешевизной культивирования, высокой скоростью прироста биомассы.

Неясные перспективы имеет дальнейшее использование рожденных в лаборатории животных. Все огромное количество молодых амфибий, получаемое ежегодно от искусственного разведения, невозможно содержать длительное время. Реализация программ по реинтродукции, которая могла бы решить эту проблему, сопряжена с трудностями в получении разрешительной документации (на отлов, содержание и разведение, выпуск) и проведении дальнейшего мониторинга. По нашему мнению, несмотря на оптимистические результаты многолетней работы по зоокультуре редких земноводных России и сопредельных стран, она не имеет будущего без широкого вовлечения в программы по реинтродукции разных организаций (вузов, научно-исследовательских институтов, природоохранных органов, ООПТ) и распределения функций между ними.

Литература

Африн К.А., Степанкова И.В., Кидов А.А. 2020а. Влияние фотопериода на личинок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* в лабораторных условиях. *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*, 3(31): 79–89. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-3-7>

Африн К.А., Степанкова И.В., Кидов А.А. 2020b. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) при различной температуре. *Известия Горского государственного аграрного университета*, 57(3): 94–98.

Блохин Г.И. 2012. *Зоокультура позвоночных*. М.: Издательство РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева. 170 с.

Блохин Г.И., Кидов А.А., Сашина Л.М., Пыхов С.Г. 2010. *Зоокультура беспозвоночных*. М.: Издательство РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева. 158 с.

Воронцова М.А., Лиознер Л.Д., Маркелова И.В., Пухальская Е.Ч. 1952. *Тритон и аксолотль*. М.: Советская Наука. 296 с.

Гончаров Б.Ф., Сербинова И.А., Утешев В.К., Шубравый О.И. 1989а. Разработка методов гормональной стимуляции процессов размножения у амфибий. В кн.: *Проблемы доместикации амфибий*. М.: ИЭМЭЖ. С. 197–201.

- Детлаф Т.А. (ред.). 1975. *Объекты биологии развития*. М.: Наука. 579 с.
- Кидов А.А., Матушкина К.А. 2015. Плодовитость самок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) в искусственных условиях. *Вестник Бурятского государственного университета*, 4: 75–80.
- Кидов А.А., Матушкина К.А. 2017. Заметки к репродуктивной биологии малоазиатского тритона, *Ommatriton ophryticus* (Berthold, 1846) на северо-восточной периферии ареала. *Вестник Чувашского государственного педагогического университета имени И.Я. Яковлева*, 3(95): 3–9.
- Кидов А.А., Немыко Е.А. 2018. Размножение тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) (Salamandridae, Amphibia) в искусственных условиях. *Современная герпетология*, 18(3–4): 125–134. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-125-134>
- Кидов А.А., Сербинова И.А. 2008. Опыт разведения кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в лабораторных условиях. В кн.: *Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия*. Владикавказ: Северо-Осетинский ИГСИ им. В.И. Абаева. С. 49–53.
- Кидов А.А., Матушкина К.А., Африн К.А., Блинова С.А., Тимошина А.Л., Коврина Е.Г. 2014. Лабораторное разведение серых жаб Кавказа (*Bufo eichwaldi* и *B. verrucosissimus*) без применения гормональной стимуляции. *Современная герпетология*, 14(1–2): 19–26.
- Кидов А.А., Матушкина К.А., Африн К.А. 2015. Первые результаты лабораторного размножения и реинтродукции тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 талышской популяции. *Вестник Бурятского государственного университета*, 4: 81–89.
- Кидов А.А., Дроздова Л.С., Матушкина К.А., Пашина М.М. 2017а. Применение различных живых кормов в выращивании тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) после метаморфоза. *Вестник Тамбовского университета. Серия естественные и технические науки*, 22(5–1): 911–916.
- Кидов А.А., Матушкина К.А., Шиманская Е.А., Царькова Т.Н., Немыко Е.А. 2017б. Репродуктивная характеристика самок тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) в лабораторных условиях. *Вестник Чувашского государственного педагогического университета имени И.Я. Яковлева*, 3(95): 10–17.
- Кидов А.А., Немыко Е.А., Шиманская Е.А. 2018. Многолетняя динамика репродуктивных показателей самок тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) при лабораторном разведении. *Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология*, 4: 38–49. <https://doi.org/10.26456/vtbio26>
- Кидов А.А., Немыко Е.А., Вяткин Я.А., Железнова Т.К. 2019а. Репродуктивные показатели самок тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) различных возрастных групп в зоокультуре. *Естественные и технические науки*, 11(137): 154–160.
- Кидов А.А., Шиманская Е.А., Аскендеров А.Д., Немыко Е.А. 2019б. Применение гормональной стимуляции для размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* в лабораторных условиях. *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*, 4(28): 50–60. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-4-5>
- Кидов А.А., Африн К.А., Степанкова И.В., Гориков А.А. 2020а. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) при различной плотности посадки в зоокультуре. *Известия Горского государственного аграрного университета*, 57(1): 164–169.
- Кидов А.А., Шиманская Е.А., Кидова Е.А., Трофимец А.В., Аскендеров А.Д. 2020б. Репродуктивный потенциал тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Amphibia, Caudata, Salamandridae) из дагестанской популяции в лабораторных условиях. *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*, 2(30): 43–55. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-2-5>
- Кидова Е.А., Вяткин Я.А., Кидов А.А. 2020. Влияние повышенной плотности посадки яиц на эмбриогенез тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Amphibia, Caudata, Salamandridae) в зоокультуре. *Известия Горского государственного аграрного университета*, 57(4): 171–175.
- Кудрявцев С.В., Фролов В.Е., Королев А.В. 1991. *Террариум и его обитатели*. М.: Лесная промышленность. 349 с.
- Кузьмин С.Л. 2001. Обыкновенный тритон Ланца – *Triturus vulgaris lantzi* (Wolterstorff, 1914). В кн.: *Красная книга Российской Федерации*. М.: АСТ – Астрель. С. 314–315.
- Мамонова А.С., Шишанова Е.И. 2016. Генетическая изменчивость одомашненных стад русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt). *Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство*, 4: 83–92.
- Марголис С.Э., Мантейфель Ю.Б. 1978. *Сенсорные системы и поведение хвостатых амфибий*. М.: Наука. 164 с.
- Немыко Е.А., Вяткин Я.А., Кидов А.А. 2019а. Выращивание личинок тритона Ланца, *Lissotriton lantzi*

(Wolterstorff, 1914) при различных температурах. *Современная герпетология*, 19(2-3): 125-131. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-3-4-125-131>

Немыко Е.А., Кидов А.А., Вяткин Я.А. 2019b. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказского тритона, *Lissotriton lantzi* при различной плотности посадки в зоокультуре. *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*, 1(25): 113-125. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-12>

Никоноров С.И., Витвицкая Л.В. 1993. *Эколого-генетические проблемы искусственного воспроизводства осетровых и лососевых рыб*. М.: Наука. 254 с.

Рябова Г.Д., Климонов В.О., Шишанова Е.И. 2008. *Генетическая изменчивость в природных популяциях и доместцированных стадах осетровых рыб России. Атлас аллозимов*. М.: Россельхозакадемия. 94 с.

Сербинова И.А. 2007. Реинтродукция как метод сохранения диких амфибий. *Научные исследования в зоологических парках*, 22: 113-117.

Сербинова И.А., Туниев Б.С. 1986. Содержание, разведение и реинтродукция малоазиатского тритона (*Triturus vittatus*). В кн.: *Первое Всесоюзное совещание по проблемам зоокультуры*. М.: АН СССР. С. 147-150.

Сербинова И.А., Туниев Б.С., Утешев В.К., Шубравый О.И., Гончаров Б.Ф. 1990а. Создание поддерживаемой в искусственных условиях популяции малоазиатского тритона (*Triturus vittatus ophryticus*). В кн.: *Зоокультура амфибий*. М.: ИЭМЭЖ. С. 75-81

Сербинова И.А., Шубравый О.И., Утешев В.К., Агасян А.Л., Гончаров Б.Ф. 1990b. Содержание, разведение в неволе и создание новых природных популяций сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus* Boettger). В кн.: *Зоокультура амфибий*. М.: ИЭМЭЖ. С. 82-89.

Туниев Б.С. 2001а. Малоазиатский тритон – *Triturus vittatus ophryticus* (Berthold, 1846). В кн.: *Красная книга Российской Федерации*. М.: АСТ – Астрель. С. 311-312.

Туниев Б.С. 2001b. Тритон Карелина – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870). В кн.: *Красная книга Российской Федерации*. М.: АСТ – Астрель. С. 312-314.

Флинт В.Е. 2004. *Стратегия сохранения редких видов в России: теория и практика*. М.: Московский зоопарк. 376 с.

Шишанова Е.И., Тренклер И.В., Мамонова А.С. 2012. Влияние криоконсервации спермы на выживаемость и генетический полиморфизм личинок русского осетра. *Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство*, 2: 105-112.

Goncharov B.F., Shubray O.I., Serbinova I.A., Uteshev V.K. 1989b. The USSR programme for breeding amphibians, including rare and endangered species. *International Zoo Yearbook*, 28: 10-21.

Reiss C., Levit G.S., Hossfeld U., Olsson L. 2015. The Mexican axolotl in Russia. The history of an early laboratory animal as a transnational process, 1864-1940. *Историко-биологические исследования*, 7(3): 29-38.

Shubray O. I., Uteshev V. K., Serbinova I. A., Goncharov B. F. 1991. Über die Tätigkeit einer Arbeitsgruppe zur Vermehrung seltener, vom Aussterben bedrohter und problematischer Amphibienarten in Menschenhand. In: *Amphibienforschung und Vivarium*. Schleusingen: BRD. P. 20-21.

References

Afrin K.A., Stepankova I.V., Kidov A.A. 2020a. Impact of photoperiod on larvae of the Caucasian toad, *Bufo verrucosissimus* in laboratory conditions. *University proceedings. Volga region. Natural Sciences*, 3(31): 79-89. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-3-7> [In Russian]

Afrin K.A., Stepankova I.V., Kidov A.A. 2020b. Growth, development and survival of larvae of the Caucasian toad, *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) at different temperature. *Journal of Proceedings of the Gorsky State Agrarian University*, 57(3): 94-98. [In Russian]

Blokhin G.I. 2012. *Zooculture of Vertebrates*. Moscow: RSAU – MTAA Press. 170 p. [In Russian]

Blokhin G.I., Kidov A.A., Sashina L.M., Pykhov S.G. 2010. *Zooculture of Invertebrates*. Moscow: RSAU – MTAA Press. 158 p. [In Russian]

Detlaf T.A. (ed.) 1975. *Objects of developmental biology*. Moscow: Nauka Press. 579 p. [In Russian]

Flint V.E. 2004. *Strategy for the conservation of rare species in Russia: theory and practice*. Moscow: Moscow Zoo Press. 376 p. [In Russian]

Goncharov B.F., Serbinova I.A., Uteshev V.K., Shubray O.I. 1989a. Development of methods of hormonal stimulation of processes of reproduction at amphibians. In: *Problems of Domestication at Amphibians*. Moscow: Institute of Ecology and Evolution. P. 197-201. [In Russian]

Goncharov B.F., Shubray O.I., Serbinova I.A., Uteshev V.K. 1989b. The USSR programme for breeding

amphibians, including rare and endangered species. *International Zoo Yearbook*, 28: 10–21.

Kidov A.A., Matushkina K.A. 2015. Female fertility of the Caucasian toad, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) in artificial conditions. *Vestnik of Buryat State University*, 4: 75–80. [In Russian].

Kidov A.A., Matushkina K.A. 2017. Notes on reproductive biology of the banded newt, *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846) in the northeastern periphery of the areal. *Vestnik of Chuvash State Pedagogical University named after I. Ya. Yakovlev*, 95(3): 3–9. [In Russian]

Kidov A.A., Nemyko E.A. 2018. Captive breeding of the Caucasian smooth newt, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) (Salamandridae, Amphibia). *Current Studies in Herpetology*, 18(3–4): 125–134. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-125-134> [In Russian].

Kidov A.A., Serbinova I.A. 2008. Experience of cultivation of Caucasian toad, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) (Amphibia: Anura: Bufonidae) in laboratory conditions. In: *Present Problems of Ecology and Conservation of Biodiversity*. Vladikavkaz. P. 49–53. [In Russian]

Kidov A.A., Matushkina K.A., Afrin K.A., Blinova S.A., Timoshina A.L., Kovrina E.G. 2014. Captive breeding of Caucasian common toads (*Bufo eichwaldi* and *B. verrucosissimus*) without hormonal stimulations. *Current Studies in Herpetology*, 14(1–2): 19–26. [In Russian]

Kidov A.A., Matushkina K.A., Afrin K.A. 2015. The first results of captive breeding and reintroduction of the Karelin's newt, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 from Talysh population. *Vestnik of Buryat State University*, 4: 81–89. [In Russian]

Kidov A.A., Drozdova L.S., Matushkina K.A., Pashina M.M. 2017a. The use of different live feeds in growing of the Karelin's newt, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) after metamorphosis. *Vestnik of Tambov University. Series of Natural and Technician Sciences*, 22(5–1): 911–916. [In Russian]

Kidov A.A., Matushkina K.A., Shimanskaya E.A., Tsarkova T.N., Nemyko E.A. 2017b. Reproductive characteristics of females of the Karelin's newt, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) in laboratory conditions. *Vestnik of Chuvash State Pedagogical University named after I. Ya. Yakovlev*, 95(3): 10–17. [In Russian]

Kidov A.A., Nemyko E.A., Shimanskaya E.A. 2018. Long-term dynamics of reproductive characteristics in females of the Karelin's newt, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) in captive breeding. *Tver State University Bulletin. Series: Biology and Ecology*, 4: 38–49. <https://doi.org/10.26456/vtbio26> [In Russian]

Kidov A.A., Nemyko E.A., Vyatkin Ya.A., Zheleznova T.K. 2019a. Reproductive characteristics of the Caucasian smooth newt females, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) of different age groups in zooculture. *Natural and technical sciences*, 11(137): 154–160. [In Russian]

Kidov A.A., Shimanskaya E.A., Askenderov A.D., Nemyko E.A. 2019b. The use of hormonal stimulation for reproduction of the Karelin's newt, *Triturus karelinii* in laboratory conditions. *University proceedings. Volga region. Natural Sciences*, 4(28): 50–60. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-4-5> [In Russian]

Kidov A.A., Afrin K.A., Stepankova I.V., Gorikov A.A. 2020a. Growth, development and survival of *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) larvae at different stocking density in zooculture. *Journal of Proceedings of the Gorsky State Agrarian University*, 57(1): 164–169. [In Russian]

Kidov A.A., Shimanskaya E.A., Kidova E.A., Trofimets A.V., Askenderov A.D. 2020b. Reproductive potential of the Karelin's newt, *Triturus karelinii* (Amphibia, Caudata, Salamandridae) from Dagestan population in laboratory conditions. *University proceedings. Volga region. Natural Sciences*, 2(30): 43–55. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-2-5> [In Russian]

Kidova E.A., Vyatkin Ya.A., Kidov A.A. 2020. Impact of increased egg density on embryogenesis of Lantz's newt, *Lissotriton lantzi* (Amphibia, Caudata, Salamandridae) in zooculture. *Journal of Proceedings of the Gorsky State Agrarian University*, 57(4): 171–175. [In Russian]

Kudryavtsev S.V., Frolov V.E., Korolev A.V. 1991. *Terrarium and its inhabitants*. Moscow: Lesnaya Promyshlennost' Press. 349 p. [In Russian]

Kuzmin S.L. 2001. The Lantz's common newt – *Triturus vulgaris lantzi* (Wolterstorff, 1914). In: *Red Data Book of Russian Federation*. Moscow: AST – Astel Press. P. 314–315. [In Russian]

Mamonova A.S., Shishanova E.I. 2016. Genetic variability of domesticated herds of Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*, Brandt). *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing industry*, 4: 83–92. [In Russian]

Margolis S.E., Manteyfel Yu.B. 1978. *Sensory systems and behavior of caudate amphibians*. Moscow: Nauka Press. 164 p. [In Russian]

Nemyko E.A., Vyatkin Ya.A., Kidov A.A. 2019a. Growing of larvae of the Caucasian smooth newt, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) (Amphibia, Caudata) at various temperatures. *Current Studies in Herpetology*, 19(2–3): 125–131. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-3-4-125-131> [In Russian]

- Nemyko E.A., Kidov A.A., Vyatkin Ya.A. 2019b. Growth, development and survival of larvae of the Caucasian smooth newt, *Lissotriton lantzi* at different densities in zooculture. *University proceedings. Volga region. Natural Sciences*, 1(25): 117–129. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-12> [In Russian]
- Nikonorov S.I., Vitvitskaya L.V. 1993. *Ecological and genetic problems of artificial reproduction of sturgeon and salmon fish*. Moscow: Nauka Press. 254 p. [In Russian]
- Reiss C., Levit G.S., Hossfeld U., Olsson L. 2015. The Mexican axolotl in Russia. The history of an early laboratory animal as a transnational process, 1864–1940. *Studies in the History of Biology*, 7(3): 29–38.
- Ryabova G.D., Klimonov V.O., Shishanova E.I. 2008. *Genetic variability in natural populations and domesticated herds of sturgeon in Russia. Atlas of allozymes*. Moscow: Rosselkhozakademiya. 94 p. [In Russian]
- Serbinova I.A. 2007. Reintroduction as a method of wild amphibian conservation. *Scientific research in Zoos*, 22: 113–117. [In Russian]
- Serbinova I.A. and Tuniyev B.S. 1986. Keeping, captive breeding and reintroduction of northern banded newt (*Triturus vittatus*). In: *First all-Union Meeting on Problems of Zooculture, Moscow*. P. 147–150. [In Russian]
- Serbinova I.A., Tuniyev B.S., Uteshev V.K., Shubray O.I., Goncharov B.F. 1990a. Creation of the population of northern banded newt (*Triturus vittatus ophryticus*) in artificial conditions. In: *Zooculture of Amphibians*. Moscow: Institute of Ecology and Evolution. P. 75–81. [In Russian]
- Serbinova I.A., Shubray O.I., Uteshev V.K., Agasian A.L., Goncharov B.F. 1990b. Keeping, captive breeding and creation of new populations of eastern spadefoot (*Pelobates syriacus Boettger*). In: *Zooculture of Amphibians*. Moscow: Institute of Ecology and Evolution. P. 82–89. [In Russian]
- Shishanova E.I., Trenkler I.V., Mamonova A.S. 2012. Influence of milt cryoconservation on survival and genetic polymorphism of larvae of Russian sturgeon. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing industry*, 2: 105–112. [In Russian]
- Shubray O.I., Uteshev V.K., Serbinova I.A., Goncharov B.F. 1991. Über die Tätigkeit einer Arbeitsgruppe zur Vermehrung seltener, vom Aussterben bedrohter und problematischer Amphibienarten in Menschenhand. In: *Amphibienforschung und Vivarium*. Schleusingen: BRD. P. 20–21.
- Tuniyev B.S. 2001a. The banded newt – *Triturus vittatus ophryticus* (Berthold, 1846). In: *Red Data Book of Russian Federation*. Moscow: AST – Astel Press. P. 311–312. [In Russian]
- Tuniyev B.S. 2001b. The Karelin's newt – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870). In: *Red Data Book of Russian Federation*. Moscow: AST – Astel Press. P. 312–314. [In Russian]
- Vorontsova M.A., Liozner L.D., Markelova I.V., Pukhal'skaya E.Ch. 1952. *Newt and axolotl*. Moscow: Sovetskaya Nauka Press. 296 p. [In Russian]

Ресейде және оған іргелес елдерде сирек кездесетін және жойылып бара жатқан қосмекенділердің зоокультура әдістеріне шолу: Тимирязев академиясының тәжірибесі

А.А. Кидов*, Е.А. Кидова, Л.С. Дроздова, Я.А. Вяткин, Р.А. Иволга, Т.Э. Кондратова,
К.А. Африн, А.А. Иванов

Ресей мемлекеттік аграрлық университеті - К.А. Тимирязев атындағы МАША, Тимирязевская көшесі, 49,
Мәскеу 127550, Ресей, kidov_a@mail.ru

* Тілші-Автор

Тұжырым. Мақалада сирек кездесетін қосмекенділердің зоокультурасы (бірнеше ұрпақтарды жасанды көбейту) мәселелері талқыланады. Ресейде қосмекенділер кем дегенде 150 жыл бойы өсірілгені атап өтілді, бірақ еріксіз өсірілген кезде түрлердің аз ғана бөлігі кең таралды. Қазіргі уақытта зертханалық жағдайда Ресей Федерациясының Қызыл кітабына енгізілген көптеген қосмекенділерден ұрпақтар алынды. 2008 жылдан бастап Тимирязев академиясында (К.А. Тимирязев атындағы МАША Ресей мемлекеттік аграрлық университеті) бес түрді мәдениетке енгізу жұмыстары жүргізілуде (*Lissotriton lantzi*, *Ommatotriton ophryticus*, *Triturus karelinii*, *Bufo verrucosissimus* және *Epidalea calamita*). Олардың әрқайсысынан жасанды жағдайда 2-4 ұрпақ алынды, құрамының оңтайлы тығыздығын, температуралық режимді, жарықкөзегендігі және қорек мөлшерін анықтау бойынша жұмыстар жүргізілді, зертханалық көбею технологиясы жасалды. Бұл хабарламада осы түрлерді ұстаудың, қоректендірудің және өсірудің кейбір өзіндік әдістері берілген. Авторлардың пікірінше, Ресейде және оған іргелес елдерде сирек кездесетін қосмекенділердің түрлерін зоокультураға

енгізудің басты кедергісі тірі қоректік жәндіктерінің жетіспеушілігі болып табылады. Бұл жануарлардың жеткілікті үлкен және генетикалық әр түрлі топтарын құруға мүмкіндік бермейді. Осыған байланысты зерттеудің перспективалы бағыты зертханалық қосмекенділер үшін жоғары қоректік құндылығы, өсірудің қарапайымдылығы мен арзандығы, биомасса өсуінің жоғары қарқыны бар жаңа қорек нысаналарын іздеу болып табылады.

Кілт сөздер: сақтау биологиясы, еріксіз өсіру, жануарларды ұстау, өсу, даму, көбею, қоректендіру.

A review of zooculture methods for studying rare and endangered amphibians from Russia and adjacent countries: The Timiryazev Academy experience

A.A. Kidov*, E.A. Kidova, L.S. Drozdova, Ya.A. Vyatkin, R.A. Ivogla, T.E. Kondratova,
K.A. Afrin, A.A. Ivanov

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49 Timiryazevskaya Str., Moscow,
127550, Russia; kidov_a@mail.ru

* Corresponding author

Abstract. This article discusses the problems of rare amphibian zooculture, artificial reproduction over several generations. Amphibians have been bred in Russia for at least 150 years, but only a small number of species have become widely distributed in captivity. However, to date, the offspring of most amphibians included in the Red Data Book of the Russian Federation have been obtained under laboratory conditions, and since 2008, the Timiryazev Academy (Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy) has been working on the introduction of five species into the culture (*Lissotriton lantzi*, *Ommatotriton ophryticus*, *Triturus karelinii*, *Bufo verrucosissimus* и *Epidalea calamita*). Two-to-four generations of these species were obtained under artificial conditions and work was carried out to identify optimal content densities, temperature conditions, photoperiod, and diet. This enabled technology of laboratory reproduction to be developed. This review presents some original methods for housing, feeding, and breeding these species. We believe that the main obstacle for implementation to the zooculture of rare amphibian species in Russia and neighboring countries is the shortage of live food insects; this drawback does not allow us to create sufficiently large and genetically diverse groups of amphibians. One promising area of research is the search for new feed objects that have high nutritional value, simplicity, and low cost of cultivation as well as a high rate of biomass growth.

Keywords: conservation biology, captive breeding, animal keeping, growth, development, reproduction, feeding

Обзор современной фауны пресмыкающихся Капланкырского заповедника и сопредельных территорий

А. Шестопа^{1*}, А. Аманов², Т. Овезов²

¹Ахалский отдел Центра профилактики особо опасных инфекций Государственной санитарно-эпидемиологической службы Министерства здравоохранения и медицинской промышленности Туркменистана, ул. Строительная, 2, г. Аннау, Ак бугдай этрап, Ахалский велаят, 745205, Туркменистан; 999Lithorhynchus999@mail.ru

²Капланкырский государственный природный заповедник, Служба охраны окружающей среды Министерства сельского хозяйства и охраны окружающей среды Туркменистана, с. Панахан, генгешлик Боссан, этрап им. С.А. Ниязова, Дашогузский велаят, 746302, Туркменистан; amanowarazmurat@gmail.com

* Автор-корреспондент

Аннотация. Заповедник Капланкыр и его заказники Шасенем и Сарыкамыш расположены на стыке южных и северных типов пустынь, ландшафтное разнообразие которых обуславливают богатство герпетофауны. Критический обзор литературных источников, в которых изучалась герпетофауна на территории заповедника и его заказников, а также сопредельных районов показывает, что процесс её инвентаризации ещё не завершён. На основе литературных данных и собственных материалов авторами составлен список пресмыкающихся заповедника и его заказников: 25 видов пресмыкающихся. Из списка пресмыкающихся заповедника исключена круглоголовка-вертихвостка казахлышорская *Phrynocephalus guttatus salsatus*, как ошибочно определенная. Приведены сведения по ландшафтному распределению и обилию рептилий. На основе критериев МСОП (2017) проведена оценка состояния герпетофауны. В Капланкырском заповеднике и Сарыкамышском заказнике охраняются достаточно редкие для Туркменистана виды пресмыкающихся: пискливый геккончик *Alsophylax pipiens* и обыкновенный щитомордник *Gloydium halys caraganus*.

Рекомендуется присоединить к территории заповедника солончак Газаклышор (Казахлышор) расположенный в 28 км западнее кластера КЗ – Кулантакыра. Участок представляет значительный природный интерес. На нем зарегистрировано обитание 3-х видов/подвидов круглоголовок (*Ph. guttatus salsatus*, *Ph. ocellatus bannikovi* и *Ph. helioscopus turcomanus*), из которых круглоголовка-вертихвостка казахлышорская *Ph. guttatus salsatus* является одной из редчайших ящериц солончаковых пустынь Центральной Азии.

Ключевые слова: рептилии, видовое разнообразие, обилие, Туркменистан, особо охраняемые природные территории

Введение

Капланкырский государственный заповедник (КЗ) расположен в Северной Туркмении и был организован в 1979 г. для охраны и восстановления численности диких копытных животных и гепарда. В 1981 и 1983 гг. его территория была расширена за счет присоединения двух заказников – Сарыкамышского и Шахсенемского для охраны диких копытных и перелетных птиц.

Капланкырский заповедник с примыкающими заказниками занимает территорию трёх ландшафтных районов – плато Капланкыр, Сарыкамышскую впадину с древней дельтой Амударьи (Присарыкамышье) и Заунгузские Каракумы. Сложная палеогеографическая история и высокое геоморфологическое и ландшафтное разнообразие региона обусловили богатство фауны региона. С точки зрения зоогеографического районирования здесь происходит переход от Устюртско-Прикаспийского района к Каракумскому району Туранской равнинно-пустынной провинции (Рустамов, Щербак [Rustamov & Shcherbak] 1986), северные пустыни сменяются южными, что обуславливает прохождение границ ареалов многих видов животных, в том числе, рептилий.

Деятельность Каплынкырского заповедника, направленная преимущественно на охрану диких копытных и водно-болотных птиц, мало способствовала проведению герпетологических исследований. Формирование знаний о составе и экологии пресмыкающихся, населяющих заповедник, происходило постепенно, по мере накопления разрозненных данных. История изучения герпетофауны региона начинается в 1940-х гг. с работы А.К. Рустамова ([Rustamov] 1948), где упомянуто о наблюдении ушастой (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus*) и песчаной (*Phrynocephalus interscapularis*) круглоголовок в Сарыкамышской впадине. Десятью годами позже А.К. Рустамов и Е.С. Птушенко ([Rustamov & Ptushenko] 1959) привели сведения по распространению позвоночных животных Западных и Северо-Западных Каракумов, в том числе, указав встречи 11 видов рептилий на Капланкыре, в Заунгузских Каракумах и Присарыкамышье: среднеазиатская черепаха *Agrionemys horsfieldii*, каспийский геккон *Tenuidactylus caspius*, степная агама *Trapelus sanguinolentus*, *Phrynocephalus mystaceus*, *Ph. interscapularis*, такырная круглоголовка *Ph. helioscopus*, линейчатая ящурка *Eremias lineolata*, серый варан *Varanus griseus*, поперечнополосатый полоз *Platyceps karelini*, краснополосый полоз *Platyceps rhodorhachis*, стрела-змея *Psammophis lineolatus*. Наиболее интересной в этой экспедиции была находка краснополосого полоза у колодца Ортакую (Заунгузские Каракумы), хотя авторы обошлись без указания цветовой морфы встреченной особи.

В.П. Костин ([Kostin] 1956) для Присарыкамышья приводил данные по распространению и экологии 16 видов рептилий: три вида гекконов (серый *Mediodactylus russowii*, каспийский *T. caspius*, сцинковый *Teratoscincus scincus*), 5 видов ящурок (сетчатая *Eremias grammica*, средняя *E. intermedia*, *E. lineolata*, полосатая *E. scripta*, быстрая *E. velox*) и встречи змей – *P. karelini*, *Ps. lineolatus* и обыкновенного щитомордника *Gloydus halys*. О.П. Богданов ([Bogdanov] 1956), переопределяя материалы В.П. Костина, обнаружил в сборах пискливого геккончика *Alsophylax ripiens*, пойманного в 15 км к западу от горы Бутентау. В монографии 1962 г., обобщая данные предыдущих работ и используя устные сведения о поимке среднеазиатской кобры *Naja oxiana* у колодца Урта-Кую (Ортакую) в Заунгузских Каракумах, О.П. Богданов ([Bogdanov] 1962) писал о 18 видах пресмыкающихся, населяющих Заунгузские Каракумы, Сарыкамышскую впадину и Присарыкамышье. Н.Н. Щербак ([Shcherbak] 1974) в ходе ревизии ящериц родов *Eremias* и *Mesalina* подтвердил обитание на плато Каплынкыр и сопредельных районах *Eremias grammica*, *E. intermedia*, *E. lineolata*, *E. velox*. В.П. Великанов ([Velikanov] 1977a, b) впервые для Сарыкамышской впадины указал на обитание гребнепалого геккона *Crossobamon evermanni*, песчаного удавчика *Eryx miliaris* и чешуелобого полоза *Spalerosophis diadema*.

В конце XX – начале XXI столетия исследователями были внесены дополнения по распространению пресмыкающихся в регионе и разным аспектам их экологии (Шаммаков [Shammakov] 1981, 1984; Шаммаков, Великанов [Shammakov & Velikanov] 1982; Шаммаков и др. [Shammakov et al.] 1982a, b; Атаев [Ataev] 1985; Щербак, Голубев [Shcherbak & Golubev] 1986; Атаев и др. [Atayev et al.] 2005, 2006). К систематическому списку были добавлены два вида – песчаная эфа *Echis carinatus* (Шаммаков [Shammakov] 1981) и разноцветный полоз *Hemorrhoids ravergieri* (Атаев [Ataev] 1985). В справочнике «Заповедники Средней Азии и Казахстана» для КЗ указаны уже 28 видов рептилий (Герман и др. [Herman et al.] 1990), включая геккончика Щербака *Alsophylax szczerbaki* (ранее панцирный геккончик *Alsophylax loricatus* (Ерёмченко, Панфилов [Eremchenko & Panfilov] 1999), хентаунскую круглоголовку *Phrynocephalus rossikowii*, пустынного гологлаза *Ablepharus deserti*, узорчатого полоза *Elaphe dione* и водяного ужа *Natrix tessellata*.

В списках герпетофауны КЗ дважды упоминалась казахлышорская круглоголовка-вертихвостка *Ph. guttatus salsatus* – исключительно редкая ящерица, описанная с солончака Казахлышор на стыке границ Казахстана, Туркменистана и Узбекистана (Голубев и др. [Golubev

et al.] 1995). Однако в первом случае находка у солончака Узыншор, указанная С.М. Шаммаковым и К.А. Атаевым ([Shammakov & Ataev] 2007), при нашем переопределении по фотографии данной особи, опубликованной в «Biodiversity conservation in Central Asia: On the example of Turkmenistan» (Rustamovs [Rustamovs] 2007), оказалась такырной круглоголовкой *Ph. helioscopus*. Во втором случае упоминание вида О.А. Геокбатыровой ([Geokbatyrova] 2009) относилось именно к солончаку Казахлышор, который расположен за пределами заповедника.

Согласно самому последнему систематическому списку для территории КЗ могут рассматриваться 15 видов пресмыкающихся: *A. horsfieldii*, *M. r. russowii*, *T. c. caspius*, *T. scincus*, *T. sanguinolentus*, *Ph. mystaceus*, *Ph. helioscopus*, *E. grammica*, *E. intermedia*, *E. lineolata*, *E. v. velox*, *P. karelini*, *S. diadema schiraziana*, *P. lineolatus* и афганский литоринх *Lythorhynchus ridgewayi*, находка которого стала первой в описываемом регионе (Шестопал, Рустамов [Shestopal & Rustamov] 2018). Еще два вида – *E. s. scripta* и *N. oxiana* обитают близко к границам заповедника (соответственно возле возвышенности Тузкыр и у колодца Ортакую).

Обзор известных сведений показывает, что за все время исследований для КЗ и прилежащих территорий было отмечено от 11 до 28 видов пресмыкающихся. Не всегда их определение проводилось достоверно, случались ошибочные упоминания видов из отдаленных районов; некоторые виды, встреченные вблизи описываемой территории, вносились в список как потенциально обитающие. Относительно слабая изученность региона, близкое обитание к границам заповедника *E. s. scripta*, *N. oxiana* и возможно других видов, а также недавние встречи *Lythorhynchus ridgewayi*, указывают на перспективность дальнейших работ по уточнению фаунистического списка рептилий. Располагая собственными наблюдениями, авторы настоящей статьи провели ревизию видового состава фауны пресмыкающихся КЗ и прилежащих районов и дополнили известные сведения данными по обилию и ландшафтному распределению видов.

Материал и методика

Территория исследований. Макрорельеф территории начал складываться в конце палеогена и формировался как продукт взаимодействия тектоники, процессов водной и ветровой эрозии, дефляции и блуждания рек на фоне климатических колебаний, а в техноэне – не без участия антропогенного воздействия (Федорович [Fedorovich] 1983; Добрынин [Dobrynin] 1984).

В настоящее время КЗ состоит из двух участков – Капланкырского, расположенного на севере, и южного – Кулантакырского общей площадью 282 800 га. К ним примыкают два заказника – Сарыкамышский (551 066 га) и Шахсенемский (169 102 га) (Рис. 1). КЗ занимает часть плато Капланкыр, которое представляет собой древнюю аккумулятивную морскую глинистую равнину (Рис. 2А). Плато формировалось в меловой и нижнетретичный периоды, характеризуется плоским рельефом с высотами 75–225 м над ур. м. с чередованием формаций песчаников и гипсов. Лишь на севере эта равнина приобретает несколько видоизменённый карстовый рельеф с западинами, провалами (анами) и пещерами (Рис. 2В). На западе она обрывается чинками с карнизами к солончаку Гёкленшор (Гарашор) (Рис. 2С).

Сарыкамышская впадина и собственно Присарыкамышье, образованное древними дельтами ПраАмударьи, примыкающие к заповеднику с севера и востока, представляют собой плоскую чашу овальной формы с выровненным рельефом, сложенную такырами и такыровидными равнинами (Рис. 2D), а также переотложенными песками, с уникальными впадинами и чинками, отдельными останцовыми горами. На севере и западе она упирается в чинки Восточного Устюрта. Впадина заполнена амударьинской водой (Рис. 2E), поступающей в нее из Дарьялыкского

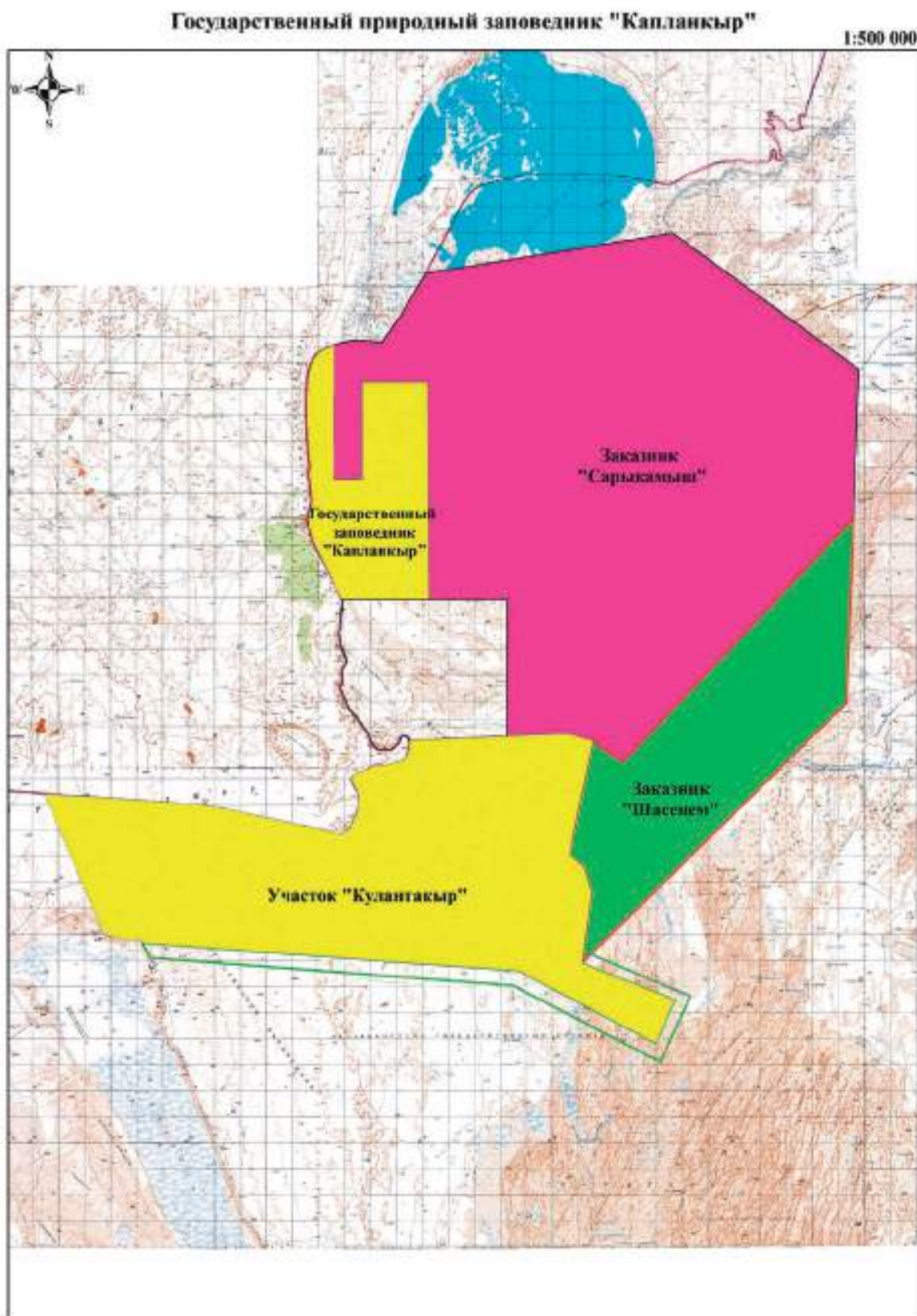


Рис. 1. Карта-схема Капланкырского заповедника и заказников Сарыкамыш и Шашенем.

Fig. 1. Schematic map of the Kaplankyr Nature Reserve and Shashenem and Sarykamysh nature sanctuaries.



A



B



C



D



E



F

Рис. 2. Ландшафты Капланкырского заповедника и его заказников: А – плато Капланкыр, глинистая равнина; В – провалы (аны) и пещеры в северной части плато Капланкыр; С – чинки с карнизами у солончака Гёкленшор в западной части плато Капланкыр; D – такыры с черносаксаульниками (*Haloxylon aphyllum*) на побережье озера Сарыкамыш; E – озеро Сарыкамыш; F – вытянутые гряды и котловины в Заунгузских Каракумах.

Fig. 2. The landscapes of the the Kaplankyr Nature Reserve and its nature sanctuaries: A – Kaplankyr Plateau, clay plain; B – gaps and caves in the northern part of the Kaplankyr Plateau; C – chinks with cornices near the salt marsh Gökklenshor in the western part of the Kaplankyr Plateau; D – takyr with *Haloxylon aphyllum* forests on the shores of Sarykamysh Lake; E – Sarikamysh Lake; F – elongated ridges and depressions in the desert Zaunguz Karakum.

коллектора.

Заунгузские Каракумы подступают к заповеднику с юго-востока. Они сложены плиоценовыми континентальными породами, перекрытыми песчаными наносами гряд. Гряды вытянуты в меридиональном направлении, между которыми вытянуты глубокие удлиненные котловины (Рис. 2f). Для Заунгузских Каракумов характерны кыры – длинные и узкие гряды, сложенные из коренных пород, которые нередко обнажаются на склонах и вершинах (Герман и др. [Herman et al.] 1990).

Территория КЗ имеет резко континентальный и засушливый климат. В зимнее время возможны заморозки, нередко обильные снегопады и сильные ветры; для летнего периода характерны высокие температуры, обычен дефицит осадков и засухи (Аманов [Аманов] 2006).

Сбор и анализ данных. Данные собраны в результате полевого обследования плато Капланкыр, Сарыкамышской впадины, Присарыкамышья и северо-западной части Заунгузских Каракумов. Использованы также ранее опубликованные сведения одного из авторов статьи, полученные при обследовании плато Капланкыр (Шестопал, Рустамов [Shestopal & Rustamov] 2018). Во время поездок 8–16 апреля 2007 г., 22 июня – 1 июля 2012 г., 11–18 мая 2015 г., 3–5 июня 2015 г., 21–29 июня 2017 г., 10–14 сентября 2019 г., 3–10 апреля 2020 г. регистрировали места встреч пресмыкающихся, которые определяли с помощью GPS, и которые в дальнейшем на рабочих картах привязывались к постоянным ориентирам на местности (колодцам, кордонам и т.д.), а также проводили маршрутные учеты пресмыкающихся. Сведения по распределению и обилию пресмыкающихся в ландшафтных районах приведены в таблице.

При учетах использовался, в основном, маршрутный метод. Длина маршрута измерялась с помощью приложений к Android Samsung J7 (навигатору «Locus Pro» и «Шагомер-счетчик шагов. Версия 1.0.23.»). Если в учете принимало участие более одного человека, то полученные данные по встреченным особям каждого вида, равно как длина маршрута каждого учетчика, суммировались. Расчёт плотности населения выражался в среднем количестве особей на 1 га. При этом полоса учёта для черепах и варанов составила 20 м; для степных агам, ушастой круглоголовки, сцинкового геккона, сетчатой ящурки, полозов, ядовитых змей – 6 м, для мелких ящурок и круглоголовок, ночных гекконов и мелких видов ночных змей – 3 м, для серого геккона – 2 м (Шаммаков [Shammakov] 1981). При встрече животных во время движения на автомашине (вне учетного времени) отмечались только точки их встреч и время. В видовых очерках в таких местах приведены исходные цифры без расчёта плотности населения вида.

Систематические замечания. Все видовые и подвидовые названия животных в статье даны в современной таксономии согласно Frost (2021) и Uetz et al. (2020), а также в результате последних таксономических изменений (Чхиквадзе и др. [Chkhikvadze et al.] 2010; Rhodin et al., 2017; Гнетова [Gnetova] 2020).

В тексте используются сокращения: юв – ювенильная особь, нп – неполовозрелая особь, ос./га – особей на гектар. Фотографии, приведенные в обзоре, сделаны А. Шестопалом (рисунки 1-28, 31) и А. Амановым (рисунки 29-30).

Результаты

Всего за время наших исследований было отмечено 496 особей 17 видов, 3-х отрядов и 8 семейств.

Среднеазиатская черепаха – *Agrionemys horsfieldii horsfieldii* (Рис. 3А).

В Заунгузских Каракумах 1 панцирь обнаружен нами 26 июня 2012 на уплотненном песком солончаковых почвах на юго-восточной оконечности солончака Узыншор (в настоящем озера); В 2012 г. панцири черепах были найдены нами в Присарыкамышье: 23 июня на такыровидной

равнине в 6 км северо-западнее чинка Тарымгая; 26 июня у подножья чинка на глинисто-солончаковых почвах на северной оконечности Кангакыра; 27 июня на северной оконечности Кангакыра, у подножья чинка в песчано-щебнистых понижениях перед черносаксаульниками и 27 июня у подножья возвышенности Тарымгая, на такыровидной равнине.



А



В

Рис. 3. Представитель семейства Testudinidae - среднеазиатская черепаха, *Agrionemys horsfieldii*: А – в песках Заунгузские Каракумы; В – на глинистой равнине плато Капланкыр.

Fig. 3. The species of the family Testudinidae - Horsfield's tortoise, *Agrionemys horsfieldii*: А – in the sands of Zaunguz Karakum; В – on the clay plain of the Kaplankyr Plateau.

Серый геккон – *Mediodactylus russowii russowii* (Рис. 4А).

В Сарыкамышской впадине 5 особей встречены в 6.5 км северо-восточнее мыса Декча чинка Восточного Устюрта, на такыровидной равнине с навейными местами песками, в старом русле Гуджаурун 3 июня 2015 (маршрут с 21:00 до 23:53, плотность 1.9 ос./га) и 1 особь – 13 сентября 2019 г. у кол. Машрикаджи (Жалгызтобе южный) на такырах с солончаками и редким черносаксаульником на маршруте с 11:06 до 12:28 при плотности населения 2.4 ос./га.

В Заунгузских Каракумах геккон встречен на грядово-бугристых полужакрепленных песках в окрестностях колодца Чарышлы – 2 особи 25 июня 2012 на маршруте с 17:55 до 19:15 при плотности населения 2.9 ос./га.

Каспийский геккон – *Tenuidactylus caspius caspius* (Рис. 4В).

В Сарыкамышской впадине нами встречен в следующих пунктах: кордон Едыховуз, 28 км южнее озера Сарыкамыш, глинистая галечниково-щебнистая равнина переходящая в такыры, на двух строениях кордона, 3 особи 24 июня 2012 (23:00-24:00), плотность – 5.0 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее оз. Сарыкамыш, на такыровидной равнине с навейными местами песками, на полуразрушенной сардобе с зарослями дерезы вокруг, 3 особи 25 июня 2012 (7:45-10:45), плотность – 0.4 ос./га; в 3.5 км южнее подножья возвышенности Тарымгая, на такыровидной равнине, в домике чабана 4 м², 5 особей 27 июня 2012 (18:20-20:30), плотность – 2.8 ос./га; плато возвышенности Бутентау, такыровидная щебнистая равнина, обломочный материал, 7 особей (2 – юв.) 30 июня 2012 (20:15-22:30), плотность – 5.2 ос./га; в 6.5 км северо-восточнее мыса Декча Восточного Устюрта, такыровидная равнина с навейными местами песками, в старом русле Гуджаурун, возле углубления с водой и с травянистой растительностью вокруг, 1 особь 3 июня 2015 в 22:49 (21:00-23:53), плотность – 0.4 ос./га; на северной оконечности Кангакыра, у подножья чинка на глинисто-солончаковых почвах, 1 особь 10 сентября 2019 (20:30-21:26), плотность – 1.8 ос./га; на кордоне в ур. Душеклидаш, на плотных такыровидных почвах на каменистом плато местами с навейными песками, на 2 строениях площадью 100 м², 6 особей 12 сентября 2019 (21:15-22:15),



Рис. 4. Ящерицы семейства Gekkonidae: А – серый геккон *Mediodactylus russowii russowii*; В – каспийский геккон обыкновенный *Tenidactylus caspius caspius*; С – гребнепальный геккон *Crossobamon evermanni*; D – сцинковый геккон *Teratoscincus scincus*.

Fig. 4. The lizards of the family Gekkonidae: А – Transcaspiian Bent-Toed Gecko, *Mediodactylus russowii russowii*; В – Caspian Bent-Toed Gecko, *Tenidactylus caspius caspius*; С – Comb-toed Gecko, *Crossobamon evermanni*; D – Common Wonder Gecko, сцинковый геккон *Teratoscincus scincus*.

плотность – 10 ос./га; в сухом русле Мергенашан, близ восточного побережья Сарыкамыша, на обрыве, 2 особи 13 сентября 2019 (15:40-17:20), плотность – 2.2 ос./га.

В Заунгузских Каракумах найден в колодце Чарышлы, в грядово-бугристых полужакрепленных песках, 3 особи 25 июня 2012 (17:55-19:15), плотность населения – 4.3 ос./га.

Гребнепальный геккон – *Crossobamon evermanni* (Рис. 4С).

В Сарыкамышской впадине редкий или обычный вид. Найден в 6.5 км южнее сухого русла Мергенишан, на барханах вблизи черносаксаульников на такырах, 2 особи 23 июня 2012 (6 учетчиков) (22:00-22:55), плотность – 0.6 ос./га; и 3 особи (2 – юв.) 13 сентября 2019 (19:28-20:59), плотность населения – 3.3 ос./га.

Сцинковый геккон – *Teratoscincus scincus* (Рис. 4D).

В Сарыкамышской впадине обычный или многочисленный вид: 6.5 км южнее сухого русла Мергенишан, барханы с черносаксаульниками на такырах, 52 особи встречены 23 июня 2012 (22:00-22:55), плотность – 15.8 ос./га; в 6.5 км северо-восточнее мыса Декча Восточного Устюрта, такыровидная равнина с навеванными места песками, старое русло Гуджаурун, 3 особи 3 июня 2015 (21:00-23:53), плотность – 1.2 ос./га; 6.5 км южнее сухого русла Мергенишан, барханы с черносаксаульниками на такырах, 3 особи (все юв.) 13 сентября 2019 (19:28-20:59), плотность



А



В



С



Д

Рис. 5. Ящерицы семейства Agamidae: А – степная агама аральская *Trapelus sanguinolentus aralensis*, самка; В – такырная круглоголовка обыкновенная *Phrynocephalus helioscopus helioscopus*; С – песчаная круглоголовка *Phrynocephalus interscapularis*; D – ушастая круглоголовка обыкновенная *Phrynocephalus mystaceus mystaceus*.

Fig. 5. The lizards of the family Agamidae: A – Steppe Agama, *Trapelus sanguinolentus aralensis*, самка; B – Sunwatcher Toadhead Agama, *Phrynocephalus helioscopus helioscopus*; C – Lichtenstein's Toadhead Agama, *Phrynocephalus interscapularis*; D – Secret Toadhead Agama, *Phrynocephalus mystaceus mystaceus*.

Степная агама – *Trapelus sanguinolentus aralensis* (Рис. 5А).

Встречена в Сарыкамышской впадине: 6.5 км южнее сухого русла Мергенашан, барханы с черносаксаульниками на такырах, 3 особи 23 июня 2012 (11:30-13:31), плотность – 2.7 ос./га; там же, 4 особи 23 июня 2012 (16:40-19:09), плотность – 1.5 ос./га; кол. Машрикаджи (Жалгызтобе южный), такыры с солончаками, местами черносаксаульниками, 9 особей 24 июня 2012 (9:00-11:15), плотность – 2,9 ос./га; в 10.5 км южнее сухого русла Мергенашан, у побережья оз. Сарыкамыш, черносаксаульниками на глинистой почве, растительный мусор по берегу, 3 особи 24 июня 2012 (15:30-16:30), плотность – 2.5 ос./га; урочище Дюшеклидаш, в 17 км южнее оз. Сарыкамыш, выход на Куланли, глинисто-галечниково-щебнистая равнина с редкими мелкими пятнами такыров с колониями краснохвостой песчанки (*Meriones libycus* Lichtenstein, 1823), 2 особи 24 июня 2012 (18:00-19:30), плотность – 0.7 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее оз. Сарыкамыш, на такыровидной равнине с навеванными местами песками, 2 особи 25 июня 2012 (7:45-10:45), плотность – 0.1 ос./га; на северной оконечности Кангакыра, у подножья чинка на глинисто-солончаковых почвах, 2 особи 26 июня 2012 (18:10-18:45), плотность населения – 2.6 ос./га; на

северной оконечности Кангакыра, у подножья чинка в песчано-щебнистых понижениях перед черносаксульниками и на опесчаненном корковом солончаке, 4 особи 27 июня 2012 (8:10-10:42), плотность населения – 1.9 ос./га; в 5.0 км южнее подножья возвышенности Тарымгая, на такыровидной равнине, заросли гребенщика и черного саксаула возле канала Мал-яп, 4 особи 28 июня 2012 (8:30-10:05), плотность населения – 1.6 ос./га; в окрестности поселка Казали, в 8 км южнее горы Бутентау, такыровидная равнина с наваянными местами песками, 3 особи 30 июня 2012 (8:00-12:10), плотность населения – 0.6 ос./га; там же, 1 особь 1 июля 2012 в 7:15; у подножья возвышенности Бутентау, такыровидная равнина, среди обломочного материал, 2 особи 30 июня 2012 в 20:15, 20:57 (20:15-22:30), плотность населения – 0.7 ос./га; в 15 км восточнее поселка Бент, пески Гышгум у старого русла Буджунуодаудан (Курванкем), такыры с наваянными песками, 3 особи (1 – юв.) 3 июня 2015 (8:45-9:20), плотность населения – 2.9 ос./га; в окрестности поселка Казали, в 8 км южнее горы Бутентау, такыровидная равнина с наваянными местами песками, 1 особь 3 июня 2015 (9:47-10:01), плотность населения – 2.4 ос./га; в 6.5 км северо-восточнее мыса Декча Восточного Устюрта, старое русло Гуджаурун, такыровидная равнина местами с наваянными песками, 2 особи 3 июня 2015 (16:50-18:24), плотность населения – 0.8 ос./га; на возвышенности Дузкыр, глинисто-щебнистая равнина с наваянными песками, 1 особь 4 июня 2015 в 6:36 (6:00-7:10), плотность – 0.5 ос./га; в 20 км юго-западнее поселка Йыланлы (компрессорная), в окрестностях хлопкового поля, 1 особь 5 июня 2015 (10:49-11:10), плотность населения – 0.6 ос./га; на северной оконечности Кангакыра, у подножья чинка на глинисто-солончаковых почвах, 4 особи (3 – юв.) 10 сентября 2019 (16:10-18:27), плотность населения – 1.6 ос./га; в центральной части возвышенности Кангагыр, глинисто-щебнистая равнина с наваянными песками, 2 особи 11 сентября 2019 (10:45-11:06), плотность населения – 3.2 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее озера Сарыкамыш, на такыровидной равнине с наваянными местами песками, 1 особь 11 сентября 2019 (15:20-17:04), плотность населения – 0.4 ос./га; кол. Машрикаджи (Жалгызтобе южный), такыры с солончаками, местами черносаксульники, 1 особь 13 сентября 2019 (11:06-13:13), плотность населения – 0.3 ос./га; на кордоне в урочище Душеклидаш, плотные такыровидные почвы на каменистом плато, местами покрытые наваянными песками, 1 особь 12 сентября 2019 в 12:50; в сухом русле Мергенашан, близ восточного побережья Сарыкамыша, по дну русла, 2 особи (1 – юв.) 13 сентября 2019 (15:40-17:20), плотность населения – 1.1 ос./га.

В Заунгузских Каракумах встречена: в окрестностях колодца Чарышлы, на грядово-бугристых полузакрепленных песках, 2 особи 25 июня 2012 (17:55-19:15), плотность населения – 1.4 ос./га; на северо-западной оконечности солончака Узыншор (в настоящее время озеро), на такыровидном участке местами с зарослями гребенщика, 4 особи 26 июня 2012 (8:37-11:05), плотность – 1.4 ос./га; там же 6 особей (3 – юв., 3 – нп.) 12 сентября 2019 (10:15-11:03), плотность населения – 6.2 ос./га.

Такырная круглоголовка обыкновенная – *Phrynocephalus helioscopus helioscopus* (Рис. 5В).

В Сарыкамышской впадине найдена на кордоне Едыховуз, 28 км южнее оз. Сарыкамыш, на такыровидной равнине с наваянными местами песками, 28 особей (18 – юв.) 25 июня 2012 (7:45-10:45), плотность населения – 4.1 ос./га; в окрестности поселка Казали, в 8 км южнее горы Бутентау, такыровидная равнина покрытая местами наваянными песками, 1 особь (юв.) 30 июня 2012 (8:00-12:10), плотность – 0.4 ос./га; там же, 1 особь 1 июля 2012; на возвышенности Дузкыр, глинисто-щебнистая равнина с наваянными песками, 2 особи 4 июня 2015 в 6:10, 6:45 (6:00-7:10), плотность – 1.9 ос./га; западная часть подножья возвышенности Кангагыр, глинисто-щебнистая равнина, 1 особь 11 сентября 2019 (9:45-10:25), плотность – 1.7 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее оз.Сарыкамыш, на такыровидной равнине с наваянными местами песками, 11 особей 11 сентября 2019 (15:20-17:04), плотность населения – 9.2 ос./га. В большинстве мест находок в Сарыкамышской впадине ящерица была обычной.

Песчаная круглоголовка – *Phrynocephalus interscapularis* (Рис. 5С).

В Сарыкамышской впадине найдена: 6.5 км южнее сухого русла Мергенашан, барханы с черносаксуальниками на такырах, 4 особи 23 июня 2012 (11:30-13:31), плотность – 7.1 ос./га; там же, 39 особей (5 – юв.) 23 июня 2012 (16:40-19:09), плотность – 30.2 ос./га; в окрестности поселка Казали, в 8 км южнее горы Бутентау, такыровидная равнина с навейными местами песками, 6 особей 30 июня 2012 (8:00-12:10), плотность – 2.4 ос./га; в 6.5 км северо-восточнее мыса Декча Юго-Восточного Устюрта, старое русло Гуджаурун, такыровидная равнина местами с навейными песками, 26 особей (16:50-18:24), плотность – 21.9 ос./га. Вид обычный или многочисленный для района.

В Заунгузских Каракумах: в окрестностях колодца Чарышлы, на грядово-бугристых полузакрепленных песках, 10 особей (1 – юв.) 25 июня 2012 (17:55-19:15), плотность населения – 14.3 ос./га (многочисленная).

Ушастая круглоголовка обыкновенная – *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Рис. 5D).

В Сарыкамышской впадине найдена: 6.5 км южнее сухого русла Мергенашан, барханы с черносаксуальниками на такырах, 1 особь 23 июня 2012 (11:30-13:31), плотность – 1.4 ос./га; там же, 3 особи 23 июня 2012 (16:40-19:09), плотность населения – 1.2 ос./га. Везде была обычной.

Сетчатая ящурка – *Eremias grammica* (Рис. 6А).

В Сарыкамышской впадине: 6.5 км южнее сухого русла Мергенашан, барханы с черносаксуальниками на такырах, отмечен характерный след 1 особи 23 июня 2012 в 18:44 (16:40-19:09).

Заунгузские Каракумы: в 20 км юго-западнее поселка Йыланлы (компрессорная), песчаный, местами глинистый берег канала Мал-яп, 3 особи 5 июня 2015 (9:37-10:49), плотность населения – 1.8 ос./га (обычная).

Средняя ящурка – *Eremias intermedia* (Рис. 6В).

В Сарыкамышской впадине найдена: 6 км северо-западнее чинка Тарымгая, на такыровидной равнине, 3 особи (1 – юв.) 23 июня 2012 (7:16-8:35), плотность населения – 2.5 ос./га; кол. Машрикаджи (Жалгызтобе южный), такыры с солончаками, местами черносаксуальники, 2 особи 24 июня 2012 (9:00-11:15), плотность – 1.3 ос./га; урочище Дюшеклидаш, в 17 км южнее озера Сарыкамыш, выход на Куланли, глинисто-галечниково-щебнистая равнина с редкими мелкими пятнышками такыров с «городками» краснохвостой песчанки (*Meriones libycus* Lichtenstein, 1823), 5 особей 24 июня 2012 (18:00-19:30), плотность – 3.7 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее оз. Сарыкамыш, на такыровидной равнине с навейными местами песками, 17 особей (9 – юв.) 25 июня 2012 (7:45-10:45), плотность – 2.5 ос./га; на северной оконечности Кангагыра, у подножья чинка в песчано-щебнистых понижениях перед черносаксуальниками, 8 особей (5 – юв.) 27 июня 2012 (8:10-10:42), плотность – 7.8 ос./га; в 5.0 км южнее подножья возвышенности Тарымгая, на такыровидной равнине и вблизи гребенчуков с черносаксуальниками возле канала Мал-яп, 6 особей (все ювенильные) 28 июня 2012 (8:30-10:05), плотность – 4.7 ос./га; в окрестности поселка Казали, в 8 км южнее горы Бутентау, такыровидная равнина с навейными местами песками, 6 особей (5 – юв., 1 особь линияла) 30 июня 2012 (8:00-12:10), плотность – 2.4 ос./га; там же, 1 особь 1 июля 2012 в 7:10; в 15 км восточнее поселка Бент, пески Гышгум у старого русла Буджунуюдаудан (Курванкем), такыры с навейными песками, 5 особей 3 июня 2015 (8:45-9:20), плотность – 9.5 ос./га; в окрестности поселка Казали, в 8 км южнее горы Бутентау, такыровидная равнина с навейными местами песками, 2 особи 3 июня 2015 (9:47-10:01), плотность – 9.5 ос./га; в 6.5 км северо-восточнее мыса Декча Восточного Устюрта, старое русло Гуджаурун, такыровидная равнина местами с навейными песками, 3 особи 3 июня 2015 (16:50-18:24), плотность – 2.5 ос./га; там же 1 особь 3 июня 2015 в 21:20 (21:00-23:53); на возвышенности Дузкыр, глинисто-

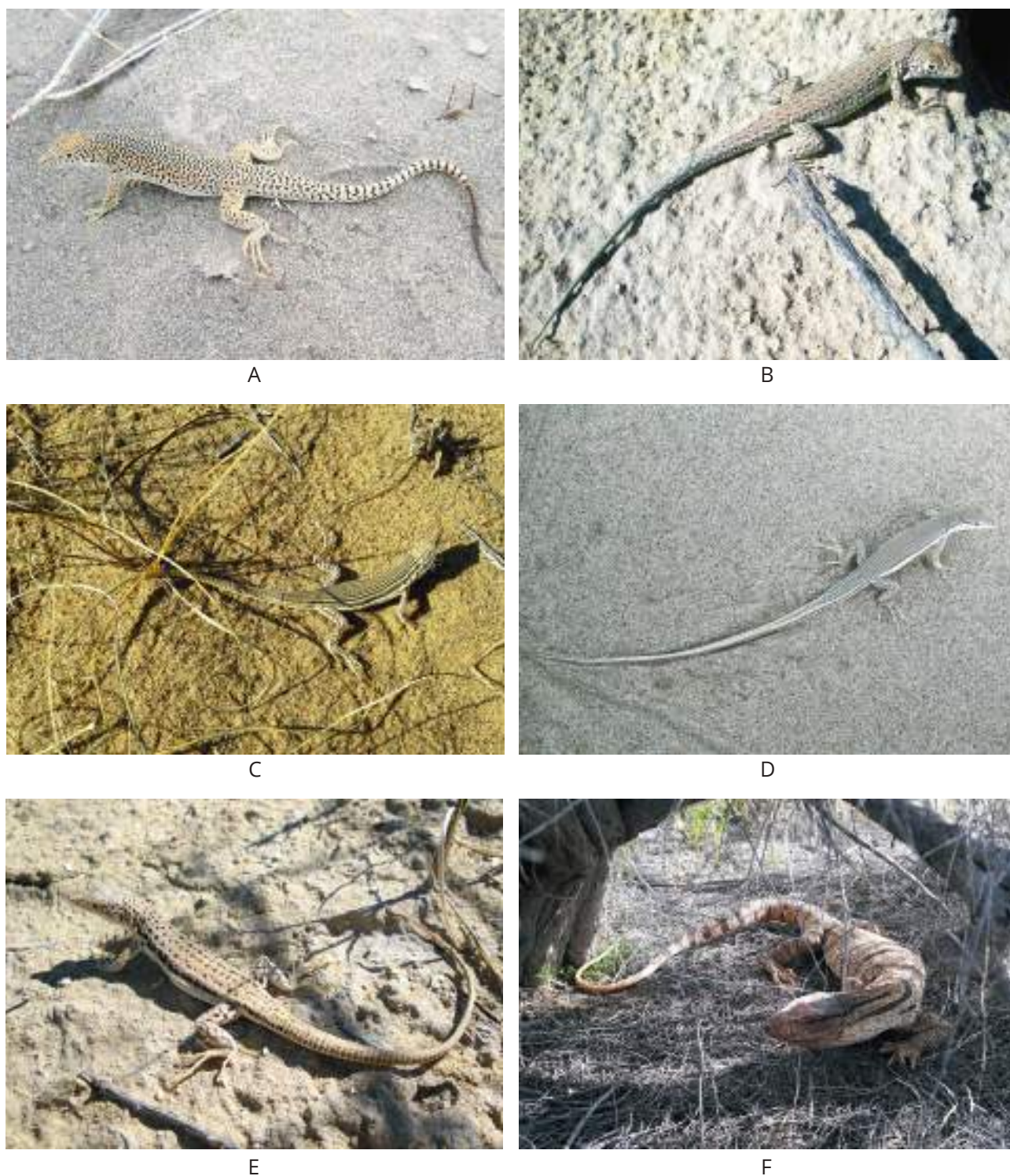


Рис. 6. Ящерицы семейств Lacertidae и Varanidae: А – сетчатая ящурка *Eremias grammica*; В – средняя ящурка *Eremias intermedia*; С – линейчатая ящурка *Eremias lineolata*; D – полосатая ящурка обыкновенная *Eremias scripta scripta*; E – быстрая ящурка обыкновенная *Eremias velox velox*; F – серый варан *Varanus griseus caspius*.

Fig. 6. The lizards of the family Lacertidae и Varanidae: A – Reticulate Racerunner, *Eremias grammica*; B – Aralo-Caspian Racerunner, *Eremias intermedia*; C – Striped Racerunner, *Eremias lineolata*; D – Sand Racerunner, *Eremias scripta scripta*; E – Rapid Racerunner, *Eremias velox velox*; F – Desert Monitor, *Varanus griseus caspius*.

щебнистая равнина с навейными песками, 3 особи 4 июня 2015 (6:00-7:10), плотность – 2.9 ос./га; на северной оконечности Кангакыра, у подножья чинка на глинисто-солончаковых почвах, 12 особей 10 сентября 2019 (16:10-18:27), плотность – 9.5 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее озера Сарыкамыш, на такыровидной равнине с навейными местами песками, 3 особи 11 сентября 2019 (15:20-17:04), плотность – 2.5 ос./га; в сухом русле Мергенашан, близ восточного побережья Сарыкамыша, по дну русла, 1 особь 13 сентября 2019 (15:40-17:20), плотность – 1.1 ос./га; в 10 км восточнее мыса Бурчлибурун Восточного чинка Устюрта, на солончаково-щебнистых почвах, 4 особи 12 сентября (16:33-17:02), плотность населения составила 3.3 ос./га. Всюду была обычна.

В Заунгузских Каракумах встречена: на северо-западной оконечности солончака Узыншор (в настоящее время озеро), на такыровидном участке местами с зарослями гребенщика, 2 особи 26 июня 2012 (8:37-11:05), плотность – 1.4 ос./га; там же, 2 особи 12 сентября 2019 (10:15-11:03), плотность населения – 4.2 ос./га. В этом районе ящурка была обычной.

Линейчатая ящурка – *Eremias lineolata* (Рис. 6С).

В Сарыкамышской впадине найдена: 6.5 км южнее сухого русла Мергенашан, барханы с черносаксаульниками на такырах, 3 особи 23 июня 2012 (11:55-12:25), плотность населения – 5.5 ос./га; там же, 1 особь 23 июня 2012 в 19:05 (16:40-19:09), плотность – 0.8 ос./га; кол. Машрикаджи (Жалгызтобе южный), такыры с солончаками, местами черносаксаульники, 4 особи 24 июня 2012 (9:00-11:15), плотность – 2.5 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее оз. Сарыкамыш, на такыровидной равнине с навейными местами песками, возле полуразрушенной сардобы с зарослями дерезы вокруг, 9 особей 25 июня 2012 (7:45-10:45), плотность – 1.3 ос./га; на северной оконечности Кангагыр, у подножья чинка в песчано-щебнистых понижениях перед черносаксаульниками и на опесчаненном корковом солончаке, 5 особей 27 июня 2012 (8:10-10:42), плотность – 4.8 ос./га; в 6,5 км северо-восточнее мыса Декча Восточного Устюрта, старое русло Гуджаурун, такыровидная равнина местами с навейными песками, 3 особи 3 июня 2015 (16:50-18:24), плотность – 2.5 ос./га; в 20 км юго-западнее пос. Йыланлы (компрессорная), песчаный, местами глинистый берег канала Мал-яп, 11 особей (10:20, отмечено спаривание) 5 июня 2015 (9:37-10:49), плотность – 13.3 ос./га; в сухом русле Мергенашан, близ восточного побережья Сарыкамыша, по дну русла, 2 особи 13 сентября 2019 (15:40-17:20), плотность населения – 2.2 ос./га.

В Заунгузских Каракумах: на северо-западной оконечности солончака Узыншор (в настоящее время озеро), на такыровидном участке местами заросшем гребенщиком, 4 особи 26 июня 2012 (9:27-11:05), плотность – 3.1 ос./га; на юго-восточной оконечности солончака Узыншор (в настоящее время озеро), на уплотненных засоленных песках, 7 особей 26 июня 2012 (11:49-12:10), плотность населения – 22.2 ос./га.

Полосатая ящурка обыкновенная – *Eremias scripta scripta* (Рис. 6D).

В Заунгузских Каракумах: Йыланлы (компрессорная), песчаный берег канала Мал-яп, 2 особи 5 июня 2015 (9:37-10:49), плотность населения – 1.2 ос./га.

Быстрая ящурка обыкновенная – *Eremias velox velox* (Рис. 6E).

В Сарыкамышской впадине найдена: 10.5 км южнее сухого русла Мергенашан, на побережье оз. Сарыкамыш в черносаксаульниках на глинистой и супесчаной почве, 2 особи 24 июня 2012 (15:30-16:30), плотность населения – 3.3 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее озера Сарыкамыш, на такыровидной равнине с навейными местами песками, на полуразрушенной сардобе с зарослями дерезы вокруг, 1 особь (самец) 25 июня 2012 (7:45-10:45), плотность – 0.1 ос./га; в 5.0 км южнее подножья возвышенности Тарымгая, на такыровидной равнине с кустами гребенщика и черносаксаульника возле канала Мал-яп, 1 особь 28 июня 2012 (8:30-10:05), плотность – 0.8 ос./га; в 8 км юго-восточнее крепости Диярбекир, в зарослях гребенщика у арыка Энеджан-яп, 2 особи 4 июня 2015 в 16:39; в 20 км юго-западнее пос. Йыланлы (компрессорная), песчаный, местами глинистый берег канала Мал-яп, 22 особи 5 июня 2015 (9:37-10:49), плотность – 26.7 ос./га; там же, в окрестностях хлопкового поля, 5 особей 5 июня 2015 (10:49-11:09), плотность – 15.2 ос./га; там же, на брошенных землях, 4 особи 5 июня 2015 (16:19-17:30), плотность – 3.7 ос./га; в 10 км восточнее

мыса Бурчибурун Юго-Восточного чинка Устюрта, на солончаково-щебнистых почвах, 1 особь 12 сентября 2019 (16:33-17:02), плотность населения составила – 0.8 ос./га.

Песчаный удавчик обыкновенный – *Eryx miliaris miliaris* (Рис. 7А).

В Сарыкамышской впадине: 6.5 км южнее сухого русла Мергенашан, барханы с черносаксульниками на такырах, 1 особь 23 июня 2012 в 18:37 (16:40-19:09), плотность населения – 0.4 ос./га.

Поперечнополосатый полоз обыкновенный – *Platyceps karelinii karelinii* (Рис. 7В).

В Сарыкамышской впадине: кордон Едыховуз, 28 км южнее озера Сарыкамыш, на такыровидной равнине с навейными местами песками, 1 особь 25 июня 2012 в 8:14 (7:45-10:45), плотность населения – 0.07 ос./га; на северной оконечности Кангагыра, у подножья чинка на глинисто-солончаковых почвах, 1 особь 10 сентября 2019 в 17:50 (16:10-18:27), плотность населения – 0.4 ос./га.

Чешуелобый полоз ширазский – *Spalerosophis diadema schiraziana* (Рис. 7С).

Встречен в Сарыкамышской впадине: в 6.5 км северо-восточнее мыса Декча Юго-Восточного Устюрта, такыровидная равнина с навейными места песками, старое русло Гуджаурун, такыровидная равнина местами с навейными песками, 1 особь 3 июня 2015 в 21:08 (21:00-23:53), плотность населения – 0.2 ос./га; на северной оконечности Кангагыр, у подножья бугра на глинисто-солончаковых почвах, 1 особь 10 сентября 2019 в 17:30 (16:10-18:27), плотность населения – 0.4 ос./га; в 1 км юго-восточнее кордона в урочище Душеклидаш, плотные такыровидные почвы на каменистом плато местами с навейными песками, 1 особь 12 сентября 2019 в 18:51 (18:20-19:48), плотность населения – 0.6 ос./га.

В Заунгузских Каракумах на северо-западной оконечности солончака Узыншор (в настоящем озера), на такыровидном участке с зарослями гребенчука 26 июня в 22:40 (21:50-23:30) найдена 1 особь. Плотность населения змеи составила 0.5 ос./га.

Стрела-змея – *Psammodphis lineolatum* (Рис. 7D).

Встречена в Сарыкамышской впадине: 6 км юго-западнее чинка Тарымгая, на суглинистой равнине, 1 выползок 23 июня 2012 (5:45-7:00); на северной оконечности Кангагыра, у подножья бугра в песчано-щебнистых понижениях перед черносаксульниками, 1 особь 27 июня 2012 в 9:30 (8:10-10:42), плотность – 0.5 ос./га; на северной оконечности Кангагыра, у подножья бугра на глинисто-солончаковых почвах, 1 особь 10 сентября 2019 в 17:05 (16:10-18:27), плотность – 0.4 ос./га; кордон Едыховуз, 28 км южнее оз. Сарыкамыш, на такыровидной равнине с навейными местами песками, 1 особь 11 сентября 2019 в 16:46 (15:20-17:04), плотность – 0.4 ос./га; в окрестностях Тюмек-Кичиджик (Гяуркала), на такырах с мелкобугристыми островными песками, 1 особь 14 сентября 2019 в 11:17.

Песчаная эфа – *Echis carinatus* (Рис. 7Е).

На плато Капланкыр встречена на северо-западе чинка: на глинистой равнине и самом уступе чинка 2 особи 12 апреля 2007 в 13:10 и 17:00.

Среднеазиатская кобра – *Naja oxiana* (Рис. 7F).

Отмечена в Сарыкамышской впадине: вдоль канала Мал-яп, в 2 км восточнее озера Зенгибаба в зарослях гребенщика 1 особь 16 мая 2015 в 17:02; на восточной стороне озера Зенгибаба в черносаксульниках 1 особь 24 июня 2017 в 15:00; на западной оконечности Кангагыра, у подножья чинка на глинисто-солончаковых почвах, 1 особь 7 апреля 2020 в 12:32.

Рис. 7. Змеи Капланкырского заповедника и его заказников: А – песчаный удавчик обыкновенный *Eryx miliaris miliaris*; В – поперечнополосатый полоз *Platyceps karelinii*; С – чешуелобый полоз ширазский *Spalerosophis diadema schiraziana*; D – стрела-змея *Psammodphis lineolatum*; E – песчаная эфа *Echis carinatus*; F – среднеазиатская кобра *Naja oxiana*; G – разноцветный полоз *Hemorrhois ravergieri*; H – афганский литоринх *Lytorhynchus ridgewayi*.

Fig. 7. The snakes of the Kaplankyr Nature Reserve and nature sanctuaries: A – Desert Sand Boa, *Eryx miliaris miliaris*; B – Spotted Desert Racer, *Platyceps karelinii*; C – Diadem Snake, *Spalerosophis diadema schiraziana*; D – Steppe Ribbon Racer, *Psammodphis lineolatus*; E – Saw-scaled Viper, *Echis carinatus*; F – Central Asian Cobra, *Naja oxiana*; G – Spotted Whip Snake, *Hemorrhois ravergieri*; H – Derafshi Snake, *Lytorhynchus ridgewayi*.



A



B



C



D



E



F



G



H

Обсуждение

Анализ литературных данных, а также собственные наблюдения приводят к выводу о том, что в границах заповедника и его заказников Шасенем и Сарыкамыш встречаются 25 видов пресмыкающихся: 1 вид черепах, 15 – ящериц и 9 – змей. Видовой состав, статус видов в Красном списке МСОП (IUCN Red List), распределение по ландшафтным районам и плотность населения (ос./га) пресмыкающихся приведены в таблице. Биотопическое распределение уточняется далее в тексте. Ряд видов не был отмечен авторами в связи с труднодоступностью их мест обитания для исследований (пискливый геккончик, разноцветный полоз и обыкновенный щитомордник) или их малочисленностью в описываемом регионе (серый варан); но достоверные данные по ним известны из литературных источников (Рустамов, Птушенко ([Rustamov & Ptushenko] 1959; Шаммаков [Shammakov] 1981, 1984; Шаммаков, Великанов [Shammakov & Velikanov] 1982; Атаев [Ataev] 1985).

Таблица 1. Распределение и плотность населения пресмыкающихся по ландшафтным районам Капланкырского заповедника и заказников Сарыкамыш и Шасенем.

Table 1. Distribution and density of the reptiles in different landscapes of the Kaplankyr Nature Reserve and Shasenem and Sarykamysh nature sanctuaries.

№	Латинское название таксона	Южный Устьюрт (Капланкыр)	Заунгузские Каракумы	Саракамышская впадина и Присарыкамышье
1	Среднеазиатская черепаха (VU) – <i>Agrionemys horsfieldii</i>	0.4-1.5-	0.2-0.5	0.5-1.3
2	Пискливый геккончик (LC) – <i>Alsophylax pipiens</i>	?	-	+
3	Серый геккон (LC) – <i>Mediodactylus russowii</i>	?	2.9	1.9-2.4
4	Каспийский геккон обыкновенный (LC) – <i>Tenuidactylus caspius</i>	0.8-3.3	+	0.4-10.0
5	Гребнепалый геккон (NE) – <i>Crossobamon eversmanni</i>	-	нд	0.6-3.3
6	Сцинковый геккон (NE) – <i>Teratoscincus scincus</i>	-	0.7	1.2-15.8
7	Степная агама (NE) – <i>Trapelus sanguinolentus</i>	0.2-4.6	0.7-1.7	0.1-9.2
8	Такырная круглоголовка (LC) – <i>Phrynocephalus helioscopus</i>	5.0-10.0	-	0.4-9.2
9	Песчаная круглоголовка (NE) – <i>Phrynocephalus interscapularis</i>	-	14.3	2.4-30.2
10	Ушастая круглоголовка (NE) – <i>Phrynocephalus mystaceus</i>	-	1.7	1.2-1.4
11	Сетчатая ящурка (LC) – <i>Eremias grammica</i>	-	3.3	0.4-1.8
12	Средняя ящурка (LC) – <i>Eremias intermedia</i>	?	1.2-4.2	1.1-13.3
13	Линейчатая ящурка (LC) – <i>Eremias lineolata</i>	-	3.1-22.2	0.8-101.3
14	Полосатая ящурка (LC) – <i>Eremias scripta</i>	-	1.2	-
15	Быстрая ящурка (NE) – <i>Eremias velox</i>	0.5-5.0-9.7	-	0.1-26.7
16	Серый варан (NE) – <i>Varanus griseus</i>	нд	+	нд
17	Песчаный удавчик (NE) – <i>Eryx miliaris</i>	нд	+	0.4
18	Поперечнополосатый полоз (NE) – <i>Platyceps karelini</i>	+	+	0.07-0.4
19	Разноцветный полоз (LS) – <i>Hemorrhois ravergieri</i>	?	-	+
20	Чешуелобый полоз ширазский (NE) – <i>Spalerosophis diadema</i>	+	0.5	0.2-0.7
21	Афганский литоринх (NE) – <i>Lythorhynchus ridgewayi</i>	0.4-0.8	-	?
22	Стрела-змея (NE) – <i>Psammodphis lineolatus</i>	нд	+	0.4-0.5
23	Среднеазиатская кобра (DD) – <i>Naja oxiana</i>	?	+	+
24	Обыкновенный щитомордник западный – <i>Gloydus halys</i>	?	-	известно 3 встречи
25	Среднеазиатская эфа (NE) – <i>Echis carinatus</i>	+	нд	+

Примечание: нд – нет данных, + – встречается, но данных по обилию не имеется, - – отсутствует, ? – возможно находки. *IUCN 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 05 December 2017. CR – Critically Endangered, EN – Endangered, VU – Vulnerable, NT – Near Threatened, LC – Least Concern, DD – Data Deficient, NE – Not Evaluated.

Большинство видов встречаются широко, но в каждом ландшафте складывается определенный герпетокомплекс. Все ландшафты населяют *A. horsfieldii*, *M. russowii*, *T. sanguinolentus*, *E. milliaris*, *P. karelini*, *Sp. diadema* и *Ps. lineolatus*. Для ландшафта глинистых пустынь характерны *E. intermedia* и *Ph. helioscopus helioscopus*. В песчаных пустынях на мелкобугристых песках обычны *A. horsfieldii*, *E. lineolata*, *C. eversmanni*; на грядовых песках – *T. scincus*, ящурки *E. grammica* и *E. scripta scripta* и круглоголовки *Ph. mystaceus* и *Ph. interscapularis*. Ближе к водным источникам попадает *E. velox* и *N. oxiana*. Близ Устюрта в местах староречий р. Амударьи встречается *G. halys caraganus*, а возле Устюрта по побережью Сарыкамыша и на Дарьялыке в 15 км к западу от горы Бутентау – *Al. pipiens* и *H. ravigieri* (Рис. 7G).

Стоит отметить, что несколько видов, перечисленных в работе Б.В. Германа с коллегами ([Herman et al.] 1990), были указаны авторами для территории КЗ ошибочно. Хентаунская круглоголовка *Ph. rossikowii* на территории заповедника нами не найдена, а ее ближайшие достоверные находки в Туркменистане относятся к левобережью среднего течения р. Амударьи между г. Сейди и пос. Газачак. В землях древнего орошения (Хорезмский оазис) встречаются разрозненные популяции геккончика Щербака *Al. szczyrbaki* (ранее панцирный геккончик *Al. loricatus*: Голубев [Golubev] 1985) (в старых глиняных крепостях), пустынного гологлаза *Ab. deserti* (на приусадебных участках в Тахтинском этрапе), а также отмечены узорчатый полоз *E. dione* (в окрестностях хлопковых полей) и водяной уж *N. tessellata* (у водных источников) (Шаммаков [Shammakov] 1981). В окрестностях Дашогуза, в Тахтинском этрапе упомянута находка вида двойника разноцветного полоза *H. ravigieri* – свинцового полоза *Hemorrhoids nummifer* (Tuniyev et al., 1997).

В Присарыкамышской дельте в присолончаковых участках (в глиняных крепостях) возможны встречи геккончика Щербака *Al. szczyrbaki*; в месте впадения Дарьялыка в Сарыкамыш и по каналу Алтын Асыр – водяного ужа *N. tessellata*; по тугаям каналов – узорчатого полоза *E. dione*, а на плато Капланкыр – разноцветной ящурки обыкновенной *E. arguta arguta* и сарматского, или полоза Палласа *Elaphe sauromates*; не исключена находка в Северном Туркменистане индийской бойги черноголовой *Boiga trigonata melanocephala*, так как известны её встречи в северо-восточном Туркменистане по левобережью среднего течения Амударьи у тугая Габаклы и в 30 км северо-западнее города Сейди (Марочкина и др. [Marochkina et al.] 2010). Территория КЗ с прилегающими заказниками интересна в зоогеографическом отношении. Здесь проходят границы ареалов многих видов: северная – у *E. lineolata*, *E. scripta scripta*, *V. griseus*, *L. ridgewayi* (Рис. 7H), *N. oxiana* и *Ec. carinatus*; южная - у *Al. pipiens* и *G. halys* подвида *caraganus*, западная - у *Al. szczyrbaki* и *Ab. deserti*.

Выводы

1. По литературным источникам на территории КЗ и его заказников достоверно обитают 25 видов пресмыкающихся: 1 вид черепах, 15 – ящериц и 9 – змей, 20 таксонов из которых отмечен авторами.

2. Круглоголовка-вертихвостка казахлышорская *Ph. guttatus salsatus* исключена из списка позвоночных заповедника в связи с ошибочностью определения.

3. На территории заповедника охраняются *Al. pipiens*, имеющий локальный ареал в Туркменистане (северная часть побережья Сарыкамыш), и *G. h. caraganus* – редкий вид змеи, ограниченный в распространении Северным Туркменистаном.

4. Рекомендуется присоединить к территории заповедника солончак Газаклышор (Казахлышор) расположенный в 28 км западнее кластера КЗ – Кулантакыра. Участок интересен в геологическом и ландшафтном плане. На нем зарегистрировано обитание 3-х видов/подвидов круглоголовки (*Ph. guttatus salsatus*, *Ph. ocellatus bannikovi* и *Ph. helioscopus turcomanus*), из которых

круглоголовка-вертихвостка казахлышорская *Ph. guttatus salsatus* является одной из редчайших ящериц солончаковых пустынь Центральной Азии.

5. На территории Северного Туркменистана проходят границы ареалов многих видов рептилий: северные – у *E. scripta*, *E. lineolata*, *V. g. caspius*, *L. ridgewayi*, *N. oxiana* и *Ec. carinatus*; южные – у *Al. pipiens* и *G. h. caraganus*; западные – у *Al. szczerbaki* и *Ab. deserti*.

Благодарности. Авторы искренне признательны Т.Н. Дуйсебаевой и Д.А. Бондаренко за ценные советы и помощь при подготовке данной рукописи.

Литература

- Аманов О. 2006. Гаплангырский государственный заповедник. В кн.: *Заповедники Средней Азии и Казахстана. Охраняемые природные территории Средней Азии и Казахстана*. Вып. 1. Алматы: Тетис. С. 232–239.
- Атаев Ч.А. 1985. *Пресмыкающиеся гор Туркменистана*. Ашхабад: Ылым. 343 с.
- Богданов О.П. 1956. Несколько поправок к статье В.П.Костина «О земноводных и пресмыкающихся древней дельты Амударьи и Кара-Калпакского Устюрта». *Труды Института зоологии и паразитологии Академии наук Узбекской ССР*, 8:194–195.
- Богданов О.П. 1962. *Пресмыкающиеся Туркмении*. Ашхабад: Издательство Академии наук Туркменской ССР. 235 с.
- Великанов В.П. 1977а. О герпетофауне Сарыкамышской котловины. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Ленинград: Наука. С. 56–57.
- Великанов В.П. 1977б. О новых находках пискливого геккончика и обыкновенного щитомордника в Туркмении. *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*, 5: 81.
- Геокбатырова О.А. 2009. Пресмыкающиеся Капланкырского заповедника. *Проблемы освоения пустынь*, 3-4: 67–68.
- Герман Б.В., Затока А.Л., Шубёнкина Е.Ю., Шубёнкин В.П. 1990. Заповедник Капланкыр. В кн.: *Заповедники Средней Азии и Казахстана*. Москва: Мысль. С. 141–149.
- Гнетнева А.Н. 2020. Систематика и распространение черепах рода *Agrionemys*. *Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-квалификационной работы (диссертации)*. Санкт-Петербург. 52 с.
- Голубев М.Л. 1985. Новые точки находок *Alsophylax loricatus szczerbaki* Golubev et Sattorov (Reptilia, Gekkonidae). *Вестник зоологии*, 2: 87.
- Голубев М.Л., Горелов Ю.К., Дунаев Е.А., Котенко Т.И. 1995. О находке круглоголовки-вертихвостки *Phrynoscephalus guttatus* (Gmel.) (SAURIA, AGAMIDAE) и её таксономическом статусе. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 100(3): 31–39.
- Добрынин Л.Г. 1984. Рельеф. В кн.: *Туркменская Советская социалистическая республика: энциклопедический справочник*. Ашхабад: Главная редакция Туркменской советской энциклопедии. С. 24–30.
- Ерёмченко В.К., Панфилов А.М. 1999. Таксономическое положение и биогеографические связи *Alsophylax loricatus* Strauch, 1887 (Reptilia: Gekkonidae). *Наука и новые технологии*, 2: 182–183.
- Костин В.П. 1956. Заметки по распространению и экологии земноводных и пресмыкающихся древней дельты Амударьи и Кара-Калпакского Устюрта. В кн.: *Труды института зоологии и паразитологии*. Т. 5. Ташкент: Издательство Академии наук Узбекской ССР. С. 47–66.
- Марочкина В.В., Шаммаков С.М., Геокбатырова О.А. 2010. Малоизученные и редкие виды пресмыкающихся долины Амударьи и прилегающих к ней территорий. *Проблемы освоения пустынь*, 3-4: 66–67.
- Рустамов А.К. 1948. О современном облике Сарыкамышской котловины. *Доклады Академии наук СССР*, 60(8): 1449–1451.
- Рустамов А.К., Птушенко Е.С. 1959. Фаунистические материалы по наземным позвоночным Западных и Северо-Западных Каракумов. *Учёные записки Томского государственного университета имени А.М.Горького*, 9: 101–146.
- Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1986. Герпетологическое районирование Средней Азии. *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*, 3: 13–20.
- Федорович Б.А. 1960. Основные черты рельефа песков пустыни Каракумы. В кн.: *Происхождение песчаного рельефа и лёсса. Труды Института географии*. Т. 80. Материалы по геоморфологии и палеогеографии

СССР. Вып. 24. М.: Издательство Академии наук СССР. С. 30–59.

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

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

Шаммаков С.М. 1984. Материалы по герпетофауне возвышенности Капланкыр и сопредельной территории. *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*, 6: 37–38.

Шаммаков С.М., Атаев К.А. 2007. Новые находки круглоголовки-вертихвостки в Северном Туркменистане. *Проблемы освоения пустынь*, 1: 54–55.

Шаммаков С.М., Великанов В.П. 1982. О распространении и экологии пискливого геккончика в Туркменистане. *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*, 2: 72–73.

Шаммаков С.М., Сопыев О.С., Фёдорова Н. 1982а. Материалы по распространению и экологии гребнепалого геккона в Каракумах. *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*, 1: 40–45.

Шаммаков С.М., Сопыев О.С., Фёдорова Н. 1982б. Экология сцинкового геккона в Каракумах. *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*, 3: 36–44.

Шестопал А.А., Рустамов Э.А. 2018. Новые сведения по распространению и численности пресмыкающихся в некоторых ландшафтах Туркменистана. В кн.: *Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А.К. Рустамова (1917-2005)*. Санкт-Петербург – Москва: КМК. С. 43–57.

Щербак Н.Н. 1974. *Ящурки Палеарктики*. Киев: Наукова думка. 296 с.

Щербак Н.Н., Голубев М.Л. 1986. *Гекконы фауны СССР и сопредельных стран*. Киев: Наукова думка. 226 с.

Атаýew К.А., Amanow A., Arazow J. 2006. Zeňňibaba kölüniň oňurgaly haýwanlary. *Türkmenistanda ylym we tehnika*, 6: 11–19.

Атаýew К.А., Amanow A., Gajyýew A. 2005. Gaplaňgyr goraghanasynyň we oňa ýanaşyk ýerleriň oňurgaly haýwanlary barada. *Türkmenistanda ylym we tehnika*, 8: 46–52.

Frost D.R. 2021. *Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1* (Date of access). Electronic Data base accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001

Rhodin A.G.J., Iverson J.B., Bour R., Fritz U., Georges A., Shaffer H.B., van Dijk P.P. 2017. *Turtles of the World. Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status* (8th Ed.). Chelonian Research Foundation and Turtle Conservancy. 292 p.

Rustamovs E., Rustamov A. 2007. *Biodiversity Conservation in Central Asia: On the Example of Turkmenistan*. Japan: NEF (Nagao Natural Environment Foundation). 205 p.

Tuniyev B.S., Atayev Ch.A., Shammakov S.M. 1997. On the distribution of *Coluber ravergeri* and *Coluber nummifer* in Turkmenistan and the possible evolutionary reasons for their polymorphism. *Asiatic Herpetological Research*, 7: 131–136.

Uetz P., Freed P., Hošek J. 2020. *The Reptile Database*. <http://www.reptile-database.org> [last updated: 17 Dec 2020].

References

Amanov O. 2006. Gaplangyr State Nature Reserve. In: *Strict Nature Reserves of Central Asia. Nature Protected Areas of Central Asia. Issue 1*. Almaty: Tethys. P. 232–239. [In Russian]

Атаев Ч.А. 1985. *Reptiles of the mountains of Turkmenistan*. Ashgabat: Ылым. 343 p. [In Russian]

Атаев К.А., Amanov A., Arazov J. 2006. Zengibaba lake Vertebrate animals. *Science and Technics in Turkmenistan*, 6: 11–19.

Atayev K.A., Amanov A., Gajyyev A. 2005. About the Vertebrates of Gaplangyr Preserve and adjoining region. *Science and Technics in Turkmenistan*, 8: 46–52.

Bogdanov O.P. 1956. Several amendments to the article by V. P. Kostin “On amphibians and reptiles of the ancient delta of the Amu-Darya and the Kara-Kalpak Ustyurt”. *Proceedings of Zoology and Parasitology Institute of the Academy of Sciences Uzbek SSR*, 8: 194–195. [In Russian]

Bogdanov O.P. 1962. *Reptiles of Turkmenistan*. Ashgabat: Publishing House of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. 235 p. [In Russian]

- Chkhikvadze V.M., Bondarenko D.A., Shammakov S.M. 2010. Morphology of the shell of the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) from Southeastern Turkmenistan and Northern Iran and the systematic position of the genus *Agrionemys*. *Current Studies in Herpetology*, 10(1–2): 40–46. [In Russian]
- Dobrynin L.G. 1984. Relief. In: *Turkmen Soviet Socialist Republic: Encyclopedic Reference*. Ashgabat: Main editorial office of the Turkmen Soviet Encyclopedia. P. 24–30. [In Russian]
- Eremchenko V.K., Panfilov A.M. 1999. Taxonomic position and biogeographic relationships of *Alsophylax loricatus* Strauch, 1887 (Reptilia: Gekkonidae). *Science and New Technologies*, 2: 182–183.
- Fedorovich B.A. 1960. The main features of the sand relief of Karakum Desert. In: *Origin of Sandy Landforms and Loess. Proceedings of the Institute of Geography. Vol. 80. Materials on Geomorphology and Paleogeography of the USSR. Issue 24*. Moscow: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR. P. 30–59. [In Russian]
- Frost D.R. 2021. *Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1* (Date of access). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001
- Geokbatyrova O.A. 2009. Reptiles Kaplankyr reserve. *Problems of Desert Development*, 3–4: 67–68. [In Russian]
- Gnetneva A.N. 2020. Taxonomy and distribution of turtles of the genus *Agrionemys*. In: *Scientific report on the main results of the prepared scientifically qualified work (dissertation)*. Saint Petersburg. 52 p. [In Russian]
- Golubev M.L. 1985. New finding sites for *Alsophylax loricatus szczerbaki* Golubev et Sattorov (Reptilia, Gekkonidae). *Bulletin of Zoology*, 2: 87. [In Russian]
- Golubev M.L., Gorelov Yu.K., Dunaev E.A., Kotenko T.I. 1995. About the find of *Phrynocephalus guttatus* (Gmel.) (SAURIA, AGAMIDAE) and its taxonomic status. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 100(3): 31–39. [In Russian]
- Herman B.V., Zatoka A.L., Shubenkina E.Yu., Shubenkin V.P. 1990. Kaplankyr Nature Reserve. In: *Nature Reserves of Central Asia and Kazakhstan*. Moscow: Mysl'. P. 141–149. [In Russian]
- Kostin V.P. 1956. Notes on the distribution and ecology of amphibians and reptiles of the ancient delta of the Amu-Darya and Kara-Kalpak Ustyurt. *Proceedings of Zoology and Parasitology Institute*, 5: 47–66. [In Russian]
- Marochkina V.V., Shammakov S.M., Geokbatyrova O.A. 2010. Little-studied and rare species of reptiles of the Amu Darya valley and adjacent territories. *Desert Development Problems*, 3–4: 66–67. [In Russian]
- Rustamov A.K. 1948. On the modern appearance of the Sarykamys basin. *Reports of the Academy of Sciences of the USSR*, 60(8): 1449–1451. [In Russian]
- Rhodin A.G.J., Iverson J.B., Bour R., Fritz U., Georges A., Shaffer H.B., van Dijk P.P. 2017. *Turtles of the World. Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status* (8th Ed.). USA: Chelonian Research Foundation and Turtle Conservancy. 292 p.
- Rustamov A.K., Ptushenko E.S. 1959. Faunistic materials on terrestrial vertebrates of the Western and North-Western Karakums. *Scientific Notes of Tomsk State University*, 9: 101–146. [In Russian]
- Rustamov A.K., Shcherbak N.N. 1986. Herpetogeographic zoning of Central Asia. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biological Sciences*, 3: 13–20. [In Russian]
- Rustamovs A., Rustamovs E. 2007. *Biodiversity Conservation in Central Asia: On the Example of Turkmenistan*. Japan: NEF (Nagao Natural Environment Foundation). 205 p.
- Shammakov S.M. (1981). *Reptiles of the Plains of Turkmenistan*. Ashgabat: Ylym. 312 p. [In Russian]
- Shammakov S.M. 1984. Materials on the herpetofauna hills Kaplankyr and adjacent territories. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biological Sciences*, 6: 37–38. [In Russian].
- Shammakov S.M., Ataev K.A. 2007. New finds of spotted toadheaded agama in Northern Turkmenistan. *Problems of Desert Development*, 1: 54–55. [In Russian]
- Shammakov S.M., Velikanov V.P. 1982. On the distribution and ecology of the squeaky gecko in Turkmenistan. *Proceedings of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biological Sciences*, 2: 72–73. [In Russian]
- Shammakov S.M., Sopyev O.S., Fedorova N. 1982a. Materials on the distribution and ecology of the crested-toed gecko in the Karakum Mountains. *Proceedings of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biological Sciences*, 1: 40–45. [In Russian]
- Shammakov S.M., Sopyev O.S., Fedorova N. 1982b. Ecology of Skinks Gecko in the Karakum desert. *Proceedings of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biological Sciences*, 3: 36–44.

- Shcherbak N.N. 1974. *Racerunners of the Palearctic*. Kiev: Naukova dumka. 296 p. [In Russian]
- Shcherbak N.N., Golubev M.L. 1986. *Geckos of the fauna of the USSR and neighboring countries*. Kiev: Naukova dumka. 226 p. [In Russian]
- Shestopal A.A., Rustamov E.A. 2018. New information on the distribution and abundance of reptiles in some landscapes of Turkmenistan. In: *Herpetological and ornithological studies: modern aspects. Dedicated to the 100th anniversary of A. K. Rustamov (1917-2005)*. Saint-Petersburg – Moscow: KMK. P. 43–57. [In Russian]
- Tuniyev B.S., Atayev Ch.A., Shammakov S.M. 1997. On the distribution of *Coluber ravergieri* and *Coluber nummifer* in Turkmenistan and the possible evolutionary reasons for their polymorphism. *Asiatic Herpetological Research*, 7: 131–136.
- Uetz P., Freed P., Hošek J. 2020. *The Reptile Database*. <http://www.reptile-database.org> [last updated: 17 Dec 2020].
- Velikanov V.P. 1977a. About the herpetofauna of the Sarykamysch basin. In: *The Problems of Herpetology. The 4th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 56–57. [In Russian]
- Velikanov V.P. 1977b. On new findings of the Squeaky Gecko and the Halys Pit Viper in Turkmenistan. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biological Sciences*, 5: 81. [In Russian].

Капланкыр қорығы мен іргелес аумақтардағы бауырымен жорғалаушылардың қазіргі фаунасына шолу

А. Шестопал^{1*}, А. Аманов², Т. Овезов²

¹ Түрікменстанның Денсаулық сақтау және медицина өнеркәсібі министрлігі Мемлекеттік санитарлық-эпидемиологиялық қызметінің аса қауіпті инфекциялардың алдын алу орталығының Айхаль бөлімі, Строительная көшесі, 2, Аннау қ., Ақ бұғдай этрап, Ахал уәлаяты, 745205, Түрікменстан; 999Lithorhynchus999@mail.ru

² Капланкыр мемлекеттік табиғи қорығы, Түркіменстан ауыл шаруашылығы және қоршаған ортаны қорғау министрлігінің Қоршаған ортаны қорғау қызметі, с. Панахан, гингешлик Боссан, С.А. Ниязов атындағы этрап, Дашогуз веляты, 746302, Түрікменстан; amanowarazmurat@gmail.com

* Тілші-Автор

Тұжырым. Капланкыр қорығы және оның Шасенем және Сарықамыш қорықшалары шөлдердің оңтүстік және солтүстік түрлерінің түйіскен жерінде орналасқан, олардың ландшафтық әртүрлілігі герпетофаунаның байлығын анықтайды. Қорық пен оның қорықшаларында, сондай-ақ оған іргелес аудандарда герпетофаунаны зерттеген әдеби дереккөздерге сыни шолу оны түгендеу процесі әлі аяқталмағанын көрсетеді. Әдеби мәліметтер мен өз материалдарының негізінде авторлар қорық пен оның қорықшаларының бауырымен жорғалаушылар тізімін жасады: бауырымен жорғалаушылардың 25 түрі белгілі болды.

Қорықтың бауырымен жорғалаушылар тізімінен қате анықталған түр ретінде қазақлышор бұлаңқұйрық батбаты *Phrynocephalus guttatus salsatus* алынып тасталды. Бауырымен жорғалаушылардың ландшафттық таралуы және санының көптігі туралы ақпарат келтірілген. ХТҚО (2017) критерийлері негізінде герпетофаунаның жағдайына бағалау жүргізілді. Капланкыр қорығы мен Сарықамыс қорықшасында Түркіменстан үшін сирек кездесетін бауырымен жорғалаушылардың түрлері қорғалады: шиқылдақ жармысқы *Asiophylax rhipiens* және кәдімгі қалқантұмсық жылан *Gloydius halys caraganus*.

ҚЗ – Құлантақыр кластерінен батысқа қарай 28 км жерде орналасқан Газаклышор (Қазақлышор) сортаңды қорығының аумағына қосылу ұсынылады. Телім айтарлықтай табиғи қызығушылық тудырады. Онда батбаттардың 3 түрі/түршелері тіркелген (*Ph. guttatus salsatus*, *Ph. ocellatus bannikovi* және *Ph. helioscopus turcomanus*), оның ішінде қазақлышор бұлаңқұйрық батбаты *Ph. guttatus salsatus* - Орталық Азиядағы тұзды шөлдердің сирек кездесетін кесірткелерінің бірі.

Кілт сөздер: бауырымен жорғалаушылар, түрлердің әртүрлілігі, көптігі, Түркіменстан, ерекше қорғалатын табиғи аумақтар

An overview of reptiles from the Kaplankyr Nature Reserve and adjacent territories

A. Shestopal^{1*}, A. Amanov², T. Ovezov²

¹Akhal Department of the Center for Prevention of Especially Dangerous Infections of the State Sanitary and Epidemiological Service of the Ministry of Health and Medical Industry of Turkmenistan, st. Gurlushik, 2, Annau, Ak bugday etrap, Akhal velayat, 745205, Turkmenistan; 999Lithorhynchus999@mail.ru

²Kaplankyr State Natural Reserve Environmental Protection Service of the Ministry of Agriculture and Environmental Protection of Turkmenistan, Panahan Vil., gengeshlik Bossan, etrap named after S.A. Niyazov, Dashoguz velayat, 7463092, Turkmenistan; amanowarazmurat@gmail.com

* Author-correspondent

Abstract. The Kaplankyr Nature Reserve and encapsulated Shasenem and Sarykamysh nature sanctuaries are located at the junction between southern and northern types of deserts. Landscape diversity in this region therefore determines the richness of the herpetofauna. A critical review of literature devoted to the study of this territory and adjacent areas shows that an inventory process has not yet been completed. Thus, based on literature data our own materials, a list of reptile species from this region was compiled comprising 25 reptile species. *Phrynocephalus guttatus salsatus* are excluded from the list reptiles of the reserve, as erroneously identified, while information on the landscape distribution and abundance of reptiles is presented. Based on the criteria of the IUCN (2017), the state of the herpetofauna was assessed. In the Kaplankyr nature reserve and the Sarykamysh nature reserve, species of reptiles that are quite rare for Turkmenistan are protected including *Alsophylax pipiens* and *Gloydus halys caraganus*.

We recommend to attach the salt marsh Gazaklyshor (Kazakhlyshor) to the territory of the reserve located 28 km west of the KZ - Kulantakyr cluster. This site is very interesting in geological and landscape terms as it contains three species / subspecies of roundheads (*Ph. guttatus salsatus*, *Ph. ocellatus bannikovi*, and *Ph. helioscopus turcomanus*), including the Kazakhlyshorskaya toadhead agama *Ph. guttatus salsatus* one of the rarest lizards of the saline deserts of Central Asia.

Key words: reptiles, species diversity, abundance, Turkmenistan, protected area

История и итоги изучения ящурок (*Sauria, Lacertidae, Eremias*) в Казахстане

М.А. Чирикова

Институт зоологии Республики Казахстан, пр. аль-Фараби, 93, Алматы 050060, Казахстан;
marina.chirikova@zool.kz

Аннотация. В статье приводится краткий обзор истории изучения рода *Eremias* с конца XIX века до настоящего времени. К 2021 г. на территории Казахстана установлено обитание 9 видов ящурок (около 1/3 от объема заурофауны Казахстана), что составляет 25% от общего объема рода *Eremias*. Все они принадлежат к 5 подродовым группировкам. Благодаря активному изучению таксономии и филогении с использованием молекулярно-генетических методов, фауна ящурок Казахстана в последние годы пополнилась двумя новыми видами – *E. dzhungarica* и *E. stummeri* (*E. multiocellata-przewalskii*-complex). Эти виды, а также центральноазиатскую ящурку (*E. vermiculata*), необходимо внести в новое издание Красной книги Казахстана. Наиболее изученным видом на территории Казахстана является разноцветная ящурка (*E. arguta*), в то время как другие виды нуждаются в пристальном внимании специалистов.

Ключевые слова: *Eremias*, таксономия, филогения, Казахстан

Ящурки относятся к одной из сложных таксономических групп семейства Lacertidae. Их изучение началось в конце XIX – начале XX вв. Значительный вклад в развитие систематики этой группы внесли Я.В. Бедряга (Bedriaga, 1912), А.А. Штраух (Strauch, 1867; Штраух [Strauch] 1876), А.М. Никольский ([Nikolsky] 1915) и Г.А. Буланже (Boulenger, 1921). В монографии А.М. Никольского (Никольский [Nikolsky] 1915) для современной территории Казахстана приводятся первые данные о пяти видах родов *Eremias* Fitzinger in Wiegmann, 1834 и *Scapteira* Fitzinger in Wiegmann, 1834. Позднее Л.А. Ланц (Lantz, 1928) опубликовал работу по западноазиатским ящуркам, объединив в один род секции *Eremias* и *Scapteira* в понимании Г.А. Буланже. В этой работе автор ввел в диагноз рода *Eremias* такой признак как косое расположение брюшных щитков; впервые использовал характер рисунка в диагнозах и описаниях ящурок Западной Азии и выделил четыре подрода, два из которых были новыми для науки – *Ommateremias* n. subgen. и *Rhabderemias* n. subgen.

Второй этап изучения ящурок (первая половина XX в.) включает сбор сведений по распространению, биологии и биогеографии в ходе специальных экспедиционных исследований на территории Казахстана. Так, В.Н. Шнитников ([Shnitnikov] 1928), в ходе поездки по Семиречью отметил новые местонахождения 5 видов ящурок, в том числе, впервые для республики обнаружил линейчатую ящурку (*Eremias grum-grzmailoi* (= *Eremias lineolata* (Nikolsky, 1897)). Для прилегающей территории Кыргызстана он впервые получил сведения о яйцеживорождении глазчатой ящурки (*E. multiocellata* Günther, 1872). Позже сведения о распространении и биотопах в разных частях Казахстана собирали С.А. Чернов, Л.Г. Динесман, К.П. Параскив, А.М. Андрушко, В.Г. Кривошеев, А.К. Крень и ряд других зоологов. Значительная часть местонахождений того времени была приведена на картах в определителе П.В. Терентьева и С.А. Чернова ([Terent'ev & Chernov] 1949). Завершила данный этап исследований монография «Пресмыкающиеся Казахстана» К.П. Параскива ([Paraskiv] 1956), подытожившая все полученные к этому времени сведения о ящурках на территории Казахстана. В монографии впервые для фауны республики упомянуты глазчатая ящурка и ящурка Никольского (*E. nikolskii* Bedriaga, 1905). Находка последнего вида в Терской Алатау позже была обозначена как результат ошибочного определения ящурки *E. stummeri* Wettstein, 1940 (Sindaco & Jeremtsenko, 2008). Ее ближайшие находки относятся к хребту Чимган (Параскив [Paraskiv] 1956; наши данные), который в настоящее время принадлежит Республике Узбекистан.

Третий этап включил в себя более глубокое изучение морфологии видов *Eremias*. В этот период Н.Б. Ананьева изучила взаимосвязь морфологических признаков с особенностями экологии пяти симпатрических видов ящурок из Южного Прибалхашья (Ананьева [Ananjeva] 1971, 1972a, 1972b, 1976, 1977, 1995, 2003). Н.М. Окулова провела анализ морфологических и экологических характеристик разноцветной ящурки (*E. arguta* (Pallas, 1773)) в Западном Казахстане (Окулова [Okulova] 1964, 1969, 1973, 1977). Однако основным вкладом в изучение ящурок в этот период стали работы Н.Н. Щербака. В одной из своих ранних статей (Щербак [Sczcerbak] 1971) автор подробно описал историю изучения систематики рода, рассмотрел возможные очаги развития пустынно-степной герпетофауны. Н.Н. Щербак отнес *E. arguta*, *E. intermedia* и *E. velox* к древнему степному (или казахстанскому) очагу формирования герпетофауны, *E. grammica*, *E. scripta*, *E. lineolata* к туранскому, *E. multiozellata* к монгольскому очагу. Фундаментальной работой стала монография Н.Н. Щербака «Ящурки Палеарктики» ([Sczcerbak] 1974). На основе анализа серийных материалов автор провел ревизию рода *Eremias*, включавшего 22 вида из пяти родов, добавив к описанным еще один подвид – *Pareremias Sczcerbak*, 1973. С территории Казахстана он указал 7 видов ящурок, при этом разноцветная ящурка была представлена 4 подвидами, полосатая (*E. scripta* (Strauch, 1867)) и быстрая ящурки (*E. velox* (Pallas, 1771)) – номинативными подвидами, а в Южном Прибалхашье отмечены отличающиеся от номинативных подвидов популяции полосатой, линейчатой и сетчатой ящурок (*E. grammica* (Lichtenstein, 1823)). Карты распространения видов впервые включали кадастровые данные с географическими привязками и ссылками на источники; были подробно описаны особенности биологии видов.

Четвертым этапом изучения стали широкомасштабные исследования экологии пресмыкающихся Казахстана (включая виды рода *Eremias*), Р.А. Кубыкиным, З.К. Брушко, В.В. Неручевым и другими зоологами. Результаты этих исследований отражены в нескольких десятках публикаций. Исследования значительно дополнили знания о распространении ящурок в Казахстане, их территориальном и биотопическом размещении, плотности населения и влиянии антропогенных факторов. Впервые в Казахстане была найдена центральноазиатская ящурка, *E. vermiculata* Blanford, 1875 (Кубыкин [Kubykin] 1984), при этом новая находка была значительно удалена от известных ранее (Щербак [Sczcerbak] 1974). Итогом проведенных работ стала монография З.К. Брушко «Ящерицы пустынь Казахстана» ([Brushko] 1995). Автором приведены сведения о восьми видах рода *Eremias*, карты их распространения с кадастрами, данные о плотности населения, структуре популяции, сезонной и суточной активности, биотопах, размножению, поведению, паразитам и врагам.

Значительное число работ в этот период было посвящено разноцветной ящурке – наиболее массовому и эвритопному пустынному виду. Многие из них, в том числе данные З.К. Брушко, В.Г. Колбинцева, Н.М. Окуловой, В.В. Неручева, Е.Ю. Кудякиной, Н.Н. Ивановой вошли в монографическое описание вида «Разноцветная ящурка» (Щербак [Sczcerbak] 1993). В нем подробно была рассмотрена подвидовая структура *E. arguta*, его распространение, морфология, биология, экология и место вида в экосистеме. Особое внимание уделено западно-казахстанским и южно-казахстанским популяциям.

Современный пятый этап характеризуется детальным изучением морфологической изменчивости, таксономии и филогении видов рода *Eremias*. В диссертации М.А. Чириковой (Чирикова [Chirikova] 2007) были представлены данные по географической изменчивости морфологических признаков 8 видов *Eremias* – 53 выборки из разных пунктов, и первые результаты молекулярно-генетического анализа быстрой и разноцветной ящурок. Позже были сделаны находки *E. arguta*, *E. scripta* и ящериц *Eremias multiozellata* комплекса в юго-восточном Казахстане (Dujsebajeva et al., 2007, 2009; Чирикова [Chirikova] 2010), морфологические особенности которых позволили предположить существование обособленных форм и дали дальнейший толчок изучению этих видов.

Комплексный анализ таксономического статуса популяций *E. arguta*, основанный на морфологическом и молекулярно-генетическом методах, показал, что узбекский подвид

(*E. a. uzbekistanica*) морфологически наиболее четко дифференцирован от остальных популяций и его генетическая дистанция свойственна признаваемым видам в пределах рода *Eremias* (Орлова и др. [Orlova et al.] 2012; Poyarkov et al., 2014). На территории Восточного Казахстана вплоть до Алакольской котловины обитает номинативная форма разноцветной ящурки, а не *E. a. potanini*, как предполагалось ранее (Щербак [Sczcerbak] 1974; Щербак [Sczcerbak] 1993). В Семиречье из-за вторичной интерградации необходимо уточнение границы распространения подвидовых форм и статуса отдельных популяций. Ящурки из Илийской котловины и прилежащих районов Казахстана (предгорья Тянь-Шаня) представляют собой отдельную линию мтДНК, обладают рядом морфологических отличий и представляют собой самостоятельный подвид (Орлова и др. [Orlova et al.] 2012; Poyarkov et al., 2014).

В роде *Eremias* особое место занимает комплекс глазчатых ящурок – *Eremias multiocellata*. В Казахстане, как и в других среднеазиатских республиках, до недавнего времени признавали единственный подвид – *E. m. yarkandensis* (Щербак [Sczcerbak] 1974; Банников и др. [Bannikov et al.] 1977). В 1992 г. с территории Кыргызстана были описаны еще два подвида (Еремченко и др. [Eremchenko et al.] 1992). Все подвиды позже получили статус видов (*Eremias stummeri*, *E. szczerbaki*, *E. yarkandensis*) (Еремченко, Панфилов [Eremchenko & Panfilov] 1999). Валидность этих таксонов была подтверждена почти 20 лет спустя результатами молекулярно-генетического анализа (Orlova et al., 2017). Установлено, что популяции с крайнего юга-востока Казахстана относятся к *E. stummeri* (Орлова и др. [Orlova et al.] 2016; Orlova et al., 2017), а популяции из восточного Казахстана – к новому виду, описанному из юго-западной Монголии – джунгарская ящурка (*E. dzhungarica* Orlova, Poyarkov, Chirikova, Nazarov, Munkhbaatar, Munkhbayar, Terbish, 2017). При этом ящурки восточного Казахстана из горных и песчаных биотопов имеют некоторые отличия по морфологическим характеристикам (Орлова [Orlova] 1995; Orlova et al., 2017).

Быстрая ящурка, как и разноцветная, имеет обширный ареал и отличается высоким уровнем географической изменчивости. Ранее считалось, что на территории Казахстана обитает номинативный подвид (Щербак [Sczcerbak] 1974, 1975). На основе молекулярно-генетического анализа было показано, что особи из Западного Казахстана хорошо дифференцированы от остальных среднеазиатских популяций и их подвидовая принадлежность нуждается в уточнении, а клада с образцами из юго-восточного Казахстана представляет подвид *E. v. roborowskii* (Rastegar-Royani et al., 2012). Однако, анализ дополнительного материала показал, что юго-восточный Казахстан населяет номинативная форма, а *E. v. roborowskii* обитает в Турфанской впадине на северо-западе Китая (Liu et al., 2014; Chirikova et al., 2019). Последние исследования показали, что между популяциями из западного Казахстана и Азербайджана не происходит дрейфа генов, филогенетически гаплотипы представляют две сестринские клады. Учитывая типовое местонахождение *E. v. caucasia*, было принято решение считать популяцию с Кавказа *E. v. caucasia sensu stricto*, в то время как ящурки из западного Казахстана могут быть отнесены к новому подвиду (Liu et al., 2019). В Приаралье также были обнаружены гаплотипы, имеющие отличия от номинативного подвида. Необходимо дальнейшее уточнение статуса популяций из западного Казахстана, Устюрта, Мангышлака и Приаралья (Liu et al., 2019).

Новым направлением в изучении ящурок является моделирование экологических ниш с помощью ГИС-технологий, позволяющих анализировать оптимальные климатические параметры, рельеф, особенности прошлого и современного распространения видов. Для территории Казахстана в этом направлении были проведены работы для тянь-шаньской, разноцветной (Дуйсебаева и др. [Dujsebayeva et al.] 2019; Dujsebayeva et al., 2019) и быстрой ящурок (Liu et al., 2019).

Заключение

В целом, видовой состав рода *Eremias* на территории Казахстана можно считать установленным. В настоящее время здесь насчитывают 9 видов (Дуйсебаева и др. [Dujsebayeva

et al.] 2018), что составляет около 30% от заурофауны Казахстана и 25% от объема рода *Eremias* (табл.1). Вместе с тем, в настоящее время идет активное выяснение филогенетических связей, внутривидовой и видовой структуры *Eremias*, отдельные популяции по-прежнему нуждаются в уточнении таксономического статуса, и территория Казахстана в этом контексте представляет значительный интерес.

Таблица 1. Таксономическое разнообразие ящурок (род *Eremias*) Казахстана

Table 1. Taxonomic diversity of the lizards of the genus *Eremias* in Kazakhstan

Подрод	Вид	Подвиды
1. Центральноеазиатские ящурки <i>Pareremias</i> Szczerbak, 1973	1. <i>Eremias stummeri</i> Wettstein, 1940	-
	2. <i>Eremias dzungarica</i> Orlova et al., 2017	-
2. Степные ящурки <i>Aspidorhinus</i> Eichwald, 1841	3. <i>Eremias velox</i> (Pallas, 1771)	<i>E. v. velox</i> Pallas, 1771) <i>E. v. ssp.</i>
	4. <i>Eremias arguta</i> (Pallas, 1773)	<i>E. a. arguta</i> (Pallas, 1773) <i>E. a. deserti</i> (Gmelin, 1789)
3. Пятнистые ящурки <i>Ommateremias</i> Lantz, 1928	5. <i>Eremias intermedia</i> (Strauch, 1876)	<i>E. a. uzbekistanica</i> Chernov, 1934 <i>E. a. ssp.</i>
	6. <i>Eremias lineolata</i> (Nikolsky, 1897)	-
4. Полосатые ящурки <i>Rhabderemias</i> Lantz, 1928	7. <i>Eremias scripta</i> (Strauch, 1867)	<i>E. s. scripta</i> (Strauch, 1867)
	8. <i>Eremias vermiculata</i> Blanford, 1875	-
5. Сетчатые ящурки <i>Scapteira</i> Wiegmann, 1834	9. <i>Eremias grammica</i> (Lichtenstein, 1823)	-

По-прежнему актуальными остаются исследования биологии всех видов рода, в частности, демографической структуры популяций и продолжительности жизни, особенностей размножения, поведения, участия в циркуляции вирусных инфекций и паразитарных болезней. После данных, полученных 1970–1990-х гг., обобщенных в монографии З.К. Брушко (Брушко [Brushko] 1995), исследований в этом направлении на территории Казахстана не проводилось.

С целью сохранения краевых популяций видов, населяющих ограниченные территории в Казахстане, в четвертое издание Красной книги Казахстана были внесены *E. vermiculata* (Чирикова [Chirikova] 2010) и *E. multiocellata* (Брушко, Чирикова [Brushko & Chirikova] 2010). Основываясь на

последних данных (Orlova et al., 2017) в новое издание Красной книги вместо глазчатой ящурки следует включить два других вида из группы *Eremias multiocellata-przewalskii-complex*: *E. dzungarica* и *E. stummeri*.

Благодарности. Авторы выражают благодарность В.Ф. Орловой за ценные советы и помощь в подготовке рукописи, а также Е.А. Дунаеву и рецензентам И.В. Доронину и Л.Ф. Мазанаевой за критические замечания. Работа выполнена в рамках гранта МОН РК AP08855831.

Литература

Ананьева Н.Б. 1971. Сезонные изменения жировых тел и гонад пяти симпатрических видов пустынных ящурок (*Sauria, Eremias*) Южного Прибалхашья. *Зоологический журнал*, 50(11): 1700–1708.

Ананьева Н.Б. 1972. Эколого-морфологический анализ пяти симпатрических видов пустынных ящериц рода *Eremias*. Автореф. дисс. на соискание степени канд. биол. наук. Ленинград. 22 с.

Ананьева Н.Б. 1976. Биотопическое распределение пяти видов пустынных ящурок (*Sauria, Eremias*) Южного Прибалхашья. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 81(1): 65–72.

Ананьева Н.Б. 1977. Морфометрический анализ пропорций конечностей пяти видов пустынных ящурок (*Sauria, Eremias*) Южного Прибалхашья. *Труды ЗИН АН СССР*, 74: 3–13.

Ананьева Н.Б. 1995. Сравнительный анализ размерных признаков пяти симпатрических видов пустынных ящурок (*Eremias, Sauria*) Южного Прибалхашья. *Selevinia*, 3: 3–10.

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.

Бедряга Я.В. 1912. Земноводные и пресмыкающиеся. В кн.: *Научные результаты путешествий Н.М. Пржевальского по Центральной Азии. Отдел зоологический. Т. 3. Ч. 1. Вып. 4*. СПб. С. 503–769.

Брушко З.К. 1995. *Ящерицы пустынь Казахстана*. Алматы: Конжык. 228 с.

Брушко З.К., Чирикова М.А. 2010. Глазчатая ящурка. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные. 4-е издание*. Алматы: Ди-Пи-Эс. С. 70–71.

Дуйсебаева Т.Н., Барабанов А.В., Ананьева Н.Б. 2018. Ящерицы фауны Казахстана: этапы изучения и актуальная таксономия. В кн.: *Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005)*. Санкт-Петербург –Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 78–87.

Дуйсебаева Т.Н., Малахов Д.В., Березовиков Н.Н., Гуо К., Лиу Ч., Чередниченко А.В. 2019. Применение ГИС-моделирования при изучении видов ящериц со сходными экологическими адаптациями. *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*, 2(26): 48–59. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-2-5>

Еремченко В.К., Панфилов А.М., Цариненко Е.И. 1992. *Конспект исследований по цитогенетике и систематике некоторых азиатских видов Scincidae и Lacertidae*. Бишкек: Илим. 182 с.

Кубыкин Р.А. 1984. Новый для фауны СССР вид – центральноазиатская или пестрая ящурка (*Eremias vermiculata* Blanford, 1875) из Восточного Казахстана. *Труды Зоологического института АН СССР*. Л. С. 143–144.

Никольский А.М. 1915. *Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Том I. Chelonia и Sauria*. Петроград: Типография Императорской Академии наук. 534 с.

Окулова Н.М. 1964. Некоторые черты биологии разноцветной ящурки в Западном Казахстане. В кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы герпетологической конференции*. Ленинград: Изд-во Ленинградского университета. С. 50–51.

Окулова Н.М. 1969. Влияние внешних температур на активность и температуру тела разноцветной ящурки (*Eremias arguta*). *Зоологический журнал*, 48(10): 1500–1506.

Окулова Н.М. 1973. Популяционный полиморфизм разноцветной ящурки на северо-восточной

окраине Волго-Уральских песков. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 3-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Ленинград: Наука. С. 135–137.

Окулова Н.М. 1977. Биоценотические связи разноцветной ящурки междуречья Волго-Урал. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Ленинград: Наука. С. 160.

Орлова В.Ф., Чирикова М.А., Назаров Р.А., Поярков Н.А. 2016. Ящурки Киргизии и крайнего юго-востока Казахстана (*Sauria, Lacertidae, Eremias multiocellata*-complex). *Вестник СПбГУ*, 3(3): 112–118.

Орлова В.Ф., Чирикова М.А., Павлинов И.Я. 2012. Разноцветная ящурка (*Eremias arguta*) (*Sauria, Lacertidae*) в восточной части ареала: изменчивость и таксономический статус популяций. *Зоологический журнал*, 91(11): 1366–1376.

Параскив К.П. 1956. *Пресмыкающиеся Казахстана*. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.

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

Чирикова М. А. 2007. Ящерицы семейства Lacertidae Казахстана (распространение, морфология, систематика). *Автореф. дисс. на соискание степени канд. биол. наук*. Алматы. 20 с.

Чирикова М.А. 2010. К вопросу о морфологической изменчивости полосатой ящурки, *Eremias scripta* (*Reptilia, Squamata*) в Казахстане. В кн.: *Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах*. Алматы: АСБК-СОПК. С. 208–217.

Чирикова М.А. 2010. Центральноеазиатская ящурка. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные. 4-е издание*. Алматы: Ди-Пи-Эс. С. 72–73.

Шнитников В.Н. 1928. *Пресмыкающиеся Семиречья*. Кызыл-Орда. *Труды общества изучения Казахстана. Т. 8. Вып. 3*. Кызыл-Орда. 85 с.

Штраух А.А. 1876. Пресмыкающиеся и земноводные. В кн.: *Монголия и страна тангутов. Трёхлетнее путешествие в Восточной Нагорной Азии. Т. II*. СПб.: Императорское Русское географическое общество. С. 1–55.

Щербак Н.Н. (ред.). 1993. *Разноцветная ящурка*. Киев: Наукова думка. 238 с.

Щербак Н.Н. 1971. Систематика рода Ящурка – *Eremias* (*Sauria, Reptilia*) – в связи с очагами развития пустынно-степной фауны Палеарктики. *Вестник зоологии*, 2: 48–56.

Щербак Н.Н. 1974. *Ящурки Палеарктики*. Киев: Наукова думка. 296 с.

Щербак Н.Н. 1975. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика быстрой ящурки *Eremias velox* Pall, 1771 (*Reptilia, Sauria*). *Вестник зоологии*, 6: 24–33.

Ananjeva N.B. 2003. Comparative analysis of limb proportions in five sympatric Species of *Eremias*. *Russian Journal of Herpetology*, 10(2): 140–145.

Boulenger G.A. 1920. *Monograph of the Lacertidae. Vol. 1*. London: British Museum Natural History. 352 p.

Chirikova M.A., Dujsebajeva T.N., Liu J., Guo X. 2019. Geographical Distribution and Morphological Variability of the Rapid Racerunner, *Eremias velox* (Pallas, 1771) (*Reptilia, Lacertidae*) in the Eastern Periphery of Its Range. *Asian Herpetological Research*, 10(4): 230–245. <https://doi.10.16373/j.cnki.ahr.190009>

Dujsebajeva T.N., Belyalov O.V., Orlova V.F., Chirikova M.A. 2007. Unusual find of the Steppe-Runner, *Eremias arguta* (Pallas, 1773) with blue spots in southeast of Kazakhstan. *Terra*, 2(1): 118–121.

Dujsebajeva T.N., Chirikova M.A., Belyalov O.V. 2009. New finds of the racerunner of *Eremias multiocellata* complex in Kazakhstan. *Russian Journal of Herpetology*, 16(1): 51–56.

Dujsebajeva T.N., Malakhov D.V., Berezovikov N.N., Guo X., Liu J., Cherednichenko A.V. 2019. Comparative analysis of the distribution and habitats of two *Eremias* species (*Reptilia, Lacertidae*) using niche-based GIS modeling. *Russian Journal of Herpetology*, 26(5): 281–304. <https://doi.10.30906/1026-2296-2019-26-5-281-304>

Eremchenko V., Panfilov A. 1999. Taxonomic position and geographic relations of a lacertid lizard *Eremias velox* from the Issyk-Kul lake depression, Tien Shan mountains, Kyrgyzstan. *Science and New Technologies*, 1: 119–125.

Lantz L.A. 1928. Les *Eremias* de l'Asie occidentale. *Bulletin du Museum de Georgie*. Tiflis. P. 1–136.

Liu J., Ananjeva N.A., Chirikova M.A., Milto K.D., Guo X. 2014. Molecular Assessment and Taxonomic Status

of the Rapid Racerunner (*Eremias velox* complex) with Particular Attention to the Populations in Northwestern China. *Asian Herpetological Research*, 5(1): 12–25.

Liu J., Guo X., Chen D., Li D., Yue B., Zeng X. 2019. Diversification and historical demography of the rapid racerunner (*Eremias velox*) in relation to geological history and Pleistocene climatic oscillations in arid Central Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130: 244–258. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.029>

Orlova V. 1995. The distribution and variability of *Eremias multiocellata* Guenther from East Kazakhstan region (Kazakhstan). *Abstracts 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Bonn. P. 90.

Orlova V.F., Poyarkov N.A., Chirikova M.A., Nazarov R.A., Munkhbayar M., Munkhbayar Kh., Terbish Kh. 2017. MtDNA differentiation and taxonomy of Central Asian racerunners of *Eremias multiocellata* – *E. przewalskii* species complex (Squamata, Lacertidae). *Zootaxa*, 4282(1): 1–42.

Poyarkov N.A. Orlova V.F., Chirikova M.A. 2014. The mitochondrial phylogeography and intraspecific taxonomy of the Steppe Racerunner, *Eremias arguta* (Pallas) (Lacertidae: Sauria, Reptilia), reflects biogeographic patterns in Middle Asia. *Zootaxa*, 3895(2): 208–224.

Rastegar-Pouyani E., Kazemi Noureini S., Rastegar-Pouyani N., Joger U., Wink M. 2012. Molekular phylogeny and intraspecific differentiation of the *Eremias velox* complex of the Iranian Plateau and Central Asia (Sauria, Lacertidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 50: 220–229.

Sindaco R., Jeremcenko V.K. 2008. *The Reptiles of the Western Palearctic. Vol. 1. Annotated checklist and distribution atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenian and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia*. Latina: Edizioni Belvedere. 579 p.

References

Ananjeva N.B. 1971. Seasonal changes in adipose bodies and gonads of five sympatric species of desert lizards (Sauria, *Eremias*) of the Southern Balkhash region. *Zoologicheskii Zhurnal*, 50(11): 1700–1708. [In Russian]

Ananjeva N.B. 1972. Ecological and morphological analysis of five sympatric species of empty lizards of the genus *Eremias*. *Abstract of dissertation on degree of candidate of biological sciences*. Leningrad. 22 p. [In Russian]

Ananjeva N.B. 1976. Biotopic distribution of five species of desert foot-mouthworm (Sauria, *Eremias*) of the Southern Balkhash region. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 81(1): 65–72. [In Russian]

Ananjeva N.B. 1977. Morphometric analysis of the proportions of the extremities of five species of desert lizards (Sauria, *Eremias*) of the Southern Balkhash region. *Proceedings of Zoological Institute of the USSR Academy of Science*, 74: 3–13. [In Russian]

Ananjeva N.B. 1995. Comparative analysis of the size characteristics of five sympatric species of desert lizards (*Eremias*, Sauria) of the Southern Balkhash region. *Selevinia*, 3: 3–10. [In Russian]

Ananjeva N.B. 2003. Comparative analysis of limb proportions in five sympatric species of *Eremias*. *Russian Journal of Herpetology*, 10(2): 140–145.

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

Bedriaga P.N. 1912. Amphibians and Reptiles. In: Scientific Results of N. M. Przhevalsky's Travels in Central Asia. *Zoology department. Vol. 3(1). Issue 4*. Saint Petersburg. P. 503–769.

Boulenger G.A. 1920. *Monograph of the Lacertidae. Vol. 1*. London: British Museum Natural History. 352 p.

Brushko Z.K. 1995. *Lizards of Desert Regions of Kazakhstan*. Almaty: Konzhyk. 231 p. [In Russian]

Brushko Z.K., Chirikova M.A. 2010. Multi-ocellated Racerunner. In: *Red Book of Kazakhstan. Vol. 1. Animals. Part 1. Vertebrates. 4th edition*. Almaty: DPS. P. 70–71. [In Russian]

Chirikova M.A. 2010. On morphological variability of the Sand Racerunner, *Eremias scripta* (Reptilia: Squamata), in Kazakhstan. In: *Herpetological Researches in Kazakhstan and Adjacent Countries*. Almaty: ACBK – KBCU. P. 208–217. [In Russian]

Chirikova M.A. 2010. Variegated Racerunner. In: *Red Book of Kazakhstan. Vol. 1. Animals. Part 1. Vertebrates. 4th edition*. Almaty: DPS. P. 72–73. [In Russian]

- Chirikova M.A., Dujsebayaeva T.N., Liu J., Guo X. 2019. Geographical Distribution and Morphological Variability of the Rapid Racerunner, *Eremias velox* (Pallas, 1771) (Reptilia, Lacertidae) in the Eastern Periphery of Its Range. *Asian Herpetological Research*, 10(4): 230–245. <https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.190009>
- Chirikova M.A. 2007. Lizards of the family Lacertidae in Kazakhstan (distribution, morphology, systematic). *Abstract of dissertation on degree of candidate of biological sciences*. Almaty. 20 p. [In Russian]
- Dujsebayaeva T.N., Barabanov A.B., Ananjeva N.B. 2018. Lizards of the Kazakhstan: stages of study and actual taxonomy. In: *Herpetological and ornithological research: current aspects. Dedicated to the 100th Anniversary of A.K. Rustamov (1917–2005)*. Saint Petersburg – Moscow: KMK Scientific Press. P. 78–87.
- Dujsebayaeva T.N., Chirikova M.A., Belyalov O.V. 2009. New finds of the racerunner of *Eremias multiocellata* complex in Kazakhstan. *Russian Journal of Herpetology*, 16(1): 51–56.
- Dujsebayaeva T.N., Malakhov D.V., Berezovikov N.N., Guo X., Liu J., Cherednichenko A.V. 2019. Application of GIS-modeling in the study of lizard species with similar ecological adaptations. *University proceedings. Volga region. Natural sciences*, 2(26): 48–59. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-2-5>. [In Russian with English Abstract]
- Dujsebayaeva T.N., Malakhov D.V., Berezovikov N.N., Guo X., Liu J., Cherednichenko A.V. 2019. Comparative analysis of the distribution and habitats of two *Eremias* species (Reptilia, Lacertidae) using niche-based GIS modeling. *Russian Journal of Herpetology*, 26(5): 281 – 304. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2019-26-5-281-304>
- Dujsebayaeva T.N., Belyalov O.V., Orlova V.F., Chirikova M.A. 2007. Unusual find of the Steppe–Runner, *Eremias arguta* (Pallas, 1773) with blue spots in southeast of Kazakhstan. *Terra*, 2(1): 118–121.
- Eremchenko V., Panfilov A. 1999. Taxonomic position and geographic relations of a lacertid lizard *Eremias velox* from the Issyk-Kul lake depression, Tien Shan mountains, Kyrgyzstan. *Science and New Technologies*, 1: 119–125.
- Eremchenko V.K., Panfilov A.M., Tzarinenko E.I. 1992. *Conspect of the Researches on Cytogenetics and Systematics of some Asiatic species of Scincidae and Laceridae*. Bishkek: Ilim. 182 p. [In Russian]
- Kubykin R.A. 1984. New Species for the Fauna of the USSR – Variegated Racerunner (*Eremias vermiculata* Blanford, 1875) from Eastern Kazakhstan. *Proceedings of Zoology Institute of the USSR Academy of Sciences. Leningrad*. 143–144.
- Lantz L.A. 1928. *Les Eremias de l'Asie occidentale Bulletin du Museum de Georgie*. Tiflis. P. 1–136.
- Liu J., Ananjeva N.A., Chirikova M.A., Milto K.D., Guo X. 2014. Molecular Assessment and Taxonomic Status of the Rapid Racerunner (*Eremias velox* complex) with Particular Attention to the Populations in Northwestern China. *Asian Herpetological Research*, 5(1): 12–25.
- Liu J., Guo X., Chen D., Li D., Yue B., Zeng X. 2019. Diversification and historical demography of the rapid racerunner (*Eremias velox*) in relation to geological history and Pleistocene climatic oscillations in arid Central Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130: 244–258. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.029>
- Nikolsky A.M. 1915. *Fauna of Russia and Adjacent Countries. Reptiles (Reptilia). Vol 1. Chelonia and Sauria*. Petrograd: Printing House of the Imperial Academy of Sciences. 534 p. [In Russian]
- Okulova N.M. 1964. Some features of the biology of a stepperunner in Western Kazakhstan. In: *The Problems of Herpetology. Proceedings of the Herpetological Conference*. Leningrad: Nauka. P. 50–51. [In Russian]
- Okulova N.M. 1969. The effect of external temperatures on the activity and temperature of the body of a stepperunner (*Eremias arguta*). *Zoologicheskii Zhurnal*, 48(10): 1500–1506. [In Russian]
- Okulova N.M. 1973. Polymorphism of steppe racerunner populations from north-east of the Volga-Ural sands. In: *The Problems of Herpetology. The 3rd All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 135–137. [In Russian]
- Okulova N.M. 1977. Biocenotic connections of the stepperunner Turkging of the Volga-Ural interfold. In: *The Problems of Herpetology. The 4th All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports*. Leningrad: Nauka. P. 160. [In Russian]
- Orlova V. 1995. The distribution and variability of *Eremias multiocellata* Guenther from East Kazakhstan region (Kazakhstan). *Abstracts 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Bonn. P. 90.
- Orlova V.F., Chirikova M.A., Nazarov R.A., Poyarkov N.A. 2016. Racerunners of Kyrgyzstan and south-eastern part of Kazakhstan (Sauria, Lacertidae, *Eremias multiocellata*-complex). *Bulletin of the Saint Petersburg State University*, 3(3): 112–118. [In Russian with English Abstract]

Orlova V.F., Chirikova M.A., Pavlinov I.Ya. 2012. Steppe racerunner (*Eremias arguta*, Sauria, Lacertidae) in the eastern part of its range: morphological variability and taxonomic status of populations. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 91(11): 1366–1376. [In Russian with English Abstract]

Orlova V.F., Poyarkov N.A., Jr., Chirikova M.A., Nazarov R.A., Munkhbayar M., Munkhbayar Kh., Terbish Kh. 2017. MtDNA differentiation and taxonomy of Central Asian racerunners of *Eremias multiocellata* – *E. przewalskii* species complex (Squamata, Lacertidae). *Zootaxa*, 4282(1): 1–42.

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

Poyarkov N.A. Orlova V.F., Chirikova V.F. 2014. The mitochondrial phylogeography and intraspecific taxonomy of the Steppe Racerunner, *Eremias arguta* (Pallas) (Lacertidae: Sauria, Reptilia), reflects biogeographic patterns in Middle Asia. *Zootaxa*, 3895(2): 208–224.

Rastegar-Pouyani E., Kazemi Nourini S., Rastegar-Pouyani N., Joger U., Wink M. 2012. Molecular phylogeny and intraspecific differentiation of the *Eremias velox* complex of the Iranian Plateau and Central Asia (Sauria, Lacertidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 50: 220–229.

Sczcerbak N.N. (ed.). 1993. *Stepperunner*. Kiev: Naukova dumka. 238 p. [In Russian]

Sczcerbak N.N. 1971. Systematics of the genus Lizard – *Eremias* (Sauria, Reptilia) – in connection with the centers of development of the desert-steppe fauna of the Palaearctic. *Bulletin of Zoology*, 2: 48–56. [In Russian]

Sczcerbak N.N. 1974. *Racerunners of the Palaearctic*. Kiev: Naukova Dumka. 293 p. [In Russian]

Shnitnikov V.N. 1928. Reptiles of Semirechye. In: *Trudy obshchestva izucheniia Kazakhstana. Vol. 8. Issue 3*. Kyzyl-Orda. 85 p. [In Russian]

Sindaco R., Jeremcenko V.K. 2008. *The Reptiles of the Western Palearctic*. Vol. 1. Annotated checklist and distribution atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenian and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Latina: Edizioni Belvedere. 579 p.

Strauch A.A. 1876. Reptiles and amphibians. In: *Mongolia, and the land of Tanguts. Three-year journey in Eastern mountain Asia*. T. II. Saint Peterburg: Emperor Russian Geographical Society. P. 1–55. [In Russian]

Sczcerbak N.N. 1975. Geographical variability and intraspecies taxonomy of *Eremias velox* Pall., 1771 (Reptilia, Sauria). *Vestnik Zoologii*, 6: 24–33. [In Russian with English Abstract]

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

Қазақстандағы кесірттердің зерттеу тарихы мен қорытындылары (Sauria, Lacertidae, *Eremias*)

М.А. Чирикова

Қазақстан Республикасының зоология институты, 050060, Алматы қ., Әл-Фараби даңғылы 93, Қазақстан;
marina.chirikova@zool.kz

Тұжырым. Мақалада 19 ғасырдың аяғы бастап қазіргі уақытқа дейін *Eremias* тұқымдасының күрделі таксономиялық тобын зерттеу тарихына қысқаша шолу жасалады. 2021 жылға Қазақстанда кесірттің 9 түрі мекендейді (Қазақстан фаунасының 1/3 бөлігі) бұл *Eremias* туысының жалпы көлемінің 25% - ын құрайды. Олардың барлығы *Eremias* туысының 5 туыстармақтар тобына жатады. Молекулярлы-генетикалық әдістерді пайдалана отырып, таксономия мен филогенияны белсенді зерттеудің арқасында Қазақстанның кесірт фаунасы *E. dzhungarica* және *E. stummeri* (*E. multiocellata-przewalskii* - complex) екі жаңа түрімен толықтырылды. Бұл түрлер мен ортаазиялық кесіртті (*E. vermiculata*) Қазақстанның Қызыл кітабының жаңа басылымына енгізу қажет. Қазақстан аумағында ең көп зерттелген түрлер-бұл түрлі-түсті кесірттер (*E. arguta*), ал басқа түрлері мамандардың назарын мұқият қажет етеді.

Түйін сөздер: *Eremias*, таксономия, филогения, Қазақстан

Historical context and results of a study on Racerunners (Sauria, Lacertidae, *Eremias*) in Kazakhstan

M.A. Chirikova

Institute of Zoology of the Republic of kazakhstan, al-Farabi Ave. 93, Almaty 050060, Kazakhstan; marina.chirikova@zool.kz

Abstract. This article provides a brief historical overview of studies dealing with the genus *Eremias*, from the late 19th century to present. Records show that in 2021, nine species of lizards are present in Kazakhstan (about one-third of the volume of the Saurofauna of Kazakhstan), which is 25% of the total volume of the genus *Eremias*. All of these belong to five subgeneric groups of the genus *Eremias*. Due to the active study of taxonomy and phylogeny using molecular genetic methods, the fauna of the genus *Eremias* in Kazakhstan has been enhanced with two new species *Eremias dzhungarica* and *E. stummeri* (*E. multiocellata-przewalskii*-complex). These species and *E. vermiculata* should be included in the new edition of the Red Data Book of Kazakhstan. The most studied species in the territory of Kazakhstan is *E. arguta*, but other species require the close attention of specialists.

Key words: *Eremias*, taxonomy, phylogeny, Kazakhstan

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О находке разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) на гарях в Семипалатинском ленточном бору

В. А. Хромов

НАО «Университет имени Шакарима», ул. Глинки, 20а, Семей, Казахстан, 071400;

Khromov-victor1955@yandex.kz

Аннотация. В сентябре 2013 г. на территории Государственного лесного природного резервата «Семей Орманы» (Восточный Казахстан) была встречена полувзрослая особь разноцветной ящурки, *Eremias arguta*. Это единственная известная на сегодня находка вида в песчаном биотопе Семипалатинского соснового бора.

Ключевые слова: *Eremias arguta*, биотопы, Казахстан

Разноцветная ящурка (*Eremias arguta*) один из самых широко распространенных видов Евразии. Ареал его простирается от северо-восточной Румынии до юго-западной Монголии (Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 1998). В Казахстане, в том числе и в восточной его части, ящурка обитает на плотных глинистых, щебнистых, а также песчаных почвах (Брушко [Brushko] 1995). В районе г. Семей ящурка весьма обычна в степной зоне на щебнистых участках Семипалатинского испытательного ядерного полигона (Рис. 1А), где обитает совместно с прыткой ящерицей (Хромов и Сейсебаев [Khromov & Seysebaev] 1998; Chirikova et al., 2000. В районе озера Сасык в 80 км юго-западнее г. Семей ящурка также была найдена на глинисто-щебнистой почве. Таким образом, все точки находок разноцветной ящурки в окрестностях г. Семей располагаются южнее реки Иртыш в типичных для этого вида биотопах.



А



В

Рис. 1. Разноцветная ящурка. А – взрослая особь *Eremias arguta* на глинисто-щебнистой почве, бывший Семипалатинский ядерный полигон, «Опытное поле», июль 2015; В – полувзрослая ящерица на песчаной почве, сентябрь 2013 г.

Fig. 1. The Racerunner, *Eremias arguta*: А – adult specimen on the typical clay-gravelly substrate, the former Semipalatinsk Nuclear Test Polygon place, “Experimental Field”, July 2015; В – subadult lizard on the sandy substrate, Semipalatinsk pine forest, September 2013.

В 2013 году на одном из участков Подгороднего лесничества Жанасемейского филиала в 20 км западнее г. Семей была обнаружена полувзрослая особь разноцветной ящурки (Рис. 1В) в ином типе биотопа – на песчаных дюнах, заросших полынно-злаковой растительностью. Данный участок (координаты участка: N 50°31'11.136" E 80°6'2.124") был очищен от гари в 1997 году, и там была проведена частичная посадка саженцев сосны (Рис. 2). Для Казахстана находка в ленточном сосновом бору публикуется впервые. Позже, в песках «Семей Орманы» разноцветную ящурку находил Г. Болотов (<https://reptilia.club/v2photo.php?l=ru&s=001300057&n=1&si=rep>). Ранее находки разноцветной ящурки в ленточных борах были отмечены для западной части ареала – в Оренбургской области (Бакиев и др. [Bakiev et al.] 2016) и на Украине (Тертышников [Tertyshnikov] 1993). По данным Н.Г. Крымова [Крымов] 2017), на Алтае разноцветная ящурка встречается в Барнаульских ленточных борах, на участках горельников, в частности в районе с. Угловское (Российская Федерация). Данное местообитание располагается в 120 км севернее г. Семей. Можно предположить, что именно по ленточным борам ящурка из южных регионов может распространяться далее на север.



Рис. 2. Местообитание разноцветной ящурки *Eremias arguta* на территории Государственного лесного природного резервата «Семей Орманы».

Fig. 2. The habitat of the Racerunner, *Eremias arguta* in the territory of the State Forest Natural Reserve "Semey Ormany".

Литература

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. *Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России*. М.: АБФ. 576 с.
- Бакиев А.Г., Вельмовский П.В., Горелов Р.А., Калмыкова О.Г., Храмова М.А. 2016. Разноцветная ящурка в Бузулукском бору. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*, 25(3): 152–154.
- Брушко З.К. 1995. *Ящерицы пустынь Казахстана*. Алматы: Конжык. 228 с.
- Крымов Н.Г. 2017. О возможной летней спячке *Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771) и *Eremias arguta* (Pallas, 1773) в Алтайском крае. *Современная герпетология*, 17(1/2): 66–70.
- Тертышников М.Ф. 1993. Стации, численность и биомасса. В кн.: *Разноцветная ящурка*. Киев: Наукова Думка. С. 114–119.
- Хромов В.А., Сейсебаев А.Т. 1997. О фауне позвоночных урочища Балапан. В кн.: *Материалы международной научной конференции. «Радиационная безопасность и социально-экологические проблемы Казахстана»*. Алматы – Караганда. С. 133–138.
- Chirikova M., Korneychuk V., Dujsebayeva T., Khromov V. 2000. Distribution and population density of the sand lizard *Lacerta agilis* and steppe-runner *Eremias arguta* within Semipalatinsk Nuclear Experimental Range (Eastern Kazakhstan). *Abstract of 4th Asian Herpetological Conference*. Chengdu, China. P. 54.

References

- Ananjeva N.B., Borkin L.Ja., Darevskij I.S., Orlov N.L. 1998. *Amphibians and Reptiles. Encyclopedia of Nature in Russia*. Moscow: ABF. 576 p. [In Russian]
- Bakiev A.G., Velmovski R.A., Gorelov O.G., Kalmykova M.A., Khramova M.A. 2016. Multi-colored lizard in Buzuluk Forest. *Samara Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 25(3): 152–154. [In Russian]
- Brushko Z.K. 1995. *Lizards of Desert Region of Kazakhstan*. Konzhyk, Almaty. 228 p. [In Russian]
- Krymov N.G. 2017. On possible estivation of *Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771) and *Eremias arguta* (Pallas, 1773) in the Altay region. *Current Studies in Herpetology*, 17(1/2): 66–70. [In Russian]
- Khromov V.A., Sejsebaev A.T. 1997. About the vertebrate fauna of the Balapan region. In: *Proceedings of the International Conference «Radiation Safety and Socio-Environmental Problems of Kazakhstan»*. Almaty – Karaganda. P. 133–138. [In Russian]
- Chirikova M., Korneychuk V., Dujsebayeva T., Khromov V. 2000. Distribution and population density of the sand lizard *Lacerta agilis* and steppe-runner *Eremias arguta* within Semipalatinsk Nuclear Experimental Range (Eastern Kazakhstan). *Abstract of 4th Asian Herpetological Conference*. Chengdu, China. P. 54.
- Tertyshnikov M.F. 1993. Stations, abundance and biomass. In: *Multicolored foot-and-mouth disease*. Kiev: Naukova Dumka. P. 114–119. [In Russian].

Семей таспа қарағайлы орманының өртенген жерінен табылған түрлі түсті кесірт (*Eremias arguta*) жайлы

В.А. Хромов

“Шәкәрім атындағы университет” КеАҚ, Глинка к-сі, 20а, Семей, Қазақстан, 071400;
Khromov-victor1955@yandex.kz

Тұжырым. 2013 жылғы қыркүйекте “Семей Орманы” мемлекеттік орман табиғи резерватының (Шығыс Қазақстан) аумағында түрлі түсті кесірттің (*Eremias arguta*) жартылай ересек дарасы кездесті. Бұл Семей қарағайлы орманының құмды биотопындағы бүгінгі күнге дейін белгілі жалғыз түр.

Кілт сөздер: *Eremias arguta*, биотоптар, Қазақстан

**On the occurrence of the Racerunner (*Eremias arguta*) in scorched places
within the Semipalatinsk belt pine forests**

V.A. Khromov

NAS «Shakarim University», Glinki Str., 20a, Semei 071400, Kazakhstan; Khromov-victor1955@yandex.kz

Abstract. A semi-adult *Eremias arguta* was discovered in September 2013 at one site within the «Semey Ormany» State Forest Nature Reserve. This is the only known record of this species in the sandy biotope of the Semipalatinsk pine forest.

Keywords: *Eremias arguta*, habitats, Kazakhstan

О факте бифуркации хвоста у желтопузика (*Pseudopus apodus*) в Южном Казахстане

М. А. Чирикова

Институт зоологии МОН РК, пр. Аль-Фараби, 93, Алматы, Казахстан, 050060;

marina.chirikova@zool.kz

Аннотация. Рассмотрено 66 особей желтопузика (*Pseudopus apodus*) из 10 пунктов из разных частей ареала. У одного экземпляра из Южного Казахстана обнаружен дополнительный отросток на травмированном конце хвоста длиной 7,0 мм. Факт бифуркации хвоста желтопузика при травмировании сообщается впервые.

Ключевые слова: желтопузик, регенерация, каудальная бифуркация, Казахстан

Автотомия хвоста – защитный механизм, известный у большинства систематических групп ящериц и некоторых змей (Arnold, 1984; Gordeev et al., 2020). После автотомии, как правило, происходит регенерация утраченной части хвоста. Все представители рода *Anguis* и большинство видов рода *Ophisaurus* способны к автотомии, однако восстановленный хвост у них не достигает размеров неповрежденного (Bryant & Bellairs, 1967; Etheridge, 1967; Smith, 1990). При неполной каудальной автотомии могут возникать дополнительные отростки хвоста, приводящие к бифуркации регенерированного хвоста. Это явление известно для многих семейств ящериц (Ananjeva & Danov, 1991; Koleska, 2018), и у некоторых представителей Sauria регистрируется сравнительно часто (Гордеев [Gordeev] 2017; Кукушкин [Kukushkin] 2018), но в семействе Anguidae отмечено лишь в единичных случаях (Conzendey et al., 2013; Espasandin, 2017). Желтопузик (*Pseudopus apodus* (Pallas, 1775)) – один из немногих видов Anguidae, который не обладает способностью к автотомии (Etheridge, 1967; Obst, 1981). Вместе с тем, травмирование хвоста при нападении хищников у желтопузиков – явление довольно обычное, наблюдавшееся в различных популяциях у 14-70% особей (Rifal et al., 2005; Kukushkin & Dovgal, 2018; Glavaš et al., 2020). Длинный, постепенно утончающийся к концу хвост желтопузиков может получать повреждения на разных участках, но чаще всего в последней трети. В ряде случаев образуются короткие регенераты, длина которых, как правило, не превышает 20 мм (О.В. Кукушкин, личное сообщение).

В ходе изучения внешних морфологических признаков 33 особей желтопузиков (*Pseudopus apodus*) из Южного Казахстана (коллекция Института зоологии Республики Казахстана (IZ RK)) и 33 особей из других частей ареала (Таджикистан, Грузия, Армения, Болгария, Турция и Азербайджан) (коллекция Музея истории природы Дрездена (MTKD)) травмы хвоста были отмечены у 20-60% особей. У части особей травмированный кончик хвоста регенерировал. Регенерат хвоста, короткий, длиной не более 0,5-1,0 см. Чешуи на регенерировавшем конце хвоста отличаются менее правильным расположением и формой. В единственном случае было отмечено зарастание хвоста с образованием одной крупной, похожей на коготь чешуи (Азербайджан) (MTKD №16713).

Среди изученных нами особей у одного экземпляра с хребта Боролдай (Южный Казахстан, IZ RK 244/2713) был обнаружен дополнительный отросток на травмированном кончике хвоста. Этот отросток длиной 7,0 мм, начинаясь на 17 мм выше места отлома, располагался параллельно к хвосту (Рис. 1). Основание отростка было покрыто чешуями мелкого размера, а сам отросток покрыт 3-4 вытянутыми чешуями. Бифуркация, обнаруженная нами, возникла, видимо, после травмирования хвоста как в месте отлома, так и выше него.

Факт бифуркации хвоста желтопузика, в результате травмирования хвоста, указывается впервые. Известна единственная особь с раздвоением хвоста с территории Азербайджана (Uetz et al., 2020). Однако в указанном сообщении дополнительный отросток хвоста, скорее всего,

является врожденной аномалией развития. В целом, регенерация хвоста у *Pseudopus apodus*, явление бифуркации и его механизмы представляют собой значительный интерес и заслуживают пристального внимания и изучения.



Рис. 1. Бифуркация хвоста у желтопузика, Южный Казахстан: А – общий вид желтопузика; В – кончик хвоста с отростком.

Fig. 1. Tail bifurcation in the European Glass Lizard, *Pseudopus apodus*, Southern Kazakhstan: A – the lizard; B – tail top with outgrowth.

Благодарности. Благодарю О.В. Кукушкина за ценные консультации по заметке, д-ра Р. Эрнста и М. Ауэра за возможность работы с коллекциями Музея истории природы Дрездена, Зима Ю.А. за помощь в оформлении. Посещение коллекции Дрездена было проведено в ходе стажировки в рамках Инициативы по пустыням Центральной Азии, которая является частью международной инициативы по защите климата (IKI) (Central Asian Desert Initiative, which is part of the International Climate Protection Initiative (IKI)).

Приложение

Коллекция Музея истории природы Дрездена (МТКД): №№ 7530, 7532, 7574, 7575, 7636-7638, 8476, 8477, 9507-9509, 11073, 12117, 12164, 12166-12170, 16692, 16713, 3291, 3907, 9580, 11039, 15122, 18542, 25262-25264, 25696, 28576, 29299

Коллекция Института зоологии Республики Казахстана (IZ RK): №№ 244/2721, 2723, 2724, 2560, 2562-2564, 2567, 2568, 2710-2719, 2722; 302/3216, 3218, 3219

Литература

Кукушкин О.В. 2018. Об аномалиях регенерации и автотомии хвоста у крымского геккона, *Mediodactylus danilewskii* (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). *Современная герпетология*, 18 (3/4): 180-187. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-180-187>

Гордеев Д. А. 2017. Случаи неполной автотомии и нарушения регенерации хвоста разноцветной

ящурки (*Eremias arguta* (Pallas, 1773)) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) в Волгоградской области. *Современная герпетология*. Т. 17, вып. 1/2. С. 3–9. . <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2017-17-1-2-3-9> [In Russian]

Ananjeva N.B., Danov R.A. 1991. A rare case of bifurcated caudal regeneration in the Caucasian agama, *Stellio caucasicus*. *Amphibia-Reptilia*, 12: 343–356.

Arnold E.N. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History*, 18: 127–169.

Bryant S.V., Bellairs A.d'A. 1967. Tail regeneration in the lizards *Anguis fragilis* and *Lacerta dugesii*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 46 (310): 297–305.

Conzendey P., Campos S.P.S., Lanna F.M., De Amorim J.D.C.G., De Sousa B.M. 2013. *Ophiodes striatus* (Striped Worm Lizard). Bifurcated tail. *Herpetological Review*, 44: 145–146.

Espasandin I. 2017. Cola bifida en *Anguis fragilis* (Linnaeus, 1758). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 28 (2): 11–12.

Etheridge R. 1967. Lizard Caudal Vertebrae. *Copeia*, 4: 699–721.

Glavaš O.J., Počanić P., Lovrić V., Derežanin L., Tadić Z., Lisičić D. 2020. Morphological and ecological divergence in two populations of European glass lizard, *Pseudopus apodus* (Squamata: Anguinae). *Zoological Research*, 41 (2): 172–181. <https://doi.org/10.24272/j.issn.2095-8137.2020.025>

Gordeev D.A., Ananjeva N.B., Korost D.V. 2020. Autotomy and Regeneration in Squamate Reptiles (Squamata, Reptilia): Defensive Behavior Strategies and Morphological Characteristics (Using Computer Microtomography Methods). *Biology Bulletin*, 47 (4): 389–398. <https://doi.org/10.1134/S1062359020040068>

Koleska D. 2018. First record of tail bifurcation in *Asaccus gallagheri* from the United Arab Emirates. *Herpetology Notes*, 11: 115–116.

Kukushkin O.V., Dovgal I.V. 2018. Sexual dimorphism in *Pseudopus apodus* (Reptilia: Sauria: Anguinae) from the Steppe Crimea. *Ecologica Montenegrina*, 19: 1–21.

Obst F. J. 1981. *Ophisaurus apodus* (Pallas, 1775) – Scheltopusik, Panzerschleiche. In: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 1. Echsen (Sauria) (Gekkonidae, Agamidae, Chamaeleonidae, Anguinae, Amphisbaenidae, Scincidae, Lacertidae)*. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft. P. 259–274.

Rifai L., Abu Baker M., Al Shafei D., Disi A., Mahasneh A., Amr Z. 2005. *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775) from Jordan, with notes on its ecology (Squamata: Sauria: Anguinae). *Herpetozoa*, 18 (3/4): 133–140.

Smith N. D. 1990. The ecology of the slow-worm (*Anguis fragilis* L.) in Southern England. A Thesis submitted to the Degree of Master of Philosophy. Department of Biology, University of Southampton. 229 p.

Uetz P., Freed P., Hošek J. (eds.). 2020. *The Reptile Database*. <http://www.reptile-database.org>, accessed [10.03.2021]

References

Ananjeva N.B., Danov R.A. 1991. A rare case of bifurcated caudal regeneration in the Caucasian agama, *Stellio caucasicus*. *Amphibia-Reptilia*, 12: 343–356.

Arnold E.N. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History*, 18: 127–169.

Bryant S.V., Bellairs A.d'A. 1967. Tail regeneration in the lizards *Anguis fragilis* and *Lacerta dugesii*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 46 (310): 297–305.

Conzendey P., Campos S.P.S., Lanna F.M., De Amorim J.D.C.G., De Sousa B.M. 2013. *Ophiodes striatus* (Striped Worm Lizard). Bifurcated tail. *Herpetological Review*, 44: 145–146.

Espasandin I. 2017. Cola bifida en *Anguis fragilis* (Linnaeus, 1758). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 28 (2): 11–12.

Etheridge R. 1967. Lizard Caudal Vertebrae. *Copeia*, 4: 699–721.

Glavaš O.J., Počanić P., Lovrić V., Derežanin L., Tadić Z., Lisičić D. 2020. Morphological and ecological divergence in two populations of European glass lizard, *Pseudopus apodus* (Squamata: Anguinae). *Zoological Research*, 41 (2): 172–181. <https://doi.org/10.24272/j.issn.2095-8137.2020.025>

- Gordeev D.A. 2017. Cases of incomplete autotomy and tail regeneration abnormality of the steppe-runner (*Eremias arguta* (Pallas, 1773)) and sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) in the Volgograd region. *Current Studies in Herpetology*, 17 (1/2): 3–9. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2017-17-1-2-3-9> [In Russian]
- Gordeev D.A., Ananjeva N.B., Korost D.V. 2020. Autotomy and Regeneration in Squamate Reptiles (Squamata, Reptilia): Defensive Behavior Strategies and Morphological Characteristics (Using Computer Microtomography Methods). *Biology Bulletin*, 47 (4): 389–398. <https://doi.org/10.1134/S1062359020040068>
- Koleska D. 2018. First record of tail bifurcation in *Asaccus gallagheri* from the United Arabian Emirates. *Herpetology Notes*, 11: 115–116.
- Kukushkin O.V. 2018. On anomalies of the caudal regeneration and autotomy in *Mediodactylus danilewskii* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). *Current Studies in Herpetology*, 18 (3/4): 180–187. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-180-187> [In Russian]
- Kukushkin O.V., Dovgal I.V. 2018. Sexual dimorphism in *Pseudopus apodus* (Reptilia: Sauria: Anguidae) from the Steppe Crimea. *Ecologica Montenegrina*, 19: 1–21.
- Obst F. J. 1981. *Ophisaurus apodus* (Pallas, 1775) – Scheltopusik, Panzerschleiche. In: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 1. Echsen (Sauria) (Gekkonidae, Agamidae, Chamaeleonidae, Anguidae, Amphisbaenidae, Scincidae, Lacertidae)*. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft. P. 259–274.
- Rifai L., Abu Baker M., Al Shafei D., Disi A., Mahasneh A., Amr Z. 2005. *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775) from Jordan, with notes on its ecology (Squamata: Sauria: Anguidae). *Herpetozoa*, 18 (3/4): 133–140.
- Smith N. D. 1990. The ecology of the slow-worm (*Anguis fragilis* L.) in Southern England. *A Thesis submitted to the Degree of Master of Philosophy*. Department of Biology, University of Southampton. 229 p.
- Uetz P., Freed P., Hošek J. (eds.). 2020. *The Reptile Database*. <http://www.reptile-database.org>, accessed [10.03.2021]

Оңтүстік Қазақстандағы сарыбауыр кесіртке (*Pseudopus apodus*) құйрығының бифуркация фактісі туралы

М. А. Чирикова

Қазақстан Республикасының зоология институты, 050060, Алматы қ., Әл-Фараби даңғылы 93, Қазақстан;
marina.chirikova@zool.kz

Тұжырым. Таралу аймағының әртүрлі бөліктерінен 10 кездесу мекенінен тұратын сарыбауыр кесірткенің (*Pseudopus apodus*) 66 дарасы қаралды. Оңтүстік Қазақстанның бір данасында, ұзындығы 7,0 мм болатын құйрығының жарақаттанған ұшында қосымша өскін табылды. Жарақат алған кезде сарыбауыр кесірткенің құйрығының бифуркациясы жайлы факт алғаш рет хабарланады.

Кілт сөздер: сарыбауыр кесіртке, регенерация, каудальды бифуркация, Қазақстан

Tail bifurcation in the European Glass Lizard (*Pseudopus apodus*) in South Kazakhstan

M. A. Chirikova

Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences, Al-Farabi Ave., 93, Almaty, 050060, Kazakhstan;
marina.chirikova@zool.kz

Abstract. We examined 66 individuals of the European Legless Lizard (*Pseudopus apodus*) from ten sites across this species range. One specimen from South Kazakhstan possessed an additional 7.0 mm long process at the injured end of the tail. Bifurcation in the tail of the European Legless Lizard because of injury is reported for the first time.

Key words: European Legless Lizard, regeneration, caudal bifurcation, Kazakhstan

Учет численности такырной круглоголовки *Phrynocephalus helioscopus cameranoi* в Государственном национальном природном парке «Алтын-Эмель»

В. Ф. Шакула, Г. В. Шакула*

ОО «Wild Nature», с. Жабаглы, Казахстан; georgiy.shakula@mail.ru

*Автор-корреспондент

Аннотация. Такырная круглоголовка *Phrynocephalus helioscopus cameranoi* является доминирующим видом рептилий в глинисто-щебнистой полупустыне Государственного национального природного парка «Алтын-Эмель», где численность ее колеблется от 6.7 до 43.3 особей на гектар, что является средним показателем по сравнению с другими регионами Средней Азии.

Ключевые слова: *Phrynocephalus helioscopus*, учеты численности, Центральная Азия

Государственный национальный природный парк «Алтын-Эмель» (далее национальный парк или парк) расположен на юго-востоке Казахстана. Территория парка представляет собой полупустынную равнину, ограниченную на севере и северо-востоке отрогами Жонгарского Алатау, а на юге – поймой реки Иле и побережьем Капчагайского водохранилища. В зоогеографическом плане территория национального парка относится к Южно-Прибалхашскому зоогеографическому участку (Афанасьев [Afanas'ev] 1960). Климат территории резко-континентальный, с большими колебаниями сезонных и суточных температур, малым количеством осадков, малоснежной зимой и засушливым летом (Ахметов, Байтанаев [Akhmetov & Baitanaev] 2006). В национальном парке обитает 16 видов ящериц, в том числе 4 вида круглоголовок (Дуйсебаева и др. [Dujsebajeva et al.] 2006; Чирикова [Chirikova] 2016). Ревизия комплекса такырных круглоголовок *Phrynocephalus helioscopus* показала, что долину реки Или, включая пустынную территорию парка, населяет подвид *Ph. helioscopus cameranoi* (Соловьева и др. [Solovyeva et al.] 2011, 2012). Вид живет на такырах, галечниках, по окраине пухлых солончаков, иногда заходит в тугаи, отдавая предпочтение глинистым и щебнистым участкам твердых почв (Брушко [Brushko] 1995; Ахметов, Байтанаев [Ahmetov & Baitanaev] 2006; Чирикова, Казенас [Chirikova & Kazenas] 2015).

Для оценки численности такырной круглоголовки применялась стандартная методика учета пресмыкающихся (Андрушко [Andrushko] 1936; Новиков [Novikov] 1949; Динесман, Калецкая [Dinesman & Kaletskaya] 1952). Учет проводился путем медленного прохода и внимательного осмотра местности в ограниченной полосе учета шириной в 3 м (1.5 м в одну сторону от пути следования и 1.5 м – в другую) на маршрутных трансектах протяженностью от 1 до 6 км. Весенний учет такырной круглоголовки был проведен 6 апреля 2013 г. между поселком Басши и кордоном Шыган. Учет проводился дважды за день, на параллельных маршрутах, на расстоянии 500 м друг от друга, утром – с 9:20 до 11:00 и днем – с 14:30 до 16:00 при ясной безоблачной погоде со слабым южным ветром и при температуре воздуха +21°C. Длина каждого из двух маршрутов составляла 6 км. Второй весенний учет был проведен 16 апреля 2013 г. между горами Актау и Катутау при солнечной безветренной погоде и температуре воздуха +20°C. Длина этого учетного маршрута составила 4 км. Летний учет был организован 4 июня 2013 г. на 2 маршрутах южнее кордона Матай с 9:00 до 9:20 и с 11:30 до 11:45 при безоблачной и безветренной погоде и при температуре воздуха +24°C. Длина каждого из этих двух летних маршрутов составляла 1 км. Районы проведения учетных работ представляли собой участки каменисто-глинистой полупустыни с разреженной растительностью при проективном покрытии 10–20, редко до 30%. Результаты учетов представлены в таблице 1.

Таблица 1. Данные учетов такырной круглоголовки, *Phrynocephalus helioscopus cameranoi* в национальном парке «Алтын-Эмель» в 2013 г.

Table 1. Data of estimating numbers of the Sunwatcher Toadhead Agama, *Phrynocephalus helioscopus cameranoi* in the National Park "Altyn-Emel" in 2013.

Дата	Время	Место	Длина маршрута, км	Площадь учетной полосы, га	Встречено особей	Плотность, ос./га
06.04	09:20 – 11:00	Между п. Басши и кордоном Шыган	6	1.8	3	1.7
	14:30 – 16:00		6	1.8	12	6.7
16.04	12:00 – 14:00	Между Актау и Катутау	4	1.2	6	5.0
04.06	09:00 – 09:20	Южнее кордона Матай	1	0.3	7	23.3
	11:30 – 11:45		1	0.3	13	43.3
Всего/средняя плотность			18	5.4	41	7.6

На двух учетных маршрутах отмечен лишь один вид ящериц – такырная круглоголовка *Ph. h. cameranoi* (Рис. 1), но на маршруте между горами Актау и Катутау была встречена 1 особь степной агамы *Trapelus sanguinolentus* (Дуйсебаева и др. [Dujsebayeva et al.] 2018) и 2 неопределенные ящурки *Eremias* sp.



Рис. 1. Такырная круглоголовка *Phrynocephalus helioscopus cameranoi*. Национальный парк «Алтын-Эмель», южнее кордона Матай. 4 июня 2013 г. Фото В.Ф. Шакула.

Fig. 1. Sunwatcher Toadhead Agama, *Phrynocephalus helioscopus cameranoi*. National Park "Altyn-Emel", south of the Matai Station. June 4th, 2013. Photo by V.F. Shakula.

Плотность такырной круглоголовки в Алтын-Эмеле лежит в средних пределах, отмеченных для этого вида, и является оптимальной для данного типа ландшафта и почвенной структуры. Данные учетов в дневное время следует считать более репрезентативным, т.к. активность ящериц в утренние часы понижена (Брушко [Brushko] 1995; Чирикова, Казенас [Chirikova & Kazenas] 2015). Сравнительный материал из других регионов Средней Азии приведен в таблице 2.

Таблица 2. Показатели плотности такырной круглоголовки *Phrynoscephalus helioscopus cameranoi* в различных регионах Средней Азии.
Table 2. Indicators of the density of the Sunwatcher Toadhead Agama, *Phrynoscephalus helioscopus cameranoi* in the different regions of Central Asia.

Район исследования	Местообитание	Плотность, ос./га	Источник информации
Северное Приаралье	Глинисто-мелкощебнистые прибрежные равнины	2.6–11.6	Динесман, Калецкая [Dinesman & Kaletskaaya] 1952
Северо-Западное Приаралье	Плакорные равнины	1.6	Лобачев и др. [Lobachev et al.] 1973
Побережье Аральского моря	Понижения с полынно-биюргуновой ассоциацией	2.0–26.7	Брушко [Brushko] 1995
О. Барсакельмес, Аральское море	Щебнистая суглинисто-супесчаная равнина	82–170	Динесман [Dinesman] 1953
Плато Дарьялык	Супесчаная равнина	0.4–2.1	Бондаренко [Bondarenko] 2007
В 10 км к северу от п. Джусалы	Супесчаная равнина	0.2	
Северные Кызылкумы	Супесчаная равнина	2.7	
Присырдарьинские Кызылкумы	Супесчаная равнина	6.1	
Узбекистан	Каменистая пустыня	0.53	Банников и др. [Bannikov et al.] 1977
	Ковыльная степь	0.35	
Пашхурдская котловина, Узбекистан	Глинистые местообитания	2.6	Макеев [Makeev] 1979
Северные подножья хребта Нуратау	Глинистые такыры с разреженной растительностью	1.5–2.0	Банников и др. [Bannikov et al.] 1977
Пустыня Кызылкум, Узбекистан	Глинистые такыры	82.7	
Юго-Вост. Кызылкумы, окр. скважины Баймахан		5.4–12.1	
Восточные Кызылкумы, колодец Дауранбек		3.3	
Восточные Кызылкумы, колодец Жаугашты	Ровный суглинистый и супесчаный субстрат с полынью, ферулой, тюльпанами и маками	2.9	
Восточные Кызылкумы, колодец Тюлюберген	и понижения между островами песков, проселочные дороги и тропы. Проективное покрытие 25–30%	7.6	
Восточные Кызылкумы, мечеть Карасан		16.6	Брушко [Brushko] 1995
Восточные Кызылкумы, свх. Жусалы		6.0	
Моюнкумы, окр. с. Новотроицкое	Глинистые понижения между грядовых барханов	2.5	
Зайсанская котловина, у с. Приозерное	Прибрежные галечниковые равнины	4.0	
Район хр. Жельтау, Северо-Восточный Прикаспий	Предгорная равнина	20–45	
Плато Устюрт, район сел Акжигит и Кыр-Кыз	Глинистые чинки	1.3–9.5	Бондаренко, Антонова [Bondarenko, Antonova] 1977
Малый Балхан, Туркмения	Невысокие горы	13.5–22.5	Шаммаков [Shammakov] 1981
Алтын-Эмель, между п. Басши и кордоном Шыган		6.7	
Алтын-Эмель, между Актау и Катутау	Каменисто-глинистая полупустыня	5.0	Данные авторов, 2013
Алтын-Эмель, южнее кордона Матай		43.3	

Такырная круглоголовка является обычным видом в национальном парке «Алтын-Эмель» и доминирует среди ящериц в каменисто-глинистой полупустыне с разреженной растительностью. Состояние вида на охраняемой территории парка опасений не вызывает.

Литература

- Андрушко А.М. 1936. Методика и техника количественного учета пресмыкающихся. *Вопросы экологии и биоценологии*, 3: 158–167.
- Афанасьев А.В. 1960. *Зоогеография Казахстана*. Алма-Ата: Изд. АН КазССР. 261 с.
- Ахметов Х.А., Байтанаев О.А. 2006. *Биологическое разнообразие национального парка Алтын-Эмель*. Алматы: РИЦ Азия. 156 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.
- Бондаренко Д.А. 2007. Характеристика населения пресмыкающихся космодрома «Байконур» (Казахстан) и прилегающих к нему пустынных территорий. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое*, 112(2): 67–71.
- Бондаренко Д.А., Антонова Г.С. 1977. Ландшафтное распределение рептилий на плато Устюрт. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции*. Ленинград: Наука. С. 41–42.
- Брушко З.К. 1995. *Ящерицы пустынь Казахстана*. Алматы: Конжык. 231 с.
- Динесман Л.Г. 1953. Амфибии и рептилии юго-востока Тургайской столовой страны и Северного Приаралья. *Труды Института географии АН СССР*, 54: 384–422.
- Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий. В кн.: *Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных*. М.: Изд-во АН СССР. С. 329–341.
- Дуйсебаева Т.Н., Барабанов А.В., Ананьева Н.Б. 2018. Ящерицы фауны Казахстана: этапы изучения и актуальная таксономия. В кн.: *Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А.К. Рустамова*. СПб-М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 78–87.
- Дуйсебаева Т.Н., Чирикова М.А., Брушко З.К. 2006. Герпетофауна национального парка Алтын-Эмель: история изучения и перспективы дальнейших исследований. В кн.: *Труды государственного национального природного парка Алтын-Эмель. Вып. 1*. Алматы. С. 49–53.
- 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*. Ленинград: Наука. С. 116–118.
- Макеев В.М. 1979. Численность и биомасса рептилий в Юго-Восточных Каракумах. *Зоологический журнал*, 58(1): 133–136.
- Новиков Г.А. 1949. *Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных*. М.: Советская Наука. 602 с.
- Соловьева Е.Н., Дунаев Е.А., Поярков Н.А. 2012. Подвидовая систематика комплекса такырной круглоголовки (*Phrynoscephalus helioscopus* (Pallas 1771)) (Squamata, Agamidae). *Зоологический журнал*, 91(1): 1377–1396.
- Соловьева Е.Н., Поярков Н.А., Дунаев Е.А., Дуйсебаева Т.Н., Банникова А.А. 2011. Молекулярная дифференциация и систематика надвидового комплекса такырной круглоголовки *Phrynoscephalus superspecies helioscopus* (Pallas, 1771) (Reptilia: Agamidae). *Генетика*, 47(7): 952–967.
- Чирикова М.А. 2016. Фаунистический обзор земноводных и пресмыкающихся Государственного национального природного парка «Алтын-Эмель». В кн.: *Труды государственного национального природного парка «Алтын-Эмель». Вып. 2*. Алматы: ГЭФ/ПРООН. С. 171–182.
- Чирикова М.А., Казенас В.Л. 2015. *Амфибии и рептилии. Серия «Животные Казахстана в фотографиях»*. Алматы: Нур-принт. 135 с.
- Шаммаков С. 1981. *Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана*. Ашхабад: Илим. 311 с.

References

- Andrushko A.M. 1936. Methods and techniques for quantitative census of reptiles. *Problems of Ecology and Biocenology*, 3: 158–167. [In Russian].
- Afanas'ev A.V. 1960. *Zoogeography of Kazakhstan*. Alma-Ata: Akad. Nauk Kazakhskoy SSR. 261 p. [In Russian].
- Ahmetov H.A., Baitanaev O.A. 2006. *Biological Diversity of the Altyn-Emel National Park*. Almaty: RIC Aziya. 156 p. [In Russian].
- Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K., Shcherbak N.N. 1977. *Guide to Amphibians and Reptiles of the Fauna of the USSR*. M.: Prosveshchenie. 415 p. [In Russian].
- Bondarenko D.A. 2007. Characteristics of the reptiles of the 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., Antonova G.S. 1977. Landscape distribution of reptiles on the Ustyurt plateau. In: *Problems of Herpetology. Abstracts of the 4th All-Union Herpetological Conference*. Leningrad: Nauka. P. 41–42. [In Russian].
- Brushko Z.K. 1995. *Lizards of Desert Regions of Kazakhstan*. Almaty: Konzhyk. 231 p. [In Russian].
- Dinesman L.G. 1953. Amphibians and reptiles of the southeast of the Turgai mountain area and of the northern Aral Sea area. *Proceedings of Geography Institute of the USSR Academy of Sciences*, 54: 384–422. [In Russian].
- Dinesman L.G., Kaletskaya M.L. 1952. Methods for quantifying amphibians and reptiles. In: *Methods for Accounting for the Number and Geographical Distribution of Terrestrial Vertebrates*. Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences. P. 329–341. [In Russian].
- Dujsebayaeva T.N., Barabanov A.V., Ananjeva N.B. 2018. Lizards of the Kazakhstan: stages of study and actual taxonomy. In: *Herpetological and Ornithological Research: Current Aspects. Dedicated to the 100th Anniversary of A.K. Rustamov (1917–2005)*. Saint Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press. P. 78–87. [In Russian].
- Dujsebayaeva T.N., Chirikova M.A., Brushko Z.K. 2006. Herpetofauna of Altyn-Emel National Park: history of study and prospects for further research. In: *Proceedings of «Altyn-Emel» State National Nature Park. Issue 1*. Almaty. P. 49–53. [In Russian].
- Lobachev V.S., Chugunov YU.D., Chukanina I.N. 1973. Features of the herpetofauna of the Northern Aral Sea region. In: *Problems of Herpetology. Abstracts of the 3d All-Union Herpetological Conference*. Leningrad: Nauka. P. 116–118. [In Russian].
- Makeev V.M. 1979. Abundance and biomass of reptiles in the Southeastern Karakum Desert. *Zoologicheskij Zhurnal*, 58(1): 133–136. [In Russian].
- Novikov G.A. 1949. *Field Studies of the Ecology of Terrestrial Vertebrates*. Moscow: Sovetskaya Nauka. 602 p. [In Russian].
- Solovyeva E.N., Dunayev E.A., Poyarkov N.A. 2012. Interspecific taxonomy of Sunwatcher Toadhead Agama species complex (*Phrynocephalus helioscopus*, Squamata). *Zoologicheskij Zhurnal*, 91(11): 1377–1396. [In Russian].
- Solovyeva E.N., Poyarkov N.A., Dunaev E.A., Duysebayaeva T.N., Bannikova A.A. 2011. Molecular differentiation and taxonomy of the Sunwatcher Toadheaded Agama species complex *Phrynocephalus superspecies helioscopus* (Pallas, 1771) (Reptilia: Agamidae). *Russian Journal of Genetics*, 47(7): 842–856. [In Russian].
- Chirikova M.A. 2016. Faunistic overview of amphibians and reptiles of the Altyn-Emel National Park. In: *Proceedings of «Altyn-Emel» State National Nature Park. Issue 2*. Almaty: GEF/UNDP. P. 171–182. [In Russian].
- Chirikova M.A., Kazenas V.L. 2015. *Amphibians and Reptiles*. Almaty: Nur-Print. 135 p. [In Russian].
- Shammakov S. 1981. *Reptiles of Lowland Turkmenistan*. Ashkhabad: Ilim. 311 p. [In Russian].

**«Алтынемел» мемлекеттік ұлттық табиғи паркіндегі тақыр батбатының
Phrynocephalus helioscopus cameranoi (Reptilia, Agamidae) санын есепке алу**

В. Ф. Шакула, Г. В. Шакула*

“Wild Nature” ҚБ, Жабғалы ауылы, Қазақстан; georgiy.shakula@mail.ru

* Тілші-Автор

Тұжырым. Тақыр батбаты *Phrynocephalus helioscopus cameranoi* - Алтынемел мемлекеттік ұлттық табиғи паркінің сазды-қиыршық шөлейтіндегі бауырымен жорғалаушылардың басым түрі, онда олардың саны әр гектарға 6.7-ден 43.3 дараға дейін, бұл Орта Азияның басқа аймақтарымен салыстырғанда орташа көрсеткіш.

Кілт сөздер: *Phrynocephalus helioscopus*, сандарды есепке алу, Орталық Азия

Estimating the numbers of the Sunwatcher Toadhead Agama, *Phrynocephalus helioscopus cameranoi* in the “Altyn-Emel” National Park

V. F. Shakula, G. V. Shakula*

ОО «Wild Nature», Zhabagly Village, Kazakhstan; georgiy.shakula@mail.ru

* Corresponding author

Abstract. The Takyr Toad Agama *Phrynocephalus helioscopus cameranoi* is the dominant reptile species in the clay-rubble semi-desert of the Altyn-Emel National Park. The numbers of this species ranges from between 6.7 to 43.3 individuals per hectare, an average figure compared to other regions of Central Asia.

Keywords: *Phrynocephalus helioscopus*, estimating numbers, Central Asia

Список научных трудов Зои Карповны Брушко

Брушко (Козлова) З.К. 1956. К биологии туркестанской крысы. В кн.: *Сборник студенческих работ САГУ*. Вып. 2. Ташкент. С. 46–50.

1960 – 1969

Брушко З.К. 1966. К вопросу о влиянии яда кобры на организм животных. *Материалы II научной конференции молодых ученых*. Ташкент. С. 20–22.

Брушко З.К. 1968. О размножении песчаной эфы в природе и неволе. *Узбекский биологический журнал*, 3: 55–59.

Брушко З.К. 1968. Случай гермафродитизма у узорчатого полоза. В кн.: *Герпетология Средней Азии*. Ташкент: Фан. С. 43–45.

Землянова Н.А., **Брушко З.К.** 1968. Материалы по размножению некоторых видов семейства Агамовых. В кн.: *Герпетология Средней Азии*. Ташкент: Фан. С. 33–43.

Фаязова С.Р., **Брушко З.К.**, Маликов З.М. 1968. Гистологическое и гистохимическое изменение некоторых внутренних органов мышей при интоксикации ядом эфы. В кн.: *Герпетология Средней Азии*. Ташкент: Фан. С. 98–105.

Брушко З.К. 1969. Некоторые цитохимические реакции в семенниках гюрзы, степной гадюки и песчаной эфы в природе и неволе. *Узбекский биологический журнал*, 4.

Брушко З.К., Керумов З.Н. 1969. Токсикологическая и морфологическая характеристика яда среднеазиатской кобры на организм подопытных животных. *Медицинский журнал Узбекистана*, 5: 10–12.

1970 – 1979

Брушко З.К. 1970. Содержание витамина А в печени ядовитых змей. *Материалы Среднеазиатской конференции «Ядовитые животные и их яды»*. Ташкент. С. 146–155.

Брушко З.К. 1970. Строение и функционирование половых желез ядовитых змей семейства гадюк (Viperidae). *Автореф. дисс. на соискание степени канд. биол. наук*. Ташкент: Фан. 22 с.

Брушко З.К. 1970. Сезонные изменения морфологических показателей ядовитых змей. *Экология*, 4: 101–104.

Брушко З.К., Фомина М.И. 1970. Размножение степной гадюки. *Материалы Среднеазиатской конференции «Ядовитые животные и их яды»*. Ташкент. С. 137–145.

Землянова Н.А., **Брушко З.К.** 1972. О причинах гибели песчаной эфы и степной гадюки в неволе. *Узбекский биологический журнал*, 1: 45–47.

Брушко З.К. 1975. Образование сперматофоров у длиннопалого рака. *Известия Академии наук КазССР*, 2: 31–38.

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

Брушко З.К. 1977. Численность и перемещения среднеазиатской черепахи в Казахстане. В кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы четвертой всесоюзной герпетологической конференции*. Л.: Наука. С. 47–48.

Брушко З.К. 1977. Половой цикл самцов длиннопалого рака в Топарском и Карагандинском водохранилищах (Центральный Казахстан). *Гидробиологический журнал (Киев)*, 13(2): 77–83.

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.

Кубыкин Р.А., **Брушко З.К.** 1977. Линька степной агамы, *Agama sanguinolenta* (Pall.), в Южном Прибалхашье. *Труды Зоологического института Академии наук СССР*, 74: 69–72.

- Брушко З.К.** 1978. Изменение веса пищеварительной железы длиннопалого рака. В кн.: *Экология гидробионтов водоёмов Казахстана*. Деп. в ВИНТИ, II. V, №1573-78. С. 94–101.
- Брушко З.К.** 1978. Серый варан. В кн.: *Красная книга Казахской ССР. Часть 1. Позвоночные животные*. Алма-Ата: Кайнар. С. 170–172.
- Брушко З.К.** 1978. Желтопузик. В кн.: *Красная книга Казахской ССР. Часть 1. Позвоночные животные*. Алма-Ата: Кайнар. С. 172–173.
- Брушко З.К.** 1978. Желтобрюхий полоз. В кн.: *Красная книга Казахской ССР. Часть 1. Позвоночные животные*. Алма-Ата: Кайнар. С. 173–174.
- Брушко З.К.** 1978. Краснополосый полоз. В кн.: *Красная книга Казахской ССР. Часть 1. Позвоночные животные*. Алма-Ата: Кайнар. С. 174–175.
- Брушко З.К.** 1978. Гюрза. В кн.: *Красная книга Казахской ССР. Часть 1. Позвоночные животные*. Алма-Ата: Кайнар. С. 177–179.
- Брушко З.К.** 1978. Размножение среднеазиатской черепахи в Алма-Атинской области. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 2: 16–22.
- Брушко З.К.** 1978. Среднеазиатская черепаха в пище грачей. В кн.: *Биология птиц в Казахстане*. Алма-Ата: Наука. С. 164.
- Брушко З.К.** 1979. Возрастной состав популяции и продолжительность жизни ушастой круглоголовки в песках среднего течения р. Или. *Экология*, 1: 104–107.
- Брушко З.К.** 1979. Активность и убежища ушастой круглоголовки в песках среднего течения р. Или. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 2: 35–40.

1980 – 1989

- Брушко З.К.** 1980. Территориальное распределение ушастой круглоголовки в условиях изолированного бархана. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 5: 21–24.
- Брушко З.К.** 1980. Материалы по росту ушастой круглоголовки в песках среднего течения р. Или. *Экология*, 5: 103–105.
- Брушко З.К.,** Кубыкин Р.А. 1980. Изменчивость роговых щитков панциря у среднеазиатской черепахи (*Testudo horsfieldi*) в Казахстане. *Зоологический журнал*, 59(6): 870–874.
- Брушко З.К.** 1981. Репродуктивный цикл самцов среднеазиатской черепахи (*Testudo horsfieldi*) в Казахстане. *Зоологический журнал*, 60(3): 410–417.
- Брушко З.К.,** Кубыкин Р.А. 1981. Среднеазиатская черепаха и пути ее рационального использования в Казахстане. *Тезисы докладов I герпетологической конференции социалистических стран*. Будапешт. С. 55–61.
- Брушко З.К.,** Кубыкин Р.А. 1981. Численность среднеазиатской черепахи в некоторых районах Джамбулской области (Казахстан). В кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы пятой всесоюзной герпетологической конференции*. Л.: Наука. С. 24.
- Брушко З.К.,** Кубыкин Р.А. 1981. Численность среднеазиатской черепахи в некоторых районах Джамбульской области (Казахстан). В кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы пятой всесоюзной герпетологической конференции*. Л.: Наука. С. 24.
- Брушко З.К.,** Мазин В.Н. 1981. Новое местонахождение гибрида поперечнополосатого и краснополосого полозов в Казахстане. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 4: 28–30.
- Брушко З.К.** 1982. Влияние антропогенного фактора на герпетофауну песков. В кн.: *Животный мир Казахстана и проблемы его охраны*. Алма-Ата: Наука. С. 36–38.
- 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.
- Brushko Z.K.,** Kubykin R.A. 1982. Horsfield's tortoise (*Agryonemys horsfieldii* Gray, 1844) and the ways of its rational utilization in Kazakhstan. *Vertebrata Hungarica*, 21: 55–61.
- Брушко З.К.** 1983. Новые данные по распространению пресмыкающихся в Казахстане. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 2: 35–38.

- Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А. 1983. Размножение пестрой круглоголовки в долине верхнего течения р. Или. *Экология*, 4: 70–72.
- Брушко З.К.** 1984. Итоги исследования фауны и экологии пресмыкающихся в Казахстане. В кн.: *Животные Казахстана. Итоги и перспективы исследований*. Труды Института зоологии Академии наук Казахской ССР. Т. 41. Алма-Ата: Наука. С. 14–22.
- Брушко З.К.** 1985. Убежища желтопузика в горах Боралдай (Южный Казахстан). *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 1: 32–38.
- Брушко З.К.** 1985. О меченной быстрой ящурке. В кн.: *Сохраним диких животных*. Алма-Ата: Кайнар. С. 123–124.
- Брушко З.К.** 1985. Экология серого голопалого геккона (*Tenuidatylys russowi*) в Илийской долине, Южный Казахстан. *Зоологический журнал*, 64(5): 715–721.
- Ауэзова Г.А., **Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А. 1985. Наблюдение за питанием кровососущих мокрецов (*Diptera, Ceratorogonidae*) на ящерицах. В кн.: *Паразитические клещи и насекомые Казахстана*. Алма-Ата: Наука. С. 101–104.
- Ваккер В.Г., **Брушко З.К.**, Колбинцев В.Г. 1985. Паразитофауна желтопузика (*Ophisaurus arodus* Pall. 1771) в Казахстане. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 4: 35–39.
- Брушко З.К.** 1986. Современное распространение желтопузика в Казахстане. В кн.: *Редкие животные Казахстана*. Алма-Ата: Наука. С. 175–176.
- Брушко З.К.** 1986. Численность, размещение и структура популяции желтопузика в горах Боролдая (Южный Казахстан). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 91(3): 41–47.
- Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А. 1986. Особенности постэмбрионального роста степной агамы на северо-западном побережье Капчагайского водохранилища. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 1: 25–29.
- Брушко З.К.**, Вашетко Э.В., Черняховский М.Е. 1986. Биология озерной лягушки в Ферганской долине. В кн.: *Экология, охрана и акклиматизация позвоночных животных в Узбекистане*. Ташкент: Фан. С. 10–13.
- Колбинцев В.Г., **Брушко З.К.** 1986. К распространению краснополосого полоза в Казахстане. В кн.: *Редкие животные Казахстана*. Алма-Ата: Наука. С. 178–179.
- Нарбаева С.П., **Брушко З.К.** 1986. Содержание семиреченского лягушкозуба в неволе. В кн.: *Содержание и разведение диких животных*. Алма-Ата: Наука. С. 81–88.
- Нарбаева С.П., **Брушко З.К.** 1986. Численность, размещение и размерный состав популяции семиреченского лягушкозуба в истоках р. Борохудзир. В кн.: *Редкие животные Казахстана*. Алма-Ата: Наука. С. 181–186.
- Семенов Д.В., **Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А., Шенброт Г.И. 1987. Таксономическое положение и природоохранный статус пестрой круглоголовки (*Reptilia, Agamidae*) на территории СССР. *Зоологический журнал*, 66(1): 98–109.
- Брушко З.К.** 1988. Озерная и сибирская лягушки. В кн.: *Позвоночные Алма-Аты (фауна, размещение и охрана)*. Алма-Ата: Наука. С. 170–186.
- Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А. 1988. К биологии ящурки разноцветной восточной в Казахстане. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая*, 147(3): 31–35.
- Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А. 1988. Пресмыкающиеся. В кн.: *Позвоночные животные Алма-Аты (фауна, размещение и охрана)*. Алма-Ата: Наука. С. 165–170.
- Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А. 1988. *Каталог герпетологической коллекции зоологии АН КазССР*. Алма-Ата: Наука. 42 с.
- Брушко З.К.**, Нарбаева С.П. 1988. Размножение семиреченского лягушкозуба в долине р. Борохудзир (Юго-Восточный Казахстан). *Экология*, 2: 45–49.
- Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А., Нарбаева С.П. 1988. Современное распространение семиреченского лягушкозуба *Ranodon sibiricus* (Amphibia, Hynobiidae) в Джунгарском Алатау. *Зоологический журнал*, 47(11): 1753–1755.

Auezova G. **Brushko Z.K.**, Kubykin R.A. 1988. Feeding of biting midges (Leptoconopidae) on reptiles. *Proceedings of the XVIII International Congress of Entomology*. Vancouver, B.C., Canada. Vol. 1, № 48. P. 192.

Брушко З.К. 1989. Амфибии. В кн.: *Книга генетического фонда фауны Казахской ССР*. Алма-Ата: Наука. С. 29–31.

Брушко З.К. 1989. Пресмыкающиеся. В кн.: *Книга генетического фонда фауны Казахской ССР*. Алма-Ата: Наука. С. 32–43.

Брушко З.К. 1989. Итоги исследования фауны и экологии пресмыкающихся в Казахстане. В кн.: *Животные Казахстана. Итоги и перспективы исследований*. Алма-Ата: Наука. С. 14–24.

Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 1989. Современное распространение и численность сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boul., 1886) в Казахстане. *Материалы Всесоюзного совещания по проблеме кадастра и учета животного мира*. Ч. 31. Уфа: Башк. кн. изд-во. С. 263–265.

Брушко З.К., Нарбаева С.П. 1989. О состоянии популяций семиреченского лягушкозуба. В кн.: *Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов Седьмой Всесоюзной герпетологической конференции*. Киев: Наукова Думка. С. 89–90.

Bruschko Z.K., Hermann, H.-J., Nabrajeva, S.P., Utjeshov, V.K. 1989. Seltene Schwanzlurche der Sowjetunion. VII. Der Sibirische Froschzahnmolch, *Ranodon sibiricus*. *Elaphe*, 11(1): 7–11.

Кубыкин Р.А., **Брушко З.К.** 1989. Новые сведения по распространению пресмыкающихся в Казахстане. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 94(3): 32–36.

1990 – 1999

Брушко З.К. 1990. Влияние антропогенных факторов на пресмыкающихся и земноводных. В кн.: *Редкие животные пустынь*. Алма-Ата: Наука. С. 23–34.

Брушко З.К. 1990. Пресмыкающиеся и земноводные. В кн.: *Редкие животные пустынь*. Алма-Ата: Наука. С. 23–34.

Брушко З.К., Скляренко С.Л., Матвеева Т.Н. 1990. Серый варан. В кн.: *Редкие животные пустынь*. Алма-Ата: Наука. С. 208–217.

Кубыкин Р.А., **Брушко З.К.** 1990. Пестрая круглоголовка. В кн.: *Редкие животные пустынь*. Алма-Ата: Наука. С. 217–229.

Bruschko Z.K., Kubikin R.A., T.N. Matveyeva. 1992. Reptiles of the deserts of Southeastern Kzilkum. *Abstracts First Asian Herpetological Meeting*. Huangshun, China. P. 25.

Bruschko Z.K., Kubikin R.A., T.N. Matveyeva. 1992. Siberian Salamander (*Ranodon sibiricus* Kessler, 1866) in Kazakhstan. *Abstracts First Asian Herpetological Meeting*. Almaty, Kazakhstan. P. 25.

Брушко З.К. 1993. Динамика численности, распределение семиреченского лягушкозуба и вопросы его охраны (Юго-Восточный Казахстан). *Экология*, 3: 84–87.

Брушко З.К. 1993. Эколого-фаунистический обзор ящериц, населяющих пустыни Казахстана. *Selevinia*, 1: 19–36.

Брушко З.К., Кириенко И.М. 1993. Состояние популяций амфибий в условиях газоконденсатного месторождения Карачаганак (Западный Казахстан). *Вестник Днепропетровского университета. Биология и экология*, 1: 112.

Брушко З.К., Кубыкин Р.А. 1994. Антропогенный травматизм среднеазиатской черепахи в Казахстане. *Selevinia*, 1: 82–83.

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

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

Borkin L.J., Vinogradov A.E., **Brushko Z.K.**, Kuzmin S.L. 1995. New records of tetraploid toads (*Bufo viridis* group) from Alma-Ata and Taldy-Kurgan Region, Kazakhstan. *Russian Journal of Herpetology*, 2(2): 174–175.

- Брушко З.К.** 1996. Варан. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т. 1. Животные. Часть 1. Позвоночные.* Издание 3-е, переработанное и дополненное. Алматы: Конжык. С. 74–75.
- Брушко З.К.** 1996. Желтопузик. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т. 1. Животные. Часть 1. Позвоночные.* Издание 3-е, переработанное и дополненное. Алматы: Конжык. С. 76–77.
- Брушко З.К.** 1996. Краснополосый полоз. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т. 1. Животные. Часть 1. Позвоночные.* Издание 3-е, переработанное и дополненное. Алматы: Конжык. С. 84–85.
- Брушко З.К.** 1996. Желтобрюхий полоз. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т. 1. Животные. Часть 1. Позвоночные.* Издание 3-е, переработанное и дополненное. Алматы: Конжык. С. 76–87.
- Брушко З.К.** 1996. Четырехполосый полоз. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т. 1. Животные. Часть 1. Позвоночные.* Издание 3-е, переработанное и дополненное. Алматы: Конжык. С. 88–89.
- Брушко З.К.** 1998. Краткий обзор герпетологических исследований в Казахстане. *Вестник Казахского государственного университета. Серия биологическая*, 6: 4–5.
- Brushko Z.K.** 1998. The refuges of *Ranodon sibiricus* (Hynobiidae) in the sprawling streams. *Abstracts of the Third Asian Herpetological Meeting.* Almaty, Kazakhstan. P. 12.
- Brushko Z.K.**, Kirienko I.M. 1998. The herpetofauna of the Utva-Ilek Interfluve. *Abstracts of the Third Asian Herpetological Meeting.* Almaty, Kazakhstan. P. 11.
- Brushko Z.K.**, Narbayeva S.P. 1998. On the change of *Ranodon sibiricus* (Hynobiidae) weight. *Abstracts of the Third Asian Herpetological Meeting.* Almaty, Kazakhstan. P. 12–13.
- Kubykin R.A., **Brushko Z.K.** 1998. Contemporary spreading and information on *Agkistrodon halys caraganus* Eichwald, 1831 (Reptilia, Crotalidae) numbers in Kazakhstan. *Вестник Казахского государственного университета. Серия биологическая*, 6: 9–13.

2000 – 2009

- Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А. 2000. Распространение и экология стрелы-змеи (*Psammodon lineolatus* Brandt, 1838) в Казахстане. *Selevinia*, 1–4: 130–137.
- Кубыкин Р.А., **Брушко З.К.** 2002. К современному распространению восточного удавчика – *Eryx tataricus* (Lichtenstein, 1823) в Казахстане. *Материалы Международной научной конференции «Зоологические исследования в Казахстане: современное состояние и перспективы».* Алматы: КНУ. С. 173–174.
- Березовиков Н.Н., Хроков В.В., **Брушко З.К.**, Митрофанов И.В., Брагин Б.И., Нилов В.И., Корнелюк А.И., Шаймарданов Р.Т., Мурзов В.Н. 2004. Влияние разработки Карачаганакского нефтегазоносного месторождения на животный мир Западного Казахстана. *Selevinia*, 11: 123–137.
- Брушко З.К.** 2005. Необычный способ минерального питания у среднеазиатской черепахи. *Selevinia*, 13: 176–177.
- Дуйсебаева Т.Н., Березовиков Н.Н., **Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А., Хромов В.А. 2005. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pallas 1771) в Казахстане: изменение ареала в XX столетии и современное распространение вида. *Современная герпетология*, 3/4: 29–59.
- Дуйсебаева Т.Н., Чирикова М.А., **Брушко З.К.** 2006. Герпетофауна национального парка «Алтын-Эмель»: история изучения и перспективы дальнейших исследований. В кн.: Труды ГНПП «Алтын-Эмель» *Илийская Долина: биоразнообразие, историко-культурные объекты, рациональное использование природных ресурсов.* Вып. 1. Алматы: РИЦ «Азия». С. 49–53.
- Брушко З.К.** 2007. Серый варан (*Varanus griseus*). *Selevinia*, 15: 7–11.
- Брушко З.К.**, Дуйсебаева Т.Н. 2007. Материалы по среднеазиатской черепахе в юго-восточных Кызылкумах. *Selevinia*, 15: 120–124.
- Брушко З.К.**, Зима Ю.А. 2008. Итоги и перспективы исследования ядовитых змей Казахстана. В кн.: Н.Б. Ананьева и др. (ред.). *Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда герпетологического общества им. А.М. Никольского.* Санкт-Петербург: СПбГУ. С. 53–59.
- Чхиквадзе М.В., **Брушко З.К.**, Кубыкин Р.А. 2008. Краткий обзор систематики среднеазиатских черепах (Testudinidae: *Agriemys*) и подвижные зоны панциря у этой группы черепах. *Selevinia*, 16: 108–112.

Брушко З.К. 2009. Некрофагия среди пресмыкающихся. *Selevinia*, 17: 229.

Брушко З.К., Дуйсебаева Т.Н. 2009. Семиреченский лягушкозуб. *Selevinia*, 17: 24–34.

2010 – 2017

Брушко З.К. 2010. Материалы о хищничестве и травматизме пресмыкающихся Средней Азии и Казахстана. В кн.: *Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах*. Сборник статей, посвящ. памяти К.П. Параскива. Алматы: АСБК – СОПК. С. 63–68.

Брушко З.К., Дуйсебаева Т.Н. 2010. Семиреченский лягушкозуб. В Кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные*. Издание четвертое, исправленное и дополненное. Алматы: Нур-Принт. С. 56–57.

Брушко З.К., Дуйсебаева Т.Н. 2010. О развитии герпетологии в Казахстане. В кн.: *Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах*. Сборник статей, посвящ. памяти К.П. Параскива. Алматы: АСБК – СОПК. С. 13–36.

Брушко З.К., Зима Ю.А. 2010. Краснополосый полоз. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные*. Издание четвертое, исправленное и дополненное. Алматы: Нур-Принт. С. 76–77.

Брушко З.К., Зима Ю.А. 2010. Желтобрюхий полоз. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные*. Издание четвертое, исправленное и дополненное. Алматы: Нур-Принт. С. 78–79.

Брушко З.К., Зима Ю.А. 2010. Четырехполосый полоз. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные*. Издание четвертое, исправленное и дополненное. Алматы: Нур-Принт. С. 80–81.

Брушко З.К., Чирикова М.А. 2010. Серый варан. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные*. Издание четвертое, исправленное и дополненное. Алматы: Нур-Принт. С. 66–67.

Брушко З.К., Чирикова М.А. 2010. Желтопузик. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные*. Издание четвертое, исправленное и дополненное. Алматы: Нур-Принт. С. 66–67.

Брушко З.К., Чирикова М.А. 2010. Глазчатая ящурка. В кн.: *Красная книга Казахстана. Т.1. Животные. Часть 1. Позвоночные*. Издание четвертое, исправленное и дополненное. Алматы: Нур-Принт. С. 70–71.

Дуйсебаева Т.Н., **Брушко З.К.,** Чирикова М.А. 2011. Земноводные и пресмыкающиеся Казахстана от «А» до «Я». В кн.: *Рыбы. Земноводные. Пресмыкающиеся. Школьная энциклопедия*. (Серия «Животные Казахстана»). Алматы: Атамұра. С. 312–387.

Дуйсебаева Т.Н., **Брушко З.К.,** Сараев Ф.А., Бидашко Ф.Г. 2017. Распространение болотной черепахи, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) на восточной периферии ареала вида (Казахстан) с вниманием к изолированным популяциям. В кн.: *Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна. Материалы II международной конференции, посвященной памяти Н.А. Зарудного*. Оренбург: Университет. С. 174–183.

РУКОВОДСТВО ДЛЯ АВТОРА

Журнал «Труды Института зоологии» – международный журнал исследований в области фундаментальной и практической зоологии, издатель – Институт зоологии Республики Казахстан (Алматы, Казахстан). Публикуется ежегодно один том, состоящий из двух выпусков на русском языке. Требования к авторам перечислены ниже.

ТЕМА ПУБЛИКАЦИЙ И ТИПЫ РУКОПИСЕЙ

Журнал публикует результаты оригинальных, инновационных и интегративных исследований по фундаментальным и прикладным проблемам зоологии, методические разработки, краткие сообщения, а также обзоры недавно опубликованных научных монографий, трудов и книг, новости науки, информацию о предстоящих конференциях и памятных датах. Основная тематика: фауна, зоогеография, биологические и экологические особенности, морфология, систематика, таксономия, эволюция и филогения животных, а также вопросы сохранения разнообразия и устойчивого использования животных.

Для публикации в «Трудах Института зоологии» рассматриваются:

НАУЧНЫЕ СТАТЬИ: научные рукописи, выполненные на высоком уровне с оригинальными результатами собственных исследований и кратким обзором последних мировых научных достижений по соответствующей тематике. Объем представленной рукописи (включая иллюстрации и список литературных источников) до 30 страниц с аннотацией объемом 300–500 слов и 5–7 ключевыми словами на русском, английском и казахском языках (см. раздел «ЯЗЫК»).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ: краткий обзор результатов научных работ, идей и мнений разных исследователей по конкретной тематике с резюме по перспективам дальнейших изысканий в данном направлении. Автором обзора должна быть обязательно проверена достоверность излагаемых фактов и материалов. В списке литературы должны быть указаны все источники, на которые автор ссылается в тексте. Структура статьи свободная; объем, аннотация и ключевые слова см. «Научные статьи».

МЕТОДИЧЕСКИЕ СТАТЬИ: статьи, содержащие подробные инструкции в помощь проведению тех или иных исследований. Включают описание хода работы и условий ее осуществления, перечень необходимых материалов и оборудования, методические советы по организации и проведению; сопровождаются необходимым иллюстративным материалом и списком литературных источников. Структура статьи свободная; объем, аннотация и ключевые слова см. «Научные статьи».

РЕЦЕНЗИИ: критический (в дружеской манере) анализ недавно опубликованных научных монографий, трудов и книг, в котором отражены положительные и отрицательные стороны рецензируемой публикации с предложениями для будущих исследований. Рецензент должен быть знаком с научной темой и иметь несколько лет опыта соответствующих исследований. Объем рукописи до 15 страниц без аннотации и ключевых слов.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ: короткая информация о научных результатах проведенного исследования как анонс публикации полной статьи; короткие сообщения об интересных необычных наблюдениях в животном мире. Объем подобных сообщений не превышает трех страниц, с аннотацией не более 100 слов и 3–5 ключевыми словами на трех языках – русском, английской и казахском (см. раздел «Язык»).

НОВОСТИ И ИНФОРМАЦИЯ О ПРЕДСТОЯЩИХ СОБЫТИЯХ: важные научные новости, включая краткие резюме недавно опубликованных крупных монографий, информация о предстоящих или текущих отечественных и международных конференциях, памятные даты и другие академические вопросы.

ЯЗЫК

Рукописи должны быть представлены на русском языке; аннотация и ключевые слова – на трех языках: русском, английском и казахском (перевод на казахский язык для авторов из ближнего и дальнего зарубежья будет обеспечивать редакция журнала). Названия таблиц и рисунков должны быть предоставлены на двух языках – русском и английском.

ОФОРМЛЕНИЕ РУКОПИСЕЙ СТАТЬИ

Текст статьи должен быть набран в текстовом редакторе MS Word (*.doc или *.docx), шрифт Times New Roman, выравнивание по левой стороне, 11 пунктов, межстрочный интервал 1.5, абзацный отступ 1.25 см, поля со всех сторон – 2 см). Названия основных структурных элементов статьи (аннотация, введение, материалы и методы, результаты, обсуждение, выводы (заключение), благодарности, литература) выделяются полужирным шрифтом; каждый структурный элемент отделяется от последующего дополнительным интервалом. Подпункты также должны быть выделены полужирным шрифтом.

В статьях должны применяться физические единицы и термины, принятые в Международной системе единиц. Формулы нумеруют последовательно арабскими цифрами, помещенными в скобки справа от формулы. Рукопись статьи должна соответствовать Кодексу зоологической номенклатуры. Географические координаты должны быть представлены в единой системе.

Все сокращения (кроме общеупотребительных) должны быть расшифрованы при первом упоминании. Латинские названия подвидов, видов и родов пишутся курсивом; видовые и подвидовые названия после первого упоминания в дальнейшем сокращаются: *Ablepharus deserti* – *A. deserti*, *Trapelus sanguinolentus aralensis* – *T. s. aralensis*.

Все электронные адреса (URL) оформляются в виде гиперссылок на действующие веб-страницы. Следует различать употребление тире «–» и дефиса «-»: тире без пробелов обозначает интервал “от–до” в числовых и символьных значениях: 5–7 с. Тире с пробелами используется для обозначения текстового тире, например для обозначения периода года (в мае – июне). Дефис без пробелов: эколого-фаунистическая, Чолпон-ата и т.д.

Название статьи пишется полужирным шрифтом размером 14 пт. Ниже приводятся фамилия и инициалы автора (-ов), размер шрифта 12 пт. Если автор не один, их фамилии с инициалами разделяются запятыми. После каждой фамилии с инициалами надстрочным индексом обозначается место работы. Ниже через строчку шрифтом размером 10 по порядку указывается организация, город, страна, электронная почта. Автор для корреспонденции отмечается символом * («звездочка»).

Таблицы нумеруются по порядку упоминания их в тексте арабскими цифрами (при наличии одной таблицы она также нумеруется). Содержание таблиц требует краткости и точности. Все графы в таблицах должны быть разделены тремя горизонтальными линиями. Вертикальных линий следует избегать. В тексте размещаются номер и название таблицы сразу после первого упоминания о ней, с новой строки с абзацного отступа. Сами таблицы с названиями представляются каждая отдельным файлом; файл должен быть назван фамилией автора (или первого автора) и номером таблицы: Иванов_Табл 1.

Иллюстрации, как и таблицы, надлежит пронумеровать арабскими цифрами (при наличии одной иллюстрации она также нумеруется). В тексте размещаются номер и название рисунка сразу после первого упоминания о нем, с новой строки с абзацного отступа. Схемы, графики и диаграммы должны быть предоставлены с разрешением не менее 600 dpi в формате JPG и выполнены в специальных графических программах. Фотографии должны быть предоставлены с разрешением не менее 300 dpi в формате JPG. Иллюстрации, расположенные в группе, должны быть частью одного рисунка. Например, четыре иллюстрации следует называть Рис. 1А, 1Б, 1В и 1Г. Рекомендуется на рисунках все необходимые пояснения обозначать цифрами (или буквами),

расшифровка которых дается в подрисуночной подписи. Каждая иллюстрация должна быть представлена отдельным файлом, названным фамилией автора (или первого автора) и номером рисунка: Иванов_Рис 1. Отдельным файлом высылаются подписи к рисункам. Автор может предложить свою компоновку иллюстраций, приложив дополнительно файл в формате .pdf, названный фамилией автора: Иванов_Рисунки.

Ссылки на литературу: ссылки в тексте приводятся в круглых скобках в хронологической последовательности, независимо от языка источника. В списке литературы ссылки перечисляются в алфавитном и хронологическом порядке. Несколько ссылок от одного и того же автора (-ов) в один и тот же год должны обозначаться буквами «а», «b», «с» и т. д. (латинскими строчными), помещенными после года публикации. При наличии большого количества соавторов в ссылке в основном тексте статьи указывается только фамилия первого автора (например, Smith et al., 2020). В ссылках по тексту русскоязычные фамилии должны иметь английский эквивалент в квадратных скобках, запятая после фамилии не ставится (Автор [Avtor] 1990). При ссылке на статью с 1–2 авторами указываются фамилии всех авторов (например, Иванов, Петров [Ivanov, Petrov] 2010). Каждая ссылка, цитируемая в тексте, должна быть представлена в списке литературы.

Полный текст рукописи вместе со списком литературных источников высылается отдельным файлом с указанием фамилии автора (или первого автора): Иванов_Рукопись.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ СТРУКТУРА ОСНОВНОГО ТЕКСТА РУКОПИСИ

Аннотация: указать цель исследования, использованные методы, кратко изложить основные результаты и выводы; ссылок и нестандартных сокращений следует избегать. Объем аннотации для научных, обзорных и методических статей 300–500 слов (для кратких сообщений – не более 100 слов).

Ключевые слова: указать 5–7 (для научных, обзорных и методических статей) или 3–5 (для кратких сообщений) ключевых слов, тесно связанных с тематикой рукописи, избегая использования общих и множественных терминов и множественных понятий. Ключевые слова не должны дублировать название рукописи.

Введение: дать общий обзор изучаемой проблемы (включив необходимые ссылки на опубликованные работы), из которого будет понятна актуальность настоящего исследования; четко сформулировать цель и задачи.

Материалы и методы: привести общие сведения об объекте исследования; указать объем исследованного материала; подробно описать использованные методы. Если какие-то из методов были описаны в литературе ранее – ограничиться ссылкой.

Результаты: изложить оригинальные результаты исследования, сопроводить необходимым иллюстративным материалом (фотографиями, схемами, диаграммами, таблицами, др.)

Обсуждение: представить обсуждение полученных результатов в свете известных данных. Допускается представление вышеназванных пунктов в разделе «Результаты и обсуждение».

Выводы (Заключение): четко сформулировать основные выводы исследования.

Благодарности: включить информацию о грантах (если применимо) или организациях, профинансировавших исследования, и благодарности людям, которые помогли в работе.

Приложение: привести инвентарные номера использованных коллекционных материалов, номера генетических проб и т.д.

Список литературы: в конце статьи без абзацного отступа, шрифтом размером 11 привести нумерованный список цитируемых в статье литературных источников (Литература). Все библиографические ссылки указать на языке оригинала издания, в первую очередь, перечислив источники на кириллице, затем – на латинице; те и другие – в алфавитном порядке. В конце ссылки, при наличии, привести doi. Названия журналов не следует сокращать. После списка литературы, приведенного на языке оригинала изданий, представить список литературы,

переведенный на английский язык (References), также в алфавитном порядке. При этом для источников на кириллице название цитируемой работы приводится в вольном переводе, а ФИО автора (-ов) и название журнала (сборника, книги) транслитерируется на латиницу (<http://translit-online.ru/> или другие официальные стандарты). Если есть английский эквивалент написания ФИО автора (-ов), названия статьи и журнала, то использовать его.

СТАТЬИ В ЖУРНАЛАХ

Литература

Шаммаков С.М., Атаев К.А. 2007. Новые находки круглоголовки-вертихвостки в Северном Туркменистане. *Проблемы освоения пустынь*, 1: 54–55.

Alibardi L. 2009. Embryonic keratinization in vertebrates in relation to land colonization. *Acta Zoologica* 90(1): 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2008.00327.x>

References

Shammakov S.M., Ataev K.A. 2007. New finds of spotted toadheaded agama in Northern Turkmenistan.

Problems of Desert Development, 1: 54–55. [In Russian]

Alibardi L. 2009. Embryonic keratinization in vertebrates in relation to land colonization. *Acta Zoologica* 90(1): 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2008.00327.x>

КНИГИ И МОНОГРАФИИ

Литература

Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Баранов А.В. 2004. *Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус)*. СПб.: Зоологический институт РАН. 232 с.

Duellman W.E., Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. Baltimore & London: Johns Hopkins University Press. 670 p.

References

Ananyeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Baranov A.V. 2004. *Atlas of Reptiles of Northern Eurasia (Taxonomic Diversity, Geographical Distribution and Environmental Status)*. St. Petersburg: Zoological Institute RAS. 232 p. [In Russian]

Duellman W.E., Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. Baltimore & London: Johns Hopkins University Press. 670 p.

ГЛАВЫ ИЗ КНИГ И МОНОГРАФИЙ

Литература

Дильмухамедов М.Э. 1994. Покровы. В кн.: *Сибирский углозуб (Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870). Зоогеография, систематика, морфология*. Москва: Наука. С. 109–115.

Aldridge R.D., Jellen B.C., Siegel D.S., Wisniewski S.S. 2011. The sexual segment of the kidney. In:

Reproductive biology and phylogeny of snakes. Boca Raton, FL: CRC Press. P. 477–509.

References

Dilmukhamedov M.E. 1994. The Skin. In: *The Siberian Newt (Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870). Zoogeography, Systematics, Morphology*. Moscow: Nauka. P. 109–115. [In Russian].

Aldridge R.D., Jellen B.C., Siegel D.S., Wisniewski S.S. 2011. The sexual segment of the kidney. In:

Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes. Boca Raton, FL: CRC Press. P. 477–509.

ТЕЗИСЫ КОНФЕРЕНЦИЙ

Литература

Бондаренко Д.А., Антонова Г.С. 1977. Ландшафтное распределение рептилий на плато Устюрт.

Тезисы докладов IV Всесоюзной герпетологической конференции. Ленинград: Наука. С. 41–42.

Dujsebayeva T.N. 1995. On the development of the skin and dermal glands of larval and adult Siberian Salamander, *Ranodon sibiricus* Kessler, 1866, (Amphibia. Urodela). *Abstracts II Asian Herpetological Congress.* Ashgabat, Turkmenistan. P. 20–21.

References

Bondarenko D.A., Antonova G.S. 1977. Landscape distribution of reptiles on the Ustyurt plateau.

Proceedings IV All-Union Herpetological Conference. Leningrad: Nauka. P. 41–42. [In Russian]

Dujsebayeva T.N. 1995. On the development of the skin and dermal glands of larval and adult Siberian Salamander, *Ranodon sibiricus* Kessler, 1866, (Amphibia. Urodela). *Abstracts II Asian Herpetological Congress.* Ashgabat, Turkmenistan. P. 20–21.

ТЕЗИСЫ ДИССЕРТАЦИЙ

Литература

Дуйсебаева Т.Н. 1994. Кожные рецепторы игуаноморфных и гекконовых ящериц (морфология, топография). *Автореф. дисс. на соискание степени канд. биол. наук.* Алматы. 24 с.

References

Dujsebayeva T.N. 1994. The Skin Sense Organs of the Iguanian and Gekkonian lizards (Morphology, Topography). *Abstract of dissertation on degree of candidate of biological sciences.* Almaty. 24 p. [In Russian with English Abstract]

ДЛЯ ЗАМЕТОК

ДЛЯ ЗАМЕТОК

ДЛЯ ЗАМЕТОК