

## Краткий обзор систематики среднеазиатских черепах (Testudinidae: *Agrionemys*) и подвижные зоны панциря у этой группы черепах

Чхиквадзе Вячеслав Михайлович, Брушко Зоя Карповна,

**Кубыкин Рудольф Александрович**

Институт палеобиологии Национального Музея Грузии, Тбилиси

Институт зоологии МОН РК, Казахстан, Алматы

Многие десятилетия среднеазиатскую черепаху (*Agrionemys horsfieldii*) большинство герпетологов считали обычным, тривиальным видом. Однако в реальности эта черепаха представляет собой довольно сложную и, образно говоря, “запутанную” группу видовых и подвидовых таксонов. В настоящее время род *Agrionemys* объединяет 5 видов (Чхиквадзе, 1988, 2008; Чхиквадзе, Амиранашвили, Атаев, 1990). Основой приводимого ниже списка видов среднеазиатских черепах являются каталоги и статьи, изданные в последние годы (Чхиквадзе, 2006, 2007, 2008; Чхиквадзе, 1988; Чхиквадзе и др., 1990; Васильев и др., 2000; Fritz, Navas, 2007; Bickham et al., 2007; Iverson, 2007; Rhodin, 2007).

Семейство **Testudinidae** Batsch, 1788

Род ***Agrionemys*** Khozatsky et Mlynarski 1966

Подробная синонимия приводится ниже только лишь для среднеазиатских черепах, обитающих на территории Средней Азии и Казахстана. Обитающие в СЗ Китае черепахи этого рода, скорее всего, относятся к виду *Agrionemys kazachstanica*.

***Agrionemys horsfieldii*** Gray 1844. Афганистан.

***Agrionemys baluchiorum*** (Annandale, 1906). Белуджистан (ЮЗ Пакистан и ЮВ Иран).

Современные виды рода *Agrionemys* с территории Средней Азии, Казахстана и СЗ Китая.

***Agrionemys kazachstanica*** Chkhikvadze 1988.

– *Agrionemys horsfieldii kazachstanica* – Чхиквадзе, 1988. Типовая территория: Казахстан, Южное Прибалхашье.

– *Agrionemys horsfieldii kazachstanica* – Чхиквадзе, 1989б;

– *Agrionemys kazachstanica* – Васильев и др., 2000; Семенова, и др., 2004; Fritz, Navas, 2007; Bickham et al., 2007; Iverson, 2007; Rhodin, 2007; Чхиквадзе, 2007, 2008.

***Agrionemys kazachstanica kuznetzovi*** Chkhikvadze, Ataev, Shammakov et Zatoka, 2008. Средняя Азия, Северный Туркменистан.

***Agrionemys rustamovi*** Chkhikvadze et Ataev 1990 (in Chkhikvadze, Amiranashvili et Ataev 1990). Средняя Азия, ЮЗ Туркменистан.

– *Agrionemys horsfieldii rustamovi* – (nomen provisorum) Чхиквадзе, 1989б.

– *Agrionemys horsfieldii rustamovi* ssp. nov. Авторами этого таксона являются два герпетолога Вячеслав Чхиквадзе и Чары Атаев (подробнее об этом: Чхиквадзе, 2006: 276, 279).

– *Agrionemys rustamovi* – Чхиквадзе, 2001, 2006, 2007, 2008; Семенова, и др., 2004; Васильев и др., 2008; Fritz, Navas, 2007; Bickham et al., 2007; Iverson, 2007; Rhodin, 2007.

***Agrionemys bogdanovi*** Chkhikvadze 2008. Типовая территория точно не установлена, скорее всего, это южные районы Узбекистана. Более подробно об ареале этого вида смотри ниже.

– *Agrionemys horsfieldii bogdanovi* (nomen provisorum) – Чхиквадзе, 1989б,

– *Agrionemys bogdanovi* (nomen provisorum) – Чхиквадзе, 2001; 2006.

– *Agrionemys bogdanovi* sp. nov. – Чхиквадзе, 2008. Ареал: Узбекистан (Окрестности городов Бухара, Самарканд, Карши), Восточный Туркменистан (окрестности Чарджоу) и Киргизстан (Чуйская долина и окрестности города Ош). Примечание: Типовая территория *Agrionemys bogdanovi* точно не установлена, так как наш старший друг и коллега, известный герпетолог О.П. Богданов (26.03.1925 - 06.11.2007) скончался до того, как появилась возможность с ним связаться по почте. Великолепное цветное фото *A. bogdanovi* приводится в коллективной монографии (Ананьева и др., 2004, стр. 17); эту фотографию Н.Л. Орлов снял в окрестностях Чарджоу (Восточный Туркменистан). Другая фотография этого вида – брачные игры черепах перед спариванием в монографии И.Д. Яковлевой (1964, рис.6).

Сама идея данной статьи индуцирована алма-атинскими герпетологами З.К. Брушко и Р.А. Кубыкиным. В частности, давно возникла проблема: каким образом несут яйца самки среднеазиатских черепах, если наименьший диаметр откладываемых яиц превышает размер анального просвета панциря.

Полностью идентичная ситуация описана в монографии О.П. Богданова (1965: 163), в которой приводится информация из статьи В.Б. Дубинина (1954). Цитата: “В конце июня в районе кишлака Джойлангар (Туркестанский хребет) найдены 22 мертвые самки среднеазиатских черепах старше 25 лет. При вскрытии в яйцеводах были обнаружены покрытые скорлупой крупные яйца по 3-6 шт., плотно

сдвинутые в конечный отдел яйцевода, стенки которого оказались воспаленными, с обширными кровоизлияниями. В полости яйцеводов были сгустки крови. Попытка провести крупные яйца между заднепроходными и надхвостовыми щитками панциря даже у мертвых черепах при полной очистке панциря от мягких частей тела была безуспешной. Черепахи не могли отложить яйца, и погибли. Первоначальные причины этого заболевания не выяснены”.

Эта проблема была решена в 80-х гг. В частности, в монографии Чхиквадзе (1983: 94) сказано (цитата с незначительными изменениями): “В последнее время выяснилось, что у самок *Agrionemys horsfieldii* имеется слабая подвижность в области гио-гипопластрального шва. Гомологичная подвижность известна и для некоторых геоэмид. Гио-гипопластральная подвижность обеспечивает прохождение яйца в анальный просвет панциря этой черепахи (Совместные исследования автора и герпетологов из Алма-Аты З.К. Брушко и Р.А. Кубыкина). Такой же тип подвижности предполагается и для *Protestudo hermanni*. Кроме всего этого, яйца у *Testudo graeca*, *T. marginata* и *T. kleinmanni* имеют почти сферическую форму, тогда как у *Protestudo hermanni* и *Agrionemys horsfieldii* они эллиптические. Эти отличия в форме яйца обусловлены разным типом подвижности пластрона у этих черепах” (конец цитаты). Сообщение об этом интересном феномене было зачитано на Первой кавказской герпетологической конференции в Тбилиси в 1983 г. Однако, к сожалению, наш совместный доклад (Чхиквадзе, Брушко и Кубыкин) не был опубликован в сборнике “Герпетологические исследования на Кавказе” (Труды ЗИН АН СССР, том 158), который вышел в 1987 г. Как мне сказал тогда наш ленинградский коллега Л.Я. Боркин, в данном сборнике могли быть представлены только материалы с территории Кавказа.

**Гио-гипопластральная подвижность задней половины пластрона.** У всех самок степных черепах (изучено более 300 сухих панцирей из различных популяций), имеется гио-гипопластральная подвижность пластрона, что позволяет беременным самкам в момент откладки яиц расширять задний (= анальный) просвет панциря и, готовые к откладке яйца, поочередно и беспрепятственно откладываются в инкубационное “гнездо” (=ямочка в грунте, которую роет самка).

Итак, гио-гипопластральная подвижность задней половины пластрона давно и хорошо известный “феномен” для многих групп пресноводных черепах семейства *Geoemydidae* (наиболее яркий пример - представители рода *Ptychogaster*), но впервые установлен среди представителей семейства *Testudinidae* в целом. Это был первый и в те годы единственный случай. Поэтому гио-гипопластральная подвижность пластрона самок среднеазиатских черепах, в кратком виде, лишь упоминается в монографиях Чхиквадзе (1983: 94; 1989: 63).

По данным З.К. Брушко, внутренний объем тела черепах весьма изменчив и зависит от ряда факторов

- от степени созревания яиц (они за короткий период увеличиваются),
- от величины кладки,
- от степени наполненности желудка,
- от массы печени и внутренних жировых отложений.

В течение короткого периода активности (в Южном Прибалхашье она длится 3-4 месяца) животные усиленно кормятся. Подсчитано, что в течение дня они съедают 280-225 г люцерны (Захидов, 1938) и переваривание пищи идет относительно быстро. Прибавление веса меченых особей за 44 дня активности у самок составило 9,8%, а у самцов 19% (Брушко, Кубыкин, 1977). Вес печени в отдельные годы увеличивается ко времени залегания в спячку в 4 раза и ее относительная масса достигает порой 12% (Брушко, 1978).

В Южном Прибалхашье в среднем плодовитость самок черепах за сезон составляет 5-6 яиц. Существуют две кладки по 2-4 яиц (в среднем 2,5). У крупных особей их больше, нежели у более мелких. Величина яиц у крупных самок выше. Так у особей в возрасте 13-18 лет их длина и ширина в среднем составляет 43,3 и 28,8 мм, в возрасте 19-23 лет 46,1 и 30,0 мм. Замечено, что даже самые крупные и старые самки (старше 20 лет) способны к размножению (Брушко, 1978). Подсчитано, что в Таджикистане 1,5% старых самок не размножаются (Чернов, 1959). Возможно, что это связано с потерей гио-гипопластральной подвижности панциря с возрастом.

Эти наблюдения (Брушко, Кубыкин, 1977) проводились в апреле-июне в Южном Прибалхашье, в окр. пос. Чингильды и у южных склонов хр. Малайсары. Здесь велись стационарные работы по изучению размножения черепах (выясняли время наступления половозрелости, плодовитость и сроки откладки яиц). Для этого проведено массовое вскрытие черепах разного возраста путем отсечения головы и распиливания панцирей по краевым щиткам.

Выяснилось, что при соединении вычищенных от мягких тканей пластрона и карапакса извлечение яиц невозможно через задний просвет панциря между карапаксом и пластроном. Яйца у всех

черепах, как известно покрыты скорлупой. У наших среднеазиатских черепах, яйца имеют вытянутую форму и лишь изредка круглую.

Учитывая давно известное морфологическое сходство *Agrionemys horsfieldii* и *Testudo hermanni*, возникло предположение, что гио-гипопластральная подвижность имеется и у балканской сухопутной черепахи (*Testudo hermanni*). По этой причине В.М. Чхиквадзе воспользовался приглашением болгарского коллеги Владо Бешкова и дважды посетил Болгарию (1988 и 1990). При сборе материала коллега Владо Бешков оказал очень большую помощь. Собранный в Болгарии остеологический материал (*Testudo graeca* и *Testudo hermanni*) был довольно подробно изучен и подготовлена статья о морфологических отличиях этих двух видов (Амиранашвили, 2000; Amiranashvili, 2000).

В те годы, изучая морфологию *Testudo hermanni*, В.М. Чхиквадзе не обнаружил в панцире этой черепахи подвижность в области гио-гипопластрального шва и поэтому не включил этот вид в состав подрода *Agrionemys* (*Agrionemys*), а отнести этот вид к подроду *Agrionemys* (*Protagrionemys*) не хватило уверенности. В частности, в работе Чхиквадзе (2006: 280) сказано: к подроду *Agrionemys* (*Protagrionemys*), “скорее всего, относится также и современный вид *Testudo hermanni*, однако некоторые существенные отличия препятствуют этому (данная проблема нуждается в более детальном анализе)”. Эта фраза однозначно свидетельствует о том, что *Testudo hermanni*, в упомянутой работе рассматривается в составе рода *Agrionemys*, а не рода *Testudo*, однако, проблема – к какому подроду отнести балканскую черепаху, осталась не решенной.

Значимость этих исследований ныне весьма возросла в связи с возникновением проблемы вокруг самостоятельности рода *Agrionemys*. Некоторые наши западноевропейские коллеги, ошибочно интерпретируют палеонтологическую летопись этой азиатской группы черепах (род *Agrionemys*). Более того, они не только верят, но и предлагают мнимую самостоятельность выделенного ими нового рода *Eurotestudo* (типовой вид – *Testudo hermanni*), который является дериватом (= составной частью) рода *Agrionemys*. Говоря иначе, *Eurotestudo hermanni* представляет собой ветвь рода *Agrionemys*, а не ветвь рода *Testudo sensu stricto*.

Эти проблемы находятся в тесной взаимосвязи с проблемой определения типового вида рода *Agrionemys*.

В частности, в статье (Khozatsky, Mlynarski, 1966), в которой приводится диагноз рода *Agrionemys*, типовым видом названа черепаха *Testudo horsfieldii*. В те годы, всех черепах Казахстана, Средней Азии, Афганистана и Белуджистана относили к этому единственному виду. Сразу после публикации рода *Agrionemys*, Мариан Млынарский опубликовал довольно детальное описание типового вида *Testudo horsfieldii* рода *Agrionemys* (Mlynarski, 1966). Однако, в реальности, этот экземпляр среднеазиатской черепахи не является афганской черепахой – *Testudo horsfieldii* (*sensu stricto*), а принадлежит виду, который в те годы еще не был описан! Черепаха, которая изображена и описана в упомянутой работе Мариана Млынарского, относится именно к недавно описанному виду *Agrionemys bogdanovi*. Кстати, Лев Исаакович Хозацкий (1951), под этим видовым названием (*Testudo horsfieldii*) изобразил и подразумевал совершенно другой вид, в частности *Agrionemys kazachstanica*. Кстати, об этом сказано и в статье Чхиквадзе (1988).

В связи с изложенными выше фактами, возникает целый ряд номенклатурных проблем, которые будут рассмотрены в отдельной статье. В краткой форме здесь лишь отметим, что балканская черепаха *Testudo hermanni* морфологически значительно ближе к *Agrionemys horsfieldii* из Афганистана, нежели к среднеазиатским видам: *A. kazachstanica*, *A. rustamovi* и *A. bogdanovi*.

В последнее время В.М. Чхиквадзе провел дополнительные, повторные целенаправленные исследования остеологии и функциональной анатомии панцирей черепах рода *Agrionemys*. Выяснилось, что только у самок балканской *T. hermanni* имеется гио-гипопластральная подвижность задней половины пластрона, а у самцов она отсутствует. А у наших среднеазиатских видов (*A. kazachstanica*, *A. rustamovi* и *A. bogdanovi*) эта подвижность имеется не только у самок, но и у самцов. Более того, у среднеазиатских черепах Средней Азии и Казахстана имеется ещё один, дополнительный, особый тип подвижности, это – подвижность задней части карапакса (почти полная гомология с современными африканскими черепахами рода *Kinixys*).

В коллекции Института палеобиологии имеются несколько экземпляров панцирей некоторых среднеазиатских черепах (*rustamovi* или *bogdanovi*?), у которых края костальных пластинок заходят друг на друга в зоне этого подвижного контакта! К сожалению, из-за бесконечного ремонта, эти материалы, по-видимому, где-то лежат в коробках и поэтому, сегодня они пока недоступны для повторного изучения.

**Примечание.** Кстати, этот факт является дополнительной основой филогенетической близости наших черепах Северной Палеарктики и африканских черепах рода *Kinixys*. Итак, мелкие сухопутные черепахи Северной Палеарктики (роды *Testudo* и *Agrionemys*) имеют родство с африканскими

сухопутными черепахами (роды *Malacochersus*, *Chersina* и *Kinixys*). Проникновение предков черепах именно этих трёх родов из Азии в Африку произошло, скорее всего, в конце олигоцена - раннем миоцене, но не позже начала среднего миоцена.

**Эпи-энтопластральная подвижность.** В результате целенаправленных исследований остеологии и функциональной анатомии пластронов современных среднеазиатских черепах выяснилось также, что кроме рассмотренных выше, у всех изученных нами видов имеется эпи-энтопластральная подвижность. Имеется в виду подвижность эпипластронов с энто+гиопластропами.

Эпи-энтопластральная подвижность полностью отсутствует у *A. hermanni* и, по-видимому, она отсутствует также и у *A. horsfieldii* из Афганистана. У среднеазиатских видов (*A. rustamovi* и *A. bogdanovi*) эпи-энтопластральная подвижность имеется у обоих полов, однако, в более яркой форме, она развита у *A. bogdanovi*. В частности эта подвижность зафиксирована на фотографии черепах данного вида в монографии И.Д. Яковлевой (1964, стр. 28, рис. 6, брачные игры черепах перед спариванием). Что же касается *A. kazachstanica*, эпи-энтопластральная подвижность имеется у обоих полов, однако с возрастом, сама подвижность(!) у них проявляется, в значительно более слабом виде, в частности, эпипластроны, как бы, более плотно прикрепляются (или фиксируются?) в приподнятом виде.

**Морфо-функциональный анализ подвижных зон панциря.** Перечисленные подвижные зоны карапакса и пластроны не являются шарнирами, какие давно известны, например, у других групп черепах (Боркин, 1973). В реальности, они представляют собой особый тип подвижных зон, когда костные швы не совпадают с границами и бороздами роговых щитков, однако подвижность, тем не менее, имеется. Подвижность в таких случаях не столь значительная, однако, весьма эффективная, так как позволяет самкам среднеазиатских черепах, как было об этом сказано выше, увеличить анальный просвет панциря в момент откладки яиц. Кроме этого, эти подвижные зоны способствуют увеличению внутреннего объема тела для размещения внутри панциря как можно большего количества пищи перед началом спячки (сперва летней и, вслед за этим, зимней спячки). Столь длительная спячка от 6-7-ми до 9 месяцев каждый год, является очень эффективным способом выживания среднеазиатских черепах (Затока, 1989).

**Функция мочевого пузыря у современных сухопутных черепах.** Здесь уместно отметить, что у *Testudo graeca ibera* имеется способность принимать воду через клоаку и усваивать ее при помощи мочевого пузыря (Чхиквадзе, неопубликованные данные конца 70-х гг.). Этот “феномен”, например, давно известен также и для галапагосских гигантских черепах (Jorgensen, 1998). Весьма желательно, чтобы этот специфический “способ” принимать и усваивать воду, также был бы исследован и у наших среднеазиатских черепах (род *Agrionemys*). Значительный филогенетический hiatus между галапагосскими черепаками и *Testudo graeca* позволяет предполагать, что мочевой пузырь (*vesica urinaria*) является “запасным резервуаром воды” также и у всех остальных современных представителей этого семейства. Уместно напомнить, что в мочевом пузыре происходит абсорбция воды и растворенных в ней питательных веществ не только у сухопутных черепах, но также и у многих других групп наземных пресмыкающихся.

Существующие сведения об использовании воды среднеазиатской черепахой весьма различны и даже противоречивы. Так, например, по наблюдениям М.Н. Богданова (1882 – по О.П. Богданову, 1960), А.М. Никольского (1915), Д.Н. Кашкарова (1932), черепахи не любят и избегают воду. Известно даже, что в течение трёх лет содержания в неволе они не получали воду и обходились лишь сочными кормами (Яковлева, 1964). Другие авторы наблюдали черепах, пьющих воду из родников, дождевых луж и временных водоемов (Костин, 1956; Параскив, 1956; Богданов, 1960; Брушко, Дуйсебаева, 2007). Они пили воду подолгу и помногу. При этом проходили путь в 300 м и перемещались к водоему целенаправленно, по протоптаным тропам. Интересное наблюдение сделано в мае 1980 г. в юго-восточных Кызылкумах, у скважины Баймахан (Брушко, Дуйсебаева, 2007). Там, в мелководном водоеме самоизливающейся скважины и поросшем околородной растительностью, вдоль береговой линии в 50 м были найдены 22 черепахи, наполовину погружившиеся в воду. Примечательно, что на прилегающих территориях черепахи там встречались довольно редко. Можно предположить, что они используют водоем не только для питья и охлаждения, но и для иных целей. Не исключено, что они “втягивают” воду через анальное отверстие и, затем впитывают ее при помощи мочевого пузыря. Это предположение адекватно использованию мочевого пузыря сухопутными черепаками Кавказа и галапагосскими черепаками (Jorgensen, 1998).

## Литература

Амиранашвили Н.Г. Морфологические отличия панцирей сухопутных черепах Болгарии//Актуальные проблемы современной биологии. Тбилиси, 2000. С. 36-54. Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Баранов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии. Санкт-Петербург, 2004. ЗИН РАН. С. 1-230. Банныков А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Москва, 1977. С. 1-414. Богданов О.П. Фауна Узбекской ССР, т.1, Земноводные и

пресмыкающиеся. Ташкент, 1960. С. 5-260. **Богданов О.П.** Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент, 1965. С. 1-260. **Боркин Л.Я.** Классификация шарниров в пластроне панциря черепах//Вопросы герпетологии, 1973, № 3. С. 41-44). **Брушко З.К.** Размножение среднеазиатской черепахи в Алма-Атинской области//Изв. АН Каз. ССР, 1978, вып. 2, (:16-22). **Брушко З.К., Дуйсебаева Т.Н.** Материалы по среднеазиатской черепахе в юго-восточных Кызылкумах. Selevinia, 2007. С. 120-124. **Брушко З.К., Кубыкин Р.А.** Морфологические особенности среднеазиатской черепахи в некоторых популяциях Южного Прибалхашья//Изв АН Каз. ССР, сер. биол., 1977 (3). С. 30-37. **Васильев В.А., Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А., Воронов А.С., Рысаков А.П., Семенова С.К.** Полиморфизм гена 12S рРНК и филогеография среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* Gray 1844//Журн. Общая генетика, 2008, Т. 44, Вып. 6. С.784-788. **Дубинин В.Б.** Эколого-фаунистический очерк земноводных и пресмыкающихся Хавастского района Ташкентской области УзССР//Труды ИЗИП АН УзССР. 1954. С. 59-170. **Затока А.Л.** О влиянии экстремальной засухи на популяции рептилий в Северном Туркменистане//Вопросы герпетологии, 1989, вып. 7. С. 90-91. **Захидов Т.З.** Биология рептилий Южных Кызыл-Кумов и хребта Нура-Тау//Труды САГУ, серия 8-а, зоол. 1938, вып. 54. **Кашкаров Д.Н.** Животные Туркменистана. Ташкент, 1932 С. 1-88. **Костин В.П.** Заметки по размножению и экологии земноводных и пресмыкающихся в древней дельте Аму-Дарьи и Кара-Калпакского Устьярта//Труды ИЗ АН УзССР, том 5. Ташкент, 1956. С. 47-67. **Параскив К.П.** Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата, 1956. 228 с. **Семенова С.К., Корсуненко А.В., Васильев В.А., Перешкольник С.Л., Мазанаева Л.Ф., Банникова А.А., Рысков А.П.** RAPD-изменчивость средиземноморской черепахи *Testudo graeca* L. (Testudinidae). Генетика, 2004, том 40, №12 С. 1-9. **Хозацкий Л.И.** Палеонтологическое и стратиграфическое значение ископаемых черепах//Вопросы палеонтологии, 1951, вып. 1. С. 20-31. **Чернов С.А.** Фауна Таджикской ССР, т. 18. Пресмыкающиеся. Сталинабад, 1959. С. 1-204. **Чхиквадзе В.М.** Ископаемые черепахи Кавказа и Северного Причерноморья. Тбилиси, 1983. С. 1-149. **Чхиквадзе В.М.** Первая находка ископаемых остатков черепах рода *Agrionemys* в Предкавказье//Вестник зоологии, 1988, № 1. С. 62. **Чхиквадзе В.М.** О систематическом положении современных сухопутных черепах Средней Азии и Казахстана //Изв. АН ГССР, сер. биол., 1988, вып. 4(2). С. 110-114. **Чхиквадзе В.М.** Неогеновые черепахи СССР. Тбилиси, Мецниереба, 1989а. С. 1-102. **Чхиквадзе В.М.** Новые данные об ископаемых и современных сухопутных черепахах СССР//Вопросы герпетологии, 1989б, № 7. С. 283-284. **Чхиквадзе В.М.** О систематическом положении некоторых ископаемых черепах Азии//Труды ТГПУ им. С.С. Орбелиани, 10. Тбилиси, 2001. С. 235-240. **Чхиквадзе В.М.** Краткий каталог современных и ископаемых сухопутных черепах Северной Евразии. Тбилиси, 2006. "Прометей" (=Труды ТГПУ) 7(19). С. 276-283. **Чхиквадзе В.М.** Краткий каталог ископаемых черепах Северной Евразии//Пробл. Палеобиол., 2 Тбилиси, 2007. С. 126-137. **Чхиквадзе В.М., Амиранашвили Н. Г., Атаев Ч.** Новый подвид сухопутной черепахи из Юго-Западного Туркменистана//Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 1990, № 1. С. 72-75. **Яковлева И.Д.** Пресмыкающиеся Киргизии. Фрунзе, 1964. С. 1-272. **Amiranashvili N.** (2000). Differences in shell morphology of *Testudo graeca* and *Testudo hermanni*, based on material from Bulgaria. Amphibia-Reptilia, 21 (:67-81). **Bickham J.W., Iverson J.B., Parham J.F., Philippen H.-D., Rhodin A.G.J., Schaffer H.B., Spinks P.Q., van Dijk P.P.** (2007). An Annotated List of Modern Turtle Terminal Taxa with Comments on Areas of Taxonomic Instability and Recent Change. Chelonian Research Monographs, No. 4, (:173-199). **Danilov I.G.** (2005). Die fossilen Schildkroten Europas. In: Fritz U. (Ed). Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Schildkroten II (Cheloniidae, Dermochelyidae, Fossile Schildkroten). Wiebelsheim, Fula Verlag. (:1-91). **Fritz U., Havas P.** (2007). Checklist of Chelonians of the World. Vertebrate Zoology, 57(2), (:1- 368). **Gmira S.** (1995). Etude des cheloniens fossiles du Maroc. Paris, CNRS. (:1-140). **Iverson J.B.** (2007). A Checklist of the Turtles of the World. (из интернета). **Jorgensen C.B.** (1998). Role of urinary and cloacal bladders in chelonian water economy: historical and comparative perspectives. Biological Reviews, 73, (:347-366). **Khosatzky L.I., Mlynarski M.** (1966). *Agrionemys* - nouveau genre de tortues terrestres (Testudinidae). Bull. Acad. Polonaise des Sciences, 2(14), (:123-125). **Lapparent de Broin F., Bour R., Parham J.F., Perala J.** (2006). *Eurotestudo* a new genus for, the species *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 (Chelonii, Testudinidae). Comptes Rendus Palevol., 5, (:803-811). **Mlynarski M.** (1966). Morphology of the shell of *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Reptilia). Acta biologica cracoviensia, ser. zool., 9, (:219-223, Plate 29-32). **Rhodin A.G.J.** (2007). Turtles of the World Checklist. Turtles of the World: Taxonomy and Synonymy. IUSN Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. (из интернета).

Грузия, Тбилиси 0108, ул. Ниавари 4. [chelydrasia@caucasus.net](mailto:chelydrasia@caucasus.net)  
Казахстан, Алматы, 050060, пр. аль-Фараби, Институт зоологии

*Viacheslav M. Chkhikvadze, Zoya K. Brushko, Rudolf A. Kubykin.* **Краткий обзор систематики среднеазиатских черепах (Testudinidae: Agrionemys) и подвижные зоны панциря у этой группы черепах**