

УДК 598.132.4:591.524.2

СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ
TESTUDO GRAECA (TESTUDINIDAE, REPTILIA)
НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ КАВКАЗА (ДАГЕСТАН, РОССИЯ)

© 2025 г. У. А. Гичиханова

Дагестанский государственный университет,
ул. М. Гаджиева, 43а, Махачкала, Республика Дагестан, 367000 Россия
E-mail: uzlipar92@mail.ru

Поступила в редакцию 21.10.2024 г.

После доработки 27.12.2024 г.

Принята к публикации 27.12.2024 г.

Приведены данные по термобиологии и суточной активности средиземноморской черепахи *Testudo graeca* (Linnaeus 1758) на Северо-Востоке Кавказа. Впервые подробно описаны суточная и сезонная активность этого вида черепахи, формы их активности, соответствующие им температуры тела и окружающей среды.

Ключевые слова: *Testudo graeca*, термобиология, суточная активность, сезонная активность, Северо-Восток Кавказа

DOI: 10.31857/S1026347025050066

Для рептилий температура является важным абиотическим фактором, влияющим на все стороны их жизнедеятельности (экология, поведение, физиологические процессы и т.п.) (Magnusson *et al.*, 1979; Avery, 1984). Средиземноморская черепаха *Testudo graeca* (Linnaeus 1758) имеет обширный ареал, включающий южную Европу и некоторые средиземноморские острова (Майорка, Сардиния, Самос, Тасос), северную Африку и юго-западную Азию (Iverson, 1992; Buskirk *et al.*, 2001; Roll *et al.*, 2017; Escoriza *et al.*, 2022; Uetz *et al.*, 2024). За период изучения экологии средиземноморской черепахи накоплены лишь фрагментарные сведения по суточной активности и термобиологии в Закавказье и Дагестане (Богачев, 1938; Банников, 1954; Александров, 1978; Мусхелишвили, 1970; Мазанаева, 2009, 2013, 2021; Мазанаева, Гичиханова, 2020; Arakelyan *et al.*, 2011; Türkozan *et al.*, 2023). Вид внесен в Красный список МСОП (IUCN Red List of Threatened Species, 2024) в категории Vulnerable species (VU) – уязвимый вид, который находится под угрозой вымирания (<https://www.iucnredlist.org>). Вид включен в Красную книгу Российской Федерации (Мазанаева, 2021) и Республики Дагестан (Мазанаева, Гичиханова, 2020). Несмотря на то, что этот вид очень уязвим и находится под охраной, в литературе практически нет подробных сведений о его суточной и сезонной активности, а также о термобиологии. В данной работе

впервые наиболее полно описываются особенности суточной активности и терморегуляторного поведения средиземноморской черепахи *T. graeca* на Северо-Востоке Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проведены в 2018–2021 гг. в период сезонной активности черепахи с начала апреля до конца октября. Наблюдения были проведены на Приморской низменности Дагестана от южных окраин г. Махачкалы до границы с Азербайджаном и в прилежащих предгорьях, где относительно высокая численность черепахи. Сбор данных проводили на произвольно выбранных маршрутах. Суточную активность фиксировали путем наблюдения с укромного места за отдельными особями в течение суток. Для каждой обнаруженной на маршруте черепахи отмечали время встречи, особенности поведения, пол, возраст и измеряли длину панциря. Деление на возрастные группы проводили с учетом размеров панциря, который у половозрелой сухопутной черепахи достигает примерно 16–18 см в возрасте 12–14 лет (Банников, 1951). Одновременно измеряли температуры тела, поверхности субстрата и воздуха. Во время поимки черепах фиксировали температуру окружающей среды с помощью термогигрометра CEM DT-625. Во время измерения температуры

воздуха создавали кратковременную тень во избежание нагрева датчика солнцем.

У 105 половозрелых черепах измеряли температуру тела в клоаке в течение 30 секунд с помощью цифрового термометра Mastech MS6511 с выносным датчиком – термопарой типа K. Крупным особям датчик вводился на глубину около 2 см, мелким – до 1 см. Этим же прибором фиксировали температуру поверхности субстрата и воздуха на высоте 2 см в местах обнаружения каждой особи. При этом регистрировали время выхода из убежищ, период максимальной активности и ее спад в естественных условиях.

При статистической обработке данных использовали программный пакет Microsoft Excel и Statistica 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Формы активности. В течение суток у черепах наблюдаются семь форм активности, которые связаны с регуляцией температуры тела (Черлин, 2014). Температурные характеристики для форм активности приводятся в табл. 1.

1. *Подготовка к выходу и выход.* Перед выходом из убежища на поверхность и в самом начале активности некоторое время черепахи лежат неподвижно с прикрытыми глазами и наполовину втянутыми головой и конечностями.

2. *Нагревание.* Черепахи, выходя из убежищ, находят более прогреваемый участок на расстоянии около 5 м от ночной лежки. После выхода из лежки они некоторое время остаются неподвижными. В процессе нагревания они лежат, вытянув шею и конечности.

3. *Утренняя активность.* После нагревания черепахи активно перемещаются, питаются и спариваются весь сезон активности при наличии половогого партнера. Период утренней активности можно характеризовать как первичное термонейтральное поведение (Черлин, 2014).

4. *Дневной отдых.* При повышении поверхности температуры субстрата до +30.4°C черепахи уходят в тень, зарываясь в основание кустарников (*Artemisia tschernieviana*, *Pyrus salicifolia*, *Rubus caesius*, *Juncus*, *Verbascum*, *Malva*, *Rosa*, *Hippophae*, *Tamarix*, *Paliurus* и др.). Активность черепах полностью прекращается при температуре поверхности грунта на открытых пространствах выше +38.0...+40.0°C.

5. *Вечерняя активность.* По мере снижения температуры воздуха после периода дневной жары, черепахи выходят из убежищ. Средняя температура тела черепах в период вечерней активности составляла +31.6±3.54 °C. Некоторые черепахи, находящиеся в лежках в период вечерней активности, не выходят из убежищ (около 10 % от всех исследованных). Причиной их неактивности, по-видимому, является потребление достаточного корма в утреннюю активность или изменение погодных условий. Период вечерней активности можно охарактеризовать как вторичное термонейтральное поведение (Черлин, 2014).

6. *Остыивание.* Вечером активность черепах (передвижение, питание и спаривание) снижалась в связи с понижением температуры окружающей среды. При этом снижалась и температура тела черепах, то есть происходило остывание, но при благоприятных погодных условиях черепахи могут греться в последних лучах заходящего солнца.

Таблица 1. Суточные последовательности поведенческих реакций *T. graeca* Северо-Восточного Кавказа с характеристикой температуры тела и среды обитания

Форма активности	Температура тела (°C)		Температура поверхности субстрата (°C)	Температура воздуха (°C)	Влажность воздуха (%)
	Min	Max			
Подготовка к выходу и выход (7:00–8:00)	20.5	30.5	23.5±4.02 (17.6–27.2)	22.8±3.57 (18.5–25.9)	46.3±5.5 (40–50)
Нагревание (8:00–9:00)	20.8	31.8	26.7±4.50 (20.3–34.2)	23.3±2.71 (18.5–27.0)	50.6±10.3 (35–63)
Утренняя активность (9:00–11:00)	22.5	37	27.9±4.30 (19.6–40.0)	24.6±2.71 (15.2–30.2)	45.7±14.5 (26–64)
Дневной отдых (11:00–14:00)	25.5	33.5	25.6±4.92 (18.0–35.8)	23.4±4.87 (15.4–34.4)	37.8±12.2 (16–56)
Вечерняя активность (14:00–16:00)	26.3	35.5	24.8±2.69 (19.9–28.7)	24.5±3.08 (17.4–29.1)	46.6±9.9 (29–66)
Остыивание (16:00–17:00)	23.8	34.5	23.1±2.10 (20–26)	20.4±2.83 (16.3–23.9)	42.7±6.5 (33–46)
Ночной сон (17:00–19:00)	21.4	31.5	22.5±2.72 (18.4–25.9)	22.3±5.97 (15.1–27.7)	45±10.5 (33–53)

7. Ночной сон. При снижении температуры окружающей среды черепахи уходят в убежища. В пасмурную погоду уход на ночной покой происходит раньше, а в ясную теплую погоду – позже. Последние активные черепахи отмечены в период с 18:00 до 19:00.

Сезонные особенности суточной активности. Весной черепахи активны с 8:00 до 18:30 часов при температуре воздуха +18...+22°C и температуре поверхности субстрата +24°C. В конце мая при температурах воздуха выше +20...+25°C переходят на двухпиковую активность: первый пик активности наблюдается с 8:00 до 13:30, второй – с 15:00 до 18:30 часов. В летний период также характерна двухпиковая активность, которая длится с 7:30 до 9:30 и с 15:30 до 19:30 при температуре +26...+31°C. Летом при повышении температуры воздуха до +31°C и грунта выше +32°C черепахи уходят в убежища. В начале осени (в сентябре) характерна двухпиковая активность с 9:00 до 11:30 и с 16:00 до 18:30 часов при температуре воздуха +21...+28°C. Перед уходом на зимнюю спячку в последнюю декаду октября активность приобретает

однопиковый характер. Они активны с 8:30 до 16:00 при температуре воздуха +18...+20°C.

Выход из зимней спячки происходит в конце марта – в начале апреля при температуре воздуха +11...+12°C. Массовый выход отмечен с середины апреля до начала мая в зависимости от температурных условий конкретного года при температуре воздуха +14...+16°C. Таким образом, сезонная активность носит двухпиковый характер, первый пик приходится на май-июнь, второй – на сентябрь. Спад сезонной активности наблюдается в жаркие летние месяцы при дневных температурах выше +32°C. Неактивное состояние может длиться от нескольких дней до нескольких недель. Летняя спячка, переходящая в зимнюю, не отмечена. Уходят на зимовку в конце октября при температуре воздуха +12...+14°C. В ходе наблюдений на Приморской низменности в период зимовки в теплые дни при температуре воздуха выше +11°C черепахи изредка выходили на поверхность и грелись. Зимуют обычно в тех же убежищах, что и используют в период активности, только закапываются они туда глубже.

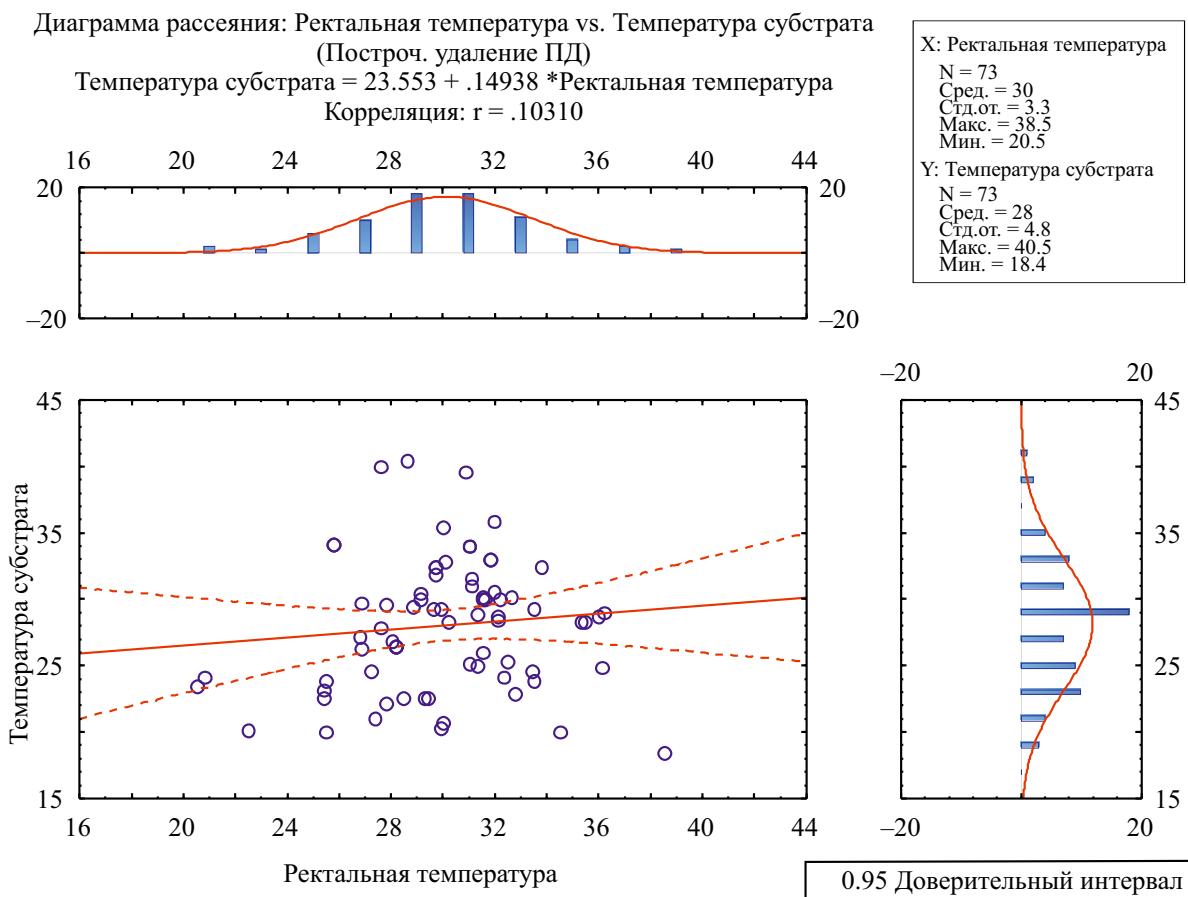


Рис. 1. Корреляционная связь между температурой тела *T. graeca* Северо-Восточного Кавказа и температурой поверхности субстрата.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранней весной и поздней осенью, перед уходом и после выхода из зимней спячки для черепах характерна однопиковая активность, в летний и в ранний осенний период — двухпиковая. Режим суточной активности в разные сезоны зависит от температурных условий конкретного года.

Корреляционная связь между температурой тела и температурой поверхности субстрата не является прямолинейной (рис. 1), значения корреляционного отношения температур тела и поверхности субстрата достоверны ($r > 0.001$).

Корреляционная связь между температурой тела и температурой воздуха также не является прямолинейной (рис. 2), значения корреляционного отношения температур тела и воздуха достоверны ($r > 0.001$).

Как видно из рис. 2 и 3, максимальная связь температуры тела с температурами внешней среды отмечается при температурах тела примерно $+29\dots+31^{\circ}\text{C}$, температурах поверхности субстрата $+24\dots+34^{\circ}\text{C}$ и воздуха $+23\dots+27^{\circ}\text{C}$, т.е. при тех

температурах, при которых черепахи в основном активны. При более высоких температурах среды удерживать температуру тела в нужном диапазоне не получается.

Температура поверхности субстрата имеет более рассеянные значения по сравнению с температурой тела и воздуха, однако средние значения температуры тела практически укладываются в рамках средних значений температуры поверхности субстрата (рис. 3).

Минимальная температура тела средиземноморской черепахи в Дагестане в период активности составляла $+20.5^{\circ}\text{C}$, максимальная $+37^{\circ}\text{C}$. При этом средняя температура поверхности субстрата составляла $+27.3 \pm 4.8^{\circ}\text{C}$, воздуха $+24.1 \pm 3.8^{\circ}\text{C}$. По данным Д.А. Бондаренко и Е.А. Перегонцев (2019), минимальная температура тела среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* (Khosatzky et Mlynarski 1966) в Узбекистане в период активности составляла $+22.1^{\circ}\text{C}$, максимальная $+38^{\circ}\text{C}$. Средняя температура поверхности субстрата в этот период составляла $+32.9 \pm 2.1^{\circ}\text{C}$, воздуха $+25.9 \pm 3.6^{\circ}\text{C}$. По данным

Диаграмма рассеяния: Ректальная температура vs. Температура воздуха

(Построч. удаление ПД)

Температура воздуха = $22 + 0.07850 * \text{Ректальная температура}$

Корреляция: $r = 0.07640$

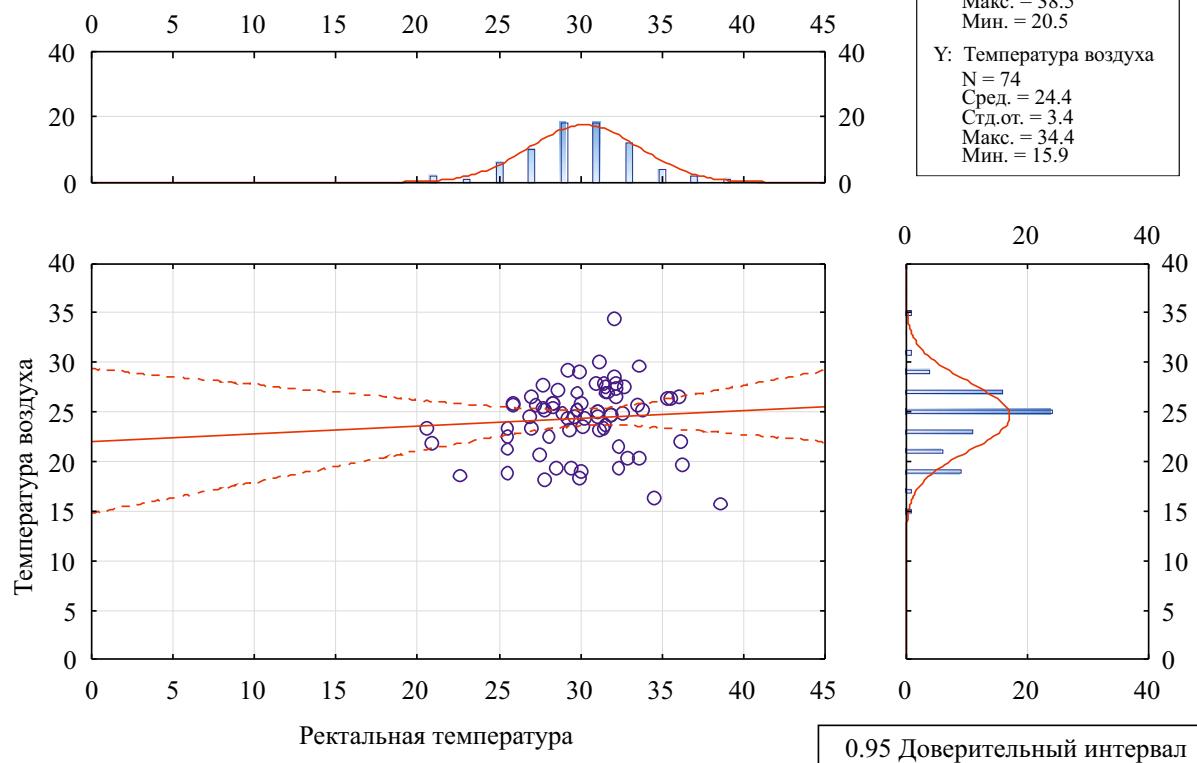


Рис. 2. Корреляционная связь между температурой тела *T. graeca* Северо-Восточного Кавказа и температурой воздуха.

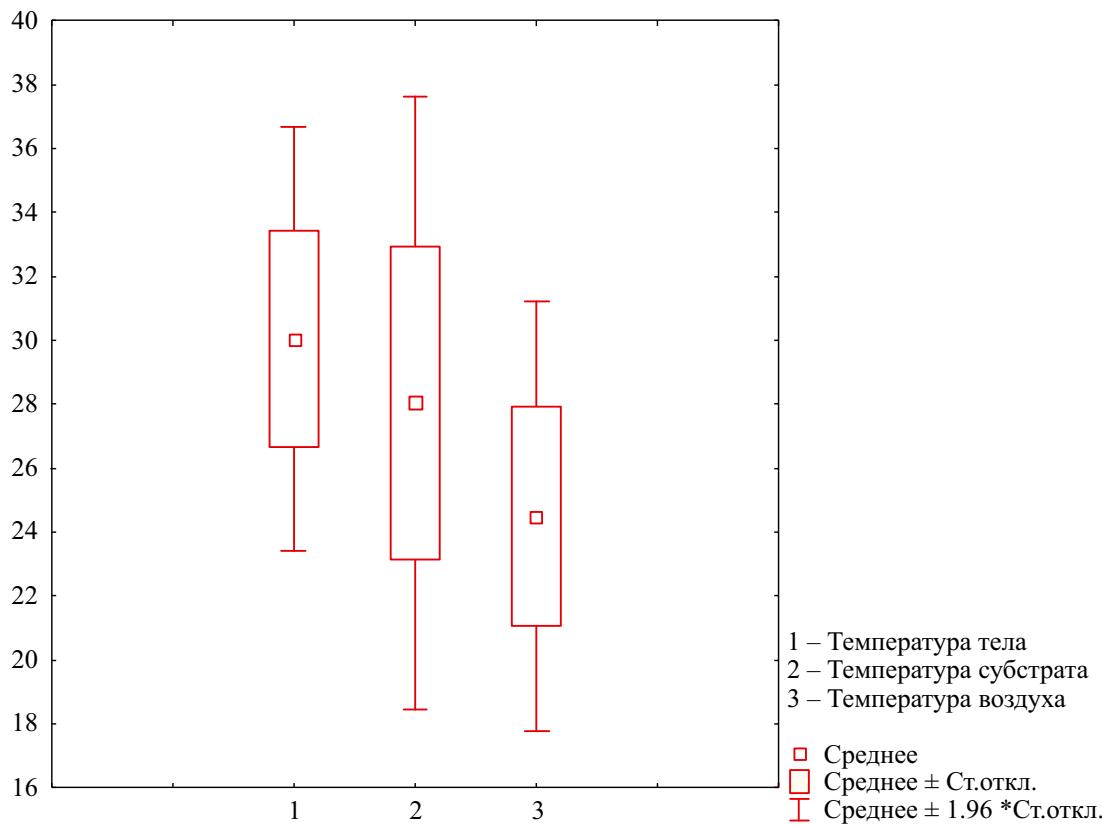


Рис. 3. Температуры тела черепах, поверхности субстрата и воздуха при встречах *T. graeca* в Дагестане.

А. Вуйович с соавторами (Vujović *et al.*, 2023), средняя температура тела балканской черепахи *Testudo hermanni* (Gmelin 1789) в Монтенегро (Черногория) составляет $+29.2 \pm 2.5^{\circ}\text{C}$. Близкие виды – среднеазиатская, баланская и средиземноморская черепахи филогенетически более или менее родственны друг другу и населяют сходные по климату регионы. Анализ данных по средиземноморской и среднеазиатской черепахам показал незначительные расхождения в температуре тела, что, по-видимому, связано с использованием схожих методик исследований в полевых условиях. Заметная разница в температурах активности отмечена у балканской черепахи, несмотря на то что климатические условия между Дагестаном и Средней Азией различаются сильнее, чем между Дагестаном и Черногорией. Скорее всего, эти различия в большей степени связаны не с биологией этих видов черепах, а с различиями в методиках исследований, что было уже отмечено в литературе (Черлин, 2013.). При использовании различных методик полевых исследований могут быть получены некорректные данные, не соответствующие реальному положению дел. При этом в некоторых работах эти методики описаны недостаточно подробно, что не дает возможности их оценить и сравнить данные, полученные от разных видов.

Среднеазиатская черепаха летом впадает в спячку, переходящую в зимнюю. А средиземноморская черепаха, в отличие от среднеазиатской, активна не только весной, но и летом. Однако в жаркий летний период она мигрирует в рощи, в тень деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые приведены систематические данные о суточной и сезонной активности, а также о термобиологии средиземноморской черепахи. Минимальная температура тела в период активности составляет $+20.5^{\circ}\text{C}$, максимальная $+37^{\circ}\text{C}$. Средняя температура поверхности субстрата в период активности составляла $+27.3 \pm 4.8^{\circ}\text{C}$, воздуха $+24.1 \pm 3.8^{\circ}\text{C}$. Суточная активность весной и осенью имеют однопиковый характер, в летний период – двухпиковый. Сезонная активность носит двухпиковый характер, первый пик приходится на май – июнь, второй – на сентябрь. Летняя спячка не отмечена. Спад сезонной активности в летний период может длиться от нескольких дней до нескольких недель. В жаркий летний период черепахи иногда встречаются в защищенных от солнца зарослях под густым пологом растительности.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования проводились в соответствии с «Международными рекомендациями (этический кодекс) по проведению медико-биологических исследований с использованием животных», разработанным и опубликованным в 1985 году Советом международных научных организаций и «Европейской конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях» от 18 марта 1986 г. (протокол № 4 от 25.05.2024).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность А.Н. Гнетневой за помощь в сборе полевого материала и В.А. Черлину за советы и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета института (учреждения, организации). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекперов А.М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Издательство «ЭЛМ». 1978. 264 с.
- Банников А.Г. Материалы к познанию биологии кавказских черепах // Известия Московского государственного педагогического института им. В. П. Потемкина. 1951. Т. 18. С. 129–167.
- Банников А.Г. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся южного Дагестана // Ученые записки МГПИ. 1954. Т. 28, вып. 2. С. 75–88.
- Богачев А.В. Зоологические наблюдения над пресмыкающимися и земноводными в Мильской степи. Известия Азербайджанского филиала академии наук СССР. 1938. С. 89–101.
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А. Термобиология и суточная активность среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*) (Testudinidae, Reptilia) // Современная герпетология. 2019. Т. 19, вып. 1/2. С. 17–30. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-17-30>

Мазанаева Л.Ф. Черепаха Палласа (средиземноморская черепаха) – *Testudo graeca pallasi* (Chkhikvadze et Bakradze, 2002) // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала. 2009. С. 407–408.

Мазанаева Л.Ф. Средиземноморская черепаха Палласа *Testudo graeca pallasi* Chkhikvadze et Bakradze, 2002 // Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-ое издание. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология». 2021. 431–432 с.

Мазанаева Л.Ф. Средиземноморская черепаха, *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 // Труды заповедника «Дагестанский». Вып. 6. Редкие позвоночные животные заповедника «Дагестанский». 2013. С. 48–55.

Мазанаева Л.Ф., Гичиханова У.А. Черепаха Палласа *Testudo graeca pallasi* (Chkhikvadze et Bakradze, 2002) // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М.А. 2020. С. 475–477.

Мусхелишвили Т.А. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: «Мецниереба». 1970. 235 с.

Черлин В.А. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.) / Зоологический институт РАН. СПб. 2013. С. 32–39.

Черлин В.А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publ. 2014. 442 с. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2014.3701>

Arakelyan M.S., Danielyan F.D., Corti C., Sindaco R., Leviton A.E. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh. – Salt Lake City: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 2011. 154 P. https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-11380

Avery R.A. Physiological aspects of lizard growth; the role of thermoregulation. Symp. zool. Soc. Lond. 1984. №. 52. P. 407–424.

Buskirk J.R., Keller C., Andreu A.C. *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 – Maurische Landschildkröte // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 3/III A/ Ed Fritz U., Wiesbaden: Aula-Verlag, 2001. P. 125–178.

Escoriza D., Díaz-Paniagua C., Andreu A., Ben Hassine J. *Testudo graeca* Linnaeus 1758 (Western Subspecies Clade: *Testudo g. graeca*, *T. graeca cyrenaica*, *T. graeca marokkensis*, *T. graeca nabeulensis*, *T. graeca whitei*) – Mediterranean Spur-thighed Tortoise, Moorish Tortoise, Libyan Tortoise, Moroccan Tortoise, Tunisian Tortoise, Souss Valley Tortoise // Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group / Eds Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., van Dijk, P.P., Stanford, C.B., Goode, E.V., Buhlmann, K.A., Mittermeier, R.A. Chelonian Research Monographs 2022. V. 5. № 16. P. 117.1–18. www.iucn-tftsg.org/cbftt. <https://www.iucnredlist.org> <https://doi.org/10.3854/crm.5.117.western>.

- Iverson J.B.* A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World. Richmond, IN: Privately Printed. 1992. 363 pp.
- Magnusson, J. J., Crowder, L. B., Medvick, P. A.* Temperature as an ecological resource // Am. Zool. 1979. V. 19. P. 331–343.
<https://doi.org/10.1093/icb/19.1.331>
- Roll U., Feldman A., Novosolov M., Allison A., Bauer A.M., Bernard R., Böhm M., Castro-Herrera F., Chirio L., Collen B., Colli G.R., Dabool L., Das I., Doan T.M., Grismer L.L., Hoogmoed M., Itescu Y., Kraus F., LeBreton M., Lewin A., Martins M., Maza E., Meirte D., Nagy Z.T., de C Nogueira C., Pauwels O.S. G., Pincheira-Donoso D., Powney G.D., Sindaco R., Tallowin O.J. S., Torres-Carvaljal O., Trape J.F., Vidan E., Uetz P., Wagner P., Wang Y., Orme C.D.L., Grenyer R., Meiri S.* The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation // Nat. Ecol. Evol. 2017. V. 1. P. 1677–1682.
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0332-2>
- Türkozan O., Javanbakht H., Mazanaeva L., Meiri S., Kornilev Y.V., Tzoras E., Popgeorgiev G., Shanas U., Escoriza D.* // *Testudo graeca* Linnaeus 1758 (Eastern Subspecies Clades: *Testudo g. armeniaca*, *Testudo g. buxtoni*, *Testudo g. ibera*, *Testudo g. terrestris*, *Testudo g. zarudnyi*) – Armenian Tortoise, Zagros Tortoise, Anatolian Tortoise, Levantine Tortoise, Kerman Tortoise. / Eds Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., van Dijk, P.P., Stanford, C.B., Goode, E.V., Buhlmann, K.A., and Mittermeier, R.A. Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs 2023. V. 5(17). P. 120.1–31.
www.iucn-tftsg.org/cbfft/
<https://doi.org/10.3854/crm.5.120.eastern.graeca.v1.2023>
- Uetz P., Freed P., Aguilar R., Hosek J.* (Eds.). The Reptile Database. 2024. <http://www.reptile-database.org>
- Vujović A., Pešić V., Meek R.* Living in a Thermally Diverse Environment: Field Body Temperatures and Thermoregulation in Hermann's Tortoise, *Testudo hermanni*, in Montenegro // Conservation. 2023. V. 3. № 1. P. 59–70.
<https://doi.org/10.3390/conservation3010005>

Daily and seasonal activity of *Testudo graeca* (Testudinidae, reptilia) in the Northeast Caucasus (Dagestan, Russia)

U. A. Gichikhanova*

Dagestan State University, M. Gadzhiev str., 43a, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367000 Russia
 *e-mail: uzlipat92@mail.ru

Data on the thermobiology and daily activity of the Mediterranean tortoise *Testudo graeca* (Linnaeus 1758) in the North-East Caucasus are presented. The forms of daily activity with characteristics of body temperatures, external environment and thermoregulatory behavior are described. For morning and evening activity, primary and secondary thermoneutral behavior corresponds.

Keywords: *Testudo graeca*, thermobiology, daily activity, seasonal activity, Northeast Caucasus