

УДК 598.132:591.69

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ СРЕДНЕАЗИАТСКОЙ ЧЕРЕПАХИ (*AGRIONEMYS HORSFELDII*) С ПАРАЗИТАМИ В ПРИРОДЕ

© 2015 г. Д. А. Бондаренко

Головной центр гигиены и эпидемиологии Федерального медико-биологического агентства, Москва 123182, Россия
e-mail: dmbonda@list.ru

Поступила в редакцию 28.03.2014 г.

На среднеазиатской черепахе отмечено паразитирование 4 видов простейших, 17 видов гельминтов и 6 видов клещей. Паразитические простейшие относятся преимущественно к споровикам (Sporozoa). Гельминты представлены круглыми червями (Nematoda) трех отрядов: Oxyurida, Ascaridida и Spirurida. Большинство видов нематод относятся к Oxyuridea, Pharyngodonidae. Наибольшее видовое разнообразие Pharyngodonidae приходится на 2 специфических для Testudinidae рода: *Tachygonetria* и *Mehdiella*. Из иксодовых клещей на черепахе наиболее распространен *Hyalomma aegyptium*, который паразитирует на всех фазах своего развития с преобладанием половозрелых особей. Экстенсивность заражения черепах *H. aegyptium* сильно варьирует (от 0 до 79%). Другие виды Ixodidae паразитируют на черепахе в фазе личинки и нимфы. Из их числа наиболее часто встречается *Haemaphysalis sulcata*. Из аргасовых клещей на *A. horsfieldii* паразитирует только *Ornithodoros tartakovskyi*, обитающий в норах мелких млекопитающих и черепах. Распространение всех видов клещей носит преимущественно очаговый характер. Наиболее частому их нападению черепаха подвергается в предгорьях, где на ней могут паразитировать одновременно несколько видов клещей. Активность паразитов синхронно совпадает с весенней активностью *A. horsfieldii*. Максимальная численность паразитов приходится на конец весны – начало лета. В период гибернации, особенно в заключительный ее период, черепаха испытывает минимальный пресс паразитов, что имеет большое значение для экономии энергетических ресурсов. Из спячки черепаха появляется с минимальной численностью эндопаразитов и без эктопаразитов.

Ключевые слова: *Agrionemys horsfieldii*, паразито-хозяйинные отношения, Protozoa, Nematoda, Ixodidae, Argasidae

DOI: 10.7868/S0044513415050037

Паразито-хозяйинные отношения представляют важный раздел изучения экологии животных и занимают центральное место в экологической паразитологии. В связи с тем, что среднеазиатская черепаха (*Agrionemys horsfieldii*) широко распространена в пустынных ландшафтах Средней Азии и по численности населения превосходит многие виды позвоночных животных, ее место в поддержании паразитарных связей в биогеоценозах значительно. Наиболее углубленно паразиты *A. horsfieldii* изучались в 40–70 гг. прошлого столетия. В этот период были проведены основные наблюдения по гельминтам (Дубинина, 1949; Марков и др., 1962; Ваккер, 1970). В последующие годы список эндопаразитов расширился за счет простейших (Давронов, 1985; Белова, 1997). Эктопаразиты среднеазиатской черепахи также изучались во многих регионах Средней Азии, хотя и не очень углубленно (Лотоцкий, 1945; Ушакова, 1958; Бернадская, 1959; Скрынник, 1959; Гребенюк, 1966; Кукина, 1976; Бердыев, 1980). Богданов (1965)

составил список паразитов среднеазиатской черепахи по имевшимся на тот период сведениям, но анализ паразито-хозяйинных отношений в работе не проводил. В региональных сводках по пресмыкающимся Средней Азии кратко упоминаются некоторые виды клещей, паразитирующих на *A. horsfieldii*, однако данные о распространении и зараженности ими черепах отсутствуют (Параскив, 1956; Чернов, 1959; Богданов, 1962; Саид-Алиев, 1979; Шаммаков, 1981; Атаев, 1985). Исключение представляет работа по пресмыкающимся Кыргызстана (Яковлева, 1964), в которой сообщается о распространении и динамике численности двух видов клещей. Таким образом, имеющиеся сведения по паразитам среднеазиатской черепахи разрозненны, носят региональный характер и обычно ограничены отдельной систематической группой. В полном объеме взаимоотношения *A. horsfieldii* с паразитами не рассматривалось. В связи с этим назрела необходимость провести анализ материалов по паразито-хозяйин-

ным отношениям вида и привлечь внимание к дальнейшему изучению этого важного аспекта экологии.

МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛ

Анализ сведений по паразитам *A. horsfieldii* охватил фактически весь период изучения проблемы с 30-х годов прошлого века по настоящее время. Помимо литературных сведений и сообщений коллег, любезно поделившихся результатами наблюдений, в работе использованы собственные данные, полученные во время полевых работ по изучению экологии среднеазиатской черепахи в Узбекистане (2003–2004 г., 2007 г., 2014 г.), Казахстане (2005 г.), Иране (2006 г.) и Таджикистане (2013 г. и 2014 г.). В анализе зараженности эктопаразитами, включая литературные данные, использовано 1607 особей (собственный материал 216 особей) *A. horsfieldii*, на которых обнаружено 335 клещей 6 видов. При обследовании черепах тщательно осматривался кожный покров вокруг оснований ног и хвоста, шея и поврежденные участки панциря. Зараженность эндопаразитами оценивалась по литературным материалам. Для характеристики зараженности (инвазии) паразитами среднеазиатской черепахи использованы широко применяемые в паразитологии показатели: экстенсивность и интенсивность заражения, индекс обилия паразита (Аниканова и др., 2007). В обзоре уточнены названия видов паразитов в соответствии с их современным систематическим положением, поскольку приведенные в оригинальных работах некоторые их названия устарели. Особенно сильно ревизия коснулась систематики паразитических нематод. Систематическое положение видов родов *Oxyurida*, *Ascaridida* дано в соответствии с последней сводкой по нематодам *Testudinidae* (Bouamer, Morand, 2006). Чтобы избежать путаницы при анализе данных, прежние названия видов, под которыми их рассматривали авторы (Дубинина, 1949; Марков и др., 1962; Ваккер, 1970), приведены в синонимах. Видовые названия иксодовых клещей, упоминаемые в литературе, выверены в соответствии с современной сводкой по иксодовым клещам (Kolonin, 2009). В работе рассмотрено взаимоотношение *A. horsfieldii* с паразитами в естественной среде. Поэтому случаи паразитирования организмов на черепахе в условиях неволи рассматривали лишь в том случае, если заражение предположительно произошло в природе, как, например, бластоцистой *Blastocystis agrionemidis* (Белова, 1997). Описание видов паразитов и передаваемых ими болезней в данной работе не рассматривается, поскольку они имеются в специальных публикациях и не являются предметом настоящего обсуждения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Эндопаразиты *Agrionemys horsfieldii*

Простейшие. Известно небольшое число видов простейших, паразитирующих на *A. horsfieldii*. Эта группа представлена в основном споровиками (Sporozoa). Представители этого класса паразитируют на черепахах по всему миру, но у *A. horsfieldii* найдено всего несколько видов. Кокцидия *Isospora testudinidae* Davronov 1985 (семейство Eimeridae), была выделена из кишечника среднеазиатской черепахи в Южном Узбекистане (Давронов, 1985). Из 63 черепах, отловленных в Кашкадарьинской, Бухарской и Сурхандарьинской областях в 1975–1980 гг., изоспорами было заражено 26.8% особей. Факт паразитирования *Sarcocystis* sp. в мышцах ног взрослой самки *A. horsfieldii* из Таджикистана сообщила Дубинина (1949). У одной среднеазиатской черепахи, содержащейся в условиях неволи, был описан случай мышечного саркоцистоза неясной этиологии (Drzewiecka et al., 2009). Для полного созревания этого паразита требуется два хозяина. Очевидно, черепахи заражаются в природе, потребляя в пищу растения, загрязненные фекалиями плотоядных животных.

Неоднократные поиски паразитов в крови *A. horsfieldii* дали отрицательный результат (Змеев, 1935; Дубинина, 1949; Овезмухаммедов, 1987). Гемоспоридии (Haemosporidia), как и гемогрегарины (Haemogregarinidae), известны у некоторых *Testudinidae*, в частности у греческой черепахи (*Testudo graeca*), но у среднеазиатской черепахи они ни разу не встречались (Овезмухаммедов, 1987; Telford, 2009). Из кровепаразитов пресмыкающихся наиболее хорошо изучены жгутиконосцы (*Zoomastigina*), относящиеся к роду *Leishmania* (Овезмухаммедов, 1991). Лейшмании отмечались в крови многих видов ночных и дневных ящериц, а также змей, которые, как и черепахи, используют норы, в которых обитают переносчики паразита — москиты (*Phlebotominae*). Однако случаи инвазии сухопутных черепах не отмечались.

Из протозойных организмов необходимо отметить *Blastocystis agrionemidis* Belova 1997, обнаруженного в 6-летней *A. horsfieldii*, взятой из ленинградского зоопарка (Белова, 1997). Автор утверждает, что описанный вид паразита специфичен для черепах и у позвоночных других классов не встречается. Однако в природе *B. agrionemidis* у среднеазиатской черепахи пока не найден.

Инфузория *Balantidium testudinis* Chagas 1911 выявлена у *A. horsfieldii* в Таджикистане (Дубинина, 1949). По сведениям автора, в выборке из 158 особей разного возраста было заражено всего 7%. Этот уровень заражения балантидиями сохранялся в течение всего года, но в конце марта, с началом сезонной активности черепах, в их организме был отмечен процесс деления инфузورий.

Гельминты. Большая группа эндопаразитов, широко распространенных у сухопутных черепах, представлена круглыми червями (Nematoda), обитающими в толстом кишечнике. Из-за потребления растительной пищи у черепах Testudinidae сформировалась в целом однообразная фауна этих паразитов. У среднеазиатской черепахи распространены представители трех отрядов: Oxyurida, Ascaridida и Spirurida. Многие виды имеют широкое географическое распространение и являются общими для разных видов черепах (Дубинина, 1947; Bouamer, Morand, 2006). Виды рода *Mehdiella*, *Tachygonetria* и *Atractis*, характерные для *A. horsfieldii*, часто отмечались у *Testudo graeca* Linnaeus 1758 (Drasche, 1884; Дук, Дукова, 1956; Radulesku, 1970; Bouamer, Morand, 2005) и *Testudo hermanni* Gmelin 1789 (Baruš, Johnson, 1973; Johnson, 1973 и др.).

Систематика Oxyurida оказалась сложной и неоднократно подвергалась ревизии (Petter, 1966; Шарпило, 1976; Bouamer, Morand, 2002, 2004, 2006; Bouamer et al., 2001, 2003). В связи с этим некоторые виды были сведены в синонимы. Запутанной оказалась ситуация с двумя видами оксиурид: *Tachygonetria macrolaimus* (Linstow 1899) и *Tachygonetria microlaimus* (Linstow 1899), описанными у леопардовой черепахи *Stigmochelys pardalis* (Bell 1828) из Южной Африки (Petter, 1966). Эти нематоды были также обнаружены у *A. horsfieldii* (Дубинина, 1949; Ваккер, 1970). Однако Петтер (Petter, 1966) в своем анализе не подтвердила находку *T. microlaimus* у среднеазиатской черепахи, а Шарпило (1967) посчитал этот вид как *Tachygonetria longicollis* (Schneider 1866) и предположил, что находка *T. microlaimus* в фауне Средней Азии ошибочна. Позднее в сводке по нематодам Testudinidae (Bouamer, Morand, 2006) *T. microlaimus* был восстановлен как паразит *A. horsfieldii*, но другой вид тахигонетрии — *T. macrolaimus*, указанный для *A. horsfieldii* (Дубинина, 1949; Petter, 1966; Шарпило, 1976), был исключен из фауны Евразии. Согласно последним представлениям *T. microlaimus* оставлен мною в списке паразитов черепахи, а *T. macrolaimus* не включен. Внести окончательную ясность в таксономическое положение этих видов мог бы молекулярно-генетический анализ. Из семейства Ascarididae у *A. horsfieldii* известен паразит *Anguisticaecum holopterum* (Rudolphi 1819), который встречается у других сухопутных черепах Европы, Африки и Америки (Bouamer, Morand, 2006), а также *Atractis dubininae* Petter 1966 (Petter, 1966; Bouamer, Morand, 2006), обнаруженный Дубининой (1949) у черепах Таджикистана и определенный ею как *Atractis dacliluris* (Rudolphi 1819). Из надсемейства Spiruroidea находили цисты с личинками червей, предположительно отнесенными к трем видам *Agamospirura* spp. (Дубинина, 1949). Позднее Шарпило (1976) отнес их к виду *Physocephalus sexalatus* (Molin 1860). Таким обра-

зом, всего в списке гельминтов среднеазиатской черепахи оказалось 17 видов, большинство которых (14) относится к семейству Pharyngodonidae (табл. 1). По общему количеству видов нематод представленный список соответствует списку, опубликованному ранее (Шарпило, 1976). Однако часть видов из прежнего списка была удалена или сведена в синонимы, но вместе с тем в обновленный список внесены новые виды. Зараженность черепах нематодами в природе очень высокая. В популяциях черепах отмечалась 100% зараженность особей, возраст которых превышал 1 год (Дубинина, 1949; Марков и др., 1962). Видовой состав нематод и экстенсивность заражения ими *A. horsfieldii* имеет региональные особенности, о которых можно судить по материалам, полученным в Южном Таджикистане (Дубинина, 1949), на п-ове Мангышлак в Западном Казахстане (Марков и др., 1962) и южном Казахстане (Ваккер, 1970). Наиболее распространенными видами нематод в этих регионах были: *Tachygonetria conica* (Drasche 1884), *Tachygonetria longicollis*, *Tachygonetria robusta* (Drasche 1884), *Mehdiella uncinata* (Drasche 1884), *Atractis dubininae* Petter 1966 (табл. 2). В двух регионах высокую экстенсивность заражения имели также *Mehdiella microstoma* (Drasche 1884) и *Mehdiella stilosa* (Thapar 1925). В Западном Казахстане у черепах наиболее распространенными видами были *M. stilosa* (100%) и *T. robusta* (100%), а в Южном Казахстане *M. uncinata* (73.9%), *T. conica* (66.5%), *M. stilosa* (59.1%) и *T. longicollis* (56.7%). В Южном Таджикистане массово распространены *A. dubininae*, 5 видов *Tachygonetria* и 3 вида *Mehdiella*. По моим наблюдениям высокая экстенсивность заражения гельминтами отмечалась также в Узбекистане. Интересно, что большинство перечисленных видов оксиурид широко распространены и доминируют у *T. graeca* далеко на западе Европы на Пиринейском п-ове (Chavarri et al., 2012).

Нематоды встречаются круглый год у всех среднеазиатских черепах, кроме сеголеток, но интенсивность их заражения в течение года изменяется в зависимости от активности и возраста. Короткий период активности и длительная спячка черепах отразились на сезонном характере их инвазии. В активный период (весной) черепахи проглатывают большое число яиц паразитов с растительностью и частичками почвы. Поэтому интенсивность их заражения нематодами различного возраста постепенно нарастает и достигает максимума перед уходом черепах в спячку (конец мая—начало июня). Установлено, что за время спячки хозяина интенсивность заражения постепенно снижается. Исключение представляет *A. dubininae*, численность которой поддерживается их живорождением в кишечнике в начальный (летне-осенний) период спячки (Дубинина, 1949). Но уже зимой зараженность этим и други-

Таблица 1. Фауна гельминтов среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*)

Вид	Район находки и авторы					
	1	2	3	4	5	6
<i>Tachygonetria conica</i> (Drasche 1884). Sin.: <i>T. lobata</i> Дубинина 1949 по: Petter (1966), <i>T. longicollis</i> (Schneider 1866) самцы по: Petter (1966)	a	b	c			
<i>Tachygonetria dentata</i> (Drasche 1884). Sin.: <i>T. torticollis</i> Rees 1935 по: Petter (1966)		b	c			
<i>Tachygonetria longicollis</i> (Schneider 1866). Sin.: <i>T. microlaimus</i> (Linstow 1899) самки по: Petter (1966)	a	b	c			
<i>Tachygonetria microlaimus</i> (Linstow 1899)	a	b	c			
<i>Tachygonetria palearcticus</i> Seurat 1918. Sin.: <i>T. pusilla</i> Seurat 1918 самки sensu Дубинина (1949) по: Petter (1966), <i>T. conica</i> самцы sensu Дубинина (1949) по: Petter (1966), <i>T. macrolaimus</i> Petter 1961 по: Petter (1966)	a	b	c			
<i>Tachygonetria pusilla</i> Seurat 1918	a	b	c			
<i>Tachygonetria robusta</i> (Drasche 1884)	a	b	c		i	
<i>Tachygonetria rosickyi</i> Rišavý et Johnson 1979					i	
<i>Alaeuris numidica</i> (Seurat, 1918). Sin.: <i>A. alaeuris</i> Thapar 1925 по: Petter (1966)		b				
<i>Mehdiella longistima</i> Petter 1966				d		
<i>Mehdiella microstoma</i> (Drasche 1884). Sin.: <i>Tachygonetria microstoma</i> (Drasche 1884) по: Дубинина (1949)	a	b	c	d	f	
<i>Mehdiella stylosa</i> (Thapar 1925). Sin.: <i>Tachygonetria stylosa</i> самки sensu Thapar 1925 по: Petter (1966), <i>M. dubinini</i> Skrjabin et Shikhobalova 1951	a	b	c	d		
<i>Mehdiella uncinata</i> (Drasche 1884). Sin.: <i>Tachygonetria uncinata</i> (Drasche 1884) по: Дубинина (1949), <i>T. inflatocervi</i> Akhtar 1937	a	b	c	d	f	j
<i>Thaparia thapari</i> (Dubinina 1949). Sin.: <i>Tachygonetria thapari</i> Dubinina 1949			c		h	
<i>Atractis dubininae</i> Petter 1966. Sin.: <i>Atractis dactyluris</i> (Rudolphi 1819)	a	b	c		g	
<i>Angusticaecum holopterum</i> (Rudolphi 1819)	a	b	c			
<i>Physocephalus sexalatus</i> (Molin 1860), личинка. Sin.: <i>Agamospirura</i> sp. (Дубинина, 1949) по: Шарпило, 1976			c			

Примечания. 1 – Западный Казахстан, Мангышлак; 2 – Южный Казахстан; 3 – Южный Таджикистан, окр. г. Душанбе; 4 – Иран; 5 – Афганистан; 6 – Пакистан.

a – Марков и др., 1962; b – Ваккер, 1970; c – Дубинина, 1949; d – Petter, 1966; f – Akhtar, 1937; g – Baruš et al., 1972; h – Johnson, 1973; i – Rýšavý, Johnson, 1979; j – Rees, 1935.

ми видами быстро снижается за счет вымирания старых особей. К концу зимовки численность всех нематод в целом снижается примерно в 3 раза. Новое сезонное поступление паразитов начинается с началом активного питания черепах после весеннего пробуждения.

Видовой состав гельминтов и интенсивность заражения ими изменяются с возрастом черепах. Появление червей у ювенильных особей, вышедших весной на поверхность, происходит спустя

некоторое время после начала питания растительностью. Имеются сведения, что первые *T. microstoma* заселяют кишечник только в июне (Дубинина, 1949). На втором году жизни в популяции черепах заражаются все особи. С возрастом интенсивность заражения паразитами возрастает из-за увеличения объема толстой кишки и поступающей пищевой массы, зараженной яйцами паразитов. Подъем инфицирования оксиуридами с возрастом отмечалось также у другого вида –

Таблица 2. Экстенсивность заражения (%) среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*) некоторыми видами гельминтов

Вид	Западный Казахстан (Марков и др., 1962)	Южный Казахстан (Ваккер, 1970)	Южный Таджикистан, (Дубинина, 1949)
<i>Atractis dubininae</i>	60.0	15.0	Массовый
<i>Tachygonetria conica</i>	20.0	66.5	>50
<i>T. dentata</i>	—	6.6	>50
<i>T. longicollis</i>	80.0	56.7	>50
<i>T. microlaimus</i>	—	20.1	Редкий
<i>T. pusilla</i>	20.0	6.6	>50
<i>T. robusta</i>	100.0	13.9	>50
<i>Alaeuris numidica</i>	—	6.6	—
<i>Mehdiella microstoma</i>	100.0	6.6	>50
<i>M. stylosa</i>	—	59.1	~50
<i>M. uncinata</i>	40.0	73.9	~50
<i>Thaparia thapari</i>	—	—	Редкий

T. graeca (Chavarri et al., 2012). На динамику численности паразитов могут влиять межвидовые отношения. Отмечался антагонизм между *Tachygonetria dentata* (Drasche 1884) и *A. dubininae* (Дубинина, 1949). У неполовозрелых черепах преобладает *T. dentata*. Другой вид почти не встречается у черепах этой возрастной группы. У черепах примерно десятилетнего возраста численность *A. dubininae* начинает расти и к 14–16 годам видовое соотношение паразитов выравнивается. К 20 годам доля *A. dubininae* увеличивается значительно, а *T. dentata* и других Охурида снижается. Возрастное увеличение интенсивности заражения черепах *A. dubininae* может быть результатом одновременного роста численности гельминта в результате инвазии яйцами, которые поступают с пищей, и их живорождением в черепахе. Весьма вероятно, что рост численности *A. dubininae* вызван их небольшим размером относительно размеров других Охуридае, благодаря чему в одинаковом объеме кишечника может поместиться в несколько раз больше особей *A. dubininae*, чем других видов нематод.

Как представляется некоторым исследователям, нематоды Охурида не оказывают заметного патологического воздействия на черепах, поскольку, группируясь в каловых массах, черви не повреждают стенок кишки, и отсутствует видимая интоксикация хозяев (Филиппев, 1918; Дубинина, 1949). По этим признакам взаимоотношение оксиурид с черепахами не имеет характера типичного паразитизма и его можно рассматривать как комменсализм. Высказывалась точка зрения о некоторой пользе обитания червей Охурида в организме растительноядных рептилий в связи с тем, что они разрыхляют каловые массы, увеличивая суммарную поверхность пищевых ча-

стиц, регулируют микрофлору, продуцируют витамины, летучие жирные кислоты, а также ферменты, расщепляющие целлюлозу (Iverson, 1982). Здесь можно согласиться с Дубининой (1949), изучавшей этот вопрос в связи с морфологическим сходством оксиурид с сапрозойными представителями рода *Rhabditis* из семейства Anguillulidae. По ее представлению оксиурид черепах следует рассматривать как “переходную группу паразитов, стоящую на пути от сапрозойного существования, через ложный паразитизм и комменсализм, к типичному паразитизму”. Очевидно, характер взаимоотношений оксиурид и черепах больше склоняется к паразитизму, поскольку развитие и существование червей в онтогенезе чрезвычайно сильно зависит от экологии хозяина.

Эктопаразиты *Agrionemys horsfieldii*

Наружные паразиты среднеазиатской черепахи представлены 6 видами клещей, относящимися к двум семействам: Ixodidae и Argasidae. Наиболее распространенным паразитом черепахи следует считать *Hyalomma aegyptium* (Linnaeus 1758). Это единственный представитель из 30 видов рода *Hyalomma*, который на всех фазах своего развития паразитирует на черепахах (Балашов, 1989). По сути *H. aegyptium* — типично черепаший клещ, доминирующий на многих видах Testudonidae в Европе, Азии и северной Африке (Robbins et al. 1998; Leontyeva, Kolonin, 2002; Nabian et al., 2002; Široký et al., 2006; Tavassoli et al., 2007; Bertolero et al., 2011). Как и другие виды клещей, паразитирующих на черепахах, *H. aegyptium* прикрепляется к ним вокруг оснований задних ног и хвоста, на шее и в редких случаях на поврежденных участках панциря. Клещ встречается широко

Таблица 3. Экстенсивность заражения среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*) клещом *Hyalomma aegyptium* в двух типах местообитаний

Местообитание	Район наблюдений	Экстенсивность заражения, %
Горы и предгорья	Иран, предгорья хребта Копетдаг (Bondarenko, Peregontsev, 2009)	78.6
	Туркменистан, предгорья хребта Копетдаг (Бердыев, 1980)	37.8
	Таджикистан, предгорья Гиссарского хребта (Дубинина, 1949)	5.9
	Таджикистан, предгорья хребтов Актау и Каратау (Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х., 2013, наблюдения)	0
	Таджикистан, предгорья хребта Каратау (Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х., 2014, наблюдения)	0
	Кыргызстан, урочище Кайнар (Гребенюк, 1966)	29.1
	Кыргызстан, окрестности г. Ош (Яковлева, 1964)	17.1
	Узбекистан, предгорья хребта Нуратау (Бондаренко Д.А., Сударев О.В., 2004, 2014, наблюдения)	0
	Узбекистан, низкогорье Букантау (Бондаренко Д.А., 2014 наблюдения)	0
	Узбекистан, Зеравшанский хребет (Бондаренко Д.А., 2004, наблюдения)	30.0
Равнины	Узбекистан, хребет Тубере-Оланд (Бондаренко Д.А., 2004, наблюдения)	0
	Туркменистан, пустыня Каракум (Бердыев, 1980)	0
	Кыргызстан, долина р. Чу (Яковлева, 1964)	0
	Узбекистан, пустыня Кызылкум (Бондаренко Д.А., 2003, наблюдения)	0
	Узбекистан, подгорная равнина низкогорья Казахтау (Бондаренко Д.А., Сударев О.В., 2004, 2014, наблюдения)	0
Казахстан, Арысьский массив (Бондаренко Д.А., 2005, наблюдения)	0	

по всему ареалу среднеазиатской черепахи: в Таджикистане (Лотоцкий, 1945; Дубинина, 1949), Узбекистане (Бернадская, 1959; Куклина, 1976; Бондаренко, 2004, наблюдения), Кыргызстане (Яковлева, 1964; Гребенюк, 1966), Туркменистане (Бердыев, 1980), Казахстане (Галузо, 1947; Параскив, 1956), Иране (Bondarenko, Peregontsev, 2009). Наблюдения показали, что популяции черепахи неодинаково заражены клещом в разных регионах и ландшафтах. Наиболее высокие показатели заражения *A. horsfieldii* отмечены в лёссовых и суглинистых предгорьях и низкогорьях. Но даже в однотипных ландшафтах зараженность популяций черепахи варьирует в широких пределах (табл. 3). Представленные в таблице значения зараженности относятся к одному периоду (апрель–май), что делает их сравнение более корректным.

В апреле высокая экстенсивность заражения среднеазиатской черепахи клещами наблюдалась в Иране в предгорьях восточного Копетдага (Северный Хорасан) – 79% (Bondarenko, Peregontsev, 2009). На Зеравшанском хребте (окрестности пос. Джам) экстенсивность заражения в апреле 2004 г. была ниже – 30%, а в окрестностях г. Ош (Кыргызстан) в конце марта 1962 г. составила всего 17.1%. Выяснилось, что некоторые популяции черепахи, обитающие в предгорьях хребтов Тянь-Шаня, не заражены *H. aegyptium*. Так, в Южном Таджикистане (Хатлонская обл.) в апреле 2013 г. и мае 2014 г. при осмотре 61 половозрелой особи *A. horsfieldii* (38 самок, 23 самца) клещи не найдены. Не встречался мне этот клещ в местообитаниях с высокой плотностью населения черепахи в Узбекистане на низкогорье Тубере-Оланд (Кашкарарьинская обл.) и северо-западных предгорьях

Нуратинского хребта (Навоийская обл.). Характерно, что *H. aegyptium* не паразитировал на черепахах, обитающих на равнине. Не удалось найти этих клещей в Центральном Кызылкумах и на подгорной равнине низкогорья Казахтау (Узбекистан), а также на Арысьском массиве (Южный Казахстан). На отсутствие клещей на черепахах в пустынных районах Узбекистана указывала Куклина (1976). В Туркменистане в песках Каракум *H. aegyptium* также не встречался, но паразитировал на черепахах и других позвоночных в предгорьях Копетдага (Дубинин, Брегетова, 1952; Бердыев, 1980). В Кыргызстане клещ не найден в Чуйской долине, хотя в предгорьях Тянь-Шаня его численность была высокой (Яковлева, 1964; Гребенюк, 1966). Таким образом, распространение *H. aegyptium* носит выраженный очаговый характер с сильным колебанием численности, которая не зависит от численности его хозяина.

Большинство авторов наблюдали паразитирование на *A. horsfieldii* всех трех фаз развития клеща (Лотоцкий, 1945; Яковлева, 1964; Гребенюк, 1966). Кроме того, все фазы его развития отмечены на близкородственных видах *Testudo*: *T. graeca* (Leontyeva, Kolonin, 2002; Široký et al., 2006), *T. hermanni* и *T. marginata* (Zlatanova 1991; Široký et al., 2006). На черепахах паразитируют преимущественно половозрелые клещи (Апанаскевич, 2003). По сведениям, полученным в различных районах Средней Азии, *H. aegyptium* встречался только на среднеазиатской черепахе (Лотоцкий, 1945; Муратбеков, 1945; Гребенюк, 1966; Бердыев, 1980). По другим данным, имаго клещей встречали на ящерицах, ежах, лисице, домашнем скоте (Лотоцкий, 1945; Дубинин и Брегетова, 1952; Бернадская, 1959; Hoogstraal, Kaiser, 1960; Куклина, 1976; Gazyuǰci et al., 2010). Например, в предгорьях Копетдага (Туркменистан) с длинноиглого ежа (*Paraechinus hypomelas*) сняли 11 имаго и 63 нимфы, с лисицы караганки (*Vulpes vulpes caragan*) и гребнепалого геккона (*Crossobamon evermanni*) по две самки (Дубинин, Брегетова, 1952). Как выяснилось, личинки и нимфы используют в качестве прокормителей, кроме наземных черепах, достаточно большое число видов мелких млекопитающих (зайцеобразных, грызунов и насекомоядных) и птиц. По коллекционным сборам ЗИН РАН (Санкт-Петербург), наибольшим диапазоном хозяев обладает личиночная фаза (Апанаскевич, 2003). Интересно, что имаго *H. aegyptium* предпочитают селиться на черепахах половозрелого или субадультного возраста (Дубинина, 1949). Эта особенность отмечена также для *T. graeca* (Леонтьева, Колонин, 2001).

Соотношение полов и численность *H. aegyptium* на среднеазиатской черепахе изменяются в течение сезона. Клещи появляются на прокормителе в апреле и представлены почти исключительно

половозрелыми особями. В апреле—мае преобладает имаго. К июню интенсивность заражения *A. horsfieldii* увеличивается за счет подъема численности преимагинальных фаз (табл. 4). Так, в Таджикистане в предгорьях Гиссарского хребта (окрестности г. Душанбе) доля зараженных черепах в начале апреля составила 5.9%, а в июне достигла максимального значения — 39.2% (Дубинина, 1949). В Кыргызстане с апреля по май экстенсивность заражения также повышалась с 29.1 до 65.7%. При этом отношение половозрелых особей к нимфам и личинкам в эти месяцы составило 132 : 1 и 48 : 1 соответственно (Гребенюк, 1966). В июне соотношение имаго и преимагинальных стадий клеща в Кыргызстане выровнилось до 1 : 1.4. Самки клещей преобладали над самцами в течение большей части активного периода *A. horsfieldii*. Но если весной соотношение было более чем в четыре раза выше в пользу последних, то к июлю оно сравнялось. О предпочтении пола хозяина самками и самцами *H. aegyptium* известно мало. По моим данным на Зеравшанском хребте (Узбекистан) все обнаруженные на черепахах клещи были самцами и сняты с самцов. По данным наблюдений за паразитированием этого клеща на *T. graeca* оказалось, что соотношение самцов к самкам составило на самках 2 : 1, а на самцах 3 : 1 (Лентьева, Колонин, 2001).

Многолетняя динамика численности популяций *H. aegyptium* на *A. horsfieldii* не изучалась. Но имеются сведения о паразитировании этого клеща на *T. graeca* на Северном Кавказе в июне 1998—2000 гг., причем при 100% экстенсивности заражения показатели ее интенсивности варьировали от 6.3 до 22.0 (Leontyeva, Kolonin, 2002). Можно предположить, что локальные популяции *H. aegyptium*, паразитирующие на среднеазиатской черепахе, также испытывают годовые колебания численности, как на *T. graeca*.

Взгляды исследователей на взаимоотношение клеща с находящимся в спячке хозяином расходятся. По мнению Лотоцкого (1945), клещи не покидают черепах. В Таджикистане перед началом эстивации он встречал на *A. horsfieldii* единичных особей *H. aegyptium* и считал, что черепахи уходят в спячку с личинками, которые, напитавшись, отпадают и линяют. Во время зимовки нимфы нападают на хозяина, а уже к концу апреля клещи достигают половой зрелости. Дубинина (1949), которая осматривала зимующих в норах черепах с ноября по март в том же районе Таджикистана, не обнаружила питающихся на них клещей. Наблюдения за паразитированием *H. aegyptium* на *T. graeca* на Северном Кавказе в окрестностях г. Анапа показали, что перед уходом черепахи в спячку в начале ноября численность клещей также снижалась (О.А. Леонтьева, личное сообщение). Последнего клеща нашли на *T. graeca* за 9 дней до полного прекращения активности

Таблица 4. Зараженность среднеазиатской черепахи (*Agriemys horsfieldii*) клещами (Ixodidae, Argasidae) в различных районах Средней Азии

Местообитание	Источник	Время работ	Количество черепах		Обнаружено клещей					Показатели зараженности		
			осмотрено	с клещами	всего	L	N	I	ЭЗ, %	ИЗ	ИО	
<i>Hyalomma aegyptium</i>												
Кыргызстан, урочище Кайнар	Гребенюк, 1966	Апрель	127	37	124	0	1	123	29.1	3.35	0.98	
Кыргызстан, урочище Кайнар	Гребенюк, 1966	Май	70	46	98	2	0	96	65.7	2.13	1.40	
Кыргызстан, урочище Кайнар	Гребенюк, 1966	Июнь	46	28	171	82	18	71	60.9	6.11	3.72	
Кыргызстан, окрестности г. Ош	Яковлева, 1964	Март	35	6					17.1			
Кыргызстан, долина р. Чу	Яковлева, 1964		65	0	0	0	0	0	0	0	0	
Туркменистан, предгорья хребта Копетдаг	Бердыев, 1980	Март–май	37	14	76	1	0	75	37.8	5.43	2.05	
Узбекистан, Зеравшанский хребет	Бондаренко Д.А., 2004, наблюдения	Апрель	10	3	4	0	0	4	30.0	1.33	0.40	
Узбекистан, пустыня Кызылкум	Бондаренко Д.А., 2003, наблюдения	Апрель	20	0	0	0	0	0	0	0	0	
Узбекистан, подгорная равнина низкогорья Казахстана	Бондаренко Д.А., 2004, наблюдения	Апрель	15	0	0	0	0	0	0	0	0	
Узбекистан, предгорья хребта Нурауа	Бондаренко Д.А., 2004, наблюдения	Апрель	10	0	0	0	0	0	0	0	0	
Узбекистан, хребта Тубере-Оланд	Бондаренко Д.А., 2004, наблюдения	Апрель	10	0	0	0	0	0	0	0	0	
Иран, вост. предгорья хребта Копетдаг	Bondarenko, Peregotsev, 2009	Апрель	14	11					78.6			
Таджикистан, Гиссарская долина	Лотоцкий, 1945	Апрель–июль	74	46	158	2	4	152	62.1	3.43	2.14	
Таджикистан, Хатлонская обл., предгорья хребтов Актау и Каратау	Бондаренко Д.А., 2013, наблюдения	Апрель	35	0	0	0	0	0	0	0	0	
Казахстан, Арысьский массив	Бондаренко Д.А., 2005, наблюдения	Май	10	0	0	0	0	0	0	0	0	

Таблица 4. Окончание

Местообитание	Источник	Время работ	Количество черепах		Обнаружено клещей				Показатели зараженности		
			осмотрено	с клещами	всего	L	N	I	ЭЗ, %	ИЗ	ИО
<i>Haemaphysalis sulcata</i>											
Кыргызстан, урочище Кайнар	Гребенюк, 1966	Май–июнь	243	41	246	236	10	0	16.9	6.00	1.01
Туркменистан, предгорья хребта Копетдаг	Бердыев, 1980	Март–май	37	2					5.4		0.81
Узбекистан	Куклина, 1976	Апрель	7	2	15	14	1	0	28.6	7.50	2.14
Таджикистан, Гиссарская долина	Логоцкий, 1945	Апрель–июль	74	1	1	0	1	0	1.4	1.00	0.01
Таджикистан, предгорья Каратау	Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х., 2014, наблюдения	Май	26	18	79	76	3	0	69.0	4.4	3.0
<i>Haemaphysalis punctata</i>											
Кыргызстан, предгорья	Гребенюк, 1966	Май–июнь	243	1	1	0	1	0	0.4	1.00	0.004
<i>Hyalomma marginatum</i>											
Туркменистан, предгорья хребта Копетдаг	Бердыев, 1980	Март–май	37	1	1	1	0	0	2.7	1.00	0.03
<i>Rhipicephalus turanicus</i>											
Казахстан (Арьский массив)	Скопин, 1943	Июнь–июль	163	2	2	0	2	0	1.2	1.00	0.01
<i>Ornithodoros tartakovskyi</i>											
Казахстан, Южное Прибалхашье, с. Караой	Брушко З.К., 1982, личн. сообщение	Май	60	3	8				5.0	2.67	0.13
Казахстан, Южное Прибалхашье, подножье Чу-Илийских гор	Бусалаева, 1960	Март–май	57	12	18				21.1	1.50	0.32

Примечания: L – личинки, N – нимфы, I – имаго, ЭЗ – экстенсивность заражения, ИЗ – интенсивность заражения, ИО – индекс обилия паразитов.

(02.11.2013 г.). Вероятно, единичных клещей греческая черепаха уносит с собой на зимовку. Предположу, что и на уходящих в спячку *A. horsfieldii* также может оставаться небольшое количество клещей в местах их высокого обилия. Однако к осени черепахи освобождаются от паразитов и весной появляются уже без них, что и наблюдали Дубинина (1949) у *A. horsfieldii*, а Леонтьева и Колонин (Leontyeva, Kolonin, 2002) у *T. graeca*.

Haemaphysalis sulcata Canestrini et Fanzago 1877 по частоте встречаемости на *A. horsfieldii* и значимости в паразито-хозяйственных отношениях занимает второе место после *H. aegyptium*. На среднеазиатской черепахе *H. sulcata* найден в Узбекистане (Куклина, 1976), Таджикистане (Лотоцкий, 1945; Дубинина, 1949; Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х., 2014, наблюдения), Кыргызстане (Яковлева, 1964; Гребенюк, 1966). В имагинальной фазе развития *H. sulcata* паразитируют преимущественно на крупных млекопитающих (домашних и диких копытных, собаках, кошках, насекомоядных), а нимфы и личинки часто используют для прокорма пресмыкающихся и птиц (Филиппова, 1997). Помимо среднеазиатской черепахи этот вид клеща паразитирует на *T. hermanni* и *T. graeca* (Široký et al., 2006; Bertolero et al., 2011). Характерно, что *H. sulcata*, как и *H. aegyptium*, обитает преимущественно в предгорных и горных районах Средней Азии и также неравномерно распространен в популяциях среднеазиатской черепахи. На пустынных равнинах заражение *A. horsfieldii* этим видом клеща не отмечалось. Совместное обитание двух видов клещей в предгорьях приводит к тому, что они нередко одновременно используют особей одного хозяина, но стой лишь разницей, что у *H. aegyptium* паразитирует все три фазы с преобладанием имаго, а у *H. sulcata* – в подавляющем числе неполовозрелые особи. Причем, судя по данным из Кыргызстана, Узбекистана и Таджикистана, основная доля приходится на личинок (табл. 4). Паразитирование на *A. horsfieldii* имагинальной фазы отмечено только в Туркменистане в предгорьях Копетдага (Бердыев, 1980). Показатели экстенсивности заражения клещом сильно варьируют по ареалу. Средняя экстенсивность зараженности *A. horsfieldii* по регионам составила 24.3%, индекс зараженности 4.7, а индекс обилия паразитов 1.5. Наибольшую экстенсивность зараженности наблюдали в предгорьях Каратау (Южный Таджикистан) – 69%. Интересно, что наиболее заражены клещом оказались самки черепах: из 19 особей было заражено 16 (84%). Из 7 обследованных самцов лишь 2 (29%) носили клещей. Территория, на которой обнаружен *H. sulcata* используется под выпас и, по всей вероятности, прокормителем имаго клеща, является домашний скот. Очень низкую зараженность черепах наблюдали в Гиссарской долине Таджикистана: с 74 черепах сняли только 1 нимфу (Лотоцкий, 1945).

Активность клещей на черепахах продолжается с апреля по июль. В апреле–мае встречаются преимущественно нимфы. В июне интенсивность заражения черепах значительно возрастает за счет увеличения численности личинок (Яковлева, 1964), а в июле с началом эстивации клещи покидают черепах (Дубинина, 1949).

Три вида клещей: *Haemaphysalis punctata* Canestrini et Fanzago 1877 и *Hyalomma marginatum* Koch 1844 [= *Hyalomma plumbeum plumbeum* (Panzer 1795)] по: Аранаскевич, Норах, 2008] и *Rhipicephalus turanicus* Pomerantsev 1940 чрезвычайно редко встречаются на черепахе. Половозрелые клещи указанных видов паразитируют на домашнем скоте, диких копытных, псовых, а особи преимагинальной фазы – на птицах и мелких млекопитающих (насекомоядных, грызунах).

H. punctata в пределах ареала черепахи распространен несколькими изолятами по долинам рек Или, Сырдарьи, Чу, а также на склонах хребтов Каратау и Джунгарского Алатау в Казахстане, предгорьях хребтов Тянь-Шаня в Кыргызстане (Филиппова, 1997). Из-за ограниченного распространения и неспецифичности черепахи как прокормителя встречается на ней редко. В Кыргызстане при обследовании 243 особей *A. horsfieldii* обнаружена только 1 нимфа *H. punctata*. При этом наибольшее количество нимф было отмечено на птицах и зайце-толае (Гребенюк, 1966). По этим данным экстенсивность заражения черепах составила всего 0.4%.

H. marginatum широко встречается в Центральной и Западной Палеарктике и включает два подвида (Kolonin, 2009). На среднеазиатской черепахе паразитирует *H. marginatum turanicum* Pomerantsev, 1946. Другой подвида клеща – *H. marginatum marginatum* Koch 1844 известен как паразит *T. hermanni* (Bertolero et al., 2011). Преимагинальные фазы клеща питаются на птицах, мелких млекопитающих и лишь изредка на рептилиях. Галузо (1947) отмечает, что личинки и нимфы предпочитают исключительно птиц. Известен единственный случай паразитирования *H. marginatum* на *A. horsfieldii*: при обследовании 37 черепах в Туркменистане была найдена 1 личинка (Бердыев, 1980).

R. turanicus редко встречается на пресмыкающихся, поскольку половозрелые клещи нападают на домашний скот, диких копытных, псовых, кошачьих, зайцеобразных и пр., а неполовозрелые особи, помимо млекопитающих, питаются в основном на грызунах и птицах (Муратбеков, 1950; Филиппова, 1997). Тем не менее, имеется краткое упоминание о паразитировании *R. turanicus* на среднеазиатской черепахе в Южном Казахстане. При обследовании 163 черепах в окрестностях пос. Арысь было обнаружено 2 нимфы клеща (Скопин, 1943).

Имеется единственное не подкрепленное наблюдением упоминание о паразитировании на

черепахе *Hyalomma asiaticum* Schulze et Schlottko 1929 (Параскив, 1956), широко распространено в пустынях Южной Палеарктики (Померанцев, 1950). Более того, Галузо (1947), на которого ссылается К.П. Параскив, говоря о паразитировании этого вида на черепахе, сообщает, что личинки и нимфы *H. asiaticum* кормятся исключительно на мелких млекопитающих (грызунах и насекомоядных) и “совершенно не паразитируют на рептилиях, амфибиях и птицах”. Не отмечен этот вид в числе паразитов *A. horsfieldii* также в других сводках по иксодовым клещам (Померанцев, 1950; Гребенюк, 1966; Куклина, 1976; Бердыев, 1980). По-видимому, *H. asiaticum* упомянут К.П. Параскивом ошибочно, поэтому его не следует рассматривать в числе паразитов черепахи.

Из семейства Argasidae на *A. horsfieldii* нападает клещ *Ornithodoros tartakovskyi* Olenov 1931, обитающий в пустынях Средней Азии. Наиболее предпочитаемые его биотопы — лёссовые и суглинистые предгорья и низкогорья на высоте 300–700 м над ур. м. (Филиппова, 1966). *O. tartakovskyi* обитает в норах мелких позвоночных животных и паразитирует на большинстве их обитателей. Наиболее тесно этот аргасовый клещ связан с норами пустынных грызунов, преимущественно большой песчанки (*Rhombomys opimus*), и среднеазиатской черепахи, которые часто становятся объектом его нападения (Поспелова-Штрот, 1953; Галузо, 1957). В период сезонной активности черепахи (апрель–май) клещи по мере прогревания грунта мигрируют из глубины норы ближе к поверхности и держатся близко от выхода (устья) норы. Если в начале апреля они располагаются в 50–70 см от входа в нору, то к началу мая группируются у устья (Бусалаева, 1960). Здесь они нападают на черепах, заходящих в норы на ночевку. Об агрессивности *O. tartakovskyi* свидетельствует пример вылова клещей с помощью черепах, которых использовали для приманки. В пустыне Мойынкум (Казахстан) черепах помещали в устья нежилых нор больших песчанок, где в течение 2–3 ч *O. tartakovskyi* успевали присосаться к ним (Ушакова, 1958). По сведениям З.К. Брушко (личное сообщение) в Казахстане высокий уровень заражения черепах этим видом никогда не отмечался. В Южном Прибалхашье (низовья р. Или в окрестностях с. Караой) из 60 обследованных черепах только 3 были с клещами (табл. 4). Все черепахи были неполовозрелыми. Две ювенильные особи массой 21.0 и 24.3 г и длиной карапакса 41 и 41.5 мм, соответственно, имели по одному клещу, а на шестилетней черепахе массой 178 г и длиной карапакса 87 мм найдено 6 клещей. По данным других исследователей, работавших ранее в Южном Прибалхашье, экстенсивность заражения *A. horsfieldii* превысила 20% (Бусалаева, 1960). Клещи обнаружены в 17% обследованных черепаших нор. Поспелова-Штрот (1953) также ссылается

на исследователей, неоднократно отмечавших питание клещей на черепахе. Большинство же авторов сообщают о многочисленных находках *O. tartakovskyi* в норах, но не упоминают о зараженности ими черепах (Власов, 1937; Дубинин, Брегетова, 1952; Дубинин, 1954; Дудникова, Лукьянова, 1960). Так, Скопин (1943), обследовав летом 183 норы черепахи в пустынных районах Южного Казахстана, обнаружил только свободно ползающих клещей. При раскопке черепаших нор во время их зимней спячки находили большое количество клещей в подстилке, но присосавшихся к черепахам не отмечали (Власов, 1937; Дубинина, 1949; Филиппова, 1966). Возможно, кормовая активность клещей в период длительного сезонного покоя черепах сильно снижается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По итогам анализа в природе установлено паразитирование на *A. horsfieldii* не менее 4 видов простейших, 17 видов гельминтов и 6 видов клещей. Большинство видов эндопаразитов относится к гельминтам класса Nematoda. У среднеазиатской черепахи известно 17 видов нематод, представленных главным образом видами семейства Pharyngodonidae надсемейства Oxyuridea. Наибольшее видовое разнообразие Pharyngodonidae приходится на 2 рода: *Tachygonetria* и *Mehdiella*, которые являются специфическими для Testudinidae. Из 79 видов мировой фауны Oxyurida у среднеазиатской черепахи обнаружено 14 (17.7%), а из 25 видов Ascaridida — 2 (8.0%). К семейству Spiruridae относится один вид — *Physocephalus sexalatus*. Больше половины видов нематод (53%), паразитирующих на *A. horsfieldii*, относятся к палеарктической фауне.

Из Protozoa известно всего несколько видов, относящихся преимущественно к споровикам (Sporozoa). Наиболее распространены кокцидия *Isoospora testudinidae* и инфузория *Balantidium testudinis*. Не установлено паразитирование лейшманий и кровепаразитов Haemosporidia и Haemogregarinidae. Возможно, из всех паразитических организмов простейшие наименее изучены и при более глубоком поиске здесь возможны новые находки.

Из эктопаразитов наиболее распространен на среднеазиатской черепахе *H. aegyptium*, который паразитирует на всех фазах своего развития с преобладанием половозрелых особей. Установлено, что круг хозяев личинок и нимф *H. aegyptium* оказался шире, чем представлялось ранее, и охватывает большое количество видов млекопитающих и птиц. Остальные 4 вида иксодовых клещей не являются специфическими паразитами черепахи и используют ее для прокормления в преимагинальных фазах. Наиболее часто на *A. horsfieldii* нападают личинки *H. sulcata*. Экстенсивность и интенсивность заражения среднеазиатской черепа-

хи тремя другими видами Ixodidae чрезвычайно низкая. Заражение ими носит случайный характер и в паразитарных связях черепахи их значение ничтожно. Единственный вид аргасового клеща — *O. tartakovskiy* хотя и агрессивен по отношению к черепахе, но высокого уровня заражения не создает. В отличие от иксодовых клещей, кормящихся на половозрелых и субадультных особях, *O. tartakovskiy* нападает на все возрастные группы среднеазиатской черепахи, включая ювенильных особей.

Территориальное распространение всех видов клещей в популяциях *A. horsfieldii* носит очаговый характер. На значительной части своего ареала, охватывающего пустынные равнины Турана, черепаха не испытывает пресса эктопаразитов. *O. tartakovskiy* распространен в пустынных ландшафтах локально, поскольку для его обитания необходимы определенные условия: легкий однородный пылевой субстрат в устьевых участках нор с 3–6% влажностью (Скопин, 1943). В суглинистых и лёссовых эфемерово-полынных предгорьях Тянь-Шаня и Копетдага клещи Ixodidae также распространены неравномерно. Показатели зараженности черепах сильно варьируют: в каких-то местообитаниях зараженность достигает высоких значений, а в каких-то клещи вообще не встречаются. Тем не менее, в лёссовых предгорьях паразитоценоз популяций среднеазиатской черепахи наиболее насыщен. Очевидно, что чем выше плотность населения черепахи, тем интенсивнее происходит обмен паразитами. Здесь на черепахах паразитируют одновременно несколько видов клещей и гельминты. На равнинах паразитоценоз представлен преимущественно гельминтами.

Активность паразитов синхронно совпадает с сезонной активностью *A. horsfieldii*. Максимальная численность паразитов приходится на конец весны — начало лета. Прекращение активности и отсутствие питания создают неблагоприятные условия для размножения и роста численности гельминтов. Для клещей этот период также неблагоприятен из-за снижения температуры среды, снижения собственной активности и активности хозяина. За время длительной спячки черепахи максимально освобождаются от паразитов. Сведение до минимума паразито-хозяинных отношений в этот период имеет чрезвычайно важное значение для жизнедеятельности черепахи, так как за 9 месяцев спячки ее энергетические запасы истощаются, а пресс паразитов создает дополнительную нагрузку в этот период жизни.

К паразитам черепахи в большинстве случаев относятся индифферентно. Однако высокая численность гельминтов может в ряде случаев (истощение, болезнь) способствовать ослаблению организма. Отмечено, что в местах укуса иксодовые клещи могут вызвать у позвоночных животных токсокоз, паралич, аллергические реакции и ги-

стопатологические нарушения (Балашов, 1982). У сухопутных черепах также возможны гистопатологические изменения с воспалением и развитием дерматита в месте неоднократного питания большого количества клещей *Hyalomma* (Васильев, 1999). У *A. horsfieldii* патологические изменения в результате паразитирования клещей не отмечались. Однако присасывание клещей к чувствительным местам тела может вызывать раздражение и влиять на поведение хозяина. По сведениям З.К. Брушко (личное сообщение) присосавшийся к краю глаза черепахи клещ беспокоил самку и мешал ей приступить к откладке яиц. В течение двух часов, которых велись наблюдения, черепаха четыре раза начинала копать ямку для кладки, но бросала не закончив, беспорядочно перемещалась и почесывала голову, пытаясь смахнуть клеща.

В изучении паразитов среднеазиатской черепахи остается много нерешенных вопросов. Разногласия о систематическом положении видов паразитов вносят сложности в изучение видового состава паразитоценозов. Особенно сильно это выявилось при анализе видовых списков гельминтов черепахи, полученных в разные годы. Можно констатировать, что за последние 30 лет исследование паразитов *A. horsfieldii* почти не проводилось, если не считать нескольких работ по изучению простейших. Большим пробелом в изучении паразитов является отсутствие материалов по многолетней динамике их видового состава и численности. Эти данные чрезвычайно актуальны, поскольку представляют важную часть экологического мониторинга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую благодарность коллегам, которые помогли сделать работу более содержательной: Г.В. Колонину за определение собранных клещей, З.К. Брушко и О.А. Леонтьевой за сведения об эктопаразитах, Е.А. Перегонцеву и В.О. Судареву за помощь в поездках по Узбекистану. Я также признателен Т.Н. Дуйсебаевой, М.А. Чириковой и Е.А. Дунаеву за техническую помощь и советы, оказанные при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П., 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Учебное пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 145 с.
- Апанаскевич Д.А., 2003. К диагностике вида *Hyalomma (Hyalomma) aegyptium* (Acari: Ixodidae) // Паразитология. Т. 37. № 1. С. 47–59.
- Атаев Ч., 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 344 с.

- Балашов Ю.С., 1982. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 97. Л.: Наука. 320 с.
- Балашов Ю.С., 1989. Пищевые связи иксодовых клещей и их адаптации к обитанию на теле позвоночных животных // Паразитологический. Сборник Зоол. ин-та АН СССР. Т. 35. Л.: Наука. С. 6–29.
- Белова Л.М., 1997. *Blastocystis agrionemidis* sp. nov. (Rhizopoda: Lobosea) из среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldi* // Паразитология. Т. 31. № 3. С. 269–272.
- Бернадская З.М., 1959. Краткие итоги работы УзНИИВ по изучению иксодовых клещей Узбекистана // Болезни сельскохозяйственных животных. Ташкент: Изд-во Узбекской ССР. С. 39–69.
- Бердыев А., 1980. Экология иксодовых клещей Туркменистана и их роль в эпизоотологии природно-очаговых болезней. Ашхабад: Ылым. 281 с.
- Богданов О.П., 1962. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: Изд. АН Туркм. ССР. 236 с.
- Богданов О.П., 1965. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: Наука. 260 с.
- Бусалаева Н.Н., 1960. К распространению клеща *Ornithodoros tartakovskyi* Olen., 1931 в Прибалхашье / Паразиты животных Казахстана. Труды Института зоологии АН Казахской ССР. Т. 14. С. 173–176.
- Ваккер В.Г., 1970. Паразитофауна рептилий юга Казахстана и их роль в циркуляции некоторых гельминтов человека и животных. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата. 27 с.
- Васильев Д.Б., 1999. Черепахи. Содержание, болезни и лечение. М.: Аквариум ЛТД. 424 с.
- Власов Я.П., 1937. Нора как своеобразный биотоп в окрестностях Ашхабада // Проблемы паразитологии и фауны Туркмении. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 220–240.
- Галузо И.Г., 1947. Кровососущие клещи Казахстана. Т. 2. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР. 281 с.
- Галузо И.Г., 1957. Аргасовые клещи (аргазиды) и их эпизоотологическое значение (систематика, биология, вредоносность и меры борьбы). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 131 с.
- Гребенюк Р.В., 1966. Иксодовые клещи Киргизии. Фрунзе: Илим. 328 с.
- Давронов О., 1985. Кокцидии рептилий юга Узбекистана // Паразитология. Т. 19. Вып. 2. С. 158–161.
- Дубинин В.Б., 1954. Эколого-фаунистический очерк земноводных и пресмыкающихся Хавастского района Ташкентской области УзССР // Труды Института зоологии и паразитологии АН УзССР. Т. 3. С. 159–170.
- Дубинин В.Б., Брегетова Н.Г., 1952. Паразитические кровососущие клещи позвоночных животных Туркмении // Труды ЗИН АН СССР. Т. 10. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 45–60.
- Дубинина М.Н., 1947. Географическое распространение *Oxuroidea* черепах рода *Testudo* // Докл. АН СССР. Т. 58. № 6. С. 1247–1250.
- Дубинина М.Н., 1949. Экологическое исследование паразитофауны степной черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray) Таджикистана // Паразитологический сборник Зоол. ин-та АН СССР. Т. 11. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 61–97.
- Дудникова Ф.Ф., Лукьянова А.Д., 1960. Заметки о фауне и динамике численности клещей в Западных Кара-Кумах // Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркменистане. Ашхабад: Изд. Всес. н.-иссл. ин-та “Микроб” и Туркменской противочумной станции. С. 357–363.
- Змеев Г.Я., 1935. Гемопаразиты диких позвоночных Таджикистана // Труды Таджикской. базы АН СССР. Зоология и паразитология. М.—Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 5. С. 75–93.
- Жуклина Т.Е., 1976. Фауна иксодовых клещей Узбекистана. Ташкент: Фан УзССР. 145 с.
- Леонтьева О.А., Колонин Г.В., 2001. Паразитирование клещей *Hyalomma aegyptium* (Ixodidae) на черепахах *Testudo graeca nikoskii* // Вопросы герпетологии. Пушкино-Москва. С. 165–165.
- Лотоцкий Б.В., 1945. Материалы по фауне, биологии клещей надсем. Ixodoidea в Гисарской долине Таджикистана в связи с обоснованием мер профилактики пироплазмозов крупного рогатого скота // Комплексные исследования по вредителям животноводства и по борьбе с ними. Труды Таджикского филиала АН СССР. Т. 14, зоология и паразитология. М.—Л. С. 69–120.
- Марков Г.С., Иванов В.П., Никулин В.П., Чернобай В.Ф., 1962. Герпетофауна пресмыкающихся дельты Волги и прикаспийских степей // Труды Астраханского заповедника. (Материалы 315-й Союзной гельминтологической экспедиции). № 6. Астрахань: Изд-во Волга. С. 145–172.
- Муратбеков Я.М., 1950. Биология и экология некоторых клещей в очагах джонголарского энцефалита. Труды Института ботаники и зоологии. Сб. по паразитологии. Т. 2. Ташкент: Изд-во АН УзССР. С. 46–76.
- Овезмухаммедов А., 1987. Протистофауна рептилий. Ашхабад: Ылым. 376 с.
- Овезмухаммедов А., 1991. Лейшмании рептилий. Ашхабад: Ылым. 356 с.
- Параскив К.П., 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.
- Померанцев Б. И., 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4. Вып. 2. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 224 с.
- Поспелова-Штром М.В., 1953. Клещи — орнитодорины и их эпидемиологическое значение. М.: Изд-во АМН СССР. 236 с.
- Саид-Алиев С.А., 1979. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш. 146 с.
- Скопин Н.Г., 1943. Норовые клещи рода *Ornithodoros* и биогеоценозы нор в Южном Казахстане // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Т. 12. № 1. С. 79–82.
- Скрынник А.Н., 1959. Норовые клещи Средней Азии — переносчики возбудителя клещевого возвратного тифа // Вопросы мед. паразитол. Труды Военно-мед. академии им. С.М. Кирова. Т. 105. С. 109–124.
- Ушакова Г.В., 1958. О нахождении клещей *Ornithodoros tartakovskyi* Ol., 1931 в пустынях Муюн-Кум и Бет-

- пак-Дала // Труды Института зоологии АН Каз. ССР, паразитология. Т. 9. С. 117–123.
- Филиппова Н.А., 1966. Аргасовые клещи (Argasidae). Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4. Вып. 3. М.–Л.: Наука. 256 с.
- Филиппова Н.А., 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminiinae. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Т. 4. Вып. 5. СПб: Наука. 436 с.
- Филиппов И.Н., 1918. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя // Труды особой зоологической лаборатории и Севастопольской биологической станции Рос. Акад. наук. Вып. 1. Сер. 2. № 4. Петроград: 350 с.
- Чернов С.А., 1959. Пресмыкающиеся. Фауна Таджикской ССР. Т. 18. (Труды Института зоологии и паразитологии АН ТаджССР. Т. 98). Сталинабад. 205 с.
- Шаммаков С., 1981. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ёлым. 312 с.
- Шарпило В.П., 1976. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР (систематика, хорология, биология). Киев: Наукова думка. 288 с.
- Яковлева И.Д., 1964. Пресмыкающиеся Киргизии. Фрунзе: Илым. 272 с.
- Akhtar S.A., 1937. Report on some nematode parasites of Kabul, with descriptions of new specie // Proceedings of Indian Academic of Science. № 6 sect. B. 263–273.
- Apanaskevich D.A., Horak I.V., 2008. The genus *Hyalomma* Koch, 1844. V. re-evaluation of the taxonomic rank of taxa comprising the *H. (Euhyalomma) marginatum* Koch complex of species (Acari: Ixodidae) with redescrptions of all parasitic stages and notes on biology // Int. J. Acarol. V. 34. № 1. P. 13–42.
- Baruř V., Johnson S., 1973. Notes on *Mehdiella microstoma* (Drasche, 1884) from *Testudo hermanni* Gmelin, 1788 // Folia Parasitologica. V. 20. P. 139–140.
- Baruř V., Kullman E., Tenora F., 1972. Parasitische Nematoden aus Wirbeltieren Afganistans // Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovaca. Brno. V. 6. № 1. P. 1–45.
- Bertolero A., Cheylan M., Hailey A., Livoreil B., Willemsen R., 2011. *Testudo hermanni* (Gmelin 1789) – Hermann's tortoise // Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs. № 5. P. 059.1–059.20.
- 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. V. 48. P. 49–62.
- Bouamer S., Morand S., 2002. Description of *T. combesi* n. sp. and redescrptions of four species of the genus *Tachygonetria* Wedl, 1862 (Nematoda: Pharyngodonidae), with a new diagnosis of the genus // Systematic Parasitology. V. 53. P. 121–139.
- Bouamer S., Morand S., 2004. Description of *Tachygonetria africana* n. sp. and *Tachygonetria pretoriensis* n. sp., and redescription of two species of the genus *Tachygonetria* Wedl, 1862 parasite *Geochelone pardalis* (Bell, 1828) from South Africa // Systematic Parasitology. V. 58. P. 199–208.
- Bouamer S., Morand S., 2005. Descriptions of two new species of the genus *Tachygonetria* Wedl, 1862 (Nematoda, Pharyngodonidae) and redescrptions of five species parasites of Palaearctic Testudinidae // Zoosystema. V. 27. № 2. P. 193–209.
- Bouamer S., Morand S., 2006. Nematodes parasites of Testudinidae (CHELONIA): list of species and biogeographical distribution // Annales zoologici (Warszawa). V. 56. № 2. P. 225–240.
- Bouamer S., Morand S., Bourgat R., 2001. Oxyuroids of Palaearctic Testudinidae – New definition of the genus *Alaeuris* Seurat, 1918 (Nematoda: Pharyngodonidae), redescription of *Alaeuris numidica* (Seurat, 1918) // Journal of Parasitology. V. 87. P. 128–133.
- Bouamer S., Morand S., Kara M., 2003. Redescription of four species of *Mehdiella* from Testudinidae with a key to the species of the genus // Parasite. V. 10. P. 333–342.
- Chavarri M., Berriatua E., Gimenez A., Gracia E., Martinez-Carrasco C. et al., 2012. Differences in helminth infections between captive and wild spur-thighed tortoises *Testudo graeca* in southern Spain: A potential risk of reintroductions of this species // Veterinary parasitology. V. 187. № 3–4. P. 491–497.
- Drasche R.V., 1884. Nematoden aus *Testudo graeca* // Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologische-Botanischen Gesellschaft in Wien. V. 33. S. 325–330.
- Drzewiecka A., Otrocka-Domagała I., Wiřniewska M., Kwiatkowski M., 2009. A case of muscular sarcocystosis in Horsfield's tortoise (*Testudo horsfieldii*) // Pathology today. 27 th Meeting of the European society of veterinary pathology and of the European college of veterinary pathologists, 09–12 September 2009. Olsztyn-Krakow, Poland. P. 233.
- Dyk V., Dykova S., 1956. Hlistice nalezenę v dovezených zelvach reckých (*Testudo graeca* L.) // Československá Parasitologie. № 3. P. 43–48.
- Gazyayci S., Ařan N., Demirbař Y., 2010. A common tortoise tick, *Hyalomma aegyptium* Linne 1758 (Acari: Ixodidae), identified on eastern hedgehog (*Erinaceus concolor* Martin 1838) in Central Anatolia // Turk. J. Vet. Anim. Sci. V. 34. № 2. P. 211–213.
- Hoogstraal H., Kaiser M.N., 1961. Ticks from European-Asiatic birds migrating through Egypt into Africa // Science. V. 133. P. 277–278.
- Johnson S., 1973. Some oxyurid nematodes of the genera *Mehdiella* and *Thaparia* from the tortoise *Testudo hermanni* // Folia Parasitologica. № 20. P. 141–148.
- Iverson J.B., 1982. Adaptations to herbivory in iguanine lizards. In: Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation (Burhardt, G.M. and Rand, A.S., Eds.) // Noyes Publications. Park Ridge. USA. P. 60–76.
- Kolonin G.V., 2009. Fauna of Ixodid ticks of the world (Acari, Ixodidae). Moscow. Электронный ресурс: <http://www.kolonin.org>, последнее обращение 14 января 2014 г.
- Leontyeva O.A., Kolonin G.V., 2002. *Hyalomma aegyptium* (Acari: Ixodidae) as the parasite of *Testudo graeca* in the western Caucasus // International Congress on the genus *Testudo*. Soptom. Chelonii. V. 3. P. 332–336.
- Nabian S., Mirsalimi S.M., 2002. First report of presence of *Hyalomma aegyptium* tick from *Testudo graeca* turtle in

- Iran // Journal of Faculty Veterinary Medicine. University of Tehran, Iran. V. 57. P. 1–3. [на персидском].
- Petter A. J., 1966. Équilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du côlon des tortues terrestres // Mémoire du Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris, Nouvelle série A. Zoologie. V. 39. 252 p.
- Rădulescu I., 1970. Contributions à la connaissance de la helminthofaune de la tortue (*Testudo graeca ibera* Pallas) de la Roumanie // Trav. Mus. Hist. nat. "Grigore Antipa". București, Roman. V. 10. P. 57–60.
- Rees F. G., 1935. Two new species of *Tachygonetria* from the Indian tortoise, *Testudo horsfieldii* Gray // Proceedings of the Zoological Society of London. № 3. P. 599–603.
- Robbins R.G., Karesh W.B., Calle P.P., Leontyeva O.A., Pereshkolnik S.L., Rosenberg S., 1998. First records of *Hyalomma aegyptium* (Acari: Ixodida: Ixodidae) from the Russian spur-thighed tortoise, *Testudo graeca nikolskii*, with an analysis of tick population dynamics // Journal of Parasitology. V. 84. № 6. P. 1303–1305.
- Ryšavý B., Johnson S., 1979. On some oxyurid nematode of the genus *Tachygonetria* parasitizing tortoises in Afghanistan and Albania. Vestník Československe Spolecnosti Zoologicke. V. 43. P. 148–160.
- Široký P., Petrželková K.J., Kamler M., Mihalca A.D., Modrý D., 2006. *Hyalomma aegyptium* as dominant tick in tortoises of the genus *Testudo* in Balkan countries, with notes on its host preferences // Experimental and applied acarology. V. 40. № 3. P. 279–290.
- Tavassoli E., Rahimi-Asiabi N., Tavassoli M., 2007. *Hyalomma aegyptium* on Spur-thighed Tortoise (*Testudo graeca*) in Urmia Region West Azerbaijan, Iran // Iranian Journal of Parasitology. № 2. P. 40–47.
- Telford S.R., Jr., 2009. Hemoparasites of the reptilia: color atlas and text. CRC Press. Boca Raton, London. NY. 376 p.
- Zlatanova V., 1991. *Ixodes* ticks (Parasitiformes, Ixodidae) of tortoises (Reptilia, Testudinidae) in Bulgaria // Acta zoologica Bulgarica. V. 41. P. 47–79.

RELATIONS OF CENTRAL ASIAN TORTOISE (*AGRIONEMYS HORSFIELDII*) WITH PARASITES IN NATURE

D. A. Bondarenko

Head Center of Hygiene and Epidemiology, Federal Medical and Biological Agency, Moscow 123182, Russia
e-mail: dmbonda@list.ru

Four species of Protozoa, 17 species of helminths and 6 species of ticks parasitize on the Central Asian tortoise, *Agrionemys horsfieldii* Gray 1844. Parasitic Protozoa are mainly referred to Sporozoa. Helminths are represented by Nematoda and belong to the orders Oxyurida, Ascaridida, and Spirurida. Most of the nematode species belong to Oxyuridea and Pharyngodonidae. The greatest species diversity of Pharyngodonidae falls on 2 specific Testudinidae genus: *Tachygonetria* and *Mehdiella*. *Hyalomma aegyptium* predominates among ixodid ticks. All ontogenic phases parasitize on Central Asian tortoise, mainly at the stage of imago. The extensiveness of *H. aegyptium* infection in turtles varies greatly (from 0 to 79%). Four other Ixodidae species parasitize on turtle at the phase of larvae and nymphs. *Haemaphysalis sulcata* is the first among them by the frequency of occurrence. Among argasids, only *Ornithodoros tartakovskyi* parasitizes on *A. horsfieldii*. The pattern of spreading of all the ticks in the tortoise populations is local. Tortoises are most frequently infected with ticks at the foothills. Several tick species can parasitize simultaneously on the same individual. The activity of parasites synchronously coincides with the seasonal activity of *A. horsfieldii*. The maximum number of parasites falls on late spring and early summer. After hibernation, the infestation of tortoises with parasites is minimal.

Keywords: *Agrionemys horsfieldii*, parasite–host relations, Protozoa, Nematoda, Ixodidae, Argasidae