

УДК 597.9:591.53

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ЭКОЛОГИИ УГЛОЗУБОВ ОСТРОВА ХОККАЙДО

© 2007 г. С. Л. Кузьмин¹, Т. Сато², С. Накабаяси³, И. В. Маслова⁴, Н. Наруми³

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия
e-mail: ipe51@yahoo.com

²Исследовательский институт Оясато, Университет Тенри, Тенри 632-8510, Япония

³Хоккайдская лаборатория герпетологии, Китахиросима 061-1268, Япония

⁴Государственный заповедник “Кедровая Падь”, Приморский 692710, Россия

Поступила в редакцию 26.05.2005 г.

После исправления 20.04.2007 г.

Проанализированы распространение, биотопическое распределение, размножение и развитие хоккайдского (*Hynobius retardatus*) и сибирского (*Salamandrella keyserlingii*) углозубов на о-ве Хоккайдо. *Hynobius retardatus* распространен почти по всему острову, встречается в основном в горах и предгорьях, *S. keyserlingii* – только в низинном болоте Кусиро на востоке. По характеру использования водных биотопов на Хоккайдо *S. keyserlingii* ведет себя как типичный лимнофил. *Hynobius retardatus* также является лимнофилом, но у него выражена тенденция к реофилии в форме использования проточных вод в горных ландшафтах. Эти особенности согласуются с признаками морфологии, полового поведения, размножения и развития. Обсуждаются параметры биологии *H. retardatus* и *S. keyserlingii*, характерные для лимнофильных и реофильных хвостатых земноводных, в контексте распространения этих видов на о-ве Хоккайдо.

Два вида примитивных хвостатых земноводных семейства углозубых (Hynobiidae) – сибирский (*Salamandrella keyserlingii*) и хоккайдский (*Hynobius retardatus*) углозубы – занимают сходные экологические ниши в экосистемах лесной зоны Северной Евразии. Однако на о-ве Хоккайдо сибирский углозуб встречается лишь на одном низинном болоте, тогда как эндемичный хоккайдский углозуб распространен почти по всему острову. В связи с этим представляет интерес вопрос, как связаны различия в распространении этих видов на острове с особенностями их экологии. Для этого целесообразно сравнить те параметры их пространственного распределения и развития, которые обычно используются при анализе адаптивных стратегий хвостатых земноводных (Hairston, 1987).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевая работа проводилась в апреле–мае 2000 г. на о-ве Хоккайдо (Япония), в следующих пунктах: район г. Кусиро (окрестности города в радиусе 6 км, район аэропорта Кусиро, долины рек Онбецу, Цироппэ, Цитяппу, Матадзава, Шункуштакара, национальный парк Кусиро Сицугэн); район г. Акан (национальный парк Акан, долины рек Акан, Нисибецугава, Ситакара, Понситакара, между горой Акан и г. Тэсикага, западный берег озера Куттяро, у шоссе вдоль озера Куттяро); район г. Саппоро (окрестности аэропорта Читозэ

у города, природный парк Нилаоки, долина р. Оцацунаи, 3 км северо-западнее г. Ниикаппу). Исследовано 64 места размножения углозубов обоих видов: 18 водоемов, где размножается *S. keyserlingii*, 35 водоемов и 11 ручьев, где размножается *H. retardatus*. Для каждого вида регистрировали географическое положение, высоту над уровнем моря, тип ландшафта и наземной растительности, длину, ширину и глубину (максимальную и ту, где отложена икра), степень затененности надводной растительностью (%), состав дна, виды земноводных и фазу их жизненного цикла, общее число кладок икры каждого вида, их пространственное распределение и субстрат, на который отложена икра. Всего учтена 3061 кладка углозубов. В части водоемов и ручьев в наиболее теплое время суток измеряли температуру и рН воды в местах, где откладывается икра. Для части кладок измеряли длину каждого икринного мешка, определяли стадию развития (по: Сытина и др., 1987) и число зародышей. Размер кладки определяли по числу яиц в обоих икринных мешках (изучено 144 кладки *S. keyserlingii* и 165 – *H. retardatus*). Асимметрию кладок по длине оценивали как отношение длины более короткого мешка к длине более длинного, асимметрию по числу яиц – по отношению меньшего числа в одном мешке к большему числу в другом (по: Басарукин, Боркин, 1984).

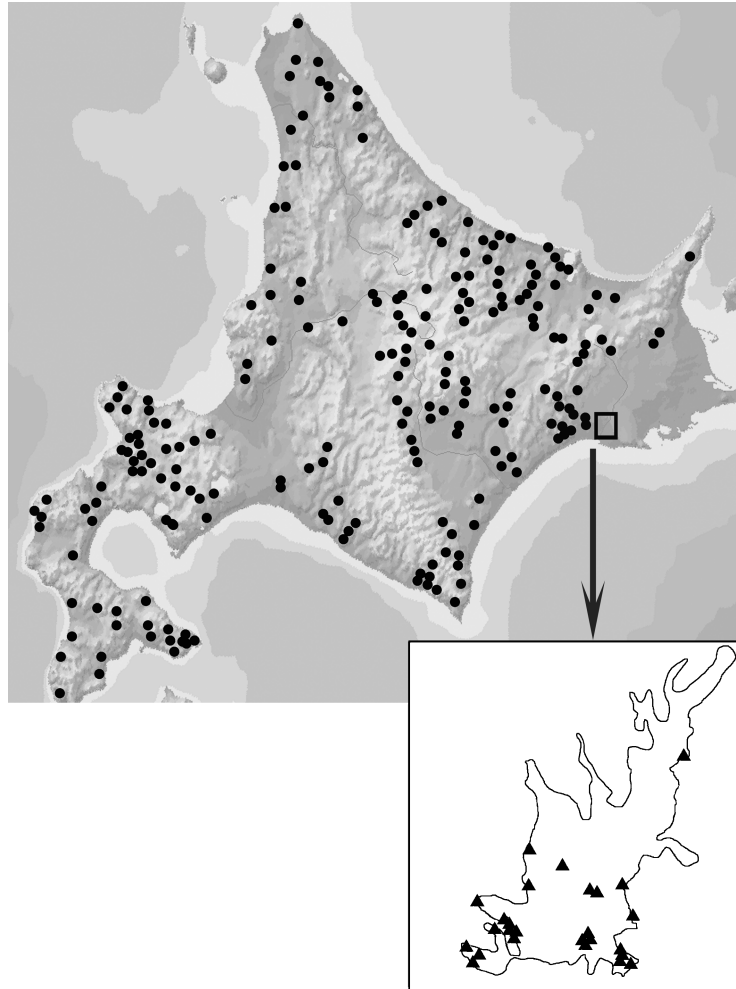


Рис. 1. Распространение на о-ве Хоккайдо *Hynobius retardatus* (кружки) (Ueno, 1981; Sato, 1990, 1990a; Iwasaki, Wakahara, 1999; данные авторов) и *Salamandrella keyserlingii* (треугольники) (данные авторов).

Икрные мешки углозубых увеличиваются в несколько раз в ходе развития, поэтому сравнение видов корректно только на одинаковых или близких стадиях. Примерно со стадии поздней хвостовой почки увеличение икрных мешков резко ускоряется и продолжается до вылупления. В связи с этим мы сравнивали оба вида по длине мешков отдельно на ранних зародышевых стадиях (14–16: ранняя и средняя нейрула) и на поздних (25–26: поздняя хвостовая почка и формирование жаберных выростов). Для оценки степени группированности кладок рассчитывали процент кладок, отложенных поодиночке или в группах по две и более от общего числа в водоеме. Степень контагиозности (дисперсия по отношению к средней плотности кладок при разбивке водоема на квадраты по 1 м² – Ищенко и др., 1995) не использовали, так как она не учитывает распределение в пределах каждого квадрата и, следовательно, не может характеризовать групповое размножение. Определяли также среднее и ошибку среднего

($M \pm SE$); достоверность различий средних оценивали по критерию Стьюдента (t). Статистическую обработку проводили с помощью программы STATISTICA 5.0A. При картировании ареалов и анализе биологических параметров использовали собственные и литературные данные об углозубах на Хоккайдо.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение. *Salamandrella keyserlingii* обитает на небольшом низинном болоте на высоте 3–10 (до 50–70) м над ур. м.; *H. retardatus* – от 10 до 1870 м над ур. м. (рис. 1). Большинство популяций приурочено к долинам рек. Зона контакта ареалов видов проходит по западной границе болота Куширо.

Места размножения. Биотопы *S. keyserlingii* на о-ве Хоккайдо весьма однообразны. Это участки большого тростниково-осокового низинного болота с группами и отдельными деревьями ольхи

Таблица 1. Места размножения углозубов о-ва Хоккайдо

Параметр	Бессточные водоемы на болоте Куширо (<i>S. keyserlingii</i> , n = 18)	Бессточные водоемы вне болота Куширо (<i>H. retardatus</i> , n = 19)	Проточные пруды (<i>H. retardatus</i> , n = 16)	Ручьи (<i>H. retardatus</i> , n = 11)
Высота над ур. м. (м), M ± SE (min–max)	3–10	77 ± 15 (25–260)	62 ± 14 (25–200)	118 ± 30 (25–260)
Затененность древесной растительностью (%)	0–30	0–60, чаще 30–50	0–90, чаще 30–50	10–60, чаще 50
Площадь (м ²), M ± SE (min–max)	256 ± 119 (0.9–2000)	64 ± 26 (6–500)	124 ± 62 (1.2–1000)	633 ± 415 (3–4200)
Глубина (м), M ± SE (min–max)	0.34 ± 0.60 (0.03–1.0)	0.29 ± 0.45 (0.1–1.0)	0.29 ± 0.59 (0.1–1.0)	0.14 ± 0.038 (0.02–0.4)
Состав дна	Трава	Листовой и травяной опад, реже глина, ил, упавшие ветви и стволы	Глина, листовой и травяной опад, ветки	Песок, глина, щебень с тонким слоем листового опада
Температура воды (°C), M ± SE (min–max)	9.48 ± 1.25 (5.5–13.6, n = 6)	9.63 ± 1.36 (5.2–19.6, n = 9)	13.43 ± 1.45 (4.4–21.2, n = 12)	8.38 ± 1.97 (5.9–14.2, n = 4)
pH, M ± SE (min–max)	5.47 ± 0.59 (3.1 – 6.70, n = 6)	7.14 ± 0.06 (6.90–7.50, n = 11)	7.43 ± 0.13 (7.00–8.00, n = 7)	7.31 ± 0.51 (7.20–7.50, n = 4)

Таблица 2. Доля водоемов каждого типа от общего числа мест размножения вида и число кладок икры на 1 водоем

Параметр	Виды углозубов	Бессточные водоемы	Проточные пруды	Ручьи
Число видов, %	<i>S. keyserlingii</i>	100 (n = 18)	–	–
	<i>H. retardatus</i>	41.3 (n = 19)	34.8 (n = 16)	23.9 (n = 11)
Число кладок, M ± SE (min–max)	<i>S. keyserlingii</i>	73.4 ± 41.7 (10–773) (n = 1322)	–	–
	<i>H. retardatus</i>	33.1 ± 12.9 (0–245) (n = 629)	54.9 ± 18.7 (1–225) (n = 879)	21.0 ± 14.4 (1–164) (n = 231)

(*Alnus japonica*, *A. mayrii*) в низменной долине р. Куширо с небольшими бессточными водоемами в виде ям и канав. В травянистом ярусе доминируют *Carex lynghyei*, *C. lasiocarpa*, *Calamagrostis stricta*, *Phragmites* spp., *Sphagnum palustre*, *S. magellanicum*, *S. fuscum*, *S. rubellum*. Биотопы *H. retardatus* более разнообразны: различные типы смешанных лесов с преобладанием сахалинской пихты и ольхи, часто также бамбука (*Sasa nipponica*), с разной степенью развития кустарникового и травянистого ярусов. Нерестилища *S. keyserlingii* расположены на открытой местности и у края кустарников, *H. retardatus* – в лесах, они обычно затенены сильнее (табл. 1). *Salamandrella keyserlingii* размножается только в бессточных водоемах, *H. retardatus* – чаще в бессточных водоемах и проточных прудах, чем в ручьях (табл. 2). Места размножения сильно варьируют по площади и глубине. Сибирский углозуб откладывает икру в водоемах, дно которых сплошь покрыто травой и опадом (рис. 2), хоккайдский – в более чистой во-

де (особенно в ручьях, дно которых покрыто как разреженной, так и густой травянистой растительностью) (рис. 3 и 4). Используемые ручьи весьма разнообразны – от олиготрофных горных с песчаным, суглинистым или щебнистым дном, с чистой водой и быстрым течением до водотоков, медленно текущих в почве, густо заросших и даже искусственных коллекторов и канав.

Оба вида не размножаются совместно. Лишь один раз отмечены взрослые особи двух видов в небольшом лесном водоеме недалеко от г. Куширо. Водоем небольшой (9 × 3.5 × 0.4–0.7 м), непроточный, располагается на границе болота и леса, у подножия холма, окружен мелколиственными деревьями (березой, осинкой, ивой, ольхой), дно покрыто листовым опадом, ветками, бамбуком; высота 50–70 м над ур. м. В нем найдено 4 взрослых сибирских углозуба, 2 свежие кладки икры, а также 1 самец хоккайдского углозуба. В 50–100 м на восток начинается биотоп сибирского углозуба – низинное болото, где ближайший водоем с



Рис. 2. Биотоп *Salamandrella keyserlingii* севернее г. Кусиро.

кладками находится в 2–2.5 км. Ближайшие кладки *H. retardatus* отмечены в 10 км к юго-западу на склоне небольшой сопки среди ольшаника с примесью ивы.

Кладка икры у обоих видов имеет форму двух спиралевидно закрученных мешков, типичную для лимнофильных углозубов.



Рис. 3. Прудовой биотоп *Hynobius retardatus* в долине р. Онбецу.

Среднее число кладок икры на водоем у *S. keyserlingii* больше, чем у *H. retardatus*, а у последнего оно максимально в проточных прудах. Но различия среднего числа кладок на водоем или ручей между видами углозубов и между типами нерестилищ недостоверны ($p > 0.2$).

В отличие от *S. keyserlingii*, личинки *H. retardatus* в некоторых водоемах зимуют. Зимующие личинки найдены как в проточных, так и в стоячих непересыхающих водоемах (8.6% водоемов), а также в ручьях (9.1% ручьев).

Пространственное распределение кладок. Оба вида откладывают икру на тех участках, которые прогреваются сильнее, обычно на глубину 10–20 см. Встречаются кладки у самой поверхности, а иногда на глубинах до 1 м. В ручьях *H. retardatus* откладывает икру почти всегда в бочажки площадью 0.5–3 м² и глубиной 0.2–0.3 м. При сезонном высыхании ручья такие бочажки нередко изолируются и превращаются в бессточные водоемы. На стремнине ручьев, где скорость течения в несколько раз выше (до 30 см/с), чем в бочажках, отмечены лишь единичные кладки на мелководье (1–10 см). Здесь они нередко отрываются течением, падают на дно, сносятся или заиливаются.

В водоемах и водотоках встречаются как одиночные кладки, так и их скопления, в большинстве случаев – более чем из 4 штук (у *H. retardatus* до 64 кладок, у *S. keyserlingii* 175) (рис. 5). Не обнаружено водоемов, где все кладки были бы отложены в одном скоплении. Зависимости степени сгруппированности кладок от типа нерестилища не наблюдается. В тех водоемах, где углозубы размножаются совместно с бурой лягушкой *Rana pirica*, скопления кладок последней обычно находятся отдельно от скоплений кладок углозуба.

Субстратом для икры *S. keyserlingii* служит трава, погруженная под воду. Субстраты для *H. retardatus* более разнообразны: ветки или стеб-



Рис. 4. Ручьевого биотоп *Hynobius retardatus* в долине р. Онбецу.

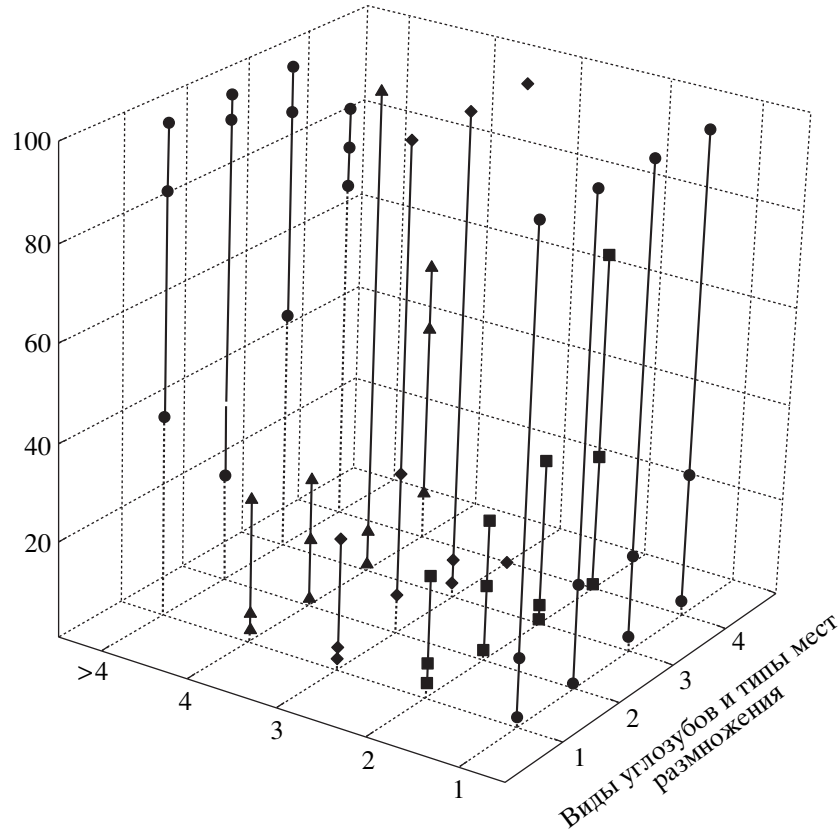


Рис. 5. Доля кладок икры (%) в скоплениях разного размера (1 – > 4 кладок) от общего числа кладок в каждом месте размножения: 1 – *S. keyserlingii*, бессточные водоемы; 2 – *H. retardatus*, бессточные водоемы; 3 – *H. retardatus*, проточные пруды; 4 – *H. retardatus*, ручьи. Даны минимум, максимум и среднее для каждого вида углозубов по типам мест размножения.

ли бамбука (63% водоемов и ручьев), реже трава (21.8%), стволы деревьев (8.7%), камни и поверхность дна (6.5%).

Число яиц в одной кладке. Средний размер кладки *S. keyserlingii* (207.03 ± 4.26 , 103–359, $n = 144$) примерно в 2.5 раза больше такового у *H. retardatus* (84.28 ± 1.89 , 35–174, $n = 165$). Виды достоверно ($p < 0.001$) различаются по этому параметру. Коэффициенты асимметрии составляют, соответственно, 0.851 ± 0.011 (0.407–1) и 0.845 ± 0.009 (0.417–1). Различия недостоверны ($p > 0.6$).

Число яиц в кладке сильно варьирует как в пределах нерестилища, так и между нерестилищами (рис. 6). Диапазон этой изменчивости шире у *S. keyserlingii*. Парное сравнение средних размеров кладок из разных водоемов и водотоков показало достоверное ($p < 0.001$) отличие *S. keyserlingii* от *H. retardatus* во всех случаях, кроме № 10 и 27, а также 12 и 27. Последнее можно объяснить малым объемом выборки ($n = 3$) из ручья № 27. Внутривидовые сравнения по разным нерестилищам дали следующие результаты. Различия в среднем числе яиц на кладку у *S. keyserlingii* достоверны ($p < 0.05$) для 27 из 75 парных сравнений, у

H. retardatus – для 45 из 120. Достоверные различия у *H. retardatus* наблюдаются при сравнении нерестилищ как одного, так и разных типов.

Размер кладки сильно варьирует по типам водоемов и водотоков. Так же как при анализе по отдельным нерестилищам, диапазон изменчивости наибольший у *S. keyserlingii*. По этому параметру сибирский углозуб достоверно ($p < 0.001$) отличается от *H. retardatus* из всех типов нерестилищ. Максимальные значения у последнего перекрываются с минимальными у *S. keyserlingii*. Среднее число яиц в кладке *H. retardatus* в бессточных (87.17 ± 2.34) и проточных (97.18 ± 3.58) водоемах различается недостоверно. С другой стороны, средний размер кладки последнего в ручьях (67.25 ± 3.5) достоверно ($p < 0.001$) отличается от такового обоих видов углозубов из остальных типов нерестилищ. Минимальный размер кладки *H. retardatus* отмечен в ручье, максимальный – в проточном пруду. Есть тенденция к уменьшению среднего размера кладки в водотоках.

Значения коэффициента асимметрии размера кладки варьируют по нерестилищам (рис. 7), но различия средних недостоверны, за исключением

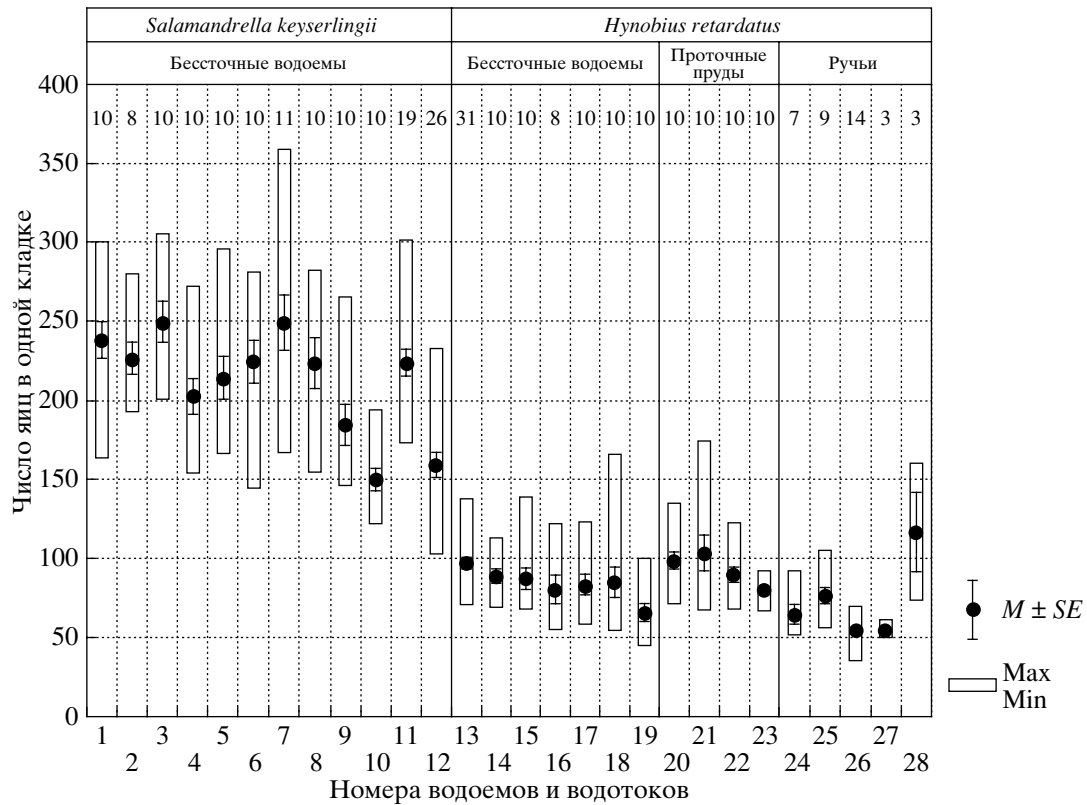


Рис. 6. Число яиц в кладке углозубов в разных водоемах и водотоках. В верхней части рисунка – объемы выборок в каждом биотопе.

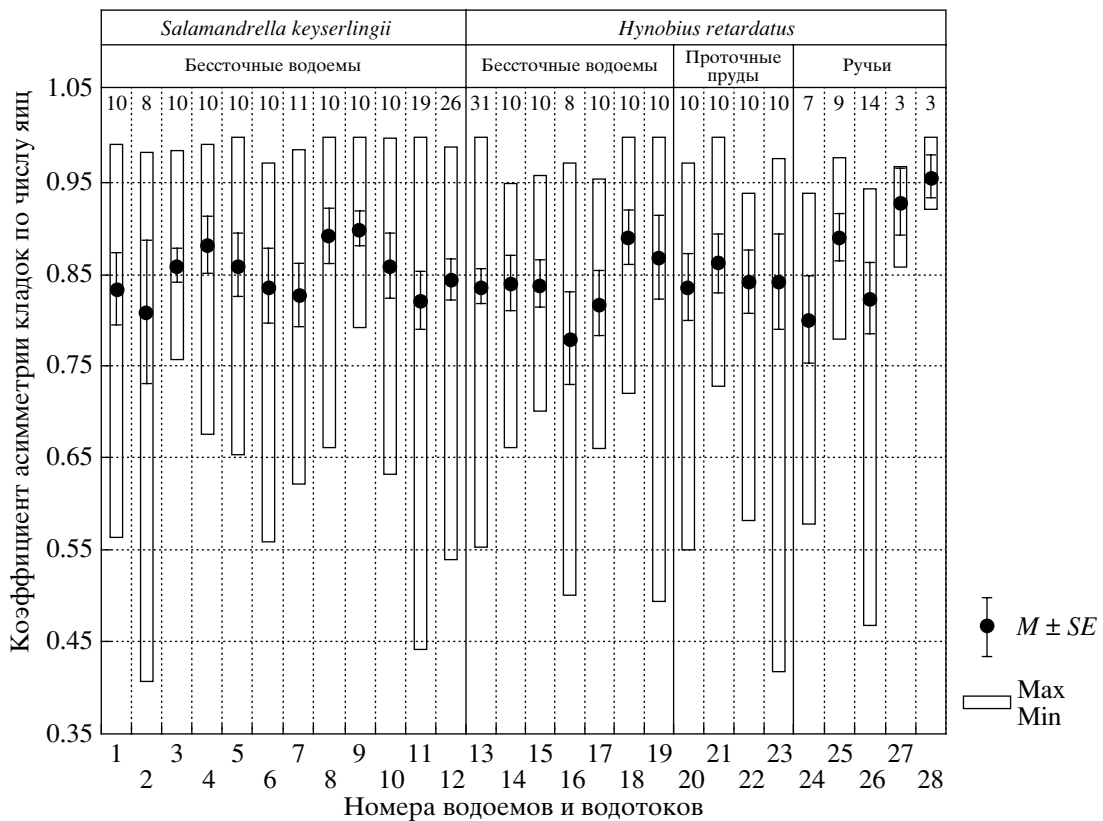


Рис. 7. Асимметрия кладок углозубов по числу яиц в разных водоемах и водотоках. В верхней части рисунка – объемы выборок в каждом биотопе.

№ 15 и 28. Отсутствие достоверных различий наблюдается и при парном сравнении средних по 4 типам мест размножения.

Средняя длина икрного мешка сразу после откладки у *S. keyserlingii* около 40, *H. retardatus* 60 мм. Длина мешка увеличивается в онтогенезе: на стадиях 14–16 у *S. keyserlingii* составляет в среднем 172 ± 6.58 (135–219) мм, на стадиях 25–26 – 201.67 ± 5.54 (163–266); у *H. retardatus* соответственно, 189.95 ± 10.25 (128–296) и 320.00 ± 11.43 (257–395) мм. В ходе онтогенеза усиливаются межвидовые различия по данному параметру: если на стадиях 14–16 различия средних недостоверны ($p > 0.1$), то на стадиях 25–26 высоко достоверны ($p < 0.0001$). Размах значений коэффициента асимметрии кладок почти одинаков у *H. retardatus* (0.417–1.0, в среднем 0.845 ± 0.009) и *S. keyserlingii* (соответственно, 0.407–1.0, 0.851 ± 0.011); средние значения различаются недостоверно при сравнениях как разных видов, так и обеих групп стадий каждого вида.

ОБСУЖДЕНИЕ

Роды *Hynobius* и *Salamandrella* являются сестринскими (Zhang et al., 2006). Большинство японских видов *Hynobius* встречаются на о-ве Хонсю (Sato, 1943). Предполагается, что один из них – *H. kimurae* имел общего предка с *H. retardatus*; в то же время, последний сильно отличается генетически от парапатричного *S. keyserlingii* (Matsui et al., 1989). Это согласуется с зоогеографическими данными о том, что оба вида попали на Хоккайдо независимо: первый – с юга (о-в Хонсю), второй – с севера (с материка через о-в Сахалин). Предполагается, что Хоккайдо отделился от Хонсю с образованием Сангарского пролива в рис-вюрмское межледниковое время – более 60000 лет назад, а от о-ва Сахалин – с образованием пролива Лаперуза – около 12000 лет назад (Ohshima, 1990 цит. по: Tanaka-Ueno et al., 1998). Более раннее образование Сангарского пролива согласуется с отсутствием сибирского углозуба или близкой формы на Хонсю. Следовательно, *H. retardatus* проник на Хоккайдо раньше и изолирован там намного дольше, чем *S. keyserlingii*. С Хоккайдо последний проник на южнокурильский о-в Кунашир (Басарукин, Боркин, 1984).

Для сахалинских популяций характерно обитание в основном в низменных биотопах. Здесь вид обычно не проникает в темнохвойные леса и бамбучники, избегает водораздельных хребтов (Кузьмин, Маслова, 2005). Судя по точкам находок (Кузьмин, Маслова, 2005), на Кунашире углозуб тоже обитает на низменностях. В других частях ареала *S. keyserlingii* встречается как на низменностях, так и в горах – например в Туве, Бурятии, Приморье, Магаданской обл.

Характер высотного распределения *S. keyserlingii* на Сахалине сходен с таковым на Хоккайдо. Здесь вид населяет лишь болото в низменности Кусиро. Другой углозуб, *H. retardatus* – эндемик Хоккайдо, населяющий почти весь остров. Он приурочен к горам и отсутствует в низменностях. Ареалы двух видов не перекрываются, а соприкасаются. Их общая граница проходит по западной границе болота Кусиро. Такой тип взаимного расположения ареалов называется парапатрией.

Hynobius retardatus использует для размножения широкий набор бессточных и проточных водоемов, а также ручьи. Наши результаты согласуются с более ранними данными (Sato, 1990), что этот вид обычно размножается в местах со слабопроточной водой, реже – в стоячих и еще реже – в быстротекущих водах. В стоячих водоемах температура выше, чем в проточных прудах и ручьях (Sato, 1990a). *Salamandrella keyserlingii* нерестится в бессточных водоемах с еще большими прогревом и эвтрофикацией. В то же время, диапазон температур воды, при которых размножаются оба вида, сходен и составляет 5–15°C (Nakabayashi, Ueda, 1984; Sato, 1990a). При таких же температурных условиях размножается на материке, Сахалине и Кунашире *S. keyserlingii*. Мы находили кладки *H. retardatus* даже в заиленной и заросшей тиной канаве, где температура воды была 21°C. Для реофильных углозубов размножение в таких условиях не характерно.

Биотопические различия в местах размножения характерны именно для островной (Хоккайдо, Кунашир) части ареала *S. keyserlingii*. В континентальной части (Приморье, Хабаровский край) он регулярно использует биотопы, аналогичные таковым *H. retardatus* на Хоккайдо (в том числе ручьи), значительная часть популяций обитает на высотах 400–800 м (Кузьмин, Маслова, 2005). Это может отражать ранние этапы видообразования.

Таким образом, по характеру использования водных биотопов на Хоккайдо сибирский углозуб ведет себя как типичный лимнофил. Хоккайдский углозуб в этом отношении также является лимнофилом, но у него четко выражена тенденция к реофилии в форме использования проточных вод в горных ландшафтах. Данные о морфологии, биологии размножения и развития подтверждают это.

В отличие от аллопатричных реофильных углозубов (*Onychodactylus fischeri*, *Ranodon* spp. и др. – см., например, Кузьмин, 1999; Kuzmin, Thiesmeier, 2001), у *H. retardatus* икрной мешок спирализован на несколько оборотов. Ранние личинки имеют балансеры; перед метаморфозом личинка по форме тела, степени развития жабр и плавниковых складок соответствует “прудовому”, а не “ручьевому” типу (причем особи из ручьев и прудов сходны). Половое поведение в целом сходно с таковым у типичного лимнофила – *S. keyserlingii*.

Самки уходят из водоема вскоре после откладки икры, а самцы остаются и спариваются с другими самками, каждая особь проводит в воде всего 2–26 суток (Sato, 1994). В большинстве водоемов личинки метаморфизируют в год рождения (т.е. не зимуют). Все эти черты сближают *H. retardatus* с лимнофилом *S. keyserlingii*.

С другой стороны, у *H. retardatus* есть и черты реофила. Взрослая особь по форме тела больше напоминает *R. sibiricus*, чем *S. keyserlingii*. В поведении также есть несколько признаков, характерных для *R. sibiricus* (Thorn, 1986, 1994; Sato, 1992; наши данные). В ручьях икра иногда прикрепляется не на внешнюю, а на нижнюю поверхность камня. В кладке меньше яиц (44–102: Sato et al., 1985; Sato, 1989), чем у *S. keyserlingii* (154–218: Takayama, 1975; Hashimoto, 1974; наши данные – с более широким диапазоном для каждого вида). Взрослые особи крупнее (длина тела с хвостом в среднем 140, до 185 мм против 105–117, до 122 мм: Takayama, 1975; Ueda, Nakabayashi, 1989; Thorn, Raffaelli, 2001; наши данные). Однако икринный мешок у *H. retardatus* становится достоверно крупнее, чем у *S. keyserlingii*, лишь в позднем зародышевом развитии. Больше и длина личинки при выклеве (в среднем 17–22 мм против 9–12 мм: Morigi, 1979; Ищенко, Леденцов и др., 1995). В связи с меньшим размером кладки, это связано с большим количеством желтка в яйце *H. retardatus*.

Тенденция к уменьшению среднего размера кладки в водотоках характерна для реофильных земноводных. Есть она и у *H. retardatus*. У данного вида она проявляется на внутривидовом уровне, но не свидетельствует о дифференциации популяций на ручьевые и прудовые. Различия недостоверны, а в ряде мест углозубы одной популяции размножаются и в ручьях, и в соседних прудах. Генетические различия популяций на географическом уровне могут согласоваться с размерными, однако их связь с экологией неизвестна (Matsui et al., 1992). Следует отметить, что у *S. keyserlingii* из прудов и ручьев в Приморье мы не обнаружили достоверных различий в размерах кладки.

Личинки *H. retardatus* во многих горных водоемах и ручьях зимуют. Метаморфоз происходит на следующий год в проточных прудах, в некоторых горных водоемах – на третий год (Iwasaki, Wakahara, 1999), а задержка на несколько лет может вести к неотении (Sasaki, 1924). Пока известна одна неотеническая популяция *H. retardatus*, которая обитала в глубоком (до 146 м) и холодном (температура 4–10°C) горном озере Куттара. По-видимому, она вымерла от хищничества интродуцированной рыбы *Oncorhynchus nerka* (Sasaki, 1924; Iwasaki, Wakahara, 1999).

Эксперименты показали возможность продуцирования зрелых сперматозоидов личинками *H. retardatus* и достижения ими четырехлетнего возраста без метаморфоза при температуре воды 4°C (Iwasaki, Wakahara, 1999), а критической для метаморфоза является температура 10°C (Morigi, 1979; Wakahara, 1994). Даже если в крови личинок имеется тироидный гормон, он не вызывает метаморфоза при 4°C, а пролактин действует независимо от температуры и поэтому личинки продолжают расти (Morigi, 1983).

У *H. retardatus*, но не *S. keyserlingii*, известна каннибалистическая морфа с крупной головой, питающаяся в основном консpezifичными особями. Формирование этой морфы связано с плотностью населения личинок и, возможно, разной степенью их родства в разных водоемах, но не со специфичностью отдельных популяций (Wakahara, 1993, 1995; Nishihara, 1996; Michimae, Wakahara, 2001, 2002). Каннибалистическая морфа личинок также есть у американской *Ambystoma tigrinum* (Ambystomidae), имеющей в биологии ряд черт сходства с *H. retardatus*: обитание от равнинных до горных участков, тенденция к неотении, достижение крупных размеров личинками, их зимовка, образование густых скоплений. В характере каннибализма тоже есть сходство: формирование каннибалистической морфы при высокой плотности, когда мелкие личинки представляют наиболее доступный ресурс; более быстрый рост каннибалов; сходный характер аллометрического роста головы; более редкое поедание каннибалами сибсов, чем неродственных особей (Wakahara, 1993; Michimae, Wakahara, 2001; Petranka, 1998). По-видимому, эта морфа в разных семействах Caudata развивалась параллельно у видов, реализующих сходные адаптивные стратегии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, разные адаптивные стратегии *H. retardatus* и островных популяций *S. keyserlingii* могут быть причиной их географической сегрегации на о-ве Хоккайдо. У первого проявляется тенденция к реофилии, позволяющая ему использовать широкий спектр биотопов, у второго – стенопотность по сравнению с материковыми популяциями. По-видимому, узкая экологическая ниша сибирского углозуба на о-ве Хоккайдо обусловлена стратегией к использованию низинных ландшафтов и бессточных водоемов, унаследованной от предковых сахалинских популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басарукин А.М., Боркин Л.Я., 1984. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на острове

- Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л., С. 12–54.
- Ищенко В.Г., Година Л.Б., Басарукин А.М., Куранова В.Н., Тагирова В.Т., 1995. Размножение // Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dübowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М., С. 86–102.
- Ищенко В.Г., Леденцов А.В., Година Л.Б., Кузьмин С.Л., 1995. Развитие и рост // Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dübowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М., С. 103–124.
- Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: КМК, 298 с.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В., 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: КМК. 434 с.
- Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б., 1988. Развитие сибирского углозуба. М.: Наука. 87 с.
- Hairston N.G., Sr., 1987. Community ecology and salamander guilds. N.Y. New Rochelle – Melbourne – Sydney: Cambridge Univ. Press. 230 p.
- Hashimoto M., 1974. On the breeding of *Salamandrella keyserlingii* in Hokuto district, Kushiro city 1 // Bul. Kushiro Municipal Mus. № 3. P. 1–9 (на яп. яз.).
- Iwasaki F., Wakahara M., 1999. Adaptable larval life histories in different populations of the salamander, *Hynobius retardatus*, living in various habitats // Zool. Sci. V. 16. P. 667–674.
- Kuzmin S.L., Thiesmeier B., 2001. Mountain salamanders of the genus *Ranodon*. (Advances in Amphibian Res. in the f. Soviet Union. V. 6). Sofia-M.: Pensoft. 176 p.
- Matsui M., Hayashi T., Sato T., 1989. Allozyme variation and systematic relationships of small salamanders from Hokkaido // Zool. Sci. V. 6. № 6. P. 1225.
- Matsui M., Sato T., Tanabe Sh., Hayashi T., 1992. Local population differentiation in *Hynobius retardatus* from Hokkaido: an electrophoretic analysis (Caudata: Hynobiidae) // Zool. Sci. V. 9. P. 193–198.
- Michimae H., Wakahara M., 2001. Factors which affect the occurrence of cannibalism and the broad-headed “cannibal” morph in larvae of the salamander *Hynobius retardatus* // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 50. P. 339–345. – 2002. Variation in cannibalistic polyphenism between populations in the salamander *Hynobius retardatus* // Zool. Sci. V. 19. P. 703–707.
- Moriya Ts., 1979. Effect of temperature on embryonic and post embryonic development of salamander, *Hynobius retardatus* // Low Temp. Sci. Ser. B. V. 37. P. 113–115. – 1983. The effect of temperature on the action of thyroid hormone and prolactin in larvae of the salamander *Hynobius retardatus* // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 49. P. 1–7.
- Nakabayashi N., Ueda T., 1984. Observation on the *Salamandrella keyserlingii* in the field // Bul. Obihiro Centennial City Mus. (2): 13–16 (на яп. яз.).
- Nishihara A., 1996. High density induces a large head in larval *Hynobius retardatus* from a low density population // Jap. J. Herpetol. V. 16. № 4. P. 134–136.
- Petranka J.W., 1998. Salamanders of the United States and Canada. Washington – L.: Smithsonian Inst. Press. 587 p.
- Sasaki M., 1924. On a Japanese salamander, in lake Kutarush, which propagates like the axolotl // J. Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ. Sapporo. V. 15. Pt. 1. P. 1–36.
- Sato I., 1943. A monograph of the Caudata of Japan. Osaka: Nippon Shuppan-sha, 520 p. (на яп. яз.).
- Sato T., 1989. Breeding environment and spawning of a salamander, *Hynobius retardatus*, at a foot of Hikida Mountains, Hokkaido, Japan // Curr. Herpetol. of East Asia. Kyoto. P. 292–304. – 1990. Breeding sites of a salamander, *Hynobius retardatus* // Obihiro Hyakunen Kinenkan Kiyo. № 4. Suppl. P. 1–10 (на яп. яз.). – 1990a. Temperature and velocity of water at breeding sites of *Hynobius retardatus* // Jap. J. Herpetol. V. 13. № 4. P. 131–135. – 1992. Reproductive behavior in the Japanese salamander *Hynobius retardatus* // Jap. J. Herpetol. V. 14. № 4. P. 184–190. – 1994. Duration of aquatic activity in the Japanese salamander *Hynobius retardatus* // Tenri Daigaku Gakuho. V. 177. P. 73–80.
- Sato T., Nakabayashi Sh., Ueda T., 1985. On the number of eggs and adult activities of a salamander, *Hynobius retardatus* during the breeding season at the foot of Mts. Hidaka, Hokkaido // Obihiro Hyakunen Kinenkan Kiyo. № 3. P. 1–8 (на яп. яз.).
- Takayama S., 1975. On the breeding of *Salamandrella keyserlingii* // Sci. Report of the Kushiro Moor in Eastern Hokkaido. Kushiro. P. 266–275 (на яп. яз.).
- Tanaka-Ueno T., Matsui M., Sato T., Takenaka S., Takenaka O., 1998. Phylogenetic relationships of brown frogs with 24 chromosomes from Far East Russia and Hokkaido assessed by mitochondrial cytochrome b gene sequences (*Rana*: Ranidae) // Zool. Sci. V. 15. P. 289–294.
- Thorn R., 1986. Propos sur le comportement sexuel et sur la reproduction en captivité chez quatre espèces de salamandres de la famille des hynobiides (Amphibia, Caudata) // Bul. Soc. Nat. Luxemb. V. 86. P. 67–74. – 1994. Courtship behavior, fertilization of eggs, and rearing in captivity of the Semirechensk salamander, *Ranodon sibiricus* Kessler (Amphibia Caudata) // Russ. J. Herpetol. V. 1. № 1. P. 86–90.
- Thorn R., Raffaelli J., 2001. Les salamandres de l’Ancien monde. Paris: Soc. Nouv. ed. Boubee, 450 p.
- Ueda T., Nakabayashi Sh., 1989. External morphology in two morphotypes of the Siberian Salamander, *Salamandrella keyserlingii* from Kushiro marshland, Hokkaido // Curr. Herpetol. of East Asia. Kyoto. P. 135–141.
- Ueno T., 1981. *Hynobius retardatus* (Dunn) / Nippon Juyona Ryoseirui va Hatorui no Bunku. S. I. P. 99–102 (на яп. яз.).
- Wakahara M., 1993. Cannibalism in larvae of *Hynobius retardatus* and their trophic morphs // Zool. Sci. V. 10. № 6. p. 167. – 1994. Spermatogenesis is extraordinarily accelerated in metamorphosis-arrested larvae of a salamander, *Hynobius retardatus* // Experientia. V. 50. P. 94–98. – 1995. Cannibalism and the resulting dimorphism in larvae of a salamander *Hynobius retardatus*, inhabited in Hokkaido, Japan // Zool. Sci. V. 12. P. 467–473.
- Zhang P., Chen Y., Zhou H., Liu I., Wang X. u др., 2006. Phylogeny, evolution and biogeography of Asiatic salamanders (Hynobiidae) // Proc. National Acad. Sci. V. 103. № 19. P. 7360–7365.

A COMPARATIVE ANALYSIS OF HYNوبيIDAE DISTRIBUTION AND ECOLOGY ON HOKKAIDO ISLAND

S. L. Kuzmin¹, T. Sato², S. Nakabayashi³, I. V. Maslova⁴, N. Narumi³

¹*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail:ipe51@yahoo.com*

²*Oyasato Research Institute, Tenri University, Tenri 632-8510, Japan*

³*Hokkaido Laboratory of Herpetology, Kitahiroshima 061-1268, Japan*

⁴*State Reserve "Kedrovaya Pad", Primorskii 692710, Russia*

The distribution, habitat, reproduction, and development of hynobiid salamanders, *Hynobius retardatus* and *Salamandrella keyserlingii*, on Hokkaido Island were analyzed. *H. retardatus* inhabits almost the whole area. It mainly dwells in mountains and foothills, while *S. keyserlingii* only in the Kushiro lowland marsh (in the east). On Hokkaido, *S. keyserlingii* is a true limnophilous species. *H. retardatus* is also a limnophilous amphibian, but it tends to rheophily in mountain landscapes. These data well agree with specific characteristics of their morphology, courtship behavior, reproduction, and development. Some parameters of *H. retardatus* and *S. keyserlingii* biology typical for pond-type and brook-type salamanders are discussed in the context of their parapatric distribution on Hokkaido.