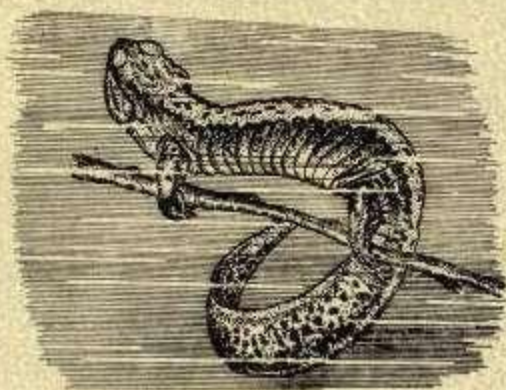


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**ЭКОЛОГИЯ И ФАУНИСТИКА
АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ
СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 124

ЭКОЛОГИЯ И ФАУНИСТИКА АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Под редакцией Л. Я. Боркина

ЛЕНИНГРАД

1984

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА, *HYNOBIUS KEYSERLINGII*, НА ОСТРОВЕ САХАЛИН

А. М. Басарукин и Л. Я. Боркин

Сахалинский комплексный научно-исследовательский институт
Дальневосточного научного центра АН СССР (Новоалександровск) и Зоологический
институт АН СССР (Ленинград)

Материал и методика	13
История изучения и распространение на Сахалине и Курильских островах	13
Остров Сахалин	13
Курильские острова	15
История заселения островов	16
Биотопическое распределение	18
Количественный учет	19
Размножение	21
Выход с зимовок и появление на водоемах	21
Биотопы размножения	22
Сроки и места откладки икры	23
Брачное поведение	27
Плодовитость и размер кладки	29
Развитие	32
Выживаемость. Враги и паразиты	34
Питание	36
Миграции	37
Зимовка	38
Изменчивость морфологических признаков	39
Обозначения признаков	39
Размеры тела и их влияние на признаки	40
Половой диморфизм	41
Корреляция признаков	46
Пятнистость брюха	47
Аномалии	47
Таксономическое положение	50
Литература	51

Сибирский углозуб, *Hynobius keyserlingii* (Dybowski, 1870) — самый северный представитель наиболее примитивного семейства современных хвостатых амфибий Hynobiidae. Хотя этот вид был описан более ста лет назад и обладает огромным транссибирским ареалом, он все еще изучен недостаточно. В данной статье рассмотрены распространение сибирского углозуба на Сахалине и Курильских островах, некоторые стороны экологии сахалинских особей, а также изменчивость их внешнеморфологических признаков.

Изучение углозубов острова Сахалин интересно не только в чисто региональном отношении. Еще больший интерес представляет сопоставление островных и материковых популяций этого вида, в частности с континентального Дальнего Востока СССР. Детальный анализ последних, однако, пока отсутствует. Незначительная часть наших данных была опубликована нами ранее (Басарукин, 1975, 1976; Боркин и Орлов, 1977).

В ходе сбора материала и подготовки статьи нам оказывали разнообразную помощь многие лица. Мы считаем своим приятным долгом поблагодарить всех, кто так или иначе способствовал появлению данной работы, особенно В. Г. Воронова (Новоалександровск), О. В. Григорьева (Новосибирск), А. С. Колосовского (Оха), Ю. М. Короткова (Владивосток), Л. Я. Топоркову (Свердловск) и Н. Л. Фляке (Ленинград), предоставивших в наше распоряжение свои неопубликованные материалы.

Материал и методика

Сведения по распространению и экологии сибирского углозуба собирались нами попутно с другими работами с 1971 года. У 240 взрослых особей обоего пола, отловленных нами, измерены размерные признаки, вес тела и некоторых внутренних органов. Кроме того, просмотрены 80 экземпляров, главным образом из коллекции Зоологического института АН СССР, Ленинград (ЗИН) и Сахалинского комплексного научно-исследовательского института ДВНЦ АН СССР, поселок Новоалександровск (СахКНИИ), а также Института зоологии АН УССР, Киев (ИЗАНУ).

Основная часть экологических исследований на южном Сахалине проводилась на двух стационарах: в окрестностях города Анива (Анивский район) и на мысе Слепяковского в 5-6 км западнее поселка Костромское (Холмский район). Кратковременные наблюдения велись в окрестностях города Южно-Сахалинск и у озера Певекос (Поропайский район). Маршрутами было охвачено большинство административных районов Сахалина. В работе использованы также сведения, любезно предоставленные нам другими лицами.

Измерения углозубов проводились штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Статистическая обработка данных осуществлялась по общепринятым стандартам (Рокитский, 1967). Статистические характеристики морфологических признаков, а также корреляционные матрицы были получены в вычислительном центре Института биологии внутренних вод АН СССР (Боров). В статье использованы следующие сокращения: N — величина выборки, $\bar{x} \pm m$ — средняя арифметическая и ее ошибка, σ — среднее квадратическое отклонение, $CV\%$ — коэффициент вариации, r — коэффициент прямолинейной корреляции, t — критерий Стьюдента и P — вероятность. Обозначения признаков см. на с. 39.

История изучения и распространение на Сахалине и Курильских островах

Остров Сахалин

В первой сводке по фауне позвоночных Сахалина (Никольский, 1889) сибирский углозуб еще не указан. По-видимому, впервые он был найден П. И. Супруненко (ЗИН, 1941, 1 экз., «Сахалин») в 1890 году и отнесен впоследствии А. М. Никольским (1905, 1918) к *Salamandrella keyserlingii* Dyb. Эта находка осталась неизвестной Ж. Буланже (Boulenger, 1907). Л. Стейнегер (Stejneger, 1907), упоминая экземпляр П. И. Супруненко, предположил, что этот вид должен встречаться также и на юге Сахалина. Вскоре Л. Андерссон (Andersson, 1917) по одному экземпляру (взрослая самка) из Сакаэхама (ныне Стародубское), полученному от Л. Мунстерхельма, описал новый вид, *S. cristata*. Э. Дани (Dunn, 1923), процитировав описание Л. Андерссона, пришел к выводу, что экземпляр П. И. Супруненко, вероятно, также принадлежит к этому виду, *Hynobius* * *cristatus* (And.), что было принято Дж. Ван-Денбургом (Van Denburgh, 1924), который, правда, не имел собственного материала.

Японский зоолог Т. Инукай много внимания уделил «сибирской саламандре». Собрав серию в 17 особей в Стародубском, *terra typica* для *S. cristata*, а также в Корсакове, он сопоставил их с углозубами Маньчжурии, Сибири и Камчатки и пришел к заключению, что на Сахалине живет тот же вид, что и на материке, т. е. *S. keyserlingii* Dyb. (Инукай, 1925; Inukai, 1927a, b, 1932). Эта точка зрения поддерживалась другими японскими зоологами (Okada, 1934; Тамануки, 1944)**. Б. А. Гумилевский (1932), не имея в руках экземпляра Л. Андерссона, не считал возможным говорить о самостоятельности *H. cristatus*. П. В. Терентьев (Terentjev, 1938), независимо от японских зоологов, также не

* Ж. Буланже (Boulenger, 1910) свел *Salamandrella Dybowski*, 1870 в синонимы *Hynobius Tschudi*, 1838, специально, однако, не обосновав этого. Большинство авторов также относят сибирского углозуба к роду *Hynobius*, но ряд исследователей, особенно японских, поддерживает выделение его в самостоятельный монотипический род *Salamandrella*.

** К. Таго (Tago, 1931, цит. по Inukai, 1932) неоправданно вернулся к названию *H. cristatus* (And.).

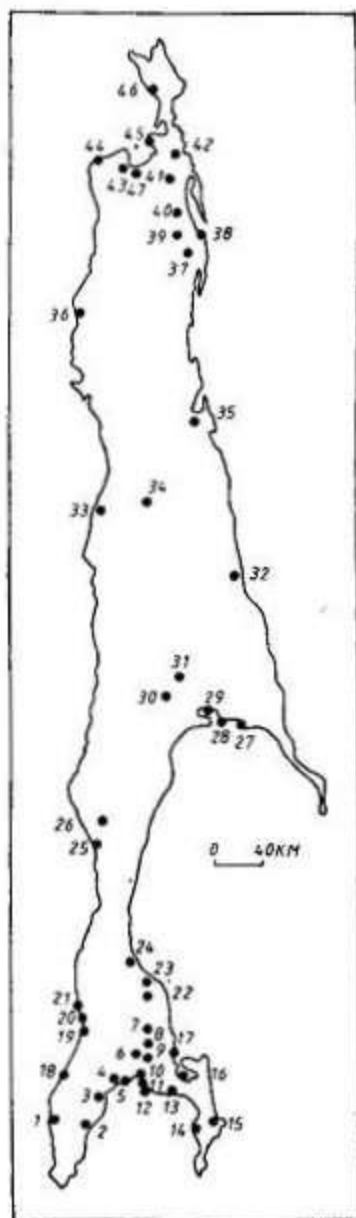


Рис. 1. Распространение сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на острове Сахалин.

Перечень мест находок см. в тексте на с. 14.

Шмидта, устье реки Пильво, 47 — южный берег залива Байкал близ рек Большая и Полнущка.

Источники сведений: Andersson (1917) — 23; Inukai (1925, 1927a, b) — 12, 23; Емельянов (1935) — 43; Тамануки (1944) — 8; Перелешин и Терентьев (1963) — 22; Шурыгина (1964, 1969) — 8, 13, 46; Воронов и Жукова (1974, in litt.) — 45; Коротков и Левинская (1978) — 34. Кроме того, по неопубликованным данным: В. Г. Воронов — 36, 45; Г. А. Воронов — 31; А. Дубков — 40; Ю. П. Еремин — 47; Н. Н. Зайцева — 33; А. С. Колосовский — 35, 37—39, 41, 44, 46; О. А. Купоросов — 15; И. К. Левинская — 14, 19; А. Д. Миронов — 16; В. А. Нечаев — 32; Родаев — 30; Н. Л. Фляк — 6, 8, 17, 18, 20, 21, 23, 26. Наши данные — 1—11, 21—25, 27—29, 42.

Сборы 2, 5, 21, 22, 29, 31, 34, 42 хранятся в коллекциях ЗИН; 2, 5, 8, 21, 28, 29, 31, 36 и 47 — СахКНИИ.

нашел достаточных отличий и свел этот вид в синонимы *H. keyserlingii*, что и было затем принято в советской герпетологии. Дискуссия по поводу таксономического положения сахалинских углозубов весьма поучительна, особенно если учесть, что все ее участники, кроме Т. Инукай, опирались всего лишь на два экземпляра (П. И. Сулруненко и Л. Андерссона).

В советское время вышло также несколько работ (Емельянов, 1935; Перелешин и Терентьев, 1963; Воронов и Жукова 1974; Коротков и Левинская, 1978), в которых сообщалось о новых находках сибирского углозуба на Сахалине, однако распространение этого вида по острову оставалось неясным. Согласно К. И. Шурыгиной (1969), углозубы расселены по всему острову, что, однако, не было документировано картой или точками находок. Все известные нам находки на Сахалине указаны ниже и на рис. 1. Географические названия, если специально не оговорено, относятся к населенным пунктам.

Перечень находок на Сахалине (рис. 1)

1 — 6 км южнее Шебунино, 2 — пойма реки Кура («Крестьяновка» местных жителей), 3 — 5—7 км южнее реки Нижние Починки, 4 — Урожайное, 5 — Анива, 6 — Троицкое, между Троицкое и Успенское, 7 — Новоалександровск, 8 — Южно-Сахалинск, пик Чехова, гора Российская, 9 — Лиственничное, 10 — Дачное, 11 — Соловьевка, 12 — Корсаков, 13 — Озерский, 14 — Новинково, 15 — озеро Птичьё, 16 — озеро Тунайча, 17 — Лесное, Охотское, 18 — Калинин, 13 км южнее поселка Правда, 19 — Холмск, 20 — Антоново, 21 — Костромское, Пионеры, мыс Слениковского, 22 — Долинск, 23 — Стародубское, озеро Лебяжье, 24 — Фирсово, 25 — пойма реки Тихля в 5—6 км севернее озера Угловое, 26 — Айвское, 27 — восточный берег озера Невское, 28 — Промысловое, 29 — остров Покрышкина на озере Невское, 30 — Буюклы, 31 — пойма реки Поронай, 53 км от устья, 32 — устье реки Лангери, 33 — Александровск-Сахалинский, 34 — Воскресеновка, 35 — пойма реки Набил, 36 — Погиби, 37 — Паромай, среднее течение реки Пильгун, 38 — залив Пильгун, 39 — Нефтегорск, пойма реки Кадылань, 40 — Сабо, 41 — Губкино, Тунгор, 42 — Оха, 43 — «промисл № 3 Рыбновского района», 44 — Рыбное, 45 — 28 км западнее города Оха, Москальво, 46 — полуостров

Как видно (рис. 1), сибирский углозуб распространен по всему острову, встречаясь на Крильонском и Тонино-Анивском полуостровах на юге и полуострове Шмидта на севере, на восточном и западном побережье, в центральных районах, не образуя, однако, сплошного ареала. Чаще этот вид представлен более или менее изолированными популяциями, обособленными горными хребтами.

подавляющее большинство находок углозуба приурочено к низменностям с небольшими абсолютными высотами, до 100 м над уровнем моря (см. Атлас..., 1967, с. 50—51). Это — Суэнайская и Муравьевская низменности на юге Сахалина, Тымь-Поронайская и Айнская низменности в центральной части, Северо-Сахалинская равнина и Набильская низменность на севере, а также низкая часть побережий. По долинам речек углозуб может проникать в глубь сопочных массивов до десятка километров, поднимаясь до высот порядка 500—700 м над уровнем моря. Так, возле города Южно-Сахалинск углозубы были обнаружены нами на склоне пика Чехова на высоте примерно 700 м у ручья, текущего вдоль дороги.

Сибирский углозуб заселяет все, кроме собственно горных, районы Сахалина, выделяемые при физико-географическом (Атлас..., 1967, с. 128) или зоогеографическом (Курсцов, 1948) районировании.

Курильские острова

Л. Стейнегер (Stejneger, 1907) предположил, что углозубы могут обитать на северных Курилах, поскольку они известны на Камчатке. Эта гипотеза подтвердилась. Углозубы были найдены на Парамушире и Симушире (Inukai а. Okada, 1931), а затем на Кунашире (Rendahl, 1933). Таким образом, получалось, что они живут на трех — северном (Парамушир), среднем (Симушир) и южном (Кунашир) — островах Курильской гряды. С. Д. Перелешин и П. В. Терентьев (1963, с. 25) подвергли сомнению находку углозуба на Кунашире на том основании, что она «противоречит мнению Л. С. Берга» (1952). Линия, показывающая границу ареала углозуба, минуя Кунашир (Терентьев и Чернов, 1949, карта 1). В то же время сведения об углозубах Парамушира и Симушира были всеми приняты (Rendahl, 1933; Терентьев и Чернов, 1949; Thörn, 1968).

Между тем средние Курилы, к которым относится и Симушир, отделены глубокими проливами от южных и северных островов. Как же в таком случае сюда мог попасть сибирский углозуб? На основании анализа японской литературы нетрудно убедиться, что углозуб не был обнаружен на Симушире и что под этим названием Т. Инукай и Я. Окада (Inukai а. Okada, 1931) имели в виду Шумшу, первый остров к югу от Камчатки, лежащий рядом с Парамуширом. Основанием этому служат следующие доводы.

1. Находки на «Симушире» были сделаны в двух местах: Бегтобу и Нумасири. Оба эти географические названия встречаются на Шумшу, но не на Симушире (Соловьев, 1947).

2. В статьях на японском (Инукай и Окада, 1933, 1934; Инукай, 1943) и немецком (Inukai, 1932; Inukai и. Mukasa, 1943, карта) языках сибирский углозуб фигурирует только на Парамушире и Шумшу.

Из всего этого можно сделать вывод о том, что упоминание углозуба на «Симушире» является ошибочным и основано на неправильной транслитерации с японского (Боркин и Орлов, 1977), тем более что тогда Шумшу и Симушир писались довольно сходно: Shumshir (или Schimuschi по-немецки — см. карту у Inukai и. Mukasa, 1943) и Shishushir (Соловьев, 1947).

Скепсис в отношении углозуба с Кунашира (Перелешин и Терентьев, 1963) неоправдан. Нам не удалось самим поймать это живот-

ное во время кратковременных поисков на мысе Весловский (юг острова) летом 1972 года. Однако местный житель А. Ф. Улусов, сообщивший о существовании «тритона», впоследствии прислал один экземпляр в ЗИН (Боркин и Орлов, 1977). Таким образом, сейчас существование сибирского углозуба на Кунашире не подлежит сомнению. По непроверенным опросным данным, он обитает также в окрестностях поселка Южно-Курильск.

Все известные нам находки этого вида на Курильских островах приведены ниже (рис. 2).

I. Остров Шумшу — 1. Беттобу, пруд к югу от болота Беттобу, Кыба Кадзуо, 18.VIII 1931; 2. Нумасири, Окада Кийти, 17.VIII 1931 (обе по Irukai а. Okada, 1931, Инукай и Окада, 1934); 3. пойма реки Большая, Вронский и Пархоменко, 27.VII 1977 (ИЗАНУ).

II. Остров Парамушир — 1. Сигниосудайра, пруд, начало VIII 1931 (Irukai а. Okada, 1931); 2. южная часть, метеостанция, Мамми и Шитиков, 1954; 3. 5-е озеро за Савушкино, Короткевич и Спирина, 3.IX 1954; 4. устье реки Тухарка; 5. мыс Васильева; 6. река Лесная (№ 4—6 — по данным А. Г. Велижанина, in litt., 2, 3 и 6 — ЗИН); 7. урочище Утесное, Вронский и Пархоменко, 12.VII 1977 (ИЗАНУ).

III. Остров Кунашир — 1. С. Бергман, 1930 (Rendahl, 1933); 2. полуостров Весловский, А. Ф. Улусов, VIII 1972 (ЗИН; Боркин и Орлов, 1977).

История заселения островов

Согласно данным палеогеографии, Сахалин ранее был частью материка Азии. В течение четвертичного периода он неоднократно то соединялся с материком, то становился островом. В настоящее время выяснено, что Сахалин соединялся с материком в этот период четыре раза: в конце эоплейстоцена (= позднего плиоцена) — раннем плейстоцене (примерно 600—700 тысяч лет назад), во второй половине среднего плейстоцена (150—210 тысяч лет), в первой половине (40—63 тысяч лет) и в конце (10—22 тысяч лет) позднего плейстоцена. Эоплейстоцен Сахалина характеризовался теплым климатом и широколиственными лесами с участием субтропических растений, флористически сходными с современными лесами юго-запада Хоккайдо и Хонсю. В течение плейстоцена происходило последовательное общее похолодание климата, вызвавшее постепенное исчезновение наиболее теплолюбивых элементов флоры. Направленность изменений климата нарушалась четырьмя климатическими циклами с чередованием теплых и холодных эпох и соответствующим чередованием флоры и растительности. Теплые эпохи совпадали с морскими трансгрессиями, а холодные с регрессиями (и, следовательно, соединением Сахалина с материком). Максимальное похолодание произошло, по-видимому, в конце позднего плейстоцена (Гальцев-Безюк, 1972; Александров, 1973; Александрова, 1982).

Сибирский углозуб имеет материковое происхождение. Поэтому он заселил Сахалин и Курильские острова лишь впоследствии. Исходя из характера общего ареала этого вида и некоторых черт его экологии (в частности, выносливости к низким температурам) можно предположить, что *H. keyserlingii* сформировался как вид не ранее первой половины плейстоцена (возможно, в конце эоплейстоцена). В таком случае, скорее всего, что он проник на Сахалин во время среднеплейстоценовой или первой позднеплейстоценовой регрессии. В конце среднего плейстоцена впервые на равнинах Сахалина широко распространяются светлохвойные лиственничные леса. В эти холодные климатические эпохи развиваются также лиственнично-березовые леса, лесотундра, смешанные и еловые леса в горных районах. Следует отметить, что впервые лиственничные леса появляются на Сахалине еще в холодную эпоху раннего плейстоцена (Александрова, 1982). Не исключено, что заселение Сахалина углозубом шло несколькими волнами.

Менее вероятно, на наш взгляд, заселение Сахалина в период пс-

следней регрессии в конце позднего плейстоцена с максимальным похолоданием и развитием перигляциальной (травяно-кустарничковая тундра, лиственничная лесотундра) растительности. Во всяком случае существование популяций сибирского углозуба в современной тундре

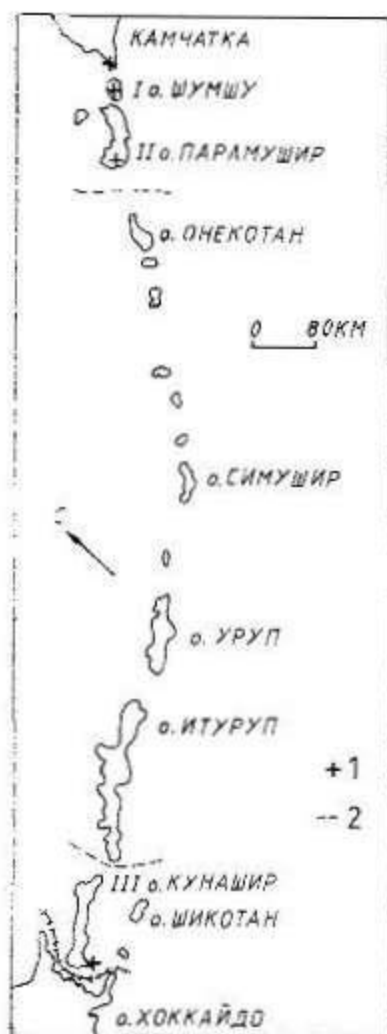


Рис. 2. Распространение сибирского углозуба, *Hypobius keiserlingii*, на Курильских островах.

1 — острова, на которых обитает сибирский углозуб; 2 — проливы глубиной более 200 м.

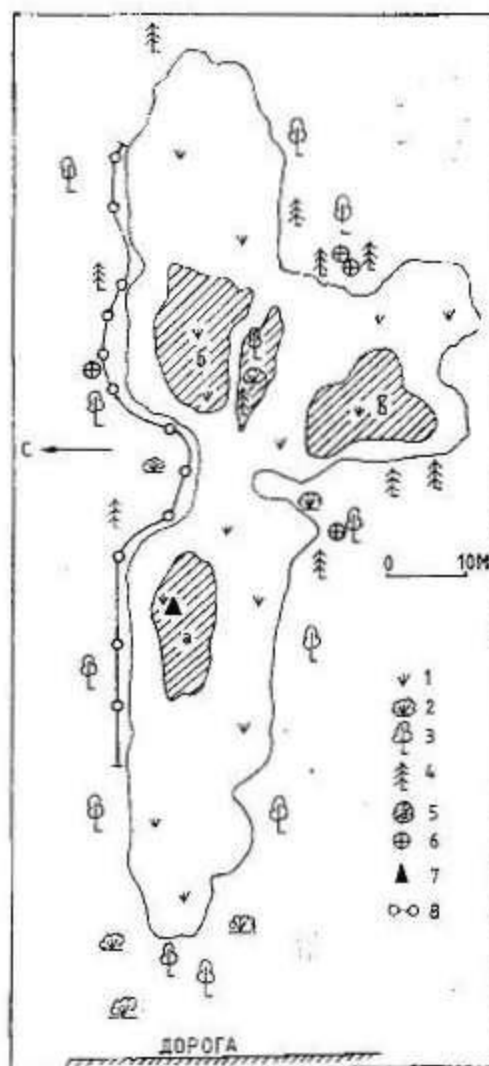


Рис. 3. Заливной луг возле города Анива (водосм 1) на юге Сахалина.

1 — заливной луг с осоккой и ирисом; 2 — кустарник; 3 — лиственные породы деревьев; 4 — хвойные породы деревьев; 5 — места концентрации кладок икры («явровые участки», обособленные обмелевшими зонами и густым кустарником спирей); 6 — обнаруженные места зимовки; 7 — место появления первых кладок (по данным за 8 лет); 8 — ловчая линия (система илованных цилиндров, соединенных полнотелесым заборчиком). Описание водоема см. на с. 22.

на севере ареала явно вторично и, возможно, указывает на бывшую, более северную границу древесной растительности. Наиболее северные находки углозубов в Якутии (70° – 72° с. ш.) совпадают, как правило, с северной границей распространения лиственницы, хотя бы островками в тундре (Боркин и др., 1984).

Соединение Сахалина осуществлялось в его северной части, наиболее близко подходящей к матерiku. Следовательно, заселяли Саха-

лин углозубы северного Приамурья. Далее углозубы постепенно расселились до самого юга острова и в период регрессии моря перешли на остров Хоккайдо. В голоцене в период трансгрессии произошло окончательное отделение Сахалина от материка и Хоккайдо. Таким образом, сахалинские углозубы изолированы примерно в течение 10 тысяч лет.

Заселение Курильских островов происходило с обеих сторон. На северные острова, Шумшу и Парамушир, углозубы попали с Камчатки, а на южный остров Кунашир с Хоккайдо. Все эти острова лежат в пределах 100-метровой отметки шельфа. На другие острова углозуб попасть не мог, так как они обособлены глубокими проливами (более 200 м) и в плейстоценовое время никогда не соединялись сухопутными мостами. Отделение Курильских островов от прилегающих частей суши произошло на границе плейстоцена и голоцена.

Биотопическое распределение

Большая меридиональная вытянутость Сахалина (948 км при максимальной ширине в 160 км), резкие климатические и природные различия между югом и севером, контрастность восточного и западного побережий, ландшафтная гетерогенность обуславливают неоднородное распределение сибирского углозуба и большое разнообразие заселяемых им биотопов. На юге острова наиболее характерными местами обитания *H. keyserlingii* можно считать долинные, низменные участки с поймами рек или озерами, где углозубы встречаются в лесах различного типа: ольхово-березово-лиственничных, лиственничных, ольхово-березовых, березовых, смешанных хвойно-широколиственных, елово-пихтовых, широколиственных. Встречается он также по долинам рек в распадках. Углозубов можно обнаружить в парках и окрестностях поселков. Сведения о биотопах размножения см. на с. 22.

Некоторые местообитания имеют необычный для этого вида характер. Так, например, в окрестностях города Анива небольшая изолированная популяция была обнаружена на высоте около 400 м в седловине сопки на расстоянии 5—7 км от долины среди сплошных зарослей бамбука. Углозубы концентрировались в период размножения вокруг небольшого водоема размером 3×3 м. На юго-западном побережье острова (мыс Слепиковского) углозубы обитают на заболоченных лугах и в старицах, чередующихся с песчаными дюнами, поросшими дубом, пихтой, ольхой, березой и тиссом. По устному сообщению А. Д. Миронова, в районе озера Тунайча в июле 1973 года один углозуб попался во вкопанный цилиндр на вершине сопки, покрытой пихтовым лесом со сплошным моховым покровом, без травянистой растительности. Другой же был пойман также на сопке среди густой сухой травы на месте бывшей лесоразработки.

В центральной части Сахалина *H. keyserlingii* заселяет главным образом, заболоченные участки побережий и поймы рек, окраины темнохвойного леса, чозеннево-тополевые ассоциации. Интересная изолированная популяция этого вида обнаружена нами на острове Покрышкина, расположенном в солоноватом озере Невское лагунного типа (см. с. 20 и 22). От острова до ближайшего берега 500—700 м. На восточном побережье углозубы придерживаются берегов озер, заболоченных низин, лиственничников. На севере Сахалина они обитают по окраинам марей, на заболоченных песчаных косах заливов или в мелководной части опресненных озер лагунного типа, в лиственничных лесах с багульником и на пустошах.

Сибирский углозуб, как правило, не заходит в глубь темнохвойной тайги, бамбучников, избегает больших водораздельных хребтов, не

встречается в гольцовой зоне высокогорий, в чистых формациях кедрового стланика, редок на прибрежных уступчатых террасах.

Таким образом, несмотря на большое разнообразие местообитаний на Сахалине, углозуб предпочитает припойменные участки рек, низменности, лиственничники и т. д. Всюду прослеживается его связь с различными водоемами чаще заболоченного, лугового типа.

Находки сибирского углозуба на Курильских островах, судя по имеющимся данным, также приурочены к низменным, заболоченным местностям как на Кунашире, так и на Шумшу и Парамушире.

В южном Приморье *H. keyserlingii* после окончания икрометания держится, в основном, в широколиственных и елово-лиственничных лесах на склонах сопок (Коротков, 1977).

Количественный учет

Количественный учет углозубов проводился нами с помощью ловчих линий, т. е. системы вкопанных конусов и цилиндров глубиной 30—70 см, расположенных через каждые 10 м и соединенных между собой канавками глубиной 7—10 см и шириной 10—15 см. Ловчие линии устанавливались в различных биотопах, в разное время, но основное внимание уделялось учетам в апреле—мае, в период концентрации углозубов на пересыхающих водоемах. Основные учетные линии были заложены на стационаре в окрестностях города Анива и поселка Костромское. Кратковременные отловы проводились на островах и побережье озера Невское.

В районе поселка Костромское для абсолютного учета один модельный водоем площадью 648 м² был с трех сторон обнесен сплошной ловчей линией (четвертая сторона, представляющая собой участок заливного луга, по нашим наблюдениям предыдущих лет, для икрометания и передвижения углозубами не использовалась). Это позволило нам учесть почти всех особей, мигрирующих к этому водоему. Заодно проводилось мечение отловленных животных путем прокалывания и закрепления на хвостовом гребне тонкой медной проволоки. Кроме того, здесь же был проведен полный учет кладок, для чего возле них прикреплялись пронумерованные квадратки из плотного картона. Это позволило свести к минимуму возможные ошибки повторного учета одних и тех же кладок, а также недоучет кладок из-за их отрывания от субстрата или поедания беспозвоночными (Басарукин, 1976).

За 55 суток действия канавки длиной 100 м с восемью вкопанными конусами и двумя цилиндрами с третьей декады апреля по первую декаду июня 1978 года здесь было отловлено и помечено 572 углозуба и учтено 321 кладка. При расчете «одна самка — одна кладка» получается, что в этом водоеме в размножении принимало участие не менее 251 самца. Плотность взрослых углозубов в данном случае должна составлять в среднем не менее 0,9 особи на 1 м² водоема, а фактически была больше, так как самцов было скорее всего не меньше, чем самок.

В окрестностях города Анива на водоеме площадью 2294 м² (рис. 3) было учтено в 1975 году 211, в 1976 — 273, а в 1977 — 259 кладок. Таким образом, в среднем ежегодно в этом водоеме нерестится около 248 самок, т. е. всего здесь собирается не менее 500 особей, что составляет плотность 0,2 особи на 1 м². Однако, если учесть, что площадь участков, где размножается около 90% углозубов, составляет лишь 438 м², то реальная плотность немного больше 1 особи на 1 м².

97 кладок углозуба были обнаружены 13.V 1981 в 10 ямах с водой размером 2×3 м каждая. Ямы расположены на торфяном берегу в 5—10 м от солоноватого озера Лебяжье (Долинский район).

При экстраполяции плотности углозубов малых водоемов на большие площади можно легко получить завышенные данные. Так, напри-

мер, в окрестностях поселка Костромское в луже, образовавшейся в колее дороги, площадью менее 2 м² было найдено 87 кладок. В качестве другого примера можно привести упомянутый выше анивский водоем, в котором 90% особей нерестится на площади, составляющей всего пятую часть водоема (рис. 3). Тем не менее между количеством кладок и размерами водоема обнаружена (Шагаева и др., 1981) достоверная, хотя и не очень сильная, положительная корреляция ($r=0.589$).

Данные, полученные нами вне периода размножения углозуба, единичны. Так, на острове Покрышкина на озере Невское 14—16.VI 1979

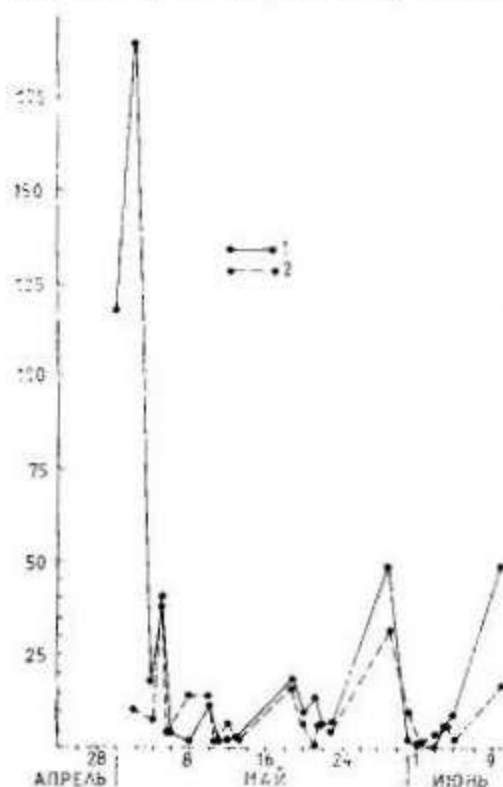


Рис. 4. Колебания численности сибирского углозуба, *Hypobius keysertingii*, на юге Сахалина в период размножения.

Окрестности пос. Костромское, 1978, отлов в 100-метровой линии с 10 конусами, соединенными канавкой. 1 — количество особей, отлавливаемых первый раз (главным образом, мигрирующих к водоему, а также выходящих из него); 2 — количество меченых особей, отлавливаемых вторично (особей 1 метили и выпускали в водоем; таким образом, 2 — это только особи, выходящие из водоема); N — количество особей.

Иванов, 1973; Ларнонов, 1976; Бурский и др., 1977; Вартапетов и Равкин, 1977). Высокая плотность сибирского углозуба обнаружена в Баргузинской котловине: от 0.01 до 94.5 особей на 100 цилиндросуток в зависимости от биотопа; в других долинах Забайкалья она достигала 60 особей (Лямкин, 1965). Высокая плотность обнаружена также в долинах притоков Оби в сосняках, приречной темнохвойной тайге и на низинных болотах: 48—107 особей (Вартапетов и Фомин, 1981). Она значительно ниже в северной тайге Приобья: 1—13 особей (Покровская, 1981).

Количественные учеты углозубов на юге Дальнего Востока СССР проводились с помощью линейных маршрутов (Тагирова, 1979) или

в линию длиной 50 м с пятью конусами, установленную по краю небольшого озерка, окаймленного ольхой и лиственницей и граничащего с лугом, было отловлено 4 взрослых и 4 молодых особи. В другую линию (15 м, 3 конуса), расположенную неподалеку между двумя озерками, за это же время попало по одному взрослому и молодому углозубу. Таким образом, всего в этом месте за 24 цилиндросуток было поймано 10 углозубов. В окрестностях же поселка Промысловое, расположенного в 10—15 км юго-восточнее этого острова, за 1230 цилиндросуток пятью стандартными линиями, установленными в различных биотопах (заросли кедрового стланника, луг на морском побережье, берег озера, шикшовник *Empetrum sibiricum* и разнотравный луг возле озера), в августе—октябре 1974 года была отловлена всего одна особь (в последнем биотопе).

Известные в литературе данные по численности углозубов в Сибири, полученные с помощью ловчих линий (цилиндры и канавки), сильно варьируют в зависимости от характера биотопов, времени отлова и географического положения, составляя, как правило, 0.1—4.4 особи на 100 цилиндросуток (Равкин и Лукьянова, 1972, 1973; Воронов и Де-

методом «вылова проб» (Коротков, 1977). Поэтому их трудно сопоставить с нашими или сибирскими из-за различий в использованных методиках.

К сожалению, результаты количественных учетов приходится считать весьма приблизительными из-за несовершенства методик. Особенно осторожно приходится сравнивать данные, полученные разными авторами в разных частях арсала вида и в разное время. К тому же в некоторых работах не указывается состояние популяции (период размножения, миграции, пик активности и т. д.) и хотя бы примерная возрастная структура (сеголетки и прочие) отлавливаемых животных. Хороший пример диспропорциональности данных приводят Ю. С. Равкин и И. В. Лукьянова (1973, с. 155): численность сибирского углозуба в мелколиственных лесах, рьямах и в поселках в Прииртышье составляла 0,6—3 особи на 100 цилиндро-суток, а в пойменном смешанном лесу — 230. «Очень высокая численность в пойменном лесу связана с мелководным водоемом, где был вылов молодых углозубов». «Вспышки численности» можно получить не только в период выхода сеголеток на сушу, но также в брачный период, в период выхода из водосмов взрослых животных и т. д. В. Ф. Лямкин (1969), например, отмечает три пика численности сибирского углозуба в Баргузинской котловине за летний сезон: два из них объясняются усилением активности, связанной с выпадением осадков и понижением среднесуточных температур, а третий — с выходом молодых особей на сушу.

Сильные колебания численности особей, отлавливаемых в ловчую линию на берегу водоема, наблюдались на юге Сахалина в брачный период не только из-за растянутости миграции и начала размножения, но также и за счет наложения численности углозубов, мигрирующих к водоему и уже выходящих из него (рис. 4).

Размножение

Выход с зимовок и появление на водоемах

На юге Сахалина в середине апреля (по данным К. И. Шурыгиной, 1969 — в конце, 25.IV 1962) сразу после окончания зимовки углозубы мигрируют к водоемам и приступают к икрометанию. Первыми на нерестилищах появляются особи, зимовки которых находились в непосредственной близости от водоемов, в 12—15-метровой полосе от них. В это время еще наблюдается активное таяние снега и часть нерестилища может быть покрыта снегом или ледяной коркой. В таких случаях на пути к водоемам углозубам иногда приходится преодолевать снежные препятствия*.

На водоемах, расположенных около сопок среди багульничково-вересковых или бамбуковых ассоциаций, в небольших затененных ямах с обрывистыми берегами *H. keyserlingii* появляется на 5—7 суток позже, чем на открытых заливных луговинах долин, что связано с более поздним освобождением этих водоемов от снежного покрова. Этим же фактором объясняется и более позднее появление амфибий на водоемах, расположенных на возвышенностях, в распадках, на склонах сопок на юге, а также в центральной и северной части острова.

В отличие от жаб и бурых лягушек размножение углозубов начинается сразу с приходом первых и продолжается по мере появления

* Холодоустойчивость сибирского углозуба удивительна. Подтверждением этому может служить следующий случайный опыт. Шесть особей были помещены в сосуд с водой и холодильник на неделю. Вода с ними превратилась в лед. Тем не менее после оттаивания три углозуба ожили: один из них погиб на следующий день, второй был в плохом состоянии, а третий оставался активным еще долгое время. Сенсационное сообщение о 90-летнем пребывании в вечной мерзлоте ожившего затем углозуба опубликовали Н. Н. Щербак и Н. Н. Ковалюх (1973).

новых особей. Через день-два с появлением углозубов на нерестилищах и образованием «брачных токов» начинается икрометание. Хотя первые самцы и самки приходят на водоемы одновременно, основная часть самок появляется позже самцов, что вызывает сдвиг икрометания на 3—5 суток от начала.

Биотопы размножения

Наиболее типичными местами размножения углозубов на Сахалине являются, большей частью, заболоченные или заливные (за счет талых или дождевых вод) луга, водоемы среди зарастающих сфагново-осоковых болот и кочкарников, полностью или частично пересыхающие к середине лета. Эти нерестилища окружены часто лиственным лесом, иногда непосредственно около водоема замещающимся ольхой и березой, с вкраплением елово-пихтовых куртин (вклейка, рис. IV).

Один из таких водоемов, расположенных возле города Анива, схематически изображен на рис. 3. Он ежегодно образуется весной при таянии снега и позже пополняется за счет дождей. Его глубина 20—30 см с отдельными понижениями до 60 см. Уровень воды колеблется от года к году и зависит от глубины снежного покрова и количества дождей. К июню водоем чаще всего уже пересыхает, превращаясь в увлажненный луг. При этом часто наблюдается массовая гибель икры. Водоем окружен негустым смешанным лесом. Лиственные породы представлены ольхой, березой, рябиной, изредка вишней; хвойные — елью и пихтой, растущими небольшими группами по несколько деревьев. Травянистая растительность на лугу — осока, ирис и реже тростник. Площадь водоема — 2294 м², однако площадь участка, где размножаются углозубы, составляет лишь 438 м² (см. с. 19). Рядом с этим водоемом расположены другие временные водоемы (см. вклейка, рис. IV), небольшое озеро, болото и марь с лиственным лесом. Весь этот район находится недалеко от моря. Наблюдения за углозубами ведутся здесь нами в течение 8 лет.

Углозубы могут размножаться и в иных водоемах, используя заброшенные придорожные кюветы, мелiorативные каналы, ручейки, образующие заливчики со слабой циркуляцией воды, лужи на дорогах, небольшие озерки, заполненные водой ямы, небольшие постоянные водоемы с родниковым питанием и т. д. (Шурыгина, 1969; наши данные). В целом же углозубы для икрометания предпочитают мелкие (15—30 см) водоемы со стоячей водой и растительностью. Тем не менее они могут откладывать икру и в более глубоких (до 1—2 м) водоемах.

Чаще всего углозубы размножаются в водоемах, так или иначе связанных с лесом. Однако иногда их нерестовые водоемы могут располагаться и на совершенно открытых, безлесных участках. Так, на побережье залива Анива в районе бухты Лососей кладки икры углозуба можно обнаружить в небольших лужицах, ямах и котловинах глубиной до 1 м в 200—300 м от леса.

Иногда нерестилища находятся в непосредственной близости от морского побережья, на песчаных пляжах. В районе поселка Костромское нерестовые водоемы представляют собой бывшие морские лагуны, потерявшие связь с морем, опреснившиеся и сильно заболоченные, иногда полностью задернованные, с небольшим зеркалом воды в период таяния снега. Они тянутся параллельно морскому побережью несколькими рядами, чередуясь с залесенными песчаными гривками. Эти водоемы, как правило, сильно зарастают тростником (*Phragmites* sp.), осокой (*Carex* sp.), вахтой (*Menyanthes trifoliata*), ряской (*Lemna minor*).

Как правило, углозубы избегают размножаться в крупных озерах. Это, по-видимому, связано с тем, что большинство сахалинских озер имеет солоноватую воду и относится к лагунному типу. На острове Покрышкина, расположенном в солоноватом озере Невское, углозубы нерестятся в небольших пресных озерках площадью 200—500 м². На материковом берегу этого озера водоемами для икрометания служат

заболоченные кочкарники с подходящими к ним куртинами кедрового стланика. На севере Сахалина нерестовые водосмы часто расположены среди лиственничных вересково-багульниковых марей, на заболоченных прибрежных косах.

Типичные места икрометания островных углозубов во многом сходны с материковыми: те же мелководные временные заливные луга, кочкарники, мари, открытые долины, лесные колки с заболотинами и т. д. (Григорьев, 1973; Ларионов, 1976; Коротков, 1977; Тагирова, 1979, и другие). По нашим наблюдениям, углозуб на Сахалине избегает больших озер, рек, глубоких водоемов.

Сроки и места откладки икры

Согласно К. И. Шургиной (1969), углозубы на юге Сахалина начинают размножаться в конце апреля. В течение первой половины мая идет интенсивное икрометание, а к 19 мая откладка икры заканчивается. Наши данные уточняют эти сведения.

Для того или иного места начало икрометания происходит в относительно постоянные сроки. Так, первые кладки в водоемах возле города Анива были отмечены в следующих числах апреля (в скобках указан год наблюдений): 19 (1971), 17 (1972), 15 (1973 и 1974), 18 (1975), 15 (1976), 24 (1977, 1980 и 1982), в начале третьей декады (1981). В районе поселка Костромское первые кладки появились 18 апреля (1978), а на берегу озера Лебяжье (Долинский район) в первых числах мая (1981). Колебания дат начала икрометания обусловлены ходом весенних событий.

Температура воды во время начала размножения днем равна $+4-7^{\circ}\text{C}$, воздуха $+2-10^{\circ}$. По ночам водоемы часто покрываются корочкой льда. Даже днем в период икрометания иногда отмечаются резкие перепады температур: воды от $+2$ до 19° , а воздуха от $+1$ до 17° . Наблюдаются оттепели, заморозки, нередко дожди или снег.

Массовое откладывание икры на юге Сахалина наблюдается с начала третьей декады апреля до середины мая, в зависимости от погоды. Появление последних, одиночных кладок может затягиваться до первой декады июня. На рис. 5 и 6 показана динамика икрометания в два смежных года, однако один из них характеризуется ранним началом икрометания, а другой — поздним (примерно на неделю позже, но пересыхание водосмов также сдвинуто на неделю). В последнем случае темпы икрометания более низкие (кроме водоема 16). Различия же между водоемами или их участками в общем сохраняются.

Схему и описание водоема I см. на рис. 3 и с. 22. Снежный покров сначала исчезает в западной части участка Ia, а затем в 16. Поэтому темп икрометания в 16 сначала несколько отстает, а потом резко нарастает. Водосмы II и III очень схожи по размеру (около 300 м^2 каждый) и биотически. С трех сторон они окружены лиственничниками с багульником, а четвертая сторона подходит к дороге. Икрометание происходит главным образом в 2-метровой полосе вдоль дороги. За последние 10 лет наблюдается перераспределение количества кладок в этих водоемах в сторону их увеличения в водоеме III, в котором раньше кладки икры углозуба были единичны. Таяние снега и пересыхание водоема II происходит быстрее, чем водоема III. Последний чуть глубже. Водоем IV — обособленная часть более крупного водоема; размер ее около 15 м^2 , глубина 30—40 см. С одной стороны она отграничена марью с лиственницей и багульником, с другой редкими кустарником и деревьями ольхи и березы, с третьей — лесной дорогой, за которой находится сырой ольховник, переходящий в клюквенно-моховое болото. Единичные кладки встречаются в лужах на мари, в болоте не отмечены. Водоем V — это яма в 4 м^2 , глубиной около метра, расположенная на краю заливного луга, окруженного лиственничником с примесью ольхи и березы. К началу размножения заливной луг, как правило, почти сухой, и кладки концентрируются в водоеме V. Для всех перечисленных нерестовых водоемов характерна осока.

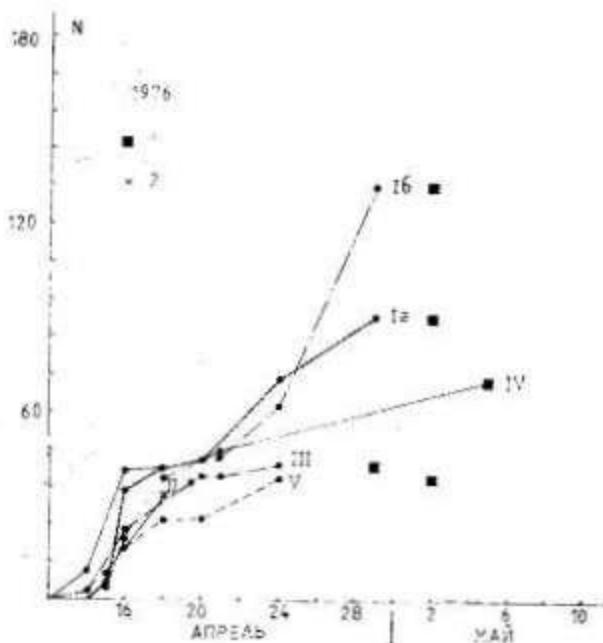


Рис. 5. Динамика икротетания у сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на юге Сахалина в разных водоемах.

Окрестности г. Анива, 1976, раннее начало икротетания. I-V — разные водоемы; Ia и Ib — разные участки водоема I; 1 — даты сильного спада воды или пересыхания водоема; 2 — учет прекращен; N — общее количество кладок икры на данный день учета. Описание водоемов см. в тексте на с. 23.

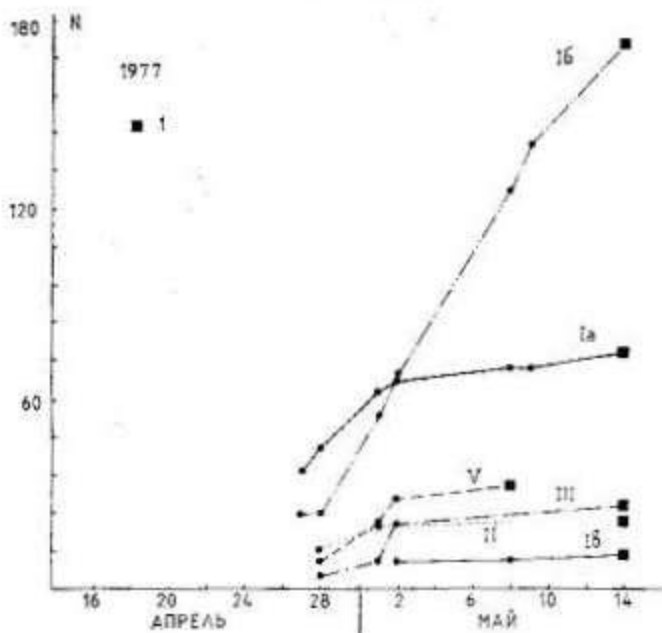


Рис. 6. Динамика икротетания у сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на юге Сахалина в разных водоемах.

Окрестности г. Анива, 1977, позднее начало икротетания. I-V — разные водоемы; Ia, Ib и Ic — разные участки водоема I; 1 — дата пересыхания водоема; N — общее количество кладок икры на данный день учета. Описание водоемов см. в тексте на с. 23.

На рис. 7 показана динамика икротетания в одном и том же водоеме I в разные годы наблюдений. Несмотря на различия в сроках начала икротетания, темпы его имеют в общем сходную тенденцию.

Большое влияние на сроки икротетания оказывает как широтное, так и биотопическое или вертикальное распределение водоемов (см. с. 21). На каждые 200--300 км с юга на север наблюдается сдвиг сроков размножения на 5--10 суток. Так, икротетание на юге начинается во второй декаде апреля, в центральной части во второй декаде мая, а в северных районах Сахалина — в первой декаде июня.

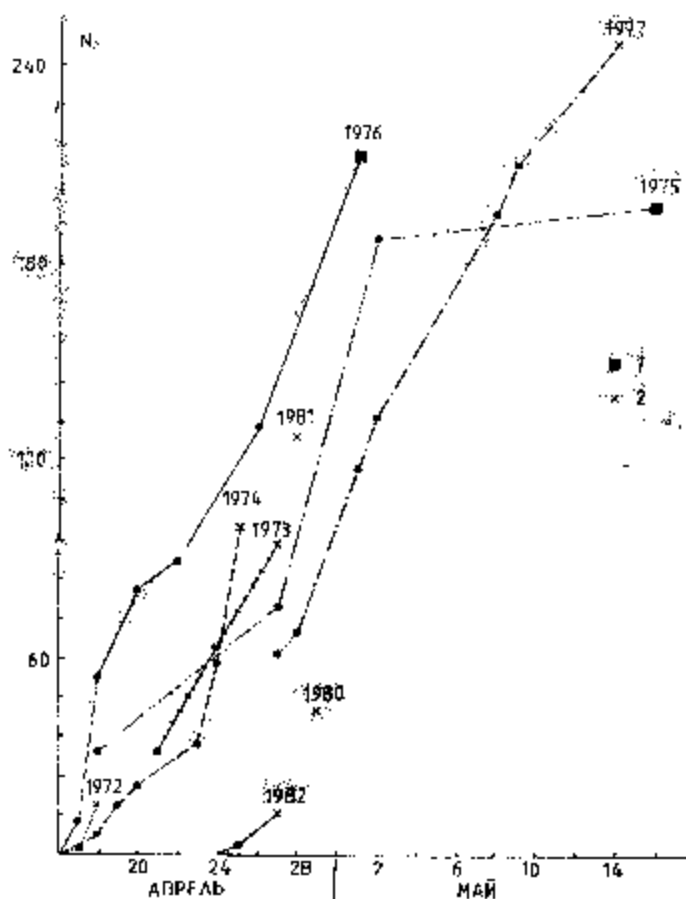


Рис. 7. Динамика икротетания у сибирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*, на юге Сахалина в одном и том же водоеме I в разные годы.

Окрестности г. Аюва, заливной луг, данные по участкам а-б суммированы 1 — дата пересыхания водоема; 2 — учет кладок прекращается, но икротетание продолжается; N — общее количество кладок икры в водоеме на данный день учета.

В табл. 1 сопоставлены сроки икротетания в разных частях ареала сибирского углозуба. Везде откладка икры происходит ранней весной. В более северных широтах наблюдается сдвигание начала икротетания на более поздние даты. Самое раннее икротетание на территории СССР наблюдается в Приморском крае. На юге Сахалина откладка икры у сибирского углозуба начинается позже, чем в Приморье, примерно совпадая со сроками в северной Маньчжурии. На севере Сахалина, где климатические условия значительно более суровые, чем на юге, начало икротетания совпадает со сроками, отмеченными в Магаданской области. Большая растянутость сроков икротетания в пределах одного района может объясняться не только погодными различиями в разные

Сроки икротетания в разных частях ареала сибирского углозуба,
Hynobius keyserlingii

Район	Сроки икротетания			Автор
	начало	массовое	конец	
Пермская область	2—3 декады V	—	начало VI	Шураков и др. (1974)
Свердловская область	14, 22.IV—6.V	2—7.V	7.V—17.VI	Л. Я. Тоноркова (in litt.); Вершинкин (1983)
Новосибирская область	24—25.IV	25—30.IV	1—5.V	Григорьев (1981 in litt.)
Томская область	конец IV	—	—	Кашенко (1896)
Иркутская область	—	1—2 декады V	—	Плешанов (1965)
Забайкалье	V	—	начало VII	Шкагулова и др. (1978)
Центральная Якутия	1—	2 декада V	—	Ларионов (1976)
Река Омолон	1 декада VI	—	—	Докучаев и др. (1984)
Низовье Колымы	2—3 декада VI	—	—	»
Чаунская низменность	1 декада VI	—	—	»
Нижнее Приамурье (Комсомольский, Ульчский районы)	1 декада V	—	—	Тагирова (1979)
Хабаровск	3 декада IV	конец 3 декады IV	до начала VI	»
Приморский край (юг)	1 декада IV	2—3 декады IV	до середины V	Коротков (1977, in litt.); Черский (1915)
Маньчжурия (Харбин)	20.IV	—	10.V	Костин (1942)
Сахалин:				
юг	15—24.IV	3 декада IV—2 декада V	1 декада VI	Наши данные
центр	2 декада V	—	—	То же
север	1 декада VI	—	—	А. С. Колосовский (in litt.)

годы, но также и биотопическими различиями. Например, в открытых, хорошо прогреваемых мелководных водоемах икротетание начинается раньше, чем в лесных, где снег сходит позже.

Места откладки икры в водоемах распределены неравномерно (рис. 3). Как правило, выбираются мелководные и хорошо прогреваемые участки с растительностью. Наши данные по количеству кладок в нескольких водоемах юга Сахалина приведены на с. 19. Распределение кладок икры в водоеме, помимо его глубины и прочих факторов, зависит также от растительности. Так, в водоемах близ города Анива, глубина которых составляет в основном 20—40 см, кладки расположены несколько разбросано; к одной травинке может прикрепляться по 2—4 кладки, но чаще по одной. Однако однажды (2.V 1975) мы обнаружили в одном из водоемов на плавающей ветке березы сразу 16 кладок. В водоемах около поселка Костромское глубиной 50—70 см растительность менее густая и кладки расположены более скудно. На одном или нескольких близко расположенных стеблях (например, в осоковой кочке) может сосредотачиваться до 7—15, чаще по 3—5 кладок, причем на растении они могут располагаться ярусами по всей глубине водоема (3—50 см). Основная масса кладок все же находится

на глубине 3—20 см. Нами отмечены также случаи откладки икры в водоемах, совершенно лишенных растительности. Икра в таких случаях прикрепляется к случайно попавшим веткам или же просто лежит на дне, слегка припорошенная илом.

В аласных озерах окрестностей Якутска маршрутным методом выявлено от 8,2 до 13 кладок на 100 м². Из 66 кладок в небольшом аласе на одном растении находилось по 3 кладки в одном случае, по 2 в девяти и по 1 — в остальных (Ларионов, 1976). Интересные данные по размещению икры на растениях приводит О. В. Григорьев (1973). Так, в одном временном водоеме 32 кладки были распределены следующим образом: по одной на одном растении — 59,4%, по две — 12,5 и по три — 28,1%. Расстояние между соседними кладками 1—6 см, иногда до 50 см. Из 33 кладок на сабельнике болотном было найдено 12, на стеблях осоки 10, на ветвях ивы 10 штук. Кладки располагались в 10—12 м от берега на глубине 2—8 см скоплениями у кустов ивы (2—9 кладок), возле стволов березы (1—3) и разрозненно на открытых участках (1—2). Было бы интересно выяснить, действительно ли для размещения икры углозуб предпочитает тот или иной вид растений. Согласно О. В. Григорьеву (1973) и нашим данным, явное влияние на выживаемость икры имеет характер опоры, к которой прикрепляется кладка (см. с. 34).

В некоторых водоемах Сахалина вместе с углозубом размножаются и другие амфибии. Так, в одном из водоемов близ города Анива нерестятся, помимо него, сибирская (*Rana amurensis*) и дальневосточная (*Rana chensinensis*) лягушки. В водоемах острова Покрышкина на озере Невское отмечены углозуб и сибирская лягушка, а в водоемах близ поселка Костромское углозуб, сибирская и дальневосточная лягушки, а также дальневосточная жаба (*Bufo gargarizans*) и дальневосточная квакша (*Hyla japonica*). Хотя квакши начинают размножаться гораздо позже других амфибий, тем не менее самый конец периода размножения у углозубов может совпадать с его началом у квакш. Более значительное перекрывание брачных периодов у углозуба с лягушками и жабами. В таких случаях наблюдается некоторое разделение видов по глубине: квакши и лягушки занимают поверхностную часть водоема, углозубы размножаются в толще воды, а у дна мечут икру жабы. Разделение мест «брачных токов» и скоплений кладок икры в случае совместного размножения в одном и том же водоеме отмечено также у углозуба и остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в Новосибирской области. Кладки икры углозуба располагаются на более глубоких участках водоема и примерно в 10—15 м от кладок лягушек (Григорьев, 1981б).

Брачное поведение

Непосредственно перед икрометанием у углозубов можно наблюдать весьма своеобразные так называемые «брачные танцы» самцов. Они из года в год происходят, как правило, на одних и тех же участках водоема, даже при наличии других подобных мест в этом же водоеме. Брачные участки чаще всего представляют собой группу залитых водой кочек, прошлогодних засохших пучков осоки, тростника, кусты багульника, которые окружают более или менее открытые пространства водоема и служат убежищами для углозубов в случае опасности. В водоемах, лишенных травянистой растительности, самцы собираются около веток кустарника или деревьев, расположенных в толще воды или просто плавающих.

Основная поза танцующего самца заключается в том, что он, обхватив передними и задними лапами веточку или травинку, совершает боковые движения, главным образом волнообразно извиваемым хво-

стом (рис. 8). Брачные танцы углозубов Сахалина и Западной Сибири, по нашим наблюдениям, сходны. Последние подробно описаны О. В. Григорьевым (1971, 1973, 1976, 1977, 1981а). Следует, однако, иметь в виду, что в ряде прежних работ (Григорьев, 1971, 1973; Басарукин, 1975; Банников и др., 1977) эти танцы ошибочно приписывались самке, а не самцу сибирского углозуба. Танец с перерывами в 1—20 минут может продолжаться в течение 5—6 часов, а по данным О. В. Григорьева (1976, 1981а), до 17 часов. Танцы могут происходить почти в любое время суток (до 5 часов утра), за исключением периода утреннего похолодания. В окрестностях города Анива они чаще наблюдались в дневное время, а в районе поселка Костромское наибольшая активность углозубов отмечена вечером, начиная с 20 часов.

Во время танцев, в отличие от О. В. Григорьева (1976), мы отмечали неоднократные стычки между самцами за облюбованное место, когда один самец «таранит» мордой или хватает другого за брюхо и т. д. Возможно, большое количество самцов с поврежденным



Рис. 8. Основная поза брачного танца у сибирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*, на юге Сахалина.

гребнем или кончиком хвоста, а также с уменьшенным числом пальцев на лапах объясняется именно этим (см. также с. 49—50). Наличие драк между самцами и повреждение пальцев упоминает и Ю. М. Коротков (1977). Тем не менее на одной ветке в непосредственной близости друг от друга может танцевать до 14 самцов.

Самка во время танца самца обычно лежит на дне водоема или прячется в водоседе среди травы или под слоем прошлогодних листьев. Время от времени она подплывает к самцу, иногда тычется в него мордой. Самец, повернув голову, внимательно

следит за самкой и иногда пытается обхватить ее хвостом. Так может повторяться несколько раз. Если самка еще не готова к икрометанию, она уплывает от самца «дергающимися» движениями.

Время от времени как самцы, так и самки поднимаются к поверхности водоема за очередной порцией воздуха. При этом раздается громкий звук, несколько напоминающий звук лопающегося пузырька воздуха. Промежутки между такими подъемами к поверхности неравномерны и составляют 20—45 минут. Самцы чаще, чем самки, всплывают за воздухом, что, вероятно, связано с их большей активностью.

В момент спаривания самец обвивает самку хвостом и изгибается вокруг ее тела. При этом он обхватывает передними лапами туловище самки впереди ее задних конечностей, занимая верхнее положение. Во время появления икры он сближает клоаки и выделяет густую семенную жидкость молочного цвета. Самка при откладке икры цепляется лапами за субстрат (веточку или стебель травы) и удерживается на нем сверху брюхом или вертикально, в зависимости от положения субстрата. В момент выхода икры она прижимается клоакой к субстрату и приклеивает кладку. Указывается (Банников и др., 1977), что самец прикрепляет к вершине икряного мешка пакет сперматозоидов. Однако ни у западносибирских (Григорьев, 1977), ни у приморских (Коротков, 1977), ни у сахалинских (наши данные) углозубов это не обнаружено.

Одну самку, по нашим наблюдениям, могут пытаться оплодотворить несколько самцов. Так, однажды, нам удалось видеть, как во время выхода икры из самки один самец «оттеснил» другого, когда тот уже оплодотворял икру. В другом случае возле мечущей икру самки образовался клубок из 5—7 самцов. Происходит ли при этом истинная полиспермия, т. е. проникновение в яйцеклетку нескольких сперматозоидов, или же часть икры может оплодотвориться одним самцом, а другая часть — другим, пока не известно, и требует специальных доказательств.

Сам процесс икрометания занимает непродолжительное время (около 1—2 минут). У только что отложенной кладки спиральной закрученности еще не наблюдается, лишь видны два сильно сморщенных небольших (около 1 см в длину) мешочка серебристо-голубого цвета. Спиралевидная скрученность появляется позже за счет распрямления складок и растяжения самих мешочков в результате набухания их от воды. Примерно на 3—5-е сутки исчезает и голубоватый оттенок, по-видимому, образующийся за счет преломления света в собранных в складки стенках мешочков. В некоторых водоемах с водой коричневого цвета кладки углозубов принимают буро-коричневую окраску.

Плодовитость и размер кладок

Одна самка откладывает пару спирально закрученных мешков, соединенных в месте прикрепления их к субстрату (восточке или травинке). При отсутствии субстрата мешки по отдельности лежат на дне водоема, что, впрочем, бывает довольно редко. Ю. М. Коротков (1977) отмечает порционную (двухразовую, по одному мешку) откладку икры. Скорее всего ее следует считать аномалией, на что указывает и редкость таких кладок (наблюдалась только у трех самок). Еще раньше о таких случаях писал Н. Ф. Кашенко (1896). Однажды у нас в банке с водой, но без растительности, самка также выметала кладку, состоящую из двух отдельных мешков. В. Т. Тагирова (1979) упоминает случаи, когда кладка состояла только из одного мешка, заметно увеличенного в размерах.

Размеры мешков сильно варьируют. На юге Сахалина, согласно К. И. Шурыгиной (1969), длина мешка равна 11—37(?) см, а его наибольший диаметр (толщина) 1,5—3 см. По данным Н. Л. Флякс (in litt.), при длине в 11,5—14,0 см диаметр мешка около 1,0—1,3 см. По нашим же данным, длина одного мешка равна 40—170 мм.

Количество икринок в кладке также сильно варьирует. Для юга Сахалина можно привести следующие цифры: 100—180 икринок (Тамануки, 1944), 120—134 в двух мешках и 60—140 в одном (Шурыгина, 1969), 60—78 (Н. Л. Флякс, in litt.) и 39—265 (наши данные). Большой размах изменчивости может объясняться не только индивидуальными качествами, но скорее всего возрастными различиями в плодовитости самок. Однако этот вопрос еще не изучен. Вероятно, существуют также и локальные различия в плодовитости. Так, на юго-западе Сахалина в кладках отмечается как самое низкое (Калинино), так и самое высокое (Костромское) количество икры. Однако между географически наиболее удаленными друг от друга выборками — с юга (Анива) и центральной части (Промысловое) острова — различия пока не обнаружены (табл. 2). Сопоставление размеров кладок икры сибирского углозуба из разных частей его арсала также показывает значительную изменчивость. Углозубы Якутии, Хабаровского и Приморского краев, судя по количеству икры в кладках, имеют более низкую плодовитость (табл. 3).

Хотя между размерами икринного мешка и количеством икринок явно существует положительная зависимость (чем больше мешок, тем

Количество икринок в кладках сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) на острове Сахалин

Местонахождение	N	min-max	$\bar{x} \pm m$	σ	CV, %
Анива	50	30—204	143.5 ± 5.5	39.0	27.2
Калинино *	17	60—78	—	—	—
Костромское	11	140—265	181.3 ± 12.3	40.9	22.6
Промысловое	3	131—158	148.0 ± 8.5	14.8	10.0

* Данные Н. Л. Фляка (in litt.).

Размеры кладок икры сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) в разных частях ареала

Район	Икринной мешок, мм		Количество икринок в кладке (в 2 мешках)		Автор
	длина	диаметр	min-max	\bar{x}	
	min-max	min-max	min-max	\bar{x}	
Пермская область	130—240	24—32	51—216 (17—107)*	141	Воронов и др. (1971); Шураков и др. (1974)
Свердловская область	85—255 (\bar{x} —185)	12—30 (\bar{x} —19)	(27—130)*	(85)*	Шагаева и др. (1981)
Новосибирская область	130—295 (\bar{x} —210)	12—20	66—259 (29—128)*	160 (81)*	Григорьев (1973, in litt.)
Томская область	130—190	12—20	—	—	Кашенко (1896)
Центральная Якутия	70—165	13—18	50—173 (30—120)*	112	Ларионов (1976); Бели- мов и Седалищев (1977)
Река Омолон	—	—	79—191	113	Докучаев и др. (1984)
Низовье Колымы	—	—	32—136	70	>
Чаунская низменность	—	—	67—160	97	>
Хабаровский край	—	—	до 136 (37—77)*	106	Тагирова (1979)
Приморский край	110—150	25—50	до 132	90— 110	Коротков (1977, in litt.)
Маньчжурия	86—236 (\bar{x} —173)	12—21 (\bar{x} — = 15.5)	108—305 (29—170)*	207 (110)*	Костин (1942)
Сахалин (юг)	40—170 (11— 37 см)**	10***— 30**	39—265 (17— 136)*	150 (80)*	Наши данные

* Данные по одному мешку.

** Данные К. И. Шурыгиной (1969).

*** Данные Н. Л. Фляка (in litt.).

больше в нем икринок), однако она, по справедливому замечанию В. Г. Шагаевой и др. (1981), не столь очевидна, как кажется на первый взгляд. Чтобы убедиться в этом, достаточно сопоставить размеры мешка и величину кладки на юге Сахалина по данным разных авторов (см. выше) или же сравнить эти показатели из разных частей ареала (табл. 3). Для кладок Свердловской области В. Г. Шагаева и др. (1981) получили следующие корреляции: длина мешка и количество эмбрионов — $r = +0.746$, ширина мешка и количество эмбрионов — $r = +0.519$, длина и ширина мешка — $r = +0.471$. Следует также иметь в виду, что размеры икринного мешка увеличиваются в ходе его набу-

хания (вклейка, рис. V, А), которое длится после откладки довольно долго (несколько суток). Измерения же непольностью набухших кладок могут привести к ошибочной оценке как локальной, так и географической изменчивости их размеров.

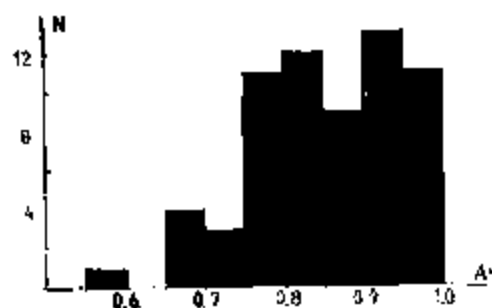


Рис. 9. Соотношение количества икринок в разных мешках кладки свирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*, на юге Сахалина.

А — степень асимметрии кладки, вычисленная путем деления меньшего числа икринок в одном из мешков к большему в другом мешке кладки, т. е. $A = \frac{m_{\text{min}}}{m_{\text{max}}}$; N — количество кладок.

Количество икринок в мешках одной кладки, по нашим данным, неодинаковое. Среди 64 кладок, для которых было подсчитано количество икринок, ни в одной икринки не распределялись по мешкам поровну. Различия между мешками могут доходить до 45% (рис. 9), а в абсолютном выражении равны 1—34 икринкам ($\bar{x} \pm m = 12.1 \pm 1.2$, $\sigma = 8.42$, $CV = 69.5\%$). Аналогичные сведения приводят и другие авторы. Так, максимальные различия между мешками одной кладки равны 12 икринок в Якутии (Белимов и Седалищев, 1977), 25 в Пермской

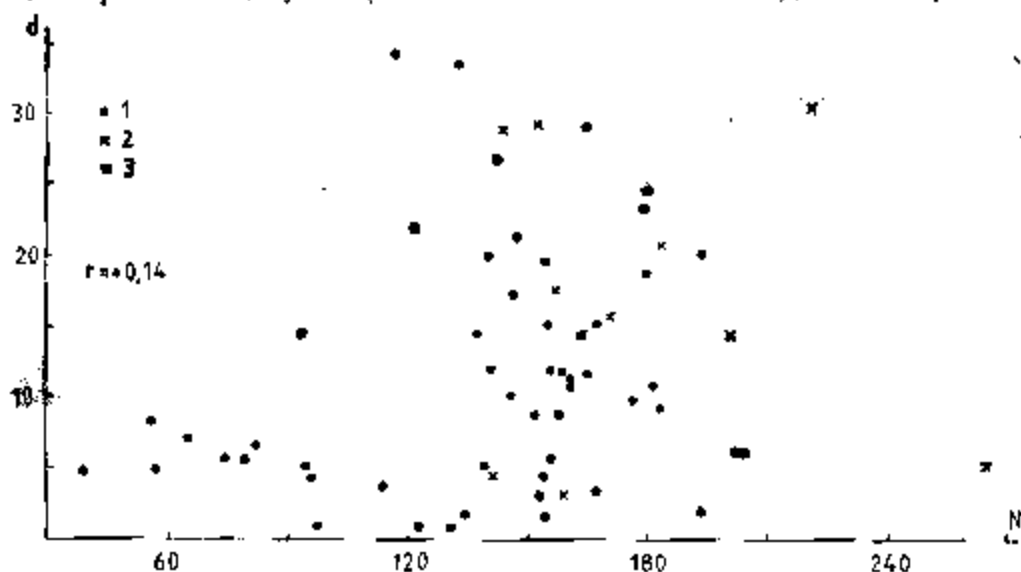


Рис. 10. Зависимость различий (d) в количестве икринок между мешками кладки от общего числа (N) икринок в кладке у свирского углозуба.

1 — Азия; 2 — Костромское; 3 — Промысловое.

области (Шураков и др., 1974), 35 в Маньчжурии (Костин, 1942) и 39 (в среднем 10.8) в Свердловской области (Шагаева и др., 1981). Нам не удалось обнаружить достоверной корреляции между различиями в количестве икринок между мешками и общим количеством икринок в кладке (рис. 10).

Диаметр икринки углозуба на юге Сахалина, по данным К. И. Шурыгиной (1969), равен 4—5 мм с оболочками и 2—3 без них; согласно же Н. Л. Флякс (in litt.), 7—9 и 1.5—2.0 мм соответственно. В центральной Якутии диаметр икринки с оболочками также равен 7—9 мм (Белимов и Седалищев, 1977). На западе ареала в Пермской области

размеры яйцеклетки такие же, как и на Сахалине, а диаметр икринки с оболочками немного больше: 9.8—1.2 мм (Воронов и др., 1971), что может быть обусловлено как географическими, так и методическими различиями.

Развитие

«Во второй половине мая личинки более ранних кладок достигают размеров 12—13 мм, приобретают наружные жаберы и готовы к выходу из кокона. Но основная масса личинок обычно из оболочек выходит в последних числах мая и даже в первых числах июня» (Шурыгина, 1969, с. 158). По нашим данным, выход первых личинок из мешков на юге Сахалина начинается с первой декады мая (самая ранняя дата — 7.V 1972), достигая максимума в третьей декаде (20—27.V). Последние личинки покидают кладки в середине — конце июня. Через пару дней после выхода из икры личинки достигают в длину (тело + хвост) 11—12 мм и весят 9—11 мг ($n=7$, 16.V 1975, Анива).

Личинки растут и прибавляют в весе очень быстро. Так, 12.VII 1963 общая длина их тела была равна в среднем 29.6 (16.6—37.9) мм, а масса — 170.5 (50—300) мг. 10.VIII — уже 44.0 (26.1—50.7) мм и 623.7 (130—850) мг, соответственно. Таким образом, за один месяц длина тела личинок увеличилась в среднем в 1.5 раза, а масса почти в 4 раза (Шурыгина, 1969).

В конце июля — начале августа начинается выход сеголеток на сушу. Самые ранние даты, отмеченные нами, следующие: Анива — 27.VII 1974, Костромское — 3.VIII 1977 (размеры сеголеток см. ниже). Согласно К. И. Шурыгиной (1969, с. 158), «молодые углозубы из воды на зимовку уходят на юге острова в конце августа — сентябре. Облов водоемов 16 сентября 1963 г. показал, что к этому времени в воде тритонов не остается». А. А. Емельянов (1935) отметил находку 8 личинок с остатками жабр на северном Сахалине (рис. 1, 43) 25.IX 1931 и предположил, что личинки зимуют и метаморфозируют на следующее лето.

В Приморье личинки углозубов появляются в первой декаде (с 1—5-го) мая. Личинки быстро растут, и в начале июня часть из них уже покидает водоемы (Коротков, 1977, in litt.). Данные Ю. М. Короткова (1977) по Приморью довольно заметно отличаются не только от наших данных по югу Сахалина, но также и от сведений других авторов из других частей ареала *H. keyserlingii* (табл. 4). Это может объясняться двумя причинами. Во-первых, биологической спецификой углозубов Приморья. Действительно, эти углозубы характеризуются особой формой кладки и низкой плодовитостью. Вполне реально, что для них характерен и очень высокий темп личиночного развития. Сроки икротетания и выхода личинок из мешков на юге Сахалина и в Приморье различаются примерно на две недели, а иногда и меньше (см. текст выше и табл. 1 и 4). Выход же личинок на сушу происходит в Приморье на 1.5—2 месяца раньше.

Нами в конце мая — начале июня на юге Сахалина на берегу нерестового водоема отлавливались небольшие углозубы, которые, однако, уже прошли одну зимовку. Несмотря на это длина их тела достигала всего лишь 23—29 мм, длина хвоста 16—24 мм, а масса 380—720 мг ($N=13$, 22.V 1978, Костромское). В начале мая длина их тела была равна 17.5—25 мм, хвоста 11—19 мм, а масса 200—500 мг ($N=8$, 2.V 1978, там же). Размеры же только что метаморфозировавших сеголеток на юге Сахалина следующие: длина тела 20—27 мм, хвоста 17—22 мм, масса 330—570 мг ($N=6$, 3.VIII 1977, там же). Таким образом, размеры мелких особей после первой зимовки, т. е. в возрасте одного года, и размеры метаморфозировавших сеголеток весьма сходны, что было отмечено еще Н. Ф. Кашенко (1896) для углозубов

Сроки развития сибирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*, в разных частях ареала

Район	Даты выхода личинок		Продолжительность развития, суток		Размеры метаморфизированных сеголеток, мм	Автор
	из яиц	на сушу	эмбрионального	личиночного + метаморфоз		
Пермская область	8-14.VI	—	15-27	—	—	Воронов и др. (1974); Шураков и др. (1974)
Свердловская область	6.V-6.VI	19, 24.VII-7.VIII	17-37	43-76	28-42 (17--30.5)*	Л. Я. Топоркова (in litt.); Вершинин (1983)
Новосибирская область	16-28.V	19.VII-8.VIII	23-28	65-73	38-48	Григорьев (1972, 1973, in litt.)
Томская область	—	2 декада VIII	—	—	45-49	Кашенко (1896)
Иркутская область	конец V-1 декада VI	конец VII-1 декада VIII	—	—	35-45	Плешанов (1965)
Забайкалье	—	конец VII-начало IX	—	—	—	Шкатулова и др. (1978)
Центральная Якутия	3 декада V-1 декада VI	начало VIII	17-22	60-65	32-50	Ларионов (1976)
Река Омолон	2 декада VI	2 декада VII	15	—	—	Докучаев и др. (1984)
Низовье Колымы	1 декада VII	—	17-19	—	—	»
Чаунская низменность	конец VI-начало VII	—	—	—	—	»
Хабаровский край	2 половина V	—	3 недели	—	—	Тагирова (1979)
Приморский край	1 декада V	1 декада VI	—	около месяца	13-14*	Коротков (1977, in litt.)
Маньчжурия	1-2 декады V	к середине VIII	12-15	более 46	до 40	Костин (1942)**
Сахалин (юг)	V-VI	конец VII-VIII	22-36	63-75	37-49	Наши данные

* Длина тела без хвоста.

** По наблюдениям в аквариуме.

Томской области. Их вполне можно принять друг за друга. Может быть, и в Приморье мелкие «годовики» были ошибочно приняты за сеголеток?

Однако, как сообщил нам Ю. М. Коротков (in litt.), однолетние особи, хотя и выходят с зимовки в середине мая — начале июня, зимуют в других местах и распределяются по тайге, не появляясь возле водоемов. Они ведут образ жизни, сходный со взрослыми углозубами: ночная активность, обитание в лесной подстилке, о чем говорит и состав их кормов. Следует отметить также, что величина метаморфизированных сеголеток в Приморье (Коротков, 1977) значительно меньше, чем на юге Сахалина. Так, длина их тела равна всего лишь 13—14 мм, т. е. меньше в 1.5—2 раза, а масса равна 105—110 мг, т. е. меньше в 3—5 раз. Это может свидетельствовать в пользу быстрого развития, а не роста личинок Приморья.

В заключение укажем, что продолжительность периода эмбрионального развития (с момента откладки икры до выхода личинки из мешка) у сибирского углозуба на юге Сахалина равна 22—36 суткам, а продолжительность личиночного периода и метаморфоза (от выхода личинки из мешка до выхода на сушу) — 63—75 суткам. Таким образом, общая продолжительность развития этого вида может составлять около 85—110 суток. Для сравнения укажем, что в районе Свердловска общая продолжительность развития углозубов равна 83—100 суткам (Л. Я. Топоркова, in litt.; Вершинин, 1983).

Выживаемость. Враги и паразиты

Выживание потомства сибирского углозуба с первых же стадий развития в большой степени зависит от внешних факторов. Икрометание у этого вида, как правило, происходит на мелководных участках или во временных водоемах. Поэтому быстрое пересыхание этих водоемов может вызвать даже 100%-ную гибель икры или личинок, что не является большой редкостью, особенно при откладке икры в лужах вдоль дорог, на затопляемых участках лугов или в небольших водоемах на открытой местности. Наибольший урон наблюдается, естественно, в жаркие и относительно сухие годы.

При понижении уровня воды в таких водоемах большое значение для выживаемости зародышей имеет характер субстрата, к которому прикреплена кладка (Григорьев, 1973; наши данные). В связи с этим можно выделять три типа субстрата. При прикреплении икринных мешков к жесткому субстрату, например, к веткам кустарника или дерева, при понижении уровня воды кладки частично или полностью оказываются над водой. Зародыши или сдвигаются в нижнюю часть мешков, или погибают от высыхания. Согласно О. В. Григорьеву (1973), при резком спаде воды 10—50% их гибнет. Иногда мешки с икрой обрываются из-за своего веса, не успев подсохнуть, и тогда, если личинки уже готовы к выходу, они не погибают и продолжают свое развитие даже при незначительном количестве воды в водоеме. Если же кладки прикреплены к гибкому субстрату, например к стеблям осоки или каких-либо других травянистых растений, то при понижении уровня воды они, как правило, остаются в воде, так как травинки сгибаются под тяжестью висящих на них кладок, особенно если их несколько. Конечно, в случае резкого спада воды и эти кладки могут погибнуть. Наибольшие шансы на выживание в таких случаях у кладок, прикрепленных к свободно плавающему субстрату, например к тонким веточкам, обрывкам стеблей осоки и т. д., так как они всегда будут находиться в воде, кроме, конечно, случаев полного пересыхания водоема.

Внутренние факторы в гораздо меньшей степени сказываются на снижении выживаемости на ранних эмбриональных стадиях. Так, из 58 кладок, находящихся в благоприятных условиях и для которых нами было подсчитано количество икры, в 46 кладках (или 79.3%) наблюдалось 100%-ное развитие икры. В остальных 12 кладках (или 20.7%) небольшая часть икры погибла. К ней мы суммарно относим неоплодотворенные или пораженные грибом икринки, а также зародыши с отклонениями в развитии. Вместе они составляют всего 0.4—3.4% от общего числа икринок в кладке, в среднем 1.2% (табл. 5). Единично встречаются кладки с полностью погибшими икринками в одном или даже обоих мешках.

Небольшой процент неразвившихся икринок (до 8.8%) отмечен в кладках углозуба в Маньчжурии. Доля же икринок, пораженных грибом, может достигать в некоторых случаях 30 и даже 97.5% (Костин, 1942). От 8 до 18 неоплодотворенных икринок на кладку было обнаружено в небольшом количестве кладок в окрестностях Якутска

Выживаемость икры в кладках сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) на острове Сахалин

Популяция	Количество икры в кладке	Количество погибшей икры	
		N	%
Анива (N=44, из них со 100%-ным развитием икры 38)	133	1	0.8
	155	1	0.6
	141	1	0.7
	147	5	3.4
	180	6	3.3
	87	1	1.1
			$\bar{x}=1.7$
Костромское (N=11, из них со 100%-ным развитием икры 8)	265	1	0.4
	185	1	0.5
	153	1	0.7
			$\bar{x}=0.5$
Промысловое (N=3)	155	2	1.3
	131	1	0.8
	158	1	0.6
			$\bar{x}=0.9$
			Общее $\bar{x}=1.2$

(Ларионов, 1976). В Новосибирской области, по данным О. В. Григорьева (1973), из 30 кладок 24 (80%) содержали неразвившиеся икринки, причем кладки с 1—9 неразвившимися икринками составляли 91.6, а с 16—40 — 8.4%. В Свердловской области в 40.7% мешков обнаружены неоплодотворенные яйца. Доля их достигала 54.4%, но в среднем была равна 5.5, а в целом по всем кладкам 2.2% (Шагаева и др., 1981).

Все эти данные говорят о высокой доле оплодотворенных икринок и хорошей выживаемости (как правило, более 95%) сибирского углозуба на ранних стадиях развития в самых разных частях ареала. Примерно такие же цифры получены для двух японских видов — дымчатого углозуба, *H. nebulosus*, и углозуба Данца, *H. dunnii*, тогда как в 5 из 8 популяций цусимского углозуба, *H. tsuensis*, доля оплодотворенной икры ниже 40% (Kuramoto, 1972).

Согласно данным О. В. Григорьева (1973), в 17 кладках 40—95% личинок вылущается и выходит в воду за 2 суток, во всех же (30) кладках выход завершается за 6 суток. По данным В. Т. Тагировой (1979), полученным в окрестностях Хабаровска, выживаемость сибирского углозуба до стадии вылущения личинок составляет не более 5%, а до стадии метаморфоза менее 0.5%. Такая низкая выживаемость объясняется тем, что икра, отложенная углозубами в апреле (массовое икрометание в конце апреля), как правило, погибает до 90% и более из-за резких суточных колебаний температуры. Майские же кладки погибают из-за пересыхания водоемов, так как в это время остается лишь около 1% от первоначальной площади мелководных водоемов, пригодных для развития личинок углозубов. В других районах Нижнего Приамурья выживаемость также незначительна (Тагилова, 1979).

Помимо рассмотренных факторов, определенное влияние на выживаемость сибирского углозуба оказывают хищные беспозвоночные, поедающие икру и личинок. Это личинки жуков *Dytiscus*, ручейников и особенно пиявки, которые прорывают внешнюю оболочку мешков и выедают зародышей (вклейка, рис. V, Б). В одной кладке можно иногда обнаружить до 3—4 пиявок. Гибель икры от пиявок в отдель-

ных водоемах может достигать примерно 70—90%. Икру и личинок углозуба, по наблюдениям Ю. М. Короткова (1974, 1977) в Приморье, поедают головастики дальневосточной лягушки (*Rana chensinensis*) и жуки-плавунцы. Так, в водоеме площадью 8 м² головастики дальневосточной лягушки полностью уничтожили 68 кладок икры углозуба. На Сахалине в районе поселка Костромское остатками кладок углозуба питаются молодые головастики квакши *Hyla japonica*, но к этому времени личинки углозуба уже покидают кладки. Личинки углозуба, наряду с головастиками сибирской лягушки, были обнаружены в желудках 5 из 47 особей обыкновенной гадюки, *Vipera berus*, в Якутии (Прокопьев и др., 1978).

Сведения о поедании взрослых углозубов какими-либо хищниками практически в литературе отсутствуют. Ю. М. Коротков (1977) объясняет отсутствие врагов выделением едкой слизи из кожных желез углозуба. Действительно, бурые лягушки, например, помещенные в один мешок с углозубами, часто погибают, так как последние выделяют пенообразную массу, которая, попадая на слизистую носа или глаз или на ранки человека, вызывает довольно сильное жжение. Хищники, поедающие взрослых углозубов, нами не отмечены. Однажды на дне ловчей канавки вместо взрослого углозуба мы обнаружили лишь его хвост, совершавший конвульсивные движения. Нами зарегистрированы случаи гибели взрослых особей углозубов из-за пиявок, которые проникают сквозь стенки полости тела и выедают внутренние органы.

Любопытный факт использования углозубов двустворчатым моллюском *Sphaerium corneum* для передвижения по водоему приводит Б. Ф. Бельшев (1961). Обычно на одной особи и только на правых конечностях было по 5—6, один раз 10 моллюсков, причем носителями этих мелких моллюсков были около 20—30% углозубов. Мы также неоднократно наблюдали небольших (до 5 мм) двустворчатых моллюсков, прикрепившихся к пальцам углозубов. Иногда на лапах одного животного встречалось по два моллюска.

Большинство углозубов (около 70—80%) поражено гельминтами, которые обнаруживаются главным образом в легких, реже в полости тела, в других внутренних органах, много их в кишечнике. В легких мы отмечали до 17 паразитов.

Питание

Питание сибирского углозуба на юге Сахалина изучала К. И. Шурыгина (1969). Согласно ее данным (40 особей), личинки, обитающие в небольших лесных водоемах, в июле—августе питаются главным образом различными ракообразными, преимущественно ракушковыми рачками (*Ostracoda*), равноногими (водяной ослик, *Asellus aquaticus*) и ветвистоусыми рачками (роды *Chydorus*, *Cyclops*, *Daphnia* и *Moina*). Второе место по встречаемости занимают зеленые водоросли *Closterium*, *Micrasterias* и *Mougeotia*. Единичны личинки комаров-дергунов (*Chironomidae*=*Tendipedidae*) и коловратки (*Rotatoria*). По нашим данным, после выхода из икряных мешков личинки некоторое время питаются студенистой массой стенок мешков.

В спектре кормов взрослых углозубов, по данным К. И. Шурыгиной (1969, 39 особей), в июне—первой половине июля также преобладают водные животные, главным образом водяные ослики и личинки комаров-дергунов, а также личинки двукрылых насекомых (*Diptera*), в том числе личинки и куколки комаров рода *Culex*, моллюски, мелкие водные жуки, единичны дафнии. У одной особи в желудке была обнаружена лапка личинки сибирского углозуба. Единично встречаются муравьи. На основании этих данных К. И. Шурыгина (1969)

Содержание желудков 14 особей сибирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*
(определение энтомолога А. Б. Егорова)

Коричные объекты	Количество обнаруженных экземпляров		Количество желудков с данной пищей	
	п	% от общего числа	п	% от общего числа
CRUSTACEA	16	21	7	50
<i>Gammarus</i> sp.	16	21	7	50
GASTROPODA	21	28	5	36
<i>Planorbis</i> sp.	21	28	5	36
ARACHNIDA	8	11	8	57
Aranei	7	9	3	21
Acari	1	1	1	7
<i>Trombicula</i> sp.	1	1	1	7
INSECTA	31	41	10	71
Coleoptera	5	7	2	14
Dytiscidae (larvae)	1	1	1	7
Hydrophilidae	1	1	1	7
<i>Hydrophilus</i> sp. (larva)	1	1	1	7
Staphylinidae	1	1	1	7
<i>Staphylinus maxillosus</i>	1	1	1	7
Chrysomelidae	2	3	2	14
<i>Basileptera</i> sp.	1	1	1	7
<i>Cryptocephalus</i> sp.	1	1	1	7
Odonata	1	1	1	7
Coenagrionidae (larva)	1	1	1	7
Hymenoptera	2	3	2	14
Tenthredinidae (larvae)	2	3	2	14
Diptera	23	30	5	36
Culicidae (pupae)	23	30	5	36
	N=76		N=14	

предположила, что углозубы при наличии подходящих условий все лето проводят в воде.

Наши данные по весеннему питанию углозубов представлены в табл. 6. Как видно, таксономический спектр кормов у вскрытых нами углозубов несколько иной. Однако и в нашем материале водные животные составляют основу питания углозубов, хотя преобладающие кормовые объекты другие. Это — куколки комаров Culicidae, брюхоногие моллюски и бокоплавы. Помимо водных, в желудках углозубов обнаружены также животные, которые обитают в подстилке или могут быть встречены на поверхности почвы (Arachnida, Staphylinidae, Chrysomelidae, личинки Tenthredinidae). В сумме они составляют лишь 17% от общего числа кормовых объектов.

Миграции

У сибирского углозуба на Сахалине мы наблюдали два типа миграций. *Брачные миграции* начинаются сразу с окончанием зимовки. При перемещении углозубов с мест зимовки к нерестовым водоемам им приходится преодолевать различные расстояния от нескольких до 200—500 м (см. с. 38). Весьма вероятно, что особи предпочитают размножаться на одних и тех же участках водоема. В засушливые годы, когда мелкие водоемы пересыхают, углозубам приходится переходить на соседние нерестилища. Период брачной миграции весьма растянут.

Кормовые миграции вызваны разобщенностью биотопов размножения и кормления. Они отмечены нами при размножении углозубов как во временных пересыхающих водоемах, так и в постоянных водоемах.

Возможно, этот тип миграции обусловлен главным образом внутренними причинами и не зависит от состояния водоема. Первыми нерестовые водоемы покидают самки. Это происходит вскоре после окончания ими икротетания. На юге Сахалина массовый выход самок из водоемов приурочен к началу — середине мая. Самцы еще долгое время остаются в водоемах, поджидая подхода новых самок, зимовавших на большем удалении от нерестилищ или по тем или иным причинам задержавшихся на зимовках. В конце мая — первой декаде июня начинают покидать водоемы и самцы.

Следует обратить внимание на тот факт, что выход взрослых особей из водоемов на сушу в общем совпадает с периодом вылупления личинок из мешков. Вполне вероятно, что это совпадение не случайно, и таким образом популяции удается избежать: 1) каннибализма и 2) пищевой конкуренции между взрослыми и личинками.

Оба типа отмеченных нами миграций происходят главным образом в темное время суток (22—24 часа). Однако углозубы могут перемещаться и днем, причем для первого типа миграций это наблюдается чаще. Из-за растянутости брачных миграций часто происходит перекрывание их по времени с кормовыми. Нам неоднократно приходилось встречать особей, ползущих на нерест, и одновременно животных, уже выходящих из водоемов.

В литературе отмечают малую подвижность сибирского углозуба. Считается (Банников и др., 1977), что они после размножения не уходят далее 2—5-метровой прибрежной полосы водоема. Нам, однако, удавалось находить особей на расстоянии до 700 м от водоемов. На наш взгляд, подтверждением активного перемещения углозубов может служить и такой факт. В 1978 году нами было обнаружено несколько водоемов, образовавшихся при добыче песка лишь в 1977 году. В них уже размножились углозубы, хотя ближайшие водоемы находятся примерно в 200 м. Иногда углозубам приходится преодолевать немалые для них расстояния (до сотни метров) даже по песку. Так, в районе поселка Костромское они попадались в ловчую линию, стоящую среди слабо задернованных песчаных дюн в 30—40 м от леса. В. Г. Воронов любезно сообщил нам о находке изможденных, облепленных песком углозубов на побережье бухты Камбальная на юге Камчатки на значительном удалении от водоемов.

Помимо рассмотренных типов миграций, возможно, существует и миграция к местам зимовки. Однако мы не располагаем данными, подтверждающими или отрицающими ее наличие у сибирского углозуба. Кроме того, по-видимому, существует также дисперсия, или расселение молодых особей, приводящая к освоению новых участков. Не исключено, что данные А. С. Плешанова (1965), находившего сеголеток на расстоянии в 100—130 м от водоемов уже после их выхода на сушу, относятся именно к этому типу.

Зимовка

Опубликованных сведений о зимовках сибирского углозуба очень мало. Для Сахалина таких данных нет вообще, кроме упоминания К. И. Шурыгиной (1969) молодых и взрослых особей, найденных в октябре при копке картофеля. Нами возле городов Анива и Южно-Сахалинск было обнаружено 16 зимовок, в которых суммарно находилось 17 углозубов, т. е. не более двух особей одновременно. Поиск зимующих амфибий проводился как весной до выхода особей из зимовок и миграции к нерестовым водоемам, так и осенью после залегания их в спячку.

Массовый уход углозубов на зимовку на юге Сахалина начинается в конце сентября — первой декаде октября, когда активные, передви-

гающиеся особи еще отлавливались в конуса. В октябре (15.X 1974, 11.X 1975 и 20.X 1978) были найдены углозубы, уже залегшие в спячку. На севере Сахалина (южный берег залива Байкал, близ реки Большая, Охинский район), по данным сотрудников СахКНИИ Ю. П. Еремьяна и А. И. Здорикова, углозубы попадались в цилиндры до конца сентября (25.IX 1983). В центральной Якутии этот вид уходит на зимовку со второй декады августа, когда среднесуточная температура воздуха равна $+12^{\circ}\text{C}$ (Ларионов, 1976; Белимов и Седалищев, 1977).

Все найденные нами зимовки располагались в непосредственной близости от перестовых водоемов, обычно в 2—20-метровой зоне (рис. 3). В центральной Якутии зимовки были обнаружены на сухом коренном берегу реки в 10—25 м от уреза воды (Ларионов, 1976). Однако растянутость периода икрометания и отлов половозрелых углозубов весной на значительном удалении от водоемов позволяют нам сделать вывод о том, что зимовки могут находиться на большом расстоянии от воды, до 200—500 м. Они располагаются как под пологом леса, так и на открытых местах. Одни и те же зимовки иногда используются в течение нескольких лет. Так, в течение 4 лет мы находили залегших в спячку углозубов под одной и той же доской в редкой березово-еловой куртине около кромки водоема. Не исключено, что этой зимовкой пользовались разные особи.

Зимовальные места были обнаружены в гнилых пнях, под поваленными стволами деревьев, досками, мусором, заготовленными пластинами дерна, опавшей листвой и даже под крышкой от машины, главным образом на несколько возвышающихся участках вблизи водоема. Однако основная масса животных, по-видимому, зимует в многочисленных прикорневых пустотах деревьев и кустарников, в кочках. Сходные места зимовок отмечали и другие авторы (Плешанов, 1965; Ларионов, 1976). Зимующие углозубы были обнаружены также на глубине 13—18 см в почве (глине) на берегу и на дне высохшего водоема (Костин, 1942) и в почве на огороде (Шурыгина, 1969). Определенной постоянной позы у «спящих» углозубов, вероятно, нет, но у всех найденных нами особей хвост всегда был подогнут к голове вдоль туловища в большей или меньшей степени.

Период зимовки у сибирского углозуба на юге Сахалина составляет 160—180 суток, а в центральной Якутии около 220 суток (Белимов и Седалищев, 1977). Во второй декаде апреля углозубы покидают места зимовок и перемещаются к перестовым водоемам. Нам не удалось обнаружить скопления зимующих углозубов. По данным других авторов, углозубы зимуют группами до 5, редко более 10 особей (Белимов и Седалищев, 1977) и 5—9 как молодых, так и взрослых животных (Плешанов, 1965). Отмечено также огромное скопление (около 200) углозубов в трухлявом стволе гнилой березы (Гагина, 1955).

Изменчивость морфологических признаков

Обозначение признаков

В отечественной литературе, к сожалению, до сих пор нет единообразия в обозначении размеров тела у хвостатых амфибий, в частности у сибирского углозуба. Так, в работах разных авторов можно встретить такие выражения, как «длина туловища», «длина тела», «длина личинки» и т. д. В ряде случаев трудно понять, идет ли речь о длине собственно тела (без хвоста) или общей длине тела животного (тело+хвост). Определители (Геренштейн и Чернов, 1949; Баншиков и др., 1977) рекомендуют употреблять «длину туловища» (L), что, однако, не совсем точно, так как туловище — это тело без головы и хвоста, и эти же определители приводят индекс $L - L.c/L.c$, где числитель и есть собственно «туловище». Для того чтобы стабилизировать терминологию, мы предлагаем использовать следующие обозначения: $L.t$ — общая длина тела, $longitudo totalis$ (тело+хвост), L — длина тела, $longitudo corporis$ (без хвоста).

Кроме того, в данной статье используются следующие обозначения: $L.c$ и $L.c.c$ — длина и ширина головы, $L.ga$ — гленоцетабулярное расстояние, $L.cd$ и $At.cd$ — длина

и высота хвоста, $P.a$ и $P.p$ — длина передних и задних конечностей, $L.cd$ и $Lt.cd$ — длина и ширина клоаки и S — количество бороздок по бокам тела между конечностями (от латинского слова «sulcus» — борозда, складка).

Размеры тела и их влияние на признаки

К. И. Шурыгина (1969), сопоставив свои данные и данные П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949), пришла к выводу, что сахалинские особи *H. keyserlingii* мельче материковых. Вывод этот, однако, ошибочен из-за того, что К. И. Шурыгина сравнивала усредненную длину ($\bar{x}=50.4$) с максимально известной длиной тела ($L=69$ мм), приводимой в определителе. Максимальная же длина тела у углозубов Сахалина, по ее данным, достигает 71, а хвоста 81 мм. По нашим данным ($N=240$), максимальная длина тела составляет 72 мм, а хвоста 90 мм. Общая длина самого крупного углозуба Сахалина, таким образом, равна 162 мм (самец массой 14.6 г, полуостров Крильон, река Кура, А. М. Басарукин, 17.V 1975, ЗИН. 4920). Общая длина самой крупной самки — 133.5 мм при длине тела 72.4 и хвоста 61.1 мм (масса 6.95 г, Костромское, А. М. Басарукин, 30.IV 1977). Есть также самка с большей длиной хвоста (63.4), но с более коротким телом (68.2) и общей длиной тела (131.6 мм, масса 9.6 г, река Кура, А. М. Басарукин, 17.V 1975).

В табл. 7 приведены максимальные размеры тела сибирского углозуба в разных частях ареала. Судя по имеющимся данным, на Сахалине углозубы достигают наибольшей общей длины; однако длина тела немного больше у маньчжурских особей. Это все же следует подтвердить на большем материале по ареалу, так как объем некоторых выборок из других частей ареала незначителен.

Таблица 7

Максимальные размеры тела (мм) сибирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*, в различных частях ареала

Район	N	Максимальная длина			Автор
		общая (L.f)	тела (L)	хвоста (L.cd)	
Горьковская область	1	127	67	60	Ушаков (1978)
Пермская область	12	—	69	72	Воронов и др. (1968)
Свердловская область	25	122	—	—	Л. Я. Топоркова (in litt.)
»	266	—	69	—	Вершинин (1983)
Новосибирская область	60	123	69	63	О. В. Григорьев (in litt.)
Томская область	—	119	—	50	Кащенко (1896)
Забайкалье	4	109	58	54	Шкатулова и др. (1978)
Центральная Якутия	103	110—120	—	—	Ларионов (1976)
Хабаровский край	—	—	66	—	Тагирова (1979)
Приморский край	36	113	56	58	Коллекция ЗИН
Маньчжурия	25	143	74	69	Кости (1934, 1942)
Сахалин	240	162	72	90	Наши данные
»	55	—	71	81	Шурыгина (1969)
Камчатка (юг)	46	109	57	52	Наши данные
Чукотский округ	—	125	—	—	Докучаев и др. (1984)

В пределах самого Сахалина также, по-видимому, имеется географическая изменчивость размеров тела. Так, максимальная длина тела (L) у углозубов на юге (Анива, $N=148$) равна 72 мм, на юго-западе (Костромское, $N=71$) — 72.4, в центральной части (53 км по реке Поной от устья, $N=22$) — 57.9, а на севере (Погиби, $N=6$) — 59.6 мм (по коллекциям СахКНИИ и нашим данным, учитывались только половозрелые особи с $L \geq 45$ мм). Несмотря на различия в величине вы-

Корреляция (r) признаков с размерами тела у сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, остров Сахалин

Признак	r	Признак	r	L, t
1. Lt	+0.93	12. $L/L.cd$	-0.31	-0.62
2. $L.c$	+0.82	13. $L.c/L$	-0.64	-0.54
3. $Lt.c$	+0.78	14. $Lt.c/L$	-0.56	-0.42
4. $L.ga$	+0.71	15. $Lt.c/L.c$	+0.04	+0.11
5. $L.cd$	+0.81	16. $At.cd/L.cd$	-0.43	-0.52
6. $At.cd$	+0.58	17. $L.ga/L$	-0.23	-0.30
7. $P.a$	+0.63	18. $L.ga/Lt$	-0.31	-0.49
8. $P.p$	+0.77	19. $P.a/L$	-0.33	-0.23
9. $L.cl$	+0.54	20. $P.a/L.ga$	-0.09	+0.05
10. $Lt.cl$	+0.61	21. $P.a/P.p$	-0.27	-0.23
11. S	-0.04	22. $P.p/L$	-0.10	-0.01
		23. $P.p/L.ga$	+0.10	+0.21
		24. $L.cl/Lt.cl$	-0.02	-0.02

Примечание. Статистически достоверны все коэффициенты корреляции $r > 0.17$ при уровне значимости $P < 0.05$ (при $P < 0.01$ $r > 0.22$). $N=147$.

борок, углозубы юга и юго-запада явно крупнее. Любопытно, что это совпадает с довольно заметной биогеографической обособленностью этой части острова.

В табл. 8 приведены коэффициенты корреляции признаков с размерами тела. Как видно, все абсолютные признаки «промеры», кроме количества бороздок, в средней или сильной степени зависят от размера тела, т. е. увеличиваются в ходе роста особей. Для пропорций тела картина совершенно иная. Из 13 индексов существенная корреляция с длиной тела (L) обнаружена для двух индексов головы (относительная длина и ширина, № 13 и 14 табл. 8), а также относительной высоты хвоста (№ 16). Слабая корреляция существует также и для относительной длины передних конечностей (№ 19). Остальные корреляции или незначительны, или недостоверны. Все пропорции отрицательно коррелируют с длиной тела (табл. 8, рис. 11—16). Корреляции пропорций с общей длиной тела ($L.t$) образуют принципиально сходную, но количественно иную картину (табл. 8). Поэтому в пелях таксономии достаточно использовать только зависимость от длины тела (L).

Половой диморфизм

Минимальные размеры половозрелых особей, пойманных нами в водоемах (Анива) в период размножения, следующие: у самцов — длина тела 48.3 при длине хвоста 60.0 мм, длина хвоста 50.3 при длине тела 53.3 мм, минимальная общая длина тела 103.6 мм; у самок — длина тела 52.2 при длине хвоста 48.0 мм, длина хвоста 47.3 при длине тела 55.7 мм, минимальная общая длина тела 100.2 мм. Максимальные размеры тела у обоих полов примерно одинаковые, но хвост у самки значительно короче (см. ниже).

Корреляция длины тела (L) с полом не обнаружена; наличие же достоверной, хотя и слабой корреляции общей длины тела ($L.t$) с полом объясняется половым диморфизмом в длине хвоста (табл. 9). Распределение самцов и самок по длине тела на юге Сахалина принципиально сходное (рис. 17).

Среди частей тела (табл. 9) существенно коррелируют с полом размеры хвоста (№ 6—7), клоаки (№ 10—11) и передних конечностей (№ 8). Для остальных абсолютных признаков зависимость от пола выявить не удалось. Среди пропорций тела (табл. 9) существенно кор-

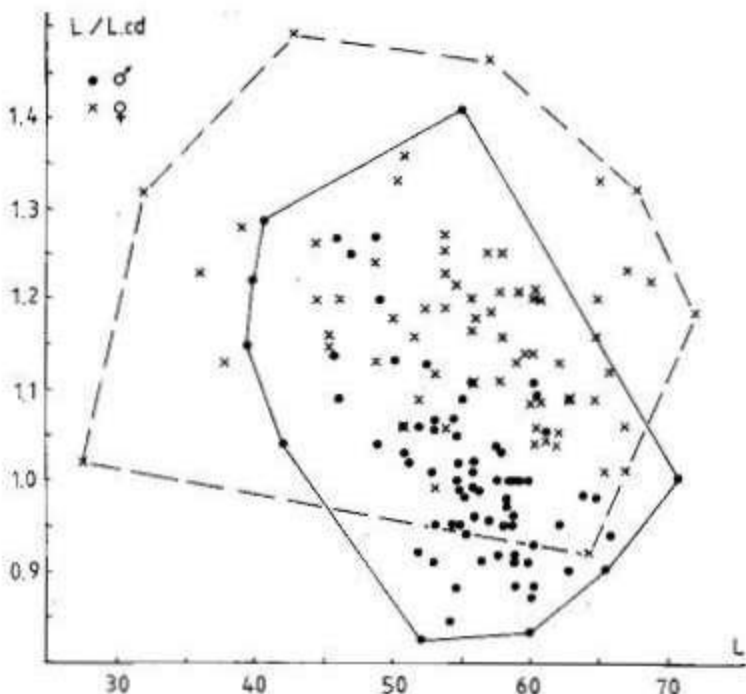


Рис. 11. Зависимость относительной длины хвоста ($L/L.cd$) от длины тела (L), мм.

min-max $L/L.cd$: ♂♂ 0.82–1.41, ♀♀ 0.92–1.49.

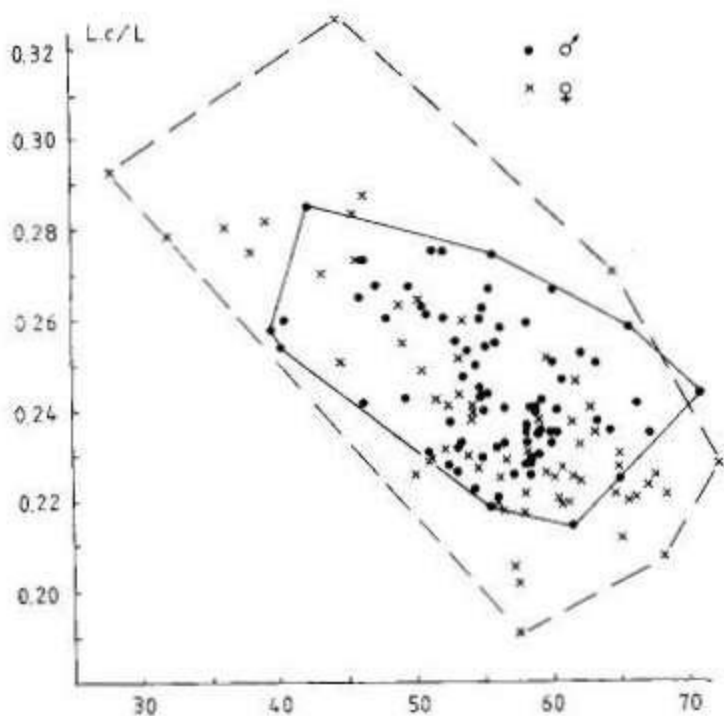


Рис. 12. Зависимость относительной длины головы ($L.c/L$) от длины тела (L), мм.

min-max $L.c/L$: ♂♂ 0.21–0.29, ♀♀ 0.19–0.33.

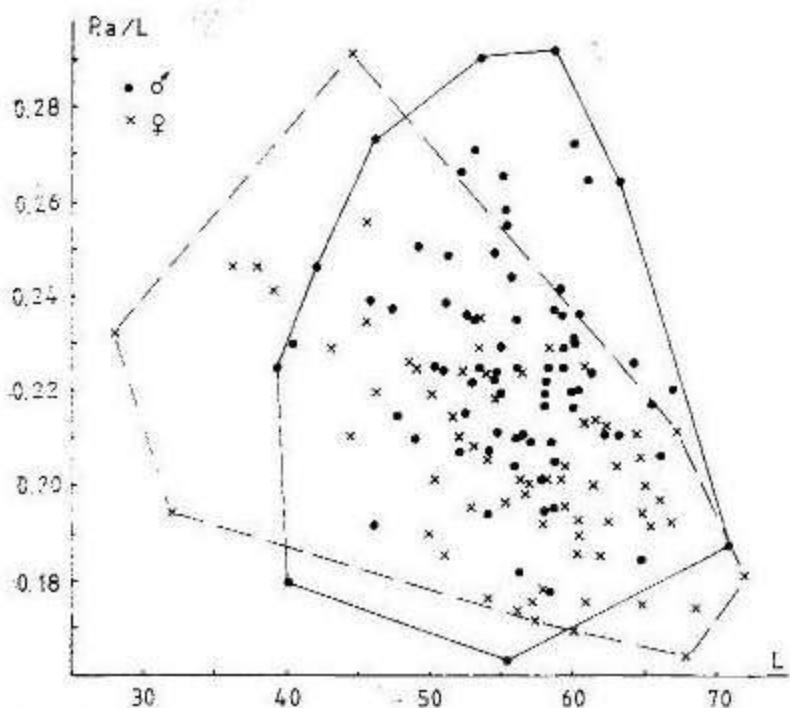


Рис. 13. Зависимость относительной длины передних конечностей ($P. a/L$) от длины тела (L), мм.

min—max $P. a/L$: ♂♂ 0.16—0.29, ♀♀ 0.16—0.29.

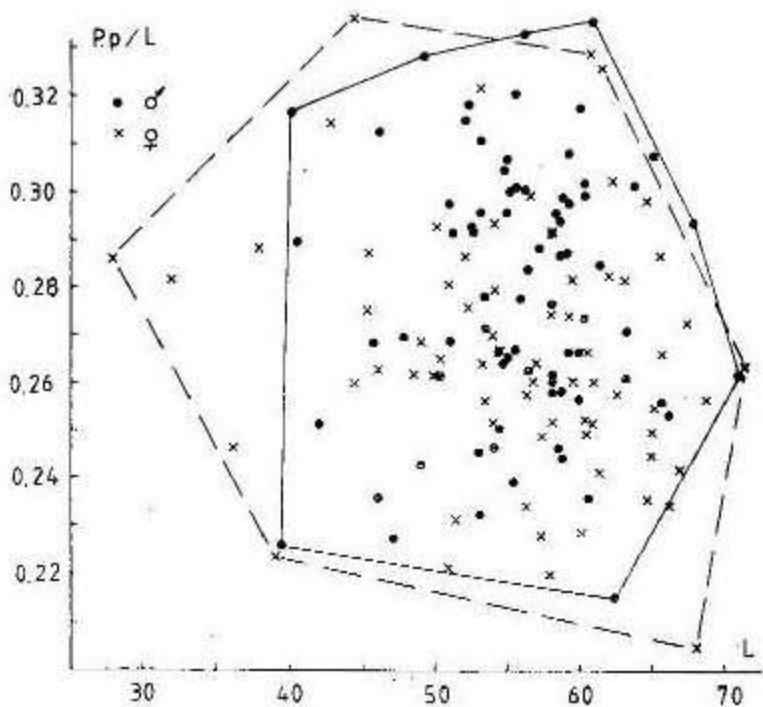


Рис. 14. Зависимость относительной длины задних конечностей ($P. p/L$) от длины тела, (L) мм.

min—max $P. p/L$: ♂♂ 0.21—0.34, ♀♀ 0.20—0.34.

релируют с полом относительная длина хвоста (№ 13, рис. 11), передних конечностей (№ 20, рис. 13, № 21, рис. 16) и относительная длина гленоацетабулярного расстояния (№ 19). Половые различия по осталь-

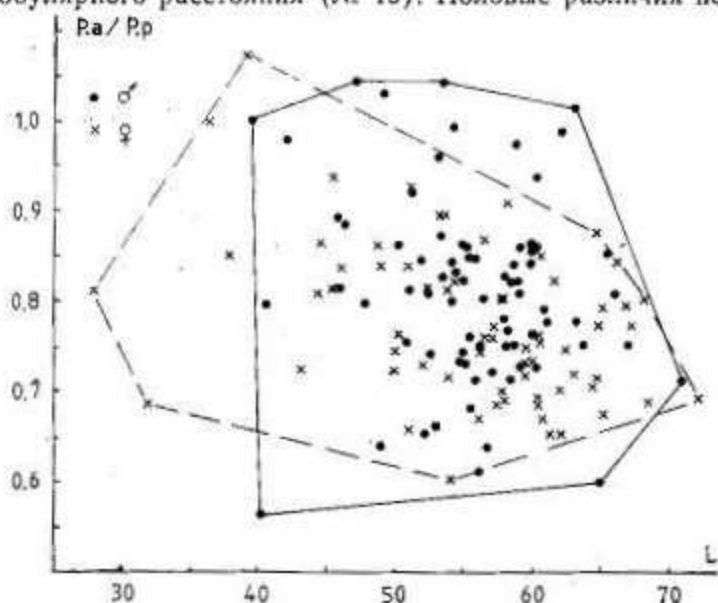


Рис. 15. Зависимость соотношения длины конечностей ($P. a/P. p$) от длины тела (L), мм.

min-max P. a/P. p: ♂♂ 0.57—1.06, ♀♀ 0.60—1.08.

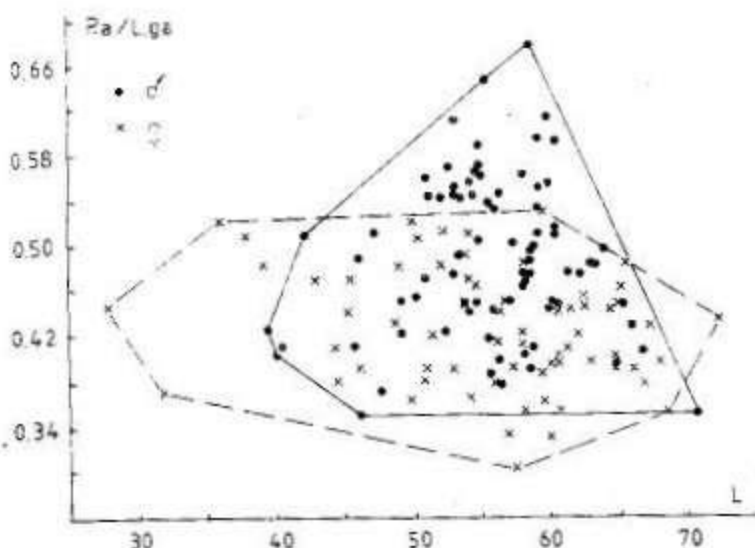


Рис. 16. Зависимость относительной длины передних конечностей ($P. a/L. ga$) от длины тела (L), мм.

min-max P. a/L. ga: ♂♂ 0.35—0.68, ♀♀ 0.30—0.53.

ным индексам или достоверны, но не сильно выражены, или же недостоверны (см. также рис. 12, 14—16). Любопытно, что в отличие от абсолютных размеров для индекса клоаки (отношение длины к ширине), судя по недостоверному значению коэффициента, корреляция с полом не существует. В целом структура полового диморфизма

Корреляция (r) признаков с полом у сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, остров Сахалин

Признак	r	Признак	r
1. <i>L.t</i>	+0.23	13. <i>L/L.cd</i>	-0.59
2. <i>L</i>	-0.01	14. <i>L.c/L</i>	+0.11
3. <i>L.c</i>	+0.14	15. <i>Lt.c/L</i>	+0.23
4. <i>Lt.c</i>	+0.22	16. <i>Lt.c/L.c</i>	+0.18
5. <i>L.ga</i>	-0.11	17. <i>At.cd/L.cd</i>	-0.07
6. <i>L.cd</i>	+0.37	18. <i>L.ga/L</i>	-0.18
7. <i>At.cd</i>	+0.34	19. <i>L.ga/L.t</i>	-0.37
8. <i>P.a</i>	+0.33	20. <i>P.a/L</i>	+0.36
9. <i>P.p</i>	+0.16	21. <i>P.a/L.ga</i>	+0.43
10. <i>L.cl</i>	+0.44	22. <i>P.a/P.p</i>	+0.18
11. <i>Lt.cl</i>	+0.38	23. <i>P.p/L</i>	+0.23
12. <i>S</i>	-0.02	24. <i>P.p/L.ga</i>	+0.30
		25. <i>L.cl/Lt.cl</i>	+0.07

Примечание. Статистически достоверны все коэффициенты корреляции $r > 0.17$ при уровне значимости $P < 0.05$ (при $P < 0.01$ $r > 0.22$), $N=147$.

вполне ясна, если учесть особенности брачного поведения самцов, в частности использование хвоста и передних конечностей при спаривании (см. с. 28). Половой диморфизм, возможно, также проявляется и в зависимости пропорций тела от размеров особей (см., например, рис. 11, 13 и 15).

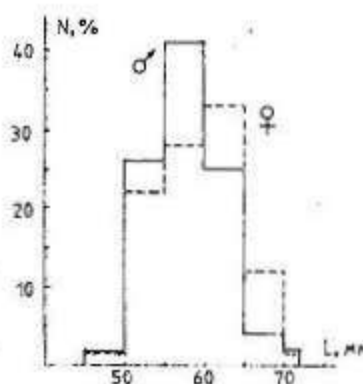


Рис. 17. Распределение половозрелых самцов и самок по длине тела (L) на юге Сахалина ($N = 206$, Анива + Костромское).

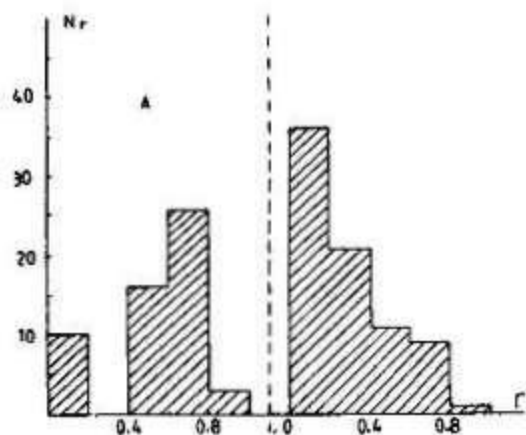


Рис. 18. Распределение коэффициентов корреляции (r) абсолютных признаков (А) и пропорций тела (Б).

N_r — число коэффициентов, r — значения коэффициентов корреляции.

Согласно Н. Г. Осташко (1981), обработавшей углозубов из Свердловска, Якутска и Приморского края по 15 признакам и составленным из них индексам, половой диморфизм выражен только по гленоацетабулярному расстоянию ($t=3.20-11.98$) и собственно длине тела ($t=3.5-4.28$).

Помимо указанных признаков, полезно отметить еще некоторые. В период размножения у самцов, особенно крупных, на хвосте имеется кожистая оторочка, благодаря которой хвост выглядит более высоким и уплощенным с боков; у самок же он округлен сильнее, более низок.

Лапы у самцов толще, морда шире, клоака с заметной припухлостью. Самку с еще неотложенной икрой можно отличить по толщине брюха. Правда, при подгибании хвоста во время брачного танца задняя часть тела самца слегка утолщается, что может придать ему некоторое внешнее сходство с самкой. Хвост у самцов, в среднем, длиннее, чем у самок, у которых он почти всегда короче тела (рис. 11).

Корреляции признаков

Анализ корреляций позволяет вычленить так называемые корреляционные плеяды (Терентьев, 1960), которые представляют собой группы признаков, корреляции между которыми выше, чем между плеядами.

Таблица 10

Коэффициенты корреляций (r) между абсолютными признаками (промеры) у сибирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*, остров Сахалин

Признак	<i>Lt.c</i>	<i>L.ga</i>	<i>L.cd</i>	<i>At.cd</i>	<i>P.a</i>	<i>P.p</i>	<i>L.cl</i>	<i>Lt.cl</i>	<i>S</i>
<i>L.c</i>	+0.85	+0.68	+0.75	+0.75	+0.71	+0.76	+0.57	+0.76	-0.07
<i>Lt.c</i>		+0.60	+0.78	+0.69	+0.70	+0.72	+0.59	+0.70	-0.02
<i>L.ga</i>			+0.48	+0.49	+0.51	+0.59	+0.43	+0.46	+0.09
<i>L.cd</i>				+0.66	+0.64	+0.71	+0.66	+0.71	-0.14
<i>At.cd</i>					+0.58	+0.49	+0.50	+0.75	-0.07
<i>P.a</i>						+0.70	+0.55	+0.65	-0.03
<i>P.p</i>							+0.58	+0.60	-0.06
<i>L.cl</i>								+0.56	-0.08
<i>Lt.cl</i>									-0.09

Примечание. Статистически достоверны все коэффициенты корреляции $r > 0.17$ при уровне значимости $P < 0.05$ (при $P < 0.01$ $r > 0.22$), $N=147$.

Табл. 10 содержит значения коэффициентов корреляции между 10 абсолютными признаками. Двуввершинное распределение этих корреляций с учетом корреляций с длиной тела, L (табл. 8), показано на рис. 18, А. На основании этих данных было построено корреляционное кольцо, в котором учтены корреляционные связи не менее $r=0.50$ (рис. 19). Анализ этих данных показывает, что фактически все промеры образуют одну корреляционную плеяду, обусловленную фактором роста. Особняком стоит лишь признак S (количество бороздок), для которого не удалось обнаружить ни одной достоверной корреляции с другими признаками. Именно они и образуют левый пик на рис. 18, А. Количество бороздок по бокам тела традиционно используется в таксономии углозубов.

Распределение коэффициентов корреляции между пропорциями тела (табл. 11; рис. 18, Б) имеет иной характер. Большую часть составляют недостоверные или слабые корреляции. На рис. 20 показаны корреляционные связи на уровне $r \geq 0.40$ (А) и $r \geq 0.60$ (Б). На основании всех этих данных можно сделать следующие выводы. Независимым признаком является индекс клоака, $L.cl/Lt.cl$. С уровня 0.50 отчленяются индекс головы, $Lt.c/L.c$, и относительная длина задних конечностей, $P.p/L$. С уровня 0.60 выделяются относительная высота хвоста, $At.cd/L.cd$, две плеяды, связанные с пропорциями головы ($L.c/L$ и $Lt.c/L$) и передних конечностей ($P.a/L$ и $P.a/P.p$), а также пропорции, связанные с гленоацетобулярным расстоянием ($L.ga$), к которым примыкает относительная длина хвоста, $L/L.cd$. При анализе признаков следует также учитывать, что значения коэффициентов корреляции между индексами типа x/y и z/y завышены за счет так называемой ложной корреляции (Терентьев, 1936).

К сожалению, в полной мере оценить таксономическое значение анализируемых признаков для выявления внутривидовой структуры *H. keyserlingii* можно лишь после изучения их географической изменчивости. Мы надеемся, что наши данные послужат отправной точкой для такого исследования. В табл. 12 приведена характеристика 14 признаков.

Пятнистость брюха

Окраска сахалинских углозубов сходна с тем, что кратко дается в определителях (Герентьев и Чернов, 1949; Банников и др., 1977). Помимо обычно указываемой мелкой пятнистости в верхней части тела,

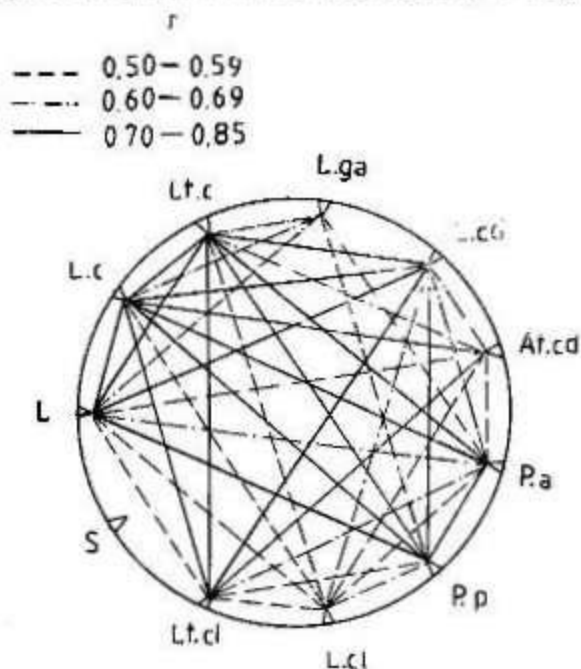


Рис. 19. Корреляционные связи (r) абсолютных признаков (промеров тела).

у сахалинских углозубов мелкие пятна могут быть выражены и на брюхе. Так, в Аниве особи с пятнистым брюхом составляют 12% (из $N=148$), в Костромском — 30% (из 82), на реке Пороной — 10% (из 39), а на Камчатке в бухте Камбальная — 20% (из 46 особей). Пятнистобрюхие особи чаще встречаются среди самок. Значение коэффициента корреляции с полом достоверно ($r=0.29$). Достоверные и существенные корреляции с промерами и пропорциями тела не обнаружены ($r=0.00-0.17$).

Аномалии

Сибирский углозуб, в отличие от подавляющего большинства других видов *Hynobius*, как известно, имеет по четыре пальца на передних и задних лапах, что служит одним из его главных диагностических признаков. Тем не менее встречаются и трехпалые особи. Такие экземпляры из окрестностей Владивостока были описаны А. М. Никольским (1905) как *Salamandrella keyserlingii* var. *tridactyla*. Трехпалые особи отражены даже в определительном ключе (Банников и др., 1977).

Коэффициенты корреляций (r) между пропорциями тела (индексы)
у сибирского углозуба, *Hypobius keyserlingii*, остров Сахалин

Признак	$\frac{L.c}{L}$	$\frac{Lt.c}{L}$	$\frac{Lt.c}{L.c}$	$\frac{At.cd}{L.cd}$	$\frac{L.ga}{L}$	$\frac{L.ga}{Lt}$	$\frac{P.a}{L}$	$\frac{P.a}{L.ga}$	$\frac{P.a}{P.p}$	$\frac{P.p}{L}$	$\frac{P.p}{L.ga}$	$\frac{L.ci}{Lt.ci}$
$L/L.cd$	+0.08	-0.08	-0.21	+0.49	+0.30	+0.62	-0.12	-0.32	+0.02	-0.18	-0.34	-0.02
$L.c/L$		+0.73	-0.29	+0.58	+0.37	+0.33	+0.53	+0.12	+0.29	+0.32	-0.08	-0.20
$Lt.c/L$			+0.44	+0.40	+0.25	+0.17	+0.50	+0.21	+0.28	+0.29	+0.02	-0.09
$Lt.c/L.c$				-0.20	-0.13	-0.18	+0.01	+0.01	+0.12	-0.00	+0.12	+0.15
$At.cd/L.cd$					+0.40	+0.51	+0.29	-0.07	+0.32	-0.03	-0.32	-0.26
$L.ga/L$						+0.93	+0.20	-0.60	+0.10	+0.12	-0.71	+0.06
$L.ga/Lt$							+0.12	-0.62	+0.09	+0.05	-0.71	+0.04
$P.a/L$								+0.65	+0.65	+0.40	+0.13	-0.08
$P.a/L.ga$									+0.44	-0.00	+0.55	-0.09
$P.a/P.p$										-0.43	-0.37	-0.10
$P.p/L$											+0.07	+0.03
$P.p/L.ga$												-0.02

Примечание. Статистически достоверны все коэффициенты корреляции $r > 0.17$ при уровне значимости $P < 0.05$ (при $P < 0.01$ $r > 0.22$). $N=147$.

Среди сахалинских углозубов часто можно встретить особей с «нестандартным» числом пальцев, причем чаще отклонения выражены на передних конечностях. Так, среди 326 углозубов, обследованных нами в разных районах Сахалина, по три и менее пальца справа и/или слева на задних конечностях обнаружено только у 17 животных, что составляет 5%; особей же с отклонениями на передних конечностях было 66, или около 20%. У этих углозубов были выявлены следующие отклоне-

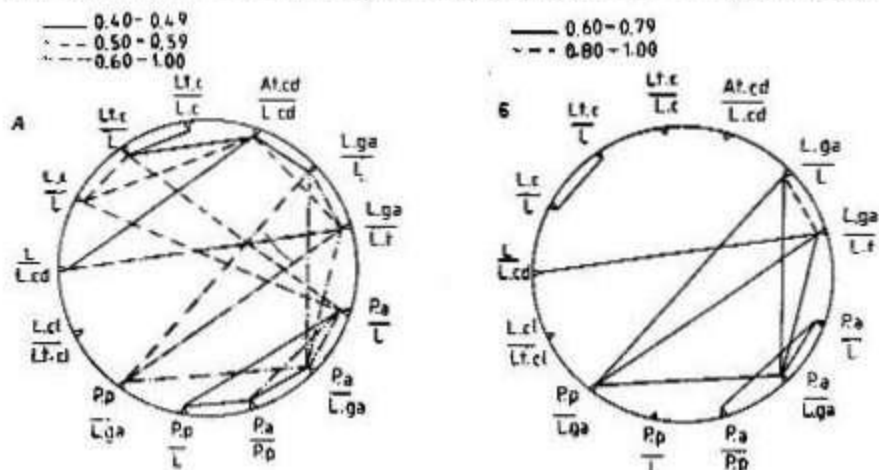


Рис. 20. Корреляционные связи (r) пропорций тела.

А — корреляционное кольцо на уровне $r > 0.40$, Б — на уровне $r > 0.60$.

ния в количестве нормально развитых пальцев (слева+справа): 3+3 — 15 раз, из них только у одной особи на задних лапах, 3+2 и 2+2 — по одному разу. Чаще всего попадались углозубы с недоразвитием или нехваткой одного пальца справа или слева как на передних, так и на задних конечностях, но были также и особи (по одной) с нехваткой двух, трех или полным отсутствием пальцев на одной из конечностей. У одной самки было 5 пальцев на правой передней лапе.

Географические колебания встречаемости особей с отклоняющимся числом пальцев таковы: юг Камчатки, бухта Камбальная — 13% (из

Таблица 12

Характеристика признаков сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, остров Сахалин ($N=147$)

Признак	min-max	$\bar{x} \pm m$	σ	CV %
L	27.9—72.4	—	—	13.4
S	11—46	12.6 ± 0.05	0.630	5.0
L/L.cd	0.82—1.49	1.09 ± 0.01	0.130	11.9
L.c/L	0.20—0.33	0.24 ± 0.002	0.020	8.4
Lt.c/L	0.12—0.20	0.15 ± 0.001	0.014	8.8
Lt.c/L.c	0.54—0.75	0.64 ± 0.003	0.041	6.4
At.cd/L.cd	0.09—0.20	0.13 ± 0.002	0.022	17.5
L.ga/L	0.36—0.71	0.48 ± 0.005	0.056	11.8
L.ga/Lt	0.17—0.40	0.25 ± 0.003	0.036	14.7
P.a/L	0.16—0.29	0.22 ± 0.002	0.026	12.1
P.a/L.ga	0.30—0.68	0.46 ± 0.006	0.070	15.2
P.a/P.p	0.57—1.08	0.80 ± 0.008	0.099	12.4
P.p/L	0.20—0.34	0.27 ± 0.002	0.028	10.1
P.p/L.ga	0.39—0.77	0.58 ± 0.07	0.084	14.4
L.c/Lt.c	0.52—1.37	0.86 ± 0.01	0.175	20.5

Примечание. По данным К. И. Шурыгиной (1960). L/L.cd=0.77—1.86, L—L.c/L.c=3.86—7.12, P.a/P.p=0.65—0.94 ($N=55$).

46 особей), Погиби — 0 (из 7), река Поронай — 18% (из 39), Костромское — 24% (из 82) и Анива — 31% (из 148 особей). Как будто бы, имеется тенденция увеличения частоты к югу. Эти аномальные особи, конечно же, не могут иметь никакого таксономического значения, на что справедливо указал еще Б. А. Гумилевский (1932).

Уменьшенное число пальцев наблюдается, как правило, у самцов. Корреляция с полом достоверна ($r=0.28$). Выявлена также достоверная, хотя и слабая отрицательная корреляция числа пальцев с длиной клоаки ($r=-0.21$) и ее индексом ($r=-0.18$), что следует расценивать как следствие корреляции с полом (см. табл. 9), а также с длиной задних конечностей ($r=-0.19$). Причиной «травматизма» у углозубов, несомненно, являются брачные «драки» между самцами* (см. с. 28), во время которых они откусывают друг другу пальцы, а также, возможно, другие факторы. Достоверные и существенные корреляции числа пальцев с другими промерами и пропорциями тела не обнаружены ($r=0.01-0.18$).

Отметим также и другие типы аномалий у сахалинских углозубов, встречаемые по одному разу каждый. Это — случаи синдактилии и раздвоения задней правой конечности до уровня голени (самец, $L=62.4$). Кроме того, срастание семенников в верхней части и резкая асимметрия семенников (один семенник тяжелее другого в 6 раз) — оба эти случая в одном и том же водоеме. Б. Ф. Белишев (1961) пишет об углозубе без задней лапы; такой же случай отмечен и нами.

Таксономическое положение углозубов Сахалина

Как мы уже упоминали в начале статьи, с юга Сахалина была описана в качестве нового вида *Salamandrella cristata* Andersson, 1917, впоследствии сведенная в синоним *H. keyserlingii* (Dybowski, 1870). Принадлежность сахалинских углозубов к виду *H. keyserlingii* сейчас общепринята. В пользу их конспецифичности можно привести и кариологические данные. У сахалинских углозубов, как и у особей из Свердловской области, т. е. с другого края ареала, одинаковое диплоидное число хромосом, $2n=62$ (Makino, 1932; Morescalchi et al., 1979). Такое же число хромосом было обнаружено недавно (Графодатский и др., 1978; Графодатский и Григорьев, 1982) и у особей с юга Сахалина (наши сборы), из Якутии, Магаданской и Новосибирской областей. Кариологически сибирский углозуб четко отличается от других видов рода *Hynobius*.

Существуют ли, однако, какие-либо отличия сахалинских углозубов от континентальных популяций *H. keyserlingii*? Ответить на этот вопрос сейчас трудно, так как опубликованные сведения по изменчивости этого вида практически отсутствуют. Данные В. Г. Ищенко (1966) о внутрипопуляционной изменчивости углозубов из окрестностей Свердловска представлены в виде аллометрических уравнений и поэтому не сопоставимы с нашими данными. Материал по Маньчжурии, приводимый А. А. Костиным (1934), к сожалению, невелик. Согласно Н. Г. Осташко (1981), сравнившей углозубов из Свердловска, Якутска и Приморского края, между этими тремя популяциями имеются различия в пропорциях тела особей и по пластическим признакам. По количеству бороздок по бокам тела углозубы Приморского края ($\bar{x} \pm m = 12.44 \pm 0.07$) отличаются от особей из Свердловска (13.26 ± 0.08) и Якутска (13.45 ± 0.08). Сахалинские углозубы по этому признаку (табл. 12, $S = 12.6 \pm 0.05$) напоминают приморских.

* О «воинственности» углозубов может свидетельствовать и такой случай. В террариум временно были помещены по одному экземпляру сибирского углозуба и кавказской саламандры, *Mertensiella caucasica*. Через некоторое время пальцы последней были откусены углозубом.

Тем не менее мы можем указать на следующие различия между углозубами Сахалина и Приморского края:

1) у углозубов Сахалина, как и в Западной Сибири, имеются брачные танцы; в Приморье они не обнаружены (см. с. 27—28).

2) кладка икры у приморских особей не завернута в «штонор», как в других частях ареала, в том числе на Сахалине и в Маньчжурии (Костин, 1942), а представлена в виде двух продолговатых мешков (Е. Д. Регель, *in litt.*);

3) количество икры в кладках углозубов на Сахалине примерно в 2 раза больше, чем в Приморье (табл. 3);

4) личинки углозубов на Сахалине развиваются примерно в 1.5 раза дольше, чем в Приморье (см. с. 32 и табл. 4);

5) размеры сеголеток после метаморфоза на Сахалине примерно в 1.5—2 раза больше, чем в Приморье (см. с. 33 и табл. 4).

При сопоставлении доступных данных из разных частей ареала *H. keyserlingii* (табл. 1, 3 и 4) создается впечатление, что сахалинские углозубы по перечисленным биологическим признакам ближе к сибирским популяциям, чем к приморским. Это, однако, скорее будет свидетельствовать в пользу уникальности углозубов юга Дальнего Востока СССР, чем Сахалина.

В заключение необходимо отметить, что данная работа печатается в соответствии с договором о научном сотрудничестве между ЗИН АН СССР и СахКНИИ ДВНЦ АН СССР по теме «Герпетофауна Сахалина и Курильских островов».

ЛИТЕРАТУРА

- Александров С. М. Остров Сахалин. М., «Наука», 1973, 183 с.
- Александрова А. Н. Плейстоцен Сахалина. М., «Наука», 1982, 192 с.
- Атлас Сахалинской области. М., изд. Главного управления геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1967, 135 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ниценко В. Г., Рустамов А. К. и Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., «Просвещение», 1977, 414 с.
- Басарукин А. М. О размножении сибирского углозуба на юге Сахалина. — В кн.: Девятая конф. молодых ученых и специалистов Сах. КНИИ (тез. докл.), Южно-Сахалинск, 1975, с. 38.
- Басарукин А. М. Учет численности углозубов методом кладок. — В кн.: VII симпозиум «Биол. проблемы Севера», зоол. (тез. докл.). Петрозаводск, 1976, с. 21—23.
- Беликов Г. Т. и Седалищев В. Т. К экологии амфибий Центральной Якутии. — Экология, 1977, № 6, с. 85—88.
- Бельшова Е. Ф. Об использовании моллюском *Sphærium cornutum* L. других животных для передвижения внутри водосма. — В кн.: Краеведческий сборник. Улан-Удэ, Бурятск. кн. изд-во, 1961, вып. 6, с. 97—98.
- Бере Л. С. Географические зоны Советского Союза. М., Географгиз, 1952, т. 2, 516 с.
- Боркин Л. Я., Беликов Г. Т. и Седалищев В. Т. Новые данные о распространении амфибий и рептилий в Якутии. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1984, т. 124, с. 89—101.
- Боркин Л. Я. и Орлов Н. Л. Новые данные по распространению амфибий и рептилий Дальнего Востока. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1977, с. 45—47.
- Бурский О. В., Бурская Н. Ю., Вахрушев А. А. и Цыбулин С. М. Численность и распределение амфибий в Приенисейской тайге. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1977, с. 50—51.
- Вартапетов Л. Г. и Ракин Ю. С. Земноводные верхних болот тундрной зоны Западной Сибири. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1977, с. 51—52.
- Вартапетов Л. Г. и Фокин Б. Н. Земноводные бассейна реки Ларь Еган (средняя тайга Западной Сибири). — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1981, с. 27.
- Вершинин В. Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города. — В кн.: Экологические основы скорости роста и развития животных. Свердловск, 1983, (в печати).
- Воронов Г. А. и Дежидов В. В. К фауне и экологии рептилий и амфибий Верхне-ленских. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1973, с. 50—51.
- Воронов Г. А. и Жукова Н. Б. К размещению и динамике численности некоторых амфибий и рептилий Сахалина. — Учен. зап. Пензск. гос. пед. ин-та, 1974, т. 131, с. 37—49.

- Воронов Г. А., Шураков А. И. и Каменский Ю. Н. К биологии сибирского углозуба в Пермской области. — Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1971, т. 84, с. 70—74.
- Гагина Т. Н. К фауне амфибий и рептилий берегов Байкала. — В кн.: Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1955, вып. 18, с. 12—14.
- Гальцев-Безюк С. Д. К вопросу о движениях береговой линии о. Сахалин в антропогене. — В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М., «Наука», 1972, с. 540—548.
- Графодатский А. С. и Григорьев О. В. Уникальный тип распределения структурного гетерохроматина на хромосомах и в ядрах сперматозоидов у сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* (Urodela, Amphibia). — Докл. АН СССР, 1982, т. 267, № 4, с. 957—958.
- Графодатский А. С., Григорьев О. В. и Исаенко А. А. Дифференциальная окраска хромосом четырех видов амфибий. — Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 8, с. 1279—1281.
- Григорьев О. В. Брачный «танец» сибирского углозуба. — Природа, 1971, № 4, с. 82—83.
- Григорьев О. В. К биологии сибирского углозуба в лесостепной зоне Западной Сибири. — В кн.: Зоологические проблемы Сибири (Материалы IV совещ. зоол. Сибири), Новосибирск, «Наука», 1972, с. 300—301.
- Григорьев О. В. Брачный период и экологические особенности размещения и развития икры сибирского углозуба в лесостепи Западной Сибири. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1973, с. 66—68.
- Григорьев О. В. Групповое поведение сибирского углозуба в брачный период. — В кн.: Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М., «Наука», 1976, с. 81—82.
- Григорьев О. В. О способе откладки икры у сибирского углозуба. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1977, с. 72—73.
- Григорьев О. В. Брачные игры сибирского углозуба. — Природа, 1981а, № 3, с. 104—105.
- Григорьев О. В. Размещение брачных токов и кладок икры сибирского углозуба и остромордой лягушки во временных водоемах. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1981б, с. 42—43.
- Гумилевский Б. А. К фауне амфибий Байкала и Забайкалья. — Докл. АН СССР, 1932, А, № 15, с. 374—382.
- Докучаев Н. Е., Андреев А. В. и Аграшечкин Г. И. Материалы по распространению и биологии сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на крайнем северо-востоке Азии. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1984, т. 124, с. 109—114.
- Емельянов А. А. Амфибии и рептилии советского Сахалина. — Вестн. Дальневосточн. фил. АН СССР, Владивосток, 1935, № 15, с. 65—84.
- Инукай Т. Саламандры Сахалина. — Зоол. ж., Токио, 1925, № 37, с. 497—505 (на яп. яз.)*.
- Инукай Т. Распространение птиц и зверей на Хоккайдо, Сахалине и Курильских островах. — В кн.: Хоккайдо, Сахалин и Курильские о-ва. Токио, 1943, с. 79—97 (на яп. яз.)*.
- Инукай Т. и Окада Я. О саламандре с островов Шумшу и Парамушир. — Bull. Biogeogr. Soc. Japan, 1933, vol. 4, p. 1. p. 71—74 (на яп. яз.)*.
- Инукай Т. и Окада Я. О саламандре с островов Шумшу и Парамушир. — В кн.: Животный и растительный мир северных Курильских островов. Токио, 1934 (на яп. яз.)*.
- Иценко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроразнообразие. Свердловск, 1966, с. 357—361.
- Кашенко Н. Ф. Сибирский четырехпалый тритон (*Salamandrella keyserlingii* Dyb.). — Изв. Имп. Томск. ун-та, 1896, кн. 10, с. 1—13.
- Коротков Ю. М. Материалы по систематике, распространению и экологии дальневосточной лягушки — *Rana semiplicata* Nikolsky. — Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, Владивосток, 1974, нов. сер., т. 17(120), с. 172—180.
- Коротков Ю. М. К экологии когтистого тритона (*Onychodactylus fischeri*) и сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) в Приморском крае. — Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 8, с. 1258—1260.
- Коротков Ю. М. и Левинская И. К. Экология амфибий и рептилий острова Сахалин. — В кн.: Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток, изд. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 3—16.
- Костин А. А. Фауна земноводных (Amphibia) Северной Маньчжурии и сопредельных стран. I. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski. Сибирский четырехпалый тритон. Систематико-биологический очерк. 1-я часть. — Ежегодник Клуба естествознания и географии ХСМЛ, Харбин, 1934, т. 1 за 1933, с. 160—182.
- Костин А. А. Фауна земноводных (Amphibia) Северной Маньчжурии и сопредельных стран. III. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski — Сибирский четырехпалый

* Фонды СахКНИИ ДВНЦ АН СССР, русский перевод.

- тригон (Систематико-биологический очерк. 2-я часть). — Сборник научных работ пржевальцев, Харбин, 1942, с. 5—24.
- Куренцов А. И. К зоогеографии острова Сахалина. — Докл. АН СССР, 1948, т. 60, № 8, с. 1405—1408.
- Ларионов П. Д. Размножение сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) в окрестностях Якутска. — Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 8, с. 1259—1261.
- Лямкин В. Ф. Земноводные и пресмыкающиеся некоторых котловин Забайкалья. — Изв. Вост.-Сиб. отд. Геогр. о-ва СССР, Иркутск, 1969, т. 66, с. 98—105.
- Никольский А. М. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных. — Приложение № 5 к Звн. Имп. Акад. Наук, Спб., т. 60, 1889, XXV+334 с.
- Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи (*Herpetologica rossica*). — Зап. Имп. Акад. Наук, Спб., 1905, 8 сер., физ.-мат. отд., т. 17, № 1, с. 1—11+1—518.
- Никольский А. М. Земноводные (*Amphibia*). Петроград, 1918, 312 с. (В серии: Фауна России и сопредельных стран).
- Осташко Н. Г. О географической изменчивости сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii*. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1981, с. 98.
- Перелешин С. Д. и Терентьев П. В. Материалы по герпетофауне Сахалина и Курильских островов. — Тр. Сахалинск. комит. научно-иссл. ин-та, Южно-Сахалинск, 1963, вып. 14, с. 3—29.
- Пасанов А. С. Результаты наблюдений за развитием личинок сибирского четырехпалого трифона (*Hynobius keyserlingii* Düb.). — Изв. Вост.-Сиб. отд. Геогр. о-ва СССР, Иркутск, 1965, т. 64, с. 29—32.
- Покровская И. В. Земноводные приобских северотаежных редколесий. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1981, с. 110—111.
- Прокопьев Л. В., Пшеничников А. Е., Белимов Г. Т. и Седалищев В. Т. К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.), обитающей в Якутии. — Вестник зоологии, Киев, 1978, № 1, с. 83—84.
- Равкин Ю. С. и Лукьянова И. В. Распределение *Amphibia* в южной тайге и подтаежных лесах Приобья. — Зоол. ж., 1972, т. 51, вып. 6, с. 929—932.
- Равкин Ю. С. и Лукьянова И. В. Особенности распределения амфибий в южной тайге и подтаежных лесах Западной и Средней Сибири. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1973, с. 153—155.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, «Высшая школа», 1967, 2-е изд., 327 с.
- Соловьев А. И. Курильские острова. М. — Л., изд. Главсевморпути, 1947, 2-е изд., 307 с.
- Тагирова В. Т. Биологические особенности сибирского углозуба в Примурье. — В кн.: Охрана и рациональное использование флоры и фауны Нижнего Приамурья и Сахалина. Хабаровск, изд. Хабаровск. гос. пед. ин-та, 1979, с. 122—130.
- Тамануки К. Естественно-историческое описание Сахалина. Глава 12. Земноводные и пресмыкающиеся. Токио, 1944.*
- Терентьев П. В. Метод индексов и систематики. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1936, № 6, с. 1285—1290.
- (Терентьев П. В.) Terentjev P. V. Notes on salamanders of the family Hynobiidae. — *Sorsia*, 1938, n. 1, p. 17—18.
- Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плесяд. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Л., изд. Ленингр. гос. ун-та, 1960, с. 27—36.
- Терентьев П. В. и Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М., «Советская наука», 1949, 3-е изд., 340 с.
- Ушаков В. А. Новые данные о распространении *Hynobius keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) в европейской части СССР. — Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 5, с. 799—801.
- Черский А. И. Дневник наблюдений над природой, веденный с 8 марта по 20 октября 1911 г. в долине верхнего течения речки Одарки (бассейн озера Хинка), близ д. Ново-Владимировки Иманского уезда Приморской области. — Зап. о-ва изуч. Амурск. края, Владивостокск. отд. Приамурск. отд. Имп. Русск. Геогр. о-ва, Петроград, 1915, т. 14, с. 1—78.
- Шагарна В. Г., Семенов Д. В. и Состина Л. А. К размножению и развитию сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1981, с. 152—153.
- Шкатулова А. П., Карасев Г. Л. и Хундалов Л. Е. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область). Улан-Удэ, Бурятск. кн. изд. во, 1978, 58 с.
- Шураков А. И., Татаринова З. Н. и Белыева Р. П. К размножению сибирского углозуба в Пермской области. — Экология, 1974, № 1, с. 99—100.

* Фонды СахКНИИ ДВНЦ АН СССР, русский перевод.

- Шурыгина К. И. Животный мир Сахалина (позвоночные). Южно-Сахалинск. гос. пед. ин-т, 1964, 657 с. (рукопись).
- Шурыгина К. И. К биологии сибирского углозуба о. Сахалина. — В кн.: Вопросы биологии, Тула, 1969, вып. 2, с. 154—162.
- Щербак Н. Н. и Ковалюх Н. Н. О возрасте живого земноводного *Hynobius keyserlingii* (Dyb. et Godl. 1870) из ископаемого льда — Докл. АН СССР, 1973, т. 211, № 4, с. 1003—1004.
- Andersson L. G. A new salamander from Sakhalin. — Medd. Göteborgs Mus. Zool. Afdelning, 1917, n. 10, p. 4—8.
- Boulenger G. A. On the cold-blooded Vertebrata of Saghalien. — Proc. Zool. Soc. London, 1907, p. 414.
- Boulenger G. A. Les Batraciens et principalement ceux d'Europe. Paris, O. Doin & Fils, 1910, 305 p.
- Dunn E. R. The salamanders of the family Hynobiidae. — Proc. Amer. Acad. Arts a. Sci., 1923, vol. 58, n. 13, p. 443—523.
- Inukai T. On the urodelan fauna of Sakhalin. — Annot. Zool. Japon., Tokyo, 1927a, vol. 11, n. 3, p. 235—256.
- Inukai T. On the urodelan fauna of Sakhalin. — Copeia, 1927b, n. 164, p. 69—71.
- Inukai T. Urodelarten aus Nordjapan mit besonderer Berücksichtigung der Morphologie des Schädels. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Sapporo, 1932, ser. 6, zool., vol. 1, n. 4, p. 191—217.
- Inukai T. u. Mukasa K. Über Reptilien und Amphibien aus den Südkurilen, besonders über eine seltene fremde Schlange aus der Insel Schikotan. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Sapporo, 1943, ser. 6, zool., vol. 9, p. 71—75.
- Inukai T. a. Okada Y. *Salamandrella keyserlingii* from Paramushir and Shinushir Islands of the Kurile Group. — Proc. Imp. Acad., Tokyo, 1931, vol. 7, n. 10, p. 385—386.
- Kuramoto M. Low natural fertilization rate in *Hynobius tsuensis* Abe (Amphibia: Urodela). — Herpetologica, 1972, vol. 28, n. 1, p. 38—41.
- Makino S. The chromosome number in some salamanders from northern Japan. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Sapporo, 1932, ser. 6, zool., vol. 2, n. 2, p. 97—108.
- Morescalchi A., Odierna G. a. Olmo E. Karyology of the primitive salamanders, family Hynobiidae. — Experientia, 1979, vol. 35, fasc. 11, p. 1434—1436.
- Okada Y. A contribution toward a check list of the urodeles of Japan. — Copeia, 1934, n. 1, p. 16—19.
- Rendahl H. Zur Kenntnis der Reptilien und Amphibien der Kurilen. — Arkiv Zool., 1933, Bd 25A, N 7, S. 1—7.
- Stejneger L. Herpetology of Japan and adjacent territory. — Smithsonian, Inst. U. S. Nation. Mus. Bull., Washington, 1907, n. 58, XX+577 p.
- Tago K. The salamanders of Japan. Tokyo, 1931 (In Japanese).
- Thorn R. Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Paris, Paul Lechevalier, 1968, 376 p.
- Van Denburgh J. Contribution to Oriental herpetology. I. Sakhalin. — Proc. California Acad. Sci., 1924, 4 ser., vol. 13, n. 15, p. 243—246.

**DISTRIBUTION, ECOLOGY AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY
OF THE SIBERIAN SALAMANDER, HYNOBIUS KEYSERLINGII,
OF THE SAKHALIN ISLAND**

A. M. Bassarukin and L. J. Borkin

Sakhalin Complex Scientific Research Institute, the Far Eastern Scientific Center,
Academy of Sciences, U.S.S.R. (Novoalexandrovsk) and Zoological Institute, Academy
of Sciences, U.S.S.R. (Leningrad)

The paper includes numerous data concerning various aspects of natural history of the Siberian salamander, *Hynobius keyserlingii* (Dybowski, 1870), namely: history of study, distribution on Sakhalin and Kurile Islands, habitats, number, reproductive biology (appearance after wintering, breeding biotopes, spawning period and sites, mating behaviour, clutch size), development, survival, food, migrations, wintering. Besides them, morphological variability (minimal and maximal length of adults, age variability and sexual dimorphism in characters, correlations of characters, colour, variability in number of digits, some other anomalies) and taxonomic position of Sakhalin salamanders are analysed. Breeding and development phenology, clutch size, maximal length of salamanders are compared throughout the geographic range of the species. There are marked ecological differences between salamanders of Sakhalin Island and ones of southern continental part of Soviet Far East (Primorsky Krai—Maritime Territory).