

УДК 574 : 2 : 591.16 : 597.9

РАЗМНОЖЕНИЕ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА (*HYNOBIUS KEYSERLINGII*)

Л. Б. Година

На основании наблюдений, проведенных в 1981—1983 гг. в Свердловской области, приводятся сроки размножения сибирского углозуба и анализируется их зависимость от температурных условий. Рассматриваются некоторые характеристики нерестовых водоемов (площадь, глубина, температура воды, степень затененности прибрежными деревьями и кустарниками, степень зарастания водной растительностью, прозрачность воды) и особенности распределения в них кладок сибирского углозуба. Неравномерное распределение кладок объясняется наличием в водоемах предпочитаемых мест размножения, групповым поведением углозуба в период икрометания и разделением территории водоемов между данным видом и остромордой лягушкой, откладывающей икру в аналогичные сроки.

Сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingii*), занимающий в СССР очень большой ареал и имеющий относительно высокую численность, остается во многом неизученным, в частности сведения по экологии его размножения скудны и фрагментарны.

Известно, что сибирский углозуб размножается в основном в стоячих водоемах, заполненных талыми водами (Григорьев, 1972; Ларионов, 1976), реже в слабо проточных водоемах (Боркин, Ильяшенко, 1981; Черничко, 1982). Есть фрагментарные сведения по отдельным популяциям о размерах стоячих водоемов, используемых видом для размножения (Ищенко, 1968; Шагаева и др., 1981), о субстрате, служащем для прикрепления кладок, и характере их группирования в водоеме (Григорьев, 1973), а также о сроках икрометания и температуре воды при откладке икры в окрестностях Якутска (Ларионов, 1976), в Пермской области (Шураков и др., 1974), под Новосибирском (Григорьев, 1973).

Наши исследования проводились в Талицком районе Свердловской области на базе стационара УНЦ АН СССР в течение трех сезонов (с 4 по 30 мая 1981 г., с 24 апреля по 23 мая 1982 г. и с 16 апреля по 12 мая 1983 г.). Задачей настоящей работы являлось определение сроков и условий икрометания сибирского углозуба в данном районе, а также изучение мест его размножения с целью выявления отличительных характеристик водоемов, используемых для размножения, и получения дополнительных сведений по его экологии в этот период жизни.

Маршрут для наблюдений был проложен в зоне вторичных березово-сосновых лесов вдоль лесной дороги и составлял около 10 км. Места размножения сибирского углозуба изучали с учетом площади и глубины водоемов, степени их зарастания водной растительностью и затененности прибрежными деревьями и кустарниками, измеряли температуру воды и воздуха в период икрометания, учитывали прозрачность воды. Проведен подсчет количества кладок и учет их расположения в различных по своим характеристикам водоемах. Определяли сроки икрометания с момента появления первой кладки на выбранном маршруте до того дня, позже которого новых кладок обнаружено не было.

Сроки икрометания. В 1981 г. наблюдения начали с 4 мая, когда икрометание сибирского углозуба уже заканчивалось (5 мая была отмечена последняя свежая кладка в водоеме с температурой воды $+9^{\circ}$, температура воздуха днем составляла $18-20^{\circ}$, ночью $10-12^{\circ}$). Самая ранняя по времени откладки и соответственно поздняя по степени развития икринок кладка находилась в этот период на стадиях ранней хвостовой почки. Примерные сроки начала икрометания приходились на 24—25 апреля. Время начала икрометания рассчитывали с учетом средних температур воздуха ($7-15^{\circ}$) и воды ($3-9^{\circ}$) и усредненной скорости эмбрионального развития при этих температурах на ранних его этапах. Таким образом, период икрометания в 1981 г. длился около 10—12 дней.

Откладка икры в 1982 г. началась 24 апреля при достижении температуры воды 10—12°, при этом первые кладки появлялись в наименее затененных прибрежными деревьями и кустарниками водоемах, которые лучше и быстрее прогревались. Массовая откладка икры отмечена при температуре воды 12—14°, максимальная температура воды в период размножения составила 15°, дневные температуры воздуха были не ниже 18—20°, ночные 12—14°. В целом длительность периода размножения сибирского углозуба в 1982 г. составила шесть дней (с 24 по 29 апреля).

В 1983 г. в связи с необычно ранней весной размножение сибирского углозуба началось 11 апреля (по устному сообщению В. Г. Ищенко) и закончилось 27 апреля. Таким образом, период икрометания составил 17 дней. Температура воды в период размножения колебалась от 1 до 8°, воздуха — от 0,5 до 15° днем и от —3 до +7° ночью. Кладки в водоемах появлялись по мере освобождения их ото льда. Начало икрометания в самых холодных водоемах было отмечено на 10—12 дней позже, чем в хорошо прогреваемых мелких водоемах.

Следовательно, сроки размножения и длительность периода икрометания сибирского углозуба могут сильно варьировать в зависимости от погодных условий, причем начало периода размножения, по-видимому, зависит от температуры воздуха (особенно в околопочвенных его слоях) больше, чем от температуры воды, так как последняя определяет время пробуждения животных от спячки и переход их с суши в водоемы для размножения. Длительность периода икрометания в основном зависит от температуры воды в водоемах и скорости их освобождения ото льда. Так, в 1982 г. при температуре воды 10—12° икрометание в отдельных водоемах проходило за один-два дня, тогда как в 1981 и 1983 гг. сроки размножения внутри одного водоема растягивались на семь-восемь дней. Наиболее прогреваемые и более мелкие водоемы углозубы занимают и икрометание в них завершается соответственно в более ранние сроки, чем в более затененных и глубоких водоемах. Эти данные подтверждают результаты А. Г. Банникова (1968), а также Г. А. Воронова, А. И. Шуракова и Ю. Н. Каменского (1971).

Характеристика водоемов. Местами размножения сибирского углозуба в данном районе служат придорожные разливы и бульдозерные ямы, заполненные талыми водами. Было исследовано 55 водоемов, в 25 из них (1981 г.) обнаружены кладки.

По площади водной поверхности и глубине в период разлива и наибольшего наполнения их водой существенных различий между используемыми для размножения водоемами и водоемами без кладок не обнаружено. Площадь водоемов колебалась от 9 до 600 м², глубина — от 20 до 110 см. Из-за небольшой глубины большая часть из них является временными водоемами, пересыхающими в летний период. Скорость пересыхания в значительной степени зависела от количества выпадающих осадков и температуры воздуха. Так, в 1981 г. вследствие выпадения в мае большого количества осадков и невысокой дневной температуры (в среднем 10—15°), а в 1983 г. из-за обильного снегового покрова в зимний сезон (при средних температурах воздуха в апреле-мае 5—10°) в водоемах в течение всего периода наблюдений был отмечен высокий уровень воды, поэтому к концу мая ни один водоем не пересох. В 1982 г. осадков в осенне-зимний период было мало, и уровень воды в этих же водоемах был на 20—30 см ниже, чем в 1981 и 1983 гг. Дневные температуры не опускались ниже 12°, а в среднем составили 18—23°, в результате чего к концу мая (завершение эмбрионального периода развития) около 40% водоемов полностью пересохли.

Количество растительности в исследуемых водоемах сильно варьировало. В некоторых свежих бульдозерных ямах растительность под водой практически отсутствовала. В значительной мере степень зара-

стания водоемов зависела от их глубины. Например, в сравнительно глубоких водоемах (80—110 см) растительность располагалась преимущественно в прибрежной их части, на мелководье. В водоемах глубиной 30—50 см наблюдалось фрагментарное зарастание, а мелкие придорожные разливы до 30 см глубиной, как правило, сплошь зарастали травянистой растительностью.

По степени зарастания водной растительностью все водоемы делились визуально на три типа: слабозаросшие (<25% занято водной растительностью от общей площади водоема), среднезаросшие (25—70%) и сильнозаросшие (>75%) (Thompson a. o., 1980). Оказалось, что углозубы предпочитают водоемы со средней и сильной степенью зарастания водной растительностью (табл. 1). Такие водоемы составили

Таблица 1

Характеристики нерестовых водоемов сибирского углозуба (1981 г.)

Показатели	% зарастания и затененности					
	< 25		25—75		> 75	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Зарастание						
Общее количество водоемов	18	—	24	—	13	—
Из них водоемов с кладками	5	27,8	10	41,7	10	76,9
Количество кладок	43	13,0	105	31,4	183	55,6
Затененность						
Общее количество водоемов	20	—	27	—	8	—
Из них водоемов с кладками	7	35	14	51,8	4	50
Количество кладок	41	12,4	241	72,8	49	14,8

80% (20 шт.) от всех 25 водоемов с кладками.

Кроме травянистой растительности, субстратом для прикрепления кладок могут служить ветви прибрежных (или упавших в воду) деревьев и кустарников, особенно в водоемах со слабой степенью зарастания. В целом по всем нерестовым водоемам 65,7% кладок были прикреплены к травянистой растительности, 34,3% — к ветвям деревьев и кустарников, находящихся в воде. О. В. Григорьев (1973) отмечал, что вид растения, к которому прикрепляется кладка, имеет экологическое значение — при снижении уровня воды в водоеме кладки, прикрепленные к осоке, остаются в воде, тогда как кладки, отложенные на ветвях деревьев или кустарников, подсыхают.

По степени затененности, которую визуально определяли по проекции тени прибрежной растительности на водоем в одно и то же время суток (утром), все водоемы делились также на три группы: слабозатененные (<25% поверхности воды находилось в тени), среднезатененные (25—75%) и сильнозатененные (>75%). Степень затененности водоемов зависит от количества и плотности прибрежной растительности (деревьев и кустарников). Как видно из табл. 1, существенных различий между водоемами с кладками и без них по степени затененности нет. Однако среди нерестовых водоемов слабо- и среднезатененные составили соответственно 28 и 56%, тогда как сильнозатененные лишь 16%.

Визуальное определение мутности воды в водоемах показало, что 78% нерестовых водоемов были с прозрачной водой и лишь 12% — с

большим количеством гумуса, тогда как среди водоемов без кладок 27% были сильно гумифицированы.

Особенности распределения кладок в зависимости от характеристик водоемов. Общее число учтенных кладок в нерестовых водоемах на площади около 3800 м² в 1981 г. составило 331, в 1982 г. — 296, а в 1983 г. — 365. К концу периода икрометания количество кладок в водоемах колебалось от 1 до 87. При анализе площади водоемов и количества кладок в них обнаружена достоверная положительная корреляция числа кладок с площадью водоема ($r = \pm 0,744$, $P < 0,05$). Достоверная корреляция между глубиной водоема и количеством кладок в нем отсутствует. Существенной разницы по температуре воды между водоемами с кладками и без них не выявлено.

Таким образом, подсчет количества кладок в нерестовых водоемах с различными характеристиками, проведенный в 1981 г., показал, что наиболее благоприятны для откладки икры водоемы со значительной степенью зарастания и средней степенью затененности, а также с прозрачной водой и площадью больше 50 м². В водоемах с полным комплексом перечисленных характеристик было зарегистрировано 150 кладок (48% от всех найденных в учетных водоемах в 1981 г.). Надо отметить, что в течение трех наблюдаемых сезонов некоторые характеристики водоемов менялись, что влияло на наличие или отсутствие в них кладок.

Установлено, что внутри каждого нерестового водоема кладки располагались неравномерно. Во-первых, встречались как одиночные кладки, так и их группы (от 2 до 11), прикрепленные в непосредственной близости (0,5—5 см) друг от друга (табл. 2). Во-вторых, одиночные

Таблица 2
Распределение кладок сибирского углозуба по характеру их группирования,
% от их общего числа

Год	Распределение кладок					
	одиночные	по 2	по 3	по 4	по 5—6	по 7—11
1981	45,6	29	13,1	7	5,3	—
1982	43,8	24,8	12,4	9,9	9,1	—
1983	39,6	19,1	12,8	9,6	8,5	10,4
В среднем	43	24,3	12,8	8,8	7,6	3,5

или небольшие группы кладок могут образовывать более или менее большие скопления в определенных местах водоемов. Так, в одном из них площадью около 600 м² из 87 кладок 42 (48,3%) находились на ветвях ивы на площади 2 м², в другом водоеме при площади 14 м² все 15 найденных кладок располагались в пределах 1 м² на осеке.

В 1983 г. для семи водоемов различной площади была подсчитана степень контагиозности (группирования) кладок сибирского углозуба (по отношению дисперсии к средней плотности кладок, при разбивке водоемов на квадраты по 1 м²) (Уиттекер, 1980). Чем больше единицы отношения дисперсии к средней, тем вероятнее контагиозное или групповое распределение. Установлено, что степень контагиозности кладок сибирского углозуба достаточно велика и варьирует от 3,0 до 14,4, что подтверждает не случайное, а групповое их распределение. Кладки прикреплялись к подводным частям растений на глубине не более 30 см, но более половины всех кладок (66,3%) вблизи поверхности воды — до 5 см (табл. 3). Это, вероятно, связано с большим прогревом, лучшей аэрацией и освещенностью верхних слоев воды.

Неравномерное распределение кладок сибирского углозуба в перестовых водоемах может быть объяснено следующими причинами:

1. Наличие в водоемах участков с обилием травянистой растительности (или достаточным количеством ветвей деревьев или кустарников), необходимой для прикрепления кладок, низким содержанием гумуса, глубиной 15—50 см, хорошо прогреваемых.

Таблица 3
Распределение кладок сибирского углозуба в водоемах по глубинам, %

Год	Глубина прикрепления кладок, см				
	до 5	до 10	до 15	до 20	>20
1981	58,8	18,3	5,5	12,8	4,6
1983	73,7	13,5	7,5	3,8	1,5
В среднем	66,3	15,9	6,5	8,3	3,0

2. Во многих водоемах одновременно с углозубом размножалась *Rana arvalis*, кладки которой располагались на более мелких участках (до 15 см), в прибрежной их части и в 3—15 м от скоплений кладок углозуба. Таким образом, наблюдается разделение территории водоемов по площади и глубине между этими видами амфибий, икрометание которых проходит в одни и те же сроки. Эти данные подтверждают аналогичные наблюдения О. В. Григорьева (1981) в Новосибирской области.

3. Образование скоплений кладок сибирского углозуба может быть связано и с групповым поведением при размножении, когда в брачных играх в одном месте может участвовать до 11—14 особей (Григорьев, 1976). Нами были проведены наблюдения за откладкой икры углозубами именно в тех местах, где уже были отложены кладки, причем возраст всех кладок в таких скоплениях был примерно одинаков. С экологической точки зрения такие скопления кладок могут быть недостаточно выгодны, поскольку процент гибели икры как в отдельных водоемах, так и по популяции в целом может быть очень высоким именно из-за пересыхания тех частей водоемов, где расположены большие группы отложенной икры. Рассеянное расположение кладок в водоеме имеет значение для более полного освоения территории вылупляющимися личинками.

ИЭМЭЖ имени А. Н. Северцова

Поступила в редакцию
16 ноября 1983 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Банинков А. Г. (ред.). Земноводные и пресмыкающиеся. Жизнь животных, т. 4, ч. 2. М.: Просвещение, 1969, 131 с.
- Боркин Л. Я., Ильяшенко В. Ю. Герпетофауна Зейского заповедника и окрестностей города Зей (Амурская обл.). — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, вып. 5, с. 21—22.
- Воронов Г. А., Шураков А. И., Каменский Ю. Н. К биологии сибирского углозуба в Пермской области. — Уч. зап. Пермского пед. ин-та, 1971, т. 84, с. 70—74.
- Григорьев О. В. Брачный период и экологические особенности размещения и развития икры сибирского углозуба в лесостепи Западной Сибири. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 66—68.
- Григорьев О. В. Групповое поведение сибирского углозуба в брачный период. — В кн.: Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976, с. 81—82.
- Григорьев О. В. К биологии сибирского углозуба в лесостепной зоне Западной Сибири. — В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972, с. 300—301.

- Григорьев О. В. Размещение брачных токов и кладок сибирского углозуба и остромордой лягушки во временных водоемах. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, вып. 5, с. 42—43.
- Ищенко В. Г. О численности сибирского углозуба на Урале. — В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968, с. 56—57.
- Ларионов П. Н. Размножение сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) в окрестностях Якутска. — Зоол. журнал, 1976, 55, № 8, с. 1259—1260.
- Шагаева В. Г., Семенов Д. В., Сытина Л. А. К размножению и развитию сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*). — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, вып. 5, с. 152—153.
- Шураков А. И., Татарина З. Н., Беляева Р. П. К размножению сибирского углозуба в Пермской области. — Экология, 1974, № 1, с. 99—100.
- Thompson E. L., Gates J. E., Taylor G. J. Distribution and breeding habitat selection of the *Jefferson salamander*, *Ambystoma jeffersonianum*, in Maryland. — J. Herpetol., 1980, 14, № 2, p. 113—120.
-