

УДК 597.95:591.465(571.65)

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ САМОК И РАЗМНОЖЕНИЕ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*, CAUDATA, HYNOBIIIDAE) НА ОХОТОМОРСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ

© 2015 г. Н. А. Булахова^{1,2}, Д. И. Берман¹

¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000, Россия

²Научно-исследовательский институт биологии и биофизики
Томского государственного университета, Томск 634050, Россия
e-mail: sigma44@mail.ru

Поступила в редакцию 11.12.2014 г.

Изучен половой цикл самок сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) в тундрах северного побережья Охотского моря. Вскоре после выхода животных из зимовки (во второй половине мая) начинается нерест, завершающийся в первой половине июня. В конце июня яичники уже имеют очевидные признаки нового овогенного цикла — в крупных вителлогенных ооцитах начинается накопление пигмента. К концу июля гонады большинства особей уже заполнены пигментированными фолликулами, а эпителий яйцеводов восстановлен. Общая продолжительность периода от нереста до появления новой генерации зрелых ооцитов составляет немного более 2 месяцев (т.е. половину всего сезона активности). Во второй половине августа состояние половой системы всех взрослых самок идентично весеннему перед нерестом, что свидетельствует об их ежегодном размножении. Средняя плодовитость различается на исследованных водоемах (102–123 икринки) и сопоставима с плодовитостью в других частях ареала. Оогенез у подавляющего большинства самок, достигших возраста полового созревания (subadultus), и самок, размножавшихся весной, протекает одновременно; у части subadultus он завершается почти на месяц—полтора раньше. Этой чертой фенологии самки-subadultus значительно отличаются от самцов-subadultus, завершение сперматогенеза которых сильнее растянуто в сезоне. Исследования экологии сибирского углозуба в условиях короткого сезона активности с низкими температурами позволяют считать Охотоморское побережье не экстремальным, а, напротив, весьма благоприятным регионом для его обитания. Многие популяционные характеристики здесь типичны для вида в целом. Половые циклы самцов и самок в основных чертах оказались близки к таковым видов семейства, обитающих на юге региона. Короткий период развития половых клеток, наряду с выдающейся зимней холодоустойчивостью вида, частично объясняют его уникальный адаптивный потенциал, позволивший колонизовать огромные пространства северной Евразии и успешно существовать на территориях с непродолжительным и холодным летним периодом.

Ключевые слова: *Salamandrella keyserlingii*, нерест, вителлогенез, плодовитость, половая система, побережье Охотского моря

DOI: 10.7868/S0044513415110045

Настоящая статья завершает цикл публикаций по экологии и, главным образом, размножению сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) в одной из самых холодных весной частей его ареала — в тундрах побережья Охотского моря близ Магадана (Алфимов, Берман, 2010; Берман, Булахова, 2015; Булахова, Берман, 2015, 2015а). Она состоит из двух частей. Первая — посвящена половому циклу самок, описанному в литературе весьма противоречиво. Давно устоявшаяся точка зрения состоит в признании ежегодного размножения половозрелых самок (т.е. однолетнего цикла созревания половых продуктов)

(Григорьев, 1977; Берман и др., 1983; Басарукин, Боркин, 1984 и др.). Подобный тип размножения свойствен изученным представителям семейства Hynobiidae и, в частности, второму виду рода *Salamandrella* — *S. schrenckii* (Hasumi, 1996; Булахова, Берман, 2012 и др.). Однако существует альтернативная точка зрения о двухлетнем репродуктивном цикле сибирского углозуба (Савельев и др., 1993; Курапова, Saveliev, 2006; Ярцев, Курапова, 2010; Ярцев, 2014). Согласно ей половая система части самок из-за длительного процесса регенерации после нереста не успевает восстано-

виться до осени, и эти особи не принимают участия в размножении следующей весной.

Выяснению того, какая из двух точек зрения справедлива, посвящена первая часть настоящей работы. Ее основная идея состояла в том, что двухлетний цикл созревания половых продуктов должен более ярко (по сравнению с югом Сибири) проявиться в условиях короткого сезона активности в Субарктике. В таком случае можно было бы предположить, что двухлетний оогенез способствовал колонизации этой амфибией огромных пространств, включая южные тундры.

Вторая часть публикации представляет собой очерк фенологии размножения сибирского углозуба в тундрах побережья Охотского моря, написанный на материалах опубликованных статей цикла (Алфимов, Берман, 2010; Берман, Булахова, 2015; Булахова, Берман, 2015, 2015а).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Подход к исследованию полового цикла самок, как и ранее самцов (Булахова, Берман, 2015, 2015а), состоял в регулярном отлове животных, их стандартных измерениях, отслеживании сезонных и возрастных изменений морфологии и гистологического состояния половой системы. Район и время проведения работ, методы отлова и измерения животных описаны в предыдущих публикациях цикла (Берман, Булахова, 2015; Булахова, Берман, 2015). Исследована морфология половой системы 193 ювенильных, 34 созревающих и 542 взрослых самок (входящие в нерестовый водоем — 182, на выходе из нерестового водоема — 140, в конце июня — 40, в конце июля — 50, в конце августа — 128, в конце сентября — 2).

Гистологические препараты яичников и трех отделов яйцеводов изготовлены по стандартной методике с окрашиванием эозином или по Маллори из тканей 23 самок (4–5 особей в каждый фенологический срок). Микроскопирование препаратов проведено в Институте биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан (микроскоп Zeiss Axio Imager D-1, камера CCD AxioCam MR3).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая морфология яичников и яйцеводов

Яичники сибирского углозуба вместе с прилегающими жировыми телами расположены в средней части полости тела по обе стороны от медиальной линии. В яичниках находятся ооциты нескольких генераций, число которых зависит от возраста самки, а соотношение количества ооцитов в них — от стадии полового цикла особи.

Дорсальнее яичников лежат начинающиеся чуть ниже сердца и заканчивающиеся на стенке

клоаки яйцеводы. Они подразделяются на несколько отделов, различающихся протяженностью и толщиной стенок (у взрослых — еще и цветом). Названия их приводятся согласно Северу с соавторами (Sever et al., 1996). В полость тела ниже сердца открывается тонкостенная, сильно гофрированная цилиндрическая воронка, за которой следует короткий и более узкий участок — *pars recta*, переходящий в самую длинную и более плотную часть (*pars convoluta*). Ее каудальную утолщенную часть (*ovisac*) у *S. keyserlingii* называют “маточным мешком” (Сытина и др., 1994); в англоязычной литературе этот термин (*pars uterine*) используют лишь применительно к живородящим видам (например, Sever et al., 1996). Самый нижний короткий и тонкостенный отдел половых путей соединяет *ovisac* с клоакой.

Морфология гонад и половых путей меняется по мере взросления и созревания самок и на различных этапах полового цикла взрослых особей.

Возрастные изменения половой системы самок

Среди особей *juvenis-1* (объединяющих большинство мелких углозубов с длиной тела до 30 мм) отличить самцов от самок бывает сложно: даже под биноклем их гонады выглядят сходно, как белесые нитевидные тельца, а семяпроводы и яйцеводы — как очень тонкие и узкие, прямые, полупрозрачные трубочки (Берман, Булахова, 2015; Булахова, Берман, 2013, 2015а).

В подгруппе *juvenis-2*, состоящей из особей, как минимум, двух генераций (включая части один раз перезимовавших) самки уже отличаются от самцов длинными гонадами, на поверхности которых видны мелкие белые ооциты, максимальный диаметр которых достигает 0.15–0.2 мм. Более крупные ювенильные самки ($L. = 38.0–55.8$ мм) имеют расширенные яичники с по-прежнему мелкими белыми ооцитами. Их яйцеводы все еще остаются прямыми и узкими, одноцветными по всей длине, но уже с заметно расширенным нижним отделом (*ovisac*). Отличительные признаки неполовозрелых самок в любое время сезона — компактные яичники, заполненные мелкими светлыми ооцитами, и почти прямые, узкие одноцветные яйцеводы.

У взрослых самок (*adultus*) ($L. = 44.2–66.2$ мм) отделы половых путей хорошо различимы. В отличие от ювенильных, *pars convoluta* становится более плотной и на отдельных этапах полового цикла (например, перед овуляцией и во время нее) значительно расширяется. *Ovisac* отличается трапецевидной формой, толщиной стенок и со второй половины лета до следующей весны — цветом (рис. 1а, 1д–1з). Самый нижний короткий отдел половых путей, соединяющий *ovisac* с клоакой, — тонкостенный и компактный вне сезона размножения, способен сильно растягиваться во

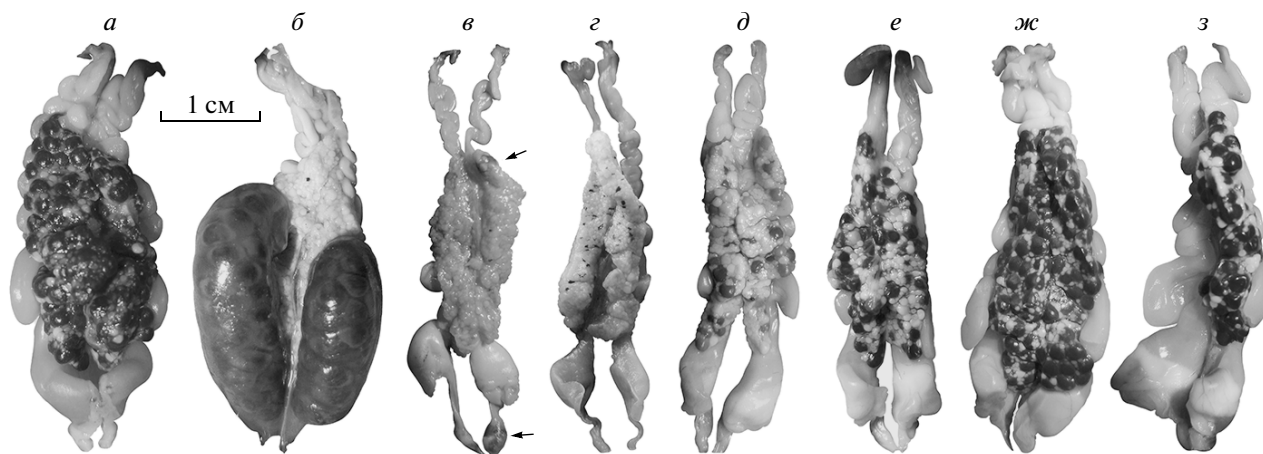


Рис. 1. Половая система взрослых самок сибирского углозуба на протяжении сезона активности: *а* — на входе в нерестовый водоем в мае, *б* — перед нерестом (икра в теке находится в нижнем отделе яйцеводов), *в* — после нереста (стрелками указаны икринки в яйцеводу у выхода в клоаку и в яичнике), *г* — в середине июня, *д* — в середине июля, *е* — в конце июля, *ж* — в конце августа, *з* — в конце сентября (правый яичник удален). Все животные за исключение “*б*”, отловлены на суше.

время беременности, когда в нем находится сформированный икринный мешок (рис. 1б). Продолжительное время после нереста, вплоть до конца июня, этот участок яйцеводов дряблый и объемный, что отличает размножавшихся самок от крупных неполовозрелых.

Яичники взрослых самок содержат ооциты нескольких генераций, соотношение которых меняется на протяжении полового цикла. Мелкие полупрозрачные (до 0.4 мм) и белесые (до 0.6 мм) присутствуют в яичниках в значительном количестве в течение всего сезона активности; более крупные матовые желтоватые вителлогенные (до 2.0 мм) встречаются с конца июня до следующей весны (сезона нереста). На последней стадии развития, в процессе поступления в них меланина, они последовательно меняют цвет от темно-желтого к фиолетовому, затем — к бурому и, наконец, черному.

Самки-subadultus, достигшие времени полового созревания, и по размерам ($L. = 41.8\text{--}55.8$ мм), и по состоянию половой системы занимают промежуточное положение между неполовозрелыми и взрослыми. В отличие от ювенильных самок, их более крупные и плотные яичники, кроме мелких, содержат увеличенные вителлогенные ооциты; яйцеводы становятся более широкими, удлиняются, за счет чего приобретают извитую форму, ovisac у них уже хорошо выражен. Извитость первоначально появляется в верхней части яйцеводов ниже pars gestae; нижняя же их треть остается почти прямой до начала пигментации ооцитов. Ко времени окончания созревания средняя часть pars convoluta значительно удлиняется и образует характерную большую петлю, которая формируется и у всех взрослых самок в конце полового

цикла во второй половине лета и сохраняется до нереста (рис. 1а, 1ж, 1з). Ovisac становится более толстым и белым, что четко разграничивает его от вышележащей части яйцеводов.

Появление увеличенных ооцитов с признаками накопления желтка и начало извивания яйцеводов — первые видимые признаки созревания, по которым самки-subadultus отличаются от крупных ювенильных. Именно малая извитость узких яйцеводов в любое время сезона активности отличает еще не принимавших участия в размножении самок от половозрелых. На всех этапах полового цикла яичники взрослых, уже размножавшихся самок крупнее, чем у subadultus, а яйцеводы более плотные и извитые почти на всем протяжении от pars gestae до нижней части pars convoluta. Толщина и прозрачность стенок яйцеводов, степень развития петель на их отдельных участках меняются на различных этапах полового цикла, но выраженность этих признаков всегда значительно выше, чем у созревающих.

Сезонные изменения яичников и яйцеводов взрослых самок

На входе в водоем состояние половой системы у всех самок ($L. = 44.9\text{--}66.2$ мм) идентичное: крупные яичники, занимающие значительную часть полости тела, содержат фолликулы нескольких размерных групп. В их числе: зрелые черные (около 2 мм диаметром), вителлогенные желтые (около 1 мм) и множество полупрозрачных и белесых (до 0.4 мм). Яйцеводы сильно увеличены на всем протяжении, за исключением самого нижнего тонкостенного примыкающего к клоаке отдела; в верхней половине они зигзагооб-

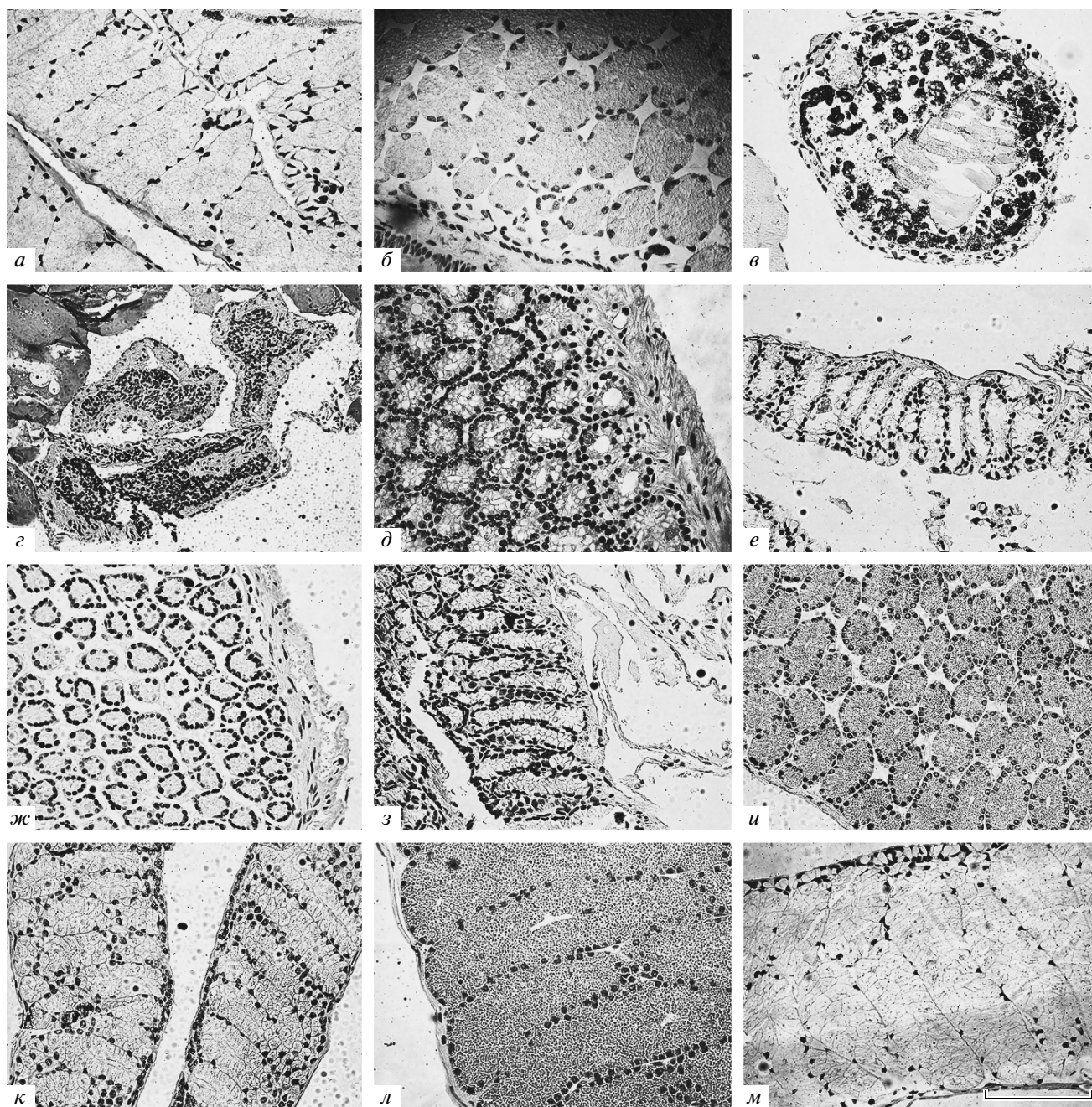


Рис. 2. Гистологическое состояние половой системы самок сибирского углозуба на различных этапах репродуктивного цикла: *а* — железы в *pars convoluta* и *б* — в *ovisac* перед началом нереста; *в* — атретический фолликул, *г* — желтые тела, *д* — *ovisac* и *е* — *pars convoluta* вскоре после нереста; *ж* — *ovisac* и *з* — *pars convoluta* в конце июня; *и* — *ovisac* и *к* — *pars convoluta* в конце июля; *л* — *ovisac* и *м* — *pars convoluta* в конце августа. Масштаб 200 мкм.

разно уложены вдоль боков тела, в нижней — образуют одну большую петлю (рис. 1*а*). Увеличение диаметра яйцеводов связано с гипертрофией выстилающих их желез (рис. 2*а*, 2*б*). *Ovisac* в это время гипертрофирован и отличается по цвету от всех других, полупрозрачных. Он настолько велик и плотен, что отчетливо виден сквозь брюшную стенку перед задними конечностями самки как крупное желтоватое пятно.

Подавляющее большинство самок на входе в нерестовый водоем находилось в предовуляторном состоянии. После помещения отловленных на суше самок в воду до откладки икры проходило от полу-суток до 15 суток. При этом икру выметывали как самки, содержащиеся в воде вместе с самцами, так и без них. Часть самок, помещенных после отлова не в воду, а во влажный мох, отложила икру, у других самок овуляция не произошла.

Процесс овуляции икры у сибирского углозуба сходен с описанным ранее у углозуба Шренка (Булахова, Берман, 2012). Уже в воде, незадолго до овуляции клоаки самок сильно увеличиваются и по степени выпуклости становятся соизмеримыми с размерами клоак самцов в брачный период. Вскоре после нереста клоака опадает, ее размер существенно уменьшается, цвет меняется на темно-серый; все это выделяет отнерестившихся самок среди прочих особей.

У беременных самок заключенная в теку икра может сохраняться некоторое время до нереста в самом нижнем, расположенном у клоаки тонкостенном отделе половых путей (такое расположение икры встречено у нескольких особей, отловленных в воде). Верхние отделы половых путей беременных самок опадают, но еще остаются относительно плотными (рис. 1б); ovisac смещается дорсальнее и ближе к середине тела, где просвечивает сквозь стенку тела небольшим желтоватым пятном — по изменению его положения беременные самки хорошо отличаются от других.

Сразу после нереста яичники рыхлые и уплотненные, розоватые от покрывающей их густой сети кровеносных сосудов. У большинства самок в гонадах находятся лишь непигментированные фолликулы менее 1 мм в диаметре; у многих встречаются компактные пигментированные образования неправильной формы (рис. 1г). У 30.7% ($n = 114$) в яичниках сохранялись 3.5 ± 0.6 (1–15) неовулировавших черных икринок диаметром 0.9–2.0 мм (рис. 1в). На гистологических препаратах яичников только что отнерестившихся самок во множестве видны объемные и рыхлые желтые тела, оставшиеся на месте овулировавших икринок, и небольшое количество атретических пигментированных и непигментированных фолликулов (рис. 2в, 2г). У 3% самок отдельные икринки (1–10 шт.) найдены в полости тела и/или в яйцеводах, которые еще довольно велики и сильно васкуляризованы (особенно ovisac), а самый нижний отдел сильно растянут (рис. 1в). Железистые клетки эпителия, выпустив секрет во время формирования оболочек икринок и кладки, уменьшаются в объеме (рис. 2д, 2е).

В начале июня на берегу нерестового водоема до трети встреченных самок ($L. = 51.7 \pm 0.9$ мм, 44.9–57.7, $n = 16$) — еще с икрой в яичниках (Берман, Булахова, 2015).

В середине июня на гистологических препаратах яичников во множестве заметны атретические фолликулы (с пигментом и без него), они встречаются существенно чаще, чем у только что отнерестившихся самок. Желтые тела становятся более компактными. Доля еще не размножавшихся

самок уменьшается — лишь одна ($L. = 49.2$ мм) из 12 отловленных была в преднерестовом состоянии. Во второй половине июня яичники отнерестившихся самок ($L. = 50.7 \pm 1.1$ мм, 47.9–53.3, $n = 4$) уже более плотные и объемные. Они содержат белые и желтоватые ооциты (до 1 мм) и пигментированные тельца — остатки атретических фолликулов (рис. 1г). Желтые тела в это время уже деградируют и встречаются крайне редко, а количество вителлогенных фолликулов, напротив, существенно увеличивается по сравнению с таковым в начале июня.

В конце июня в 2012 г. пигментация крупных ооцитов зарегистрирована у 3 из 16 размножавшихся самок — в их яичниках располагались единичные зеленоватые, бурые или уже черные ооциты; в 2014 г. — у 3 из 7 самок, однако ооциты были на начальной стадии накопления пигмента — зеленоватые. Яичники лишь одной особи ($L. = 49$ мм) из 33 просмотренных были заполнены черной икрой. Яйцеводы размножавшихся самок к концу июня уменьшаются еще больше по сравнению с их состоянием сразу после нереста, выглядят дряблыми (особенно — ovisac) и одноцветными по всей длине. Размеры железистых клеток эпителия в это время наименьшие за весь сезон активности (рис. 2ж, 2з).

В исключительных случаях (1%) взрослые самки по каким-то причинам не принимают участия в размножении, и икра в их яичниках подвергается регрессу. Например, 14 июня и 4 июля 2014 г. были отловлены две самки ($L. = 56.3$ и 54.9 мм) с увеличенными яйцеводами (как перед входом в нерестовый водоем), а также со сплюснутыми и искривленными, с неравномерным пигментным слоем фолликулами в яичниках.

Во второй половине июля самки различаются по внешнему виду яичников в разные годы. В 2011 г. гонады подавляющего большинства особей ($n = 9$, $L. = 53.1 \pm 0.7$ мм, 51.0–56.9) содержали разноразмерные ооциты, самые крупные из которых (около 1.5 мм) были черными, бурыми или желтыми (рис. 1д); у остальных самок ($n = 3$, $L. = 58.1 \pm 3.0$ мм, 52.5–62.5) крупные ооциты были уже только черными. В конце июля 2012 г., напротив, у подавляющего большинства самок ($n = 14$, $L. = 51.0 \pm 0.8$ мм, 46.0–57.8) все крупные ооциты были уже только черными. Лишь 4 особи ($L. = 50.6 \pm 1.4$ мм, 47.0–53.8) имели икринки с различающейся степенью пигментации. Яйцеводы всех самок в это время увеличены, упруги и эластичны (рис. 1е). Выстилающие их железы к этому времени существенно увеличиваются в размерах и накапливают секрет (рис. 2и, 2к), что отражается во внешнем виде яйцеводов — они

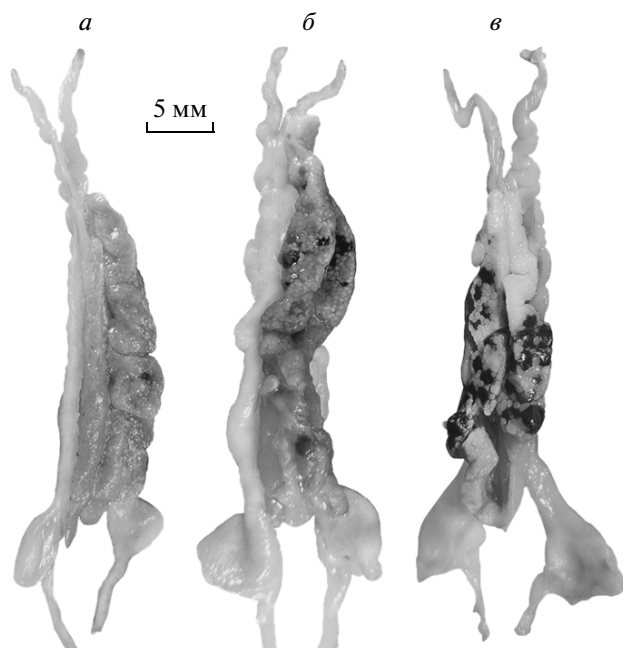


Рис. 3. Половая система трех самок-subadultus сибирского углозуба: *а* — в начале июня (правый яичник удален), *б* — в конце июня (правый яичник отогнут налево), *в* — в конце августа.

полупрозрачны по всей длине, за исключением молочно-белых воронок и ovisac.

В конце августа все 128 просмотренных взрослых самок ($L. = 54.6 \pm 0.3$ мм, 47.2–63.7) были с одинаковым состоянием половой системы. Увеличенные яичники содержали крупные черные или немногочисленные бурые, средние желтые и мелкие светлые ооциты. Морфология яйцеводов такая же, как у особей в конце июля, и они еще более компактно уложены в полости тела (рис. 1ж); гистологическое их состояние сходно с таковым весенних самок перед началом нереста (рис. 2а, 2м).

В конце сентября, перед уходом на зимовку, морфология половой системы самок ($L. = 54.5$ и 59.0 мм) идентична весенней на подходе животных к водоему: большие яичники содержат массу черных ооцитов, среди которых видны более мелкие непигментированные; яйцеводы сильно увеличены и, как и у августовских самок, отделы половых путей различаются по цвету (рис. 1з). Даже внешне самки похожи на весенних: сквозь брюшную стенку перед задними конечностями просвечивают крупные желтоватые пятна — каудальные отделы яйцеводов (ovisac).

Сезонные изменения яичников и яйцеводов самок—subadultus

В начале июня 2014 г. в пойме р. Ойра отловлена одна самка—subadultus ($L. = 44.6$ мм). В ее яичниках среди массы мелких белесых и небольшого количества вителлогенных ооцитов находился один крупный (1.1 мм), начавший пигментироваться (оливково-зеленый). Яйцеводы были умеренно извитыми в верхней части и почти прямыми — в нижней (рис. 3а).

Во второй половине июня количество встреченных самок-subadultus увеличилось — шесть ($L. = 42.4$ –49.0 мм) из 31 отловленных. Количество крупных оливково-зеленых ооцитов у них возросло до 5–15, а состояние яйцеводов не изменилось (рис. 3б). У одной из самок они достигли большего размера (около 1.3 мм) и более поздней стадии пигментации (темно-серые); яйцеводы начали приобретать извитую форму и в нижней части, а ovisac стал белее, чем вышележащие отделы.

В первой половине июля у двух пойманных самок ($L. = 48.6$ и 51.5 мм) этой возрастной группы в яичниках, наряду с более мелкими светлыми ооцитами, находились уже черные икринки (не более 20 в яичнике). Их упругие увеличенные яйцеводы были зигзагообразно уложены, как у взрослых самок в конце лета.

Во второй половине июля среди самок—subadultus ($n = 11$) встречены как особи ($L. = 45.4$ –52.3 мм) с наиболее ранними признаками созревания (единичные несколько увеличенные вителлогенные ооциты до 1 мм диаметром и почти прямые яйцеводы), так и уже созревшие ($L. = 41.8$ –52.9 мм). У последних в яичниках среди преобладающих мелких желтых ооцитов обнаруживаются немногочисленные крупные пигментированные, а яйцеводы более извитые, плотные и увеличенные.

В конце августа незадолго до ухода на зимовку отловлены 5 самок ($L. = 42.8$ –53.2 мм) с умеренно извитыми и слабо увеличенными яйцеводами и компактными яичниками, в которых находились лишь 10–30 крупных, в разной степени пигментированных ооцитов (рис. 3в). Оогенез лишь одной самки ($L. = 53.2$ мм) находился на ранних стадиях — в яичниках располагалось небольшое количество вителлогенных ооцитов.

Оплодотворение

Для сибирского углозуба, как известно, характерно образование брачных “токов”, свойственных хвостатым земноводным с внешним оплодотворением и описанных ранее у сибирского углозуба в других частях ареала (Григорьев, 1977; Берман и др., 1983; Басарукин, Боркин, 1984 и



Рис. 4. Расположение 56 маркированных буйками кладок на бывшем току сибирского углозуба (окрестности Магадана).

др.). Ток представляет собой скопление от двух до нескольких десятков самцов, рассаживающихся поблизости друг от друга на околотовных или водных растениях, упавших в воду ветках, промышленном мусоре и пр. Готовая к нересту самка подплывает к току, прикрепляет икру к какой-либо основе из выше названных, выметывает ее, при этом самцы образуют вокруг самки и откладываемой икры “брачные клубки” (“mating balls” в англоязычной литературе).

Количество кладок на одной подобной основе может достигать десятков. К примеру, в одном из водоемов, по соседству с местом проведения наших работ, на дне был найден “пласт” кладок, занимавший в несколько слоев больше 0.5 м^2 , тогда как рядом были многочисленные места, казалось бы, пригодные для размещения икры.

Однако крупные тока — редкость. Чаще всего распределение икры по водоему диффузно-агрегированное: разной плотности и размера скопления располагаются среди хаотично разбросанных одиночных кладок (рис. 4). Иногда большинство кладок приурочено к одной части водоема; иногда — по одной—две рассредоточены по зарастающему озерку или по осоковому бордюру. Причи-

ны, определяющие разный характер их расположения, не ясны (Ищенко и др., 1995).

На “Малом Янском” озере кладки преимущественно находились на дне на глубине более 50 см и были по одной прикреплены к низкорослым донным водорослям и мхам. Подобное распределение нередко наблюдалось нами и в некоторых водоемах Хабаровского края.

Местоположение кладок определяется токующими самцами. Различий в призывных (судорожных) движениях самцов—одиночек и самцов на токах не выявлено. Нельзя исключить, что специфическая секреция самок привлекает к откладываемой икре перемещающихся по водоему самцов. Об этом свидетельствует следующий простейший эксперимент. В емкость с водой были помещены самцы с тока и в непрозрачном матерчатом мешочке — беременная самка. Некоторое время самцы не обращали на мешочек внимания, однако после того, как самка начала внутри него откладывать икру, они не просто скопились вокруг мешка, но явно пытались оплодотворять кладку, совершая с мешком все те действия, что обычно происходят на току вокруг нерестящейся самки.

Даже при специальных попытках отследить процесс осеменения в лаборатории или естественных условиях нам удалось это сделать всего несколько раз. В короткий период откладки икры многочисленные самцы образуют вокруг самки плотный подвижный “клубок”, перебирают икру лапками, прижимаются к ней телом. Около икры появляется рыхлое, в разной степени заметное “облачко” из длинных (до 2–4 см) белых спутанных нитей, похожих на волокна ваты. Облачко некоторое время висит в воде, нити, разбиваемые движущимися в “клубке” животными, постепенно распадаются на более мелкие и тонкие части и исчезают. Микроскопирование “волокон” показало, что так выглядит выбрасываемая в воду самцами сперма: нити образованы скоплениями подвижных сперматозоидов.

Во всех случаях процесс откладки икры, наблюдавшийся в лаборатории, сопровождался образованием брачных клубков и возникновением в них белесой взвеси. Выделение из взвеси сперматозоидов не оставляет сомнений в том, что таким образом происходит наружное оплодотворение икры.

От отловленных на входе в нерестовый водоем и помещенных в акватеррариумы самок были получены 95 кладок. Ни в одной из 80 кладок, отложенных самками, которых содержали отдельно от самцов, в течение 2–3 недель инкубирования развитие икры не началось, т.е. все они были неоплодотворенными. В то же время, в 15 кладках, выметанных самками при участии самцов, икра развивалась.

ОБСУЖДЕНИЕ

Репродуктивный цикл самок

Проведенные исследования позволили определить особенности функционального состояния животных в разное время и представить репродуктивный цикл самок в популяциях северного побережья Охотского моря в следующем виде.

Самки-subadultus

С середины июня у отдельных самок ($L. = 42.4–49.0$ мм) в яичниках встречены одиночные с начавшейся пигментацией фолликулы. Состояние яйцеводов этих особей, незначительное число созревающих ооцитов и малая длина тела свидетельствуют о том, что это — молодые, ранее не принимавшие участия в размножении самки-subadultus. Созревание их завершается уже в первой половине июля, когда в популяции начинают встречаться первые самки с небольшим числом зрелых пигментированных ооцитов в яичниках.

Малое число самок с видимыми признаками оогенеза в начале лета свидетельствует о том, что у большинства особей созревание начинается несколько позже — с конца июня, одновременно с созреванием уже размножавшихся особей. Количество созревших ооцитов у самок этой возрастной группы невелико (до 30 штук). Однако весной в водоемах окрестностей Магадана среди более 500 просмотренных кладок столь мелкие не встречены. Вероятно, после зимовки эти самки нереститься не будут, и их созревание растянется на два года. Но не исключено также, что до окончания сезона нереста у них увеличится количество зрелых фолликулов, и они примут в нем участие.

Таким образом, оогенез у небольшой части созревающих самок завершается почти на месяц — полтора раньше, чем у размножавшихся весной особей. Поскольку во второй половине лета не встречены subadultus с резорбирующейся икрой в яичниках, естественно предположить, что она может сохраняться до весны (нереста) следующего года, т.е. на протяжении почти 10 месяцев.

Взрослые самки

Весной перед нерестом в яичниках взрослых самок находятся ооциты нескольких генераций. Подавляющая часть зрелых пигментированных фолликулов вскоре овулирует. Откладка пары спирально закрученных икрыных мешков происходит через некоторое время после зимовки и входа самки в воду. Немногочисленные пигментированные неовулировавшие икринки будут лизированы в яичниках, о чем свидетельствуют следы распада зрелых яиц на гистологических препаратах гонад самок после нереста в магаданской (см. рис. 2б), а также в томской популяции (Kurapova, Saveliyev, 2006). Единичные икринки, попавшие в яйцеводы уже после формирования кладки, по-видимому, будут выведены из половых путей во внешнюю среду.

В первых числах июня после значительного сокращения количества перемещающихся с зимовки на нерест животных во мху вокруг водоемов, наряду с уже отнерестившимися, до трети встреченных самок имеют в яичниках черную икру (Берман, Булахова, 2015). Эти самки мельче ($L. = 51.7 \pm 0.9$ мм, 44.9–57.7), чем пришедшие на нерест в первой половине учетов ($L. = 55.6 \pm 0.5$, 46.6–65.5 мм, $n = 69$), поэтому можно предположить, что они будут размножаться впервые. Вероятно, большинство из них — упоминавшиеся выше прошлогодние июльские и августовские subadultus с малым количеством пигментированных ооцитов в яичниках. Дозревание (увеличение ко-

личества пигментированных фолликулов в яичниках) могло произойти до начала зимовки или весной перед входом в нерестовый водоем.

Место наступления овуляции у углозубов до сего времени не известно даже для *Hynobius nigrescens*, репродукция которого наиболее подробно и разносторонне изучена (Hasumi, 1996). Наблюдения в лаборатории выявили, что у сибирского углозуба стимулами овуляции у самок не служат ни присутствие самцов, ни контакт с водой, как это предполагается для *H. nigrescens*. Триггеры, запускающие овуляцию у сибирского углозуба, пока не известны.

Поскольку в середине июня—начале июля среди 15 отловленных взрослых самок были лишь три, яичники которых содержали пигментированные ооциты, можно заключить, что подавляющее большинство самок успевает отнереститься в текущем сезоне размножения. У взрослых самок, по каким-либо причинам не принимавших участия в размножении в текущем году, икра в яичниках резорбируется. Подобное случается, видимо, исключительно редко, поскольку резорбция наблюдалась лишь у двух самок ($L. = 54.9$ и 56.3 мм) за все годы исследования.

На протяжении примерно 6 недель после начала нереста (т.е. до конца июня) половая система взрослых самок все еще имеет признаки прошедшего размножения. Это — крупные пигментированные находящиеся в состоянии атрезии фолликулы; одноцветные по всей длине дряблые яйцеводы, секреторный эпителий которых восстанавливается; темно-серая клоака. Существенное сокращение количества и размеров желтых тел, все еще встречающихся в яичниках многих самок в это время, свидетельствует о скором начале нового овогенного цикла: известно, что у амфибий развитие яйцеклеток начинается только после дегенерации желтых тел (Norris, 2007). У части размножавшихся самок новый цикл в это время уже начат, и многие ооциты находятся на поздних стадиях вителлогенеза.

Во второй половине июля крупные ооциты у всех самок проходят этап пигментации, но степень ее различается. У некоторых самок ($L. = 52.5$ – 62.5 мм) все они уже черные, у других ($L. = 51.0$ – 56.9 мм) — пигментированы в разной степени (темно-желтые, бурые и черные). В это же время в полупрозрачных яйцеводах становятся хорошо видны молочно-белые отделы (воронка, pars recta и ovisac), благодаря накоплению в выстилающем их эпителии секрета. На этом этапе различить взрослых и созревающих самок уже почти невозможно (в лучшем случае лишь приблизительно — по меньшим размерам яйцеводов).

Поскольку во второй половине июля самки с первыми признаками накопления пигмента в ооцитах уже не встречены, можно заключить, что этот этап овогенеза лимитирован временем: позже середины июля он, видимо, не начинается. К началу августа у большей части особей (78%, $n = 18$) пигментация фолликулов завершена, а яйцеводы четко разделены на участки по цвету. Таким образом, восстановление после нереста и созревание новой генерации половых клеток в исследованной популяции составляют в совокупности несколько больше 2 месяцев. Незадолго до ухода на зимовку, в конце августа—начале сентября, половая система всех взрослых самок (и мелких, и крупных) выглядит сходно: яичники со зрелыми яйцами, увеличенные яйцеводы зигзагообразно уложены, т.е. самки готовы к весеннему размножению следующего года.

Наблюдавшиеся сезонные и возрастные изменения морфологии и гистологического состояния яичников и яйцеводов сибирского углозуба в магаданских популяциях противоречат выводу о двухлетнем репродуктивном цикле части половозрелых самок томской и нижнеангарской популяций (Kuranova, Saveliev, 2006; Ярцев, Куранова, 2010; Ярцев, 2014). Описанные названными авторами сезонные изменения яичников и яйцеводов, на основании которых взрослые особи разделены на размножавшихся и не размножавшихся в текущем году, могут объясняться присутствием в популяции крупных ювенильных самок. По длине тела они соизмеримы со взрослыми, и могли быть ошибочно отнесены к ним.

Сопоставление динамики состояния яичников и яйцеводов и данных измерения размеров самок сибирского углозуба на протяжении всего сезона размножения в больших выборках показывают значительное перекрытие размеров животных между группами: ювенильные самки — 20.1–55.8 мм, subadultus — 41.8–55.8 мм и взрослые — 44.2–66.2 мм. Существенное перекрытие размеров особей в возрастных группах еще раз подчеркивает невозможность разделения животных на возрастные группы только на основании достижения ими размеров, характерных для той или иной возрастной группы.

Об оплодотворении икры сибирского углозуба

Как было сказано выше, микроскопирование белой взвеси, выделяемой самцами в воду в “брачных клубках”, показало, что это сперма. По-видимому, такой результат достаточен для подтверждения наружного оплодотворения. Однако помимо наблюдений (в природе и в экспериментах), против предположения о том, что осе-

менение самок происходит в летнее время свидетельствует принципиальная невозможность процесса в иное время, кроме весны. Спермиация происходит только весной, хотя зрелые сперматозоиды можно обнаружить в семенниках отдельных особей уже в середине лета. Но эти животные либо взрослые, у которых после прошедшего весной нереста сперматогенез уже завершен, либо к этому времени дозревшие молодые особи; и те, и другие самцы будут участвовать в размножении только следующей весной.

Подвижность сперматозоидов, выделенных самцами в воду при оплодотворении икры, и их очевидная неоформленность в сперматофоры также несовместимы с представлениями о внутреннем оплодотворении у сибирского углозуба. Икра, полученная в лабораторных аквариумах без самцов, не развивается, что также противоречит представлениям об откладке самками уже оплодотворенной прошлым летом икры (Савельев и др., 1993; Kuranova, Saveliev, 2006).

Выше сказанное позволяет заключить, что мнение о внутреннем оплодотворении икры сибирского углозуба, осуществляемом, предположительно, путем передачи сперматофоров летом на суше, сделанное после обнаружения в яйцеводах самок сперматозоидов (Савельев и др., 1993; Kuranova, Saveliev, 2006), ошибочно. Между тем, факт присутствия сперматозоидов в половых путях самки мы не ставим под сомнение: в содержимом маточных отделов яйцеводов двух из 12 самок второго вида рода *Salamandrella* — углозуба Шренка (*S. schrenckii*), отловленных в водоемах сразу после нереста, были найдены единичные (1–3 клетки на 100 мкл смывов) сперматозоиды (Булахова, Берман, 2012). Осенью в смывах из яйцеводов самок углозуба Шренка сперматозоиды не обнаружены. Тесный контакт самцов с самкой во время откладки икры и подвижность сперматозоидов в воде позволяют предположить “заплывание” немногочисленных половых клеток в клоаку самки во время нереста, возможно, благодаря таксису.

Таким образом, мы не можем подтвердить заключения коллег ни о способе, ни о месте, ни о времени оплодотворения у сибирского углозуба.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование основных черт экологии и особенностей половых циклов, изложенное в серии статей (Алфимов, Берман, 2010; Берман, Булахова, 2015; Булахова, Берман, 2015, 2015а), включая настоящую, позволяет суммировать представления в виде очерка фенологии раз-

множения сибирского углозуба в тундрах побережья Охотского моря.

Поскольку регион исследования относится к холодной весной части ареала, общая продолжительность сезона активности углозуба сокращается здесь до 4–4.5 месяцев, тогда как в южных популяциях (юг Сахалина, Хоккайдо) он продолжается 6–6.5 месяцев (Басарукин, Боркин, 1984; Nasumi, Kanda, 2007). Вопреки короткому периоду активности и низким температурам численность углозубов настолько высока, что позволяет считать условия обитания для вида не экстремальными, а, напротив, — весьма благоприятными. Многие популяционные характеристики здесь оказались типичными для вида в целом. Лишь несколько меньшие (относительно климатически мягких регионов) средние размеры тела отражают, вероятно, краткость сезона роста.

Общая схема репродуктивного цикла в условиях тундр побережья Охотского моря выглядит следующим образом.

После зимовки взрослые углозубы во второй декаде мая уходят в воду с едва оттаявших проталин. В это время водоемы почти полностью покрыты льдом, а берега — снегом. Начало перемещения самцов и самок с зимовки совпадает, но самки заканчивают его несколько позже, чем самцы. Перед входом в нерестовый водоем у самцов начинается спермиация — выход сперматозоидов в продольный выводной проток, но половые клетки не были зарегистрированы в семяпроводах (Булахова, Берман, 2015а). Подавляющее большинство самок находится в предовуляторном состоянии.

Брачные тока образуются в водоемах через не продолжительное время после прихода туда взрослых животных. Они могут быть массовыми, но нередко самцы рассредоточены поодиночке или небольшими группами (2–4 особи). Тока углозубов не имеют соревновательной (турнирной) компоненты — атрибута ристалищ многих животных. Драки самцов — редкость, а увечья в основном имеют, вероятно, иное происхождение. Предназначение нерестовых скоплений изначально, по-видимому, в облегчении встреч готовых к размножению особей и, быть может, — в поддержании максимального генетического разнообразия в популяции (Берман, 2002). При выметывании самкой икры большая часть самцов — участников тока формируют вокруг нее “брачный клубок”. Означает ли он “множественное отцовство” потомства из одной кладки, останется неясным до проведения соответствующих генетических исследований.

Оплодотворение у сибирского углозуба, несомненно, наружное. Наблюдения за нерестящимися в природе или лаборатории углозубами, отсутствие развития в отложенной без участия сам-

цов икре, происходящие в сезон нереста спермация и эякуляция сперматозоидов в семяпроводы и выявление сперматозоидов во взвеси, появляющейся в “брачном клубке” в момент откладки самкой икры, — все перечисленное его однозначно подтверждает. Можно быть абсолютно уверенным в том, что в охотоморских популяциях внешнее оплодотворение икры происходит весной в водоеме во время ее откладки.

Массовый выход из воды самок наблюдается вскоре после нереста; самцы, вероятно, способны участвовать в оплодотворении нескольких кладок и остаются в водоеме до середины — конца июня. Образ жизни самок после окончания нереста (по сравнению с таковым самцов) крайне мало известен. В частности, остается совершенно не ясным, где они находятся после сезона размножения и до конца августа, каковы причины снижения их активности в это время и т.д.

Восстановление гонад самцов и самок после нереста происходит до конца июня — начала июля. К этому времени в семенниках размножавшихся самцов появляются сперматоциты, в яичниках самок деградируют желтые тела, увеличивается количество вителлогенных ооцитов и начинается накопление в них пигмента. Восстановление семяпроводов и яйцеводов занимает большее время: в конце июня эпителий половых путей находится на этапе регенерации.

Половые циклы всех взрослых самцов и самок завершаются к концу августа. Об этом свидетельствует абсолютно одинаковое и идентичное весеннему (перед входом в нерестовый водоем) состояние половой системы. Таким образом, взрослые животные размножаются ежегодно, период от оплодотворения икры до появления новой генерации сперматозоидов занимает не более 3 месяцев, до окончания созревания ооцитов — чуть больше 2 месяцев.

Вопреки краткости теплого сезона половые циклы самцов и самок успевают завершиться в течение названных периодов. Фенологические события, связанные с размножением, по-видимому, более чем в южных регионах, должны быть сезонно синхронизованы.

Некоторое разнообразие состояний репродуктивной системы взрослых особей в пределах единовременных летних выборок все-таки выявляется. Оно объясняется растянутостью выхода особей с зимовки, начала и окончания участия в нересте. Даже при коротком сезоне активности суммарное варьирование сроков в одной популяции весьма велико и может достигать трех недель.

Значительную лепту в наблюдаемую в первой половине лета асинхронность половых циклов, кроме того, вносят животные, достигшие возраста полового созревания (subadultus). Сперматогенез в этой группе может завершаться раньше или

позже, чем у взрослых особей. Выявляемая доля самок-subadultus в отловах существенно меньше, чем самцов-subadultus, что, вероятно, объясняется тем, что оогенез сильнее синхронизован в сезоне, чем сперматогенез.

Возможно, часть самцов-subadultus, имеющих осенью и весной малое количество сперматозоидов в семенниках, и самок-subadultus — с малым числом зрелых ооцитов, могут принять участие в размножении лишь в следующем сезоне. Однако доля таких животных крайне незначительна, может быть отнесена к исключениям, поэтому не дает оснований считать двухлетнее созревание половых продуктов атрибутивной чертой вида.

Таким образом, описанные выше половые циклы самцов и самок сибирского углозуба, повторимся — в одной из холодных весной частей ареала, в основных чертах схожи с таковыми южных видов углозубов, размножение которых наиболее подробно изучено: *Hynobius nigrescens*, *H. retardatus*, *Salamandrella schrenckii* (Hasumi et al., 1990; Hasumi, 1996; Iwasawa et al., 1992; Булахова, Берман, 2012). Короткий период развития половых клеток, наряду с выдающейся зимней холодоустойчивостью вида (Берман и др., 1984; Берман, Мещерякова, 2012), частично объясняют уникальный адаптивный потенциал, позволивший сибирскому углозубу колонизовать огромные пространства северной Евразии и успешно существовать на территориях с коротким и холодным летним периодом.

Подчеркнем важнейшее методологическое следствие проведенной работы. Характер собираемого материала и выводы, которые из него будут сделаны, в сильнейшей мере зависят от выбора места, времени установки и типа ловушек (канавка или заборчик). Для исследований половых циклов необходимо использовать именно заборчик (чтобы разделять животных, которые идут на размножение и уже закончили его и выходят на сушу). Более того, заборчик должен быть установлен в непосредственной близости от воды (не далее 1–2 м), где весной и осенью обитает подавляющая часть половозрелых животных. В противном случае есть опасность искажения картины за счет неполовозрелых или созревающих животных. Объединение в одну выборку и идущих на нерест, и уже размножавшихся, и неполовозрелых, и созревающих животных может вести к непредсказуемому искажению представлений о репродуктивной биологии вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность коллегам по лаборатории биоценологии ИБПС ДВО РАН (г. Магадан) А.П. Бельгер, Г.В. Кузьминых, Е.Н. Мещеряковой, А.А. Поплоухину за по-

мощь в организации полевых исследований. Мы также признательны Г.И. Атрашкевичу и В.Г. Харитонову за возможность использования микроскопической техники.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (10-04-00425-а и 13-04-00156-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимов А.В., Берман Д.И., 2010. Размножение сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) в водоемах на вечной мерзлоте Северо-востока Азии // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 302–318.
- Басарукин А.М., Боркин Л.Я., 1984. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Труды ЗИН АН СССР. Л. С. 12–54.
- Берман Д.И., 2002. Идеальный приспособленец, или адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. № 10. С. 59–68.
- Берман Д.И., Бойко Е.А., Михайлова Е.И., 1983. Брачное поведение сибирского углозуба // Прикладная этология. М. Т. 3. С. 167–171.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., 2015. Черты экологии сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) на побережье Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 94. № 6. С. 670–680.
- Берман Д.И., Лейрих А.Н., Михайлова Е.И., 1984. О зимовке сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) на Верхней Колыме // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 20. № 3. С. 323–327.
- Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., 2012. Определяется ли западная граница ареала сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) особенностями зимовки // Доклады Академии Наук. Т. 443. № 2. С. 261–264.
- Булахова Н.А., Берман Д.И., 2012. Половая система углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) весной и осенью // Зоологический журнал. Т. 91. № 11. С. 1315–1329.
- Булахова Н.А., Берман Д.И., 2013. Структура популяций сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) на северном побережье Охотского моря // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: Мат-лы докладов II Всероссийской конференции с международным участием (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 8–12 апреля 2013 г.). Сыктывкар. С. 38–40.
- Булахова Н.А., Берман Д.И., 2015. Возрастные и сезонные морфологические изменения половой системы самцов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) на Охотоморском побережье // Зоологический журнал. Т. 94. № 7. С. 791–800.
- Булахова Н.А., Берман Д.И., 2015а. Возрастные и сезонные гистологические изменения половой системы самцов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) на побережье Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 94. № 9. С. 1065–1076.
- Григорьев О.В., 1977. О способе откладки икры у сибирского углозуба // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. С. 72–73.
- Ищенко В.Г., Година Л.Б., Басарукин А.М., Куранова В.Н., Тагирова В.Т., 1995. Размножение // Сибирский углозуб: экология, поведение, охрана. М.: Наука. С. 86–102.
- Савельев С.В., Куранова В.Н., Бесова Н.В., 1993. Размножение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* // Зоологический журнал. Т. 72. № 8. С. 59–69.
- Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б., 1994. Половой диморфизм и состояние половой системы в период размножения // Сибирский углозуб: зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука. С. 268–273.
- Ярцев В.В., 2014. Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ. 24 с.
- Ярцев В.В., Куранова В.Н., 2010. Состояние половой системы сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* Dybowskii, 1870 на разных этапах репродуктивного цикла // Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии. Тезисы докл. I Всерос. молодеж. науч. конф., посвящ. 125-летию биол. исслед. в ТГУ (6–9 октября 2010 г.). Изд-во ТГУ. С. 54.
- Hasumi M., 1996. Seasonal fluctuations of female reproductive organs in the salamander *Hynobius nigrescens* // Herpetologica. V. 52. № 4. P. 598–605.
- Hasumi M., Iwasawa H., Nagahama Y., 1990. Seasonal dynamics of reproductive organs in male salamanders of the species *Hynobius nigrescens* // Copeia. № 2. P. 367–377.
- Hasumi M., Kanda F., 2007. Phenological activity estimated by movement patterns of the Siberians salamander near a fen // Herpetologica. V. 63. № 2. P. 163–175.
- Iwasawa H., Kashiwakura K., Sato T., 1992. Seasonal changes in the testes and wolffian ducts in the salamander *Hynobius retardatus* // Japanese Journal of Herpetology. V. 14. № 3. P. 116–123.
- Kuranova V.N., Saveliev S.V., 2006. Reproductive cycles of the Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 // Vences M., Kohler J., Ziegler T., Bohme W. (eds). Herpetologia Bonnensis II. Proc. of the 13th Congress of the Soc. Europ. Herp. P. 73–76.
- Norris D.O., 2007. Reproduction in Amphibians // Vertebrate Endocrinology. New York: Academic Press. 550 p.
- Sever D.M., Rania L.C., Krenz J.D., 1996. Reproduction of the salamander *Siren intermedia* Le Conte with especial reference to oviducal anatomy and mode of fertilization // Journal of Morphology. V. 227. P. 335–348.

THE REPRODUCTIVE CYCLE OF FEMALES AND REPRODUCTION OF SIBERIAN SALAMANDER (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*, CAUDATA, HYNOBIIIDAE) ON THE SEA OF OKHOTSK COAST

N. A. Bulakhova^{1,2}, D. I. Berman¹

¹*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan 685000, Russia*

²*Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, Tomsk 634050, Russia*

e-mail: sigma44@mail.ru

The sexual cycle of Siberian salamander females (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) has been studied in the tundra of the northern coast of the Sea of Okhotsk. Spawning starts soon after the end of wintering (in the second half of May) and ends up in the first half of June. At the end of June, the ovaries show obvious features of a new ovogenic cycle, i.e. pigment starts accumulating in large vitellogenic oocytes. By the end of July, the ovaries in most individuals are already filled with pigmented follicles and the oviduct epithelium is restored. The time from spawning to the appearance of a new generation of mature oocytes totals a little more than 2 months (i.e. half of the whole activity season). In the second half of August, the state of the genital system is identical to that in spring before spawning, this proving their annual reproduction. The average fecundity in the study water bodies varies from 102 to 123 eggs and is comparable to that in the other parts of the distribution range. Oogenesis both in the vast majority of the females that reach pubescence (subadults) and in those, which spawn in spring runs simultaneously, but in some subadults, it is completed almost a month or a month and a half earlier. By this phenological feature the female subadults differ considerably from the male subadults, in which the spermatogenesis completion is much more strongly extended during the season. A study of the ecology of Siberian salamander in the conditions of a short season of activity with low temperatures allows for the coast of the Sea of Okhotsk to be considered not so extreme, but, in contrast, rather favourable for its habitation. Many population characteristics are typical here of the species in general. The main features of the male and female sexual cycles appear to be similar to those observed in species of the same family that live in the south of the region. The short period of germinal cell development coupled with the outstanding winter cold hardiness of the species partially account for its unique adaptive potential, which allows it to colonize the vast territories of northern Eurasia and to successfully thrive in the territories with short and cold summer periods.

Keywords: *Salamandrella keyserlingii*, reproduction, vitellogenesis, oviduct, ovary, fecundity, coast of the Sea of Okhotsk