

УДК 597.95:591.463:591.464.6(571.65)

ВОЗРАСТНЫЕ И СЕЗОННЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ САМЦОВ 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.

Разграничены возрастная и сезонная динамика морфологии семенников и семяпроводов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) в популяциях побережья Охотского моря у г. Магадана для корректного описания половых циклов. На основании внешнего вида половой системы обосновано выделение трех возрастных групп: молодые (*juvenis*), созревающие (*subadultus*) и взрослые (*adultus*). Молодые самцы и самки (сеголетки и часть мелких животных генерации предыдущего года с длиной тела 20–30 мм), не различающиеся по морфологии гонад и половых путей, объединены в подгруппу *juvenis*-1. Самцы подгруппы *juvenis*-2 имеют белые семенники и прямые, узкие семяпроводы. Судя по размерам ($L. = 30.7\text{--}55.5$ мм) эту подгруппу также могут формировать особи более чем одной генерации. Половая система самцов группы *subadultus* (достигших полового созревания) имеет промежуточный между ювенильными и взрослыми вид. Их доля составляет до четверти популяции в первой половине лета и уменьшается к осени по мере созревания животных, которое, видимо, завершается у одних особей раньше, чем у взрослых, у других — позже, чем у взрослых. Группу формируют самцы, которые в среднем мельче ($L. = 40.0\text{--}56.6$ мм) самцов, относимых в категорию *adultus*. Отсутствие в литературе упоминаний об особях *S. keyserlingii* в умеренной климатической зоне с подобным морфо-физиологическим состоянием может быть результатом недостаточной изученности. Морфология гонад и половых путей половозрелых (*adultus*) самцов ($L. = 39.6\text{--}60.9$ мм) значительно меняется на протяжении сезона активности, но их семенники всегда в той или иной степени желтые, а семяпроводы — извиты. Указанные признаки четко отличают эту группу самцов от животных двух предыдущих групп. Отнесение самцов близкого размера к определенной возрастной группе без анализа состояния гонад и семяпроводов во многих случаях чревато ошибкой.

Ключевые слова: *Salamandrella keyserlingii*, самцы, *juvenis*, *subadultus*, *adultus*, семенники, семяпроводы, сезонные изменения, тундры, северо-восток Азии

DOI: 10.7868/S004451341507003X

Адаптивные стратегии сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870), ответственные за его самое широкое среди амфибий распространение, остаются все еще мало понятными (Берман, 2002). Представляется весьма вероятным, что в основе выдающихся адаптивных возможностей могут лежать, в числе прочих, особенности половых циклов и скорости достижения половозрелости, отраженные в возрастной структуре популяции. Однако возрастная и сезонная динамика состояния половой системы сибирского углозуба изучена не удовлетворительно, что может приводить к смешению этих компонент. К настоящему времени подробно описаны

сезонная динамика морфологии семенников и семяпроводов взрослых самцов в северном Охотоморье (Bulakhova, Bergman, 2013), схематично — в томской популяции (Ярцев, Куранова, 2010; Ярцев, 2014), а также — гонады личинок (Олжабекова, 1994).

Особей в популяции обычно объединяют в возрастные группы по степени выраженности вторичных половых признаков и размерам. Углозубов, пол которых можно определить по внешним признакам, считают взрослыми (*adultus*); неидентифицируемых по полу с длиной тела меньше, чем у взрослых, относят в группу ювенильных (например, Hasumi et al., 2009; Hasumi, 2010).

Между тем, предварительными исследованиями установлено, что в популяциях сибирского углозуба именно по окраске и размерам гонад и половых путей различаются несколько групп особей (Булахова, Берман, 2013; Берман, Булахова, 2015). В их числе, группа вступивших в половое созревание животных (*subadultus*), имеющая, как будет показано ниже, важнейшее методологическое значение при изучении полового цикла углозубов.

Настоящая работа ставит своей целью выявление возрастных и сезонных морфологических изменений половой системы (семенников и семяпроводов) и сезонной динамики некоторых вторичных половых признаков сибирского углозуба. Полученные данные должны способствовать разграничению сезонной и возрастной компоненты морфологических изменений, подразделению самцов в популяции на возрастные группы и служить описанию половых циклов сибирских углозубов, мнение о которых весьма противоречиво (Савельев и др., 1993; Булахова, Берман, 2012; Ярцев и др., 2013; Bulakhova, Bergman, 2013; Ярцев, 2014).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район проведения исследования, методы и сроки отлова, а также обработки животных описаны в предыдущей работе (Берман, Булахова, 2015). Немногие дополнения к методике состоят в следующем. Животных умерщвляли шоковым замораживанием (в морозильной камере), исследовали сразу после размораживания или фиксировали в 10% растворе формалина и обрабатывали через некоторое время. Погодные условия теплых периодов 2011 и 2012 гг. не выходили за рамки средних многолетних значений (Справочник..., 1966), что дало возможность совместить материалы за два года.

Длина тела от кончика морды до переднего края клоаки (*L.*), общая длина (тела с хвостом — *L.t.*), длина клоаки (*L.cl.*) измерены штангенциркулем у 355 самцов и 279 самок; длина семенников (*L.tes.*), диаметры семенников (*D.tes.*) и семяпроводов в самой широкой их части (*D.d.s.*) — у 355 самцов, длина семяпроводов — у 25 взрослых и 20 ювенильных самцов. Рассчитаны индексы относительных длины и ширины гонад и диаметра семяпроводов (*L.tes./L.*, *D.tes./L.* и *D.d.s./L.*, соответственно). Вес 132 углозубов определен дважды: при поимке и после размораживания. Кроме животных, отловленных специально для данного исследования, использованы коллекционные материалы лаборатории биоценологии ИБПС ДВО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие брачного наряда

Динамика формирования наряда. Первые вышедшие с зимовки и отловленные на суше самцы имеют несколько увеличенные клоаки, сероватое брюхо и горло и заметный рисунок на спине в виде двух широких золотистых полос вдоль позвоночника. Эти полосы — в разной степени выраженный элемент окраски взрослых углозубов во внебрачное время, а также молодых животных. Идущие через 3–5 дней в воду самцы отличаются уже увеличенными жаберными мешками, которые, как и вся нижняя поверхность тела, приобретает отчетливый зеленоватый оттенок; спина к этому времени темнеет, и золотистый рисунок становится почти не виден.

Через 7–9 дней от начала сезона спина подавляющего большинства самцов, направившихся в воду, еще более темная (почти черная), чем у отловленных в предыдущие дни. Ни один из пойманных на суше углозубов не имел развитой оторочки хвоста. В образующихся вскоре нерестовых скоплениях (на “токах”) самцы были уже в полном брачном наряде: с широкой хвостовой оторочкой, обширным жаберным мешком и выпуклой клоакой (диаметр клоакального выступа может достигать 7 мм). Спина, голова и хвост подавляющего большинства животных — интенсивно черные, рисунок не видим. За счет развития оторочки хвоста самцов в нерестовых водоемах не только становится более широким, но и несколько удлиняется, что, видимо, приводит к увеличению общей длины (*L.t.*) животного (табл. 1).

Для определения скорости формирования брачного наряда группа из 40 самцов с несколькими самками сразу после отлова на суше была помещена в аквариум с температурой воды 5–8°C. Уже через сутки у самцов стала заметной оторочка на хвосте, а полное развитие брачного наряда завершилось через 4 суток.

В воде в нерестовое время тело животных заметно обводняется, становится желеобразным, тогда как по завершению брачного периода оно упругое, “мускулистое”. Взвешивание самцов ($n = 27$), отловленных на входе в водоем (4.1 ± 0.1 г, 3.2–5.5) и через 2 суток пребывания в воде, показало увеличение массы почти на 15% — до 4.7 ± 0.1 г (3.7–5.8).

В конце июня, по завершению сезона размножения, большинство взрослых самцов все еще сохраняют некоторые элементы брачного наряда: темную окраску дорсальной поверхности тела и, хотя и уменьшенную, но все еще заметную оторочку на хвосте. Эти признаки полностью исчезают лишь в июле. К концу лета взрослые самцы вновь начинают темнеть, а выпуклость клоаки у них увеличивается (табл. 1).

Таблица 1. Сезонные изменения длины клоаки (*L.cl.*) и зависимость ее от длины тела (*L.*) сибирского углозуба ($X \pm m_x$, lim, мм) (янские озера и водоемы в пойме р. Ойра)

Параметр	После зимовки	Нерестовый водоем	Конец июня	Конец июля	Конец августа
Самцы					
<i>n</i>	29	20	35	44	30
<i>L.</i>	50.6 ± 0.7 42.7–59.4	52.4 ± 0.6 48.0–57.0	52.3 ± 0.6 43.4–58.9	51.1 ± 0.7 39.6–59.9	50.1 ± 0.7 44.1–57.5
<i>L.t.</i>	93.2 ± 1.6 74.2–112.1	103.6 ± 1.4 89.9–113.8	94.9 ± 1.5 70.0–110.0	94.0 ± 1.8 67.1–117.6	94.5 ± 1.8 77.4–114.2
<i>L.cl.</i>	4.8 ± 0.1 3.2–6.7	5.4 ± 0.1 4.2–6.6	4.8 ± 0.1 2.7–6.0	4.3 ± 0.1 2.3–5.9	4.7 ± 0.1 3.2–6.1
<i>r_s, p</i>	0.53 p < 0.05	0.41 <i>p</i> > 0.05	0.61 p < 0.05	0.63 p < 0.05	0.71 p < 0.05
Самки					
<i>n</i>	34	35*	23	37	96
<i>L.</i>	54.1 ± 1.1 48.8–66.2	52.3 ± 0.5 44.2–62.5	53.2 ± 0.7 47.4–58.9	52.4 ± 0.6 46.0–62.5	54.5 ± 0.3 47.2–60.5
<i>L.t.</i>	93.6 ± 1.8 84.8–118.1	91.4 ± 1.2 74.0–113.4	93.1 ± 1.6 80.8–108.5	91.1 ± 1.2 75.8–106.2	94.0 ± 0.6 80.5–112.0
<i>L.cl.</i>	4.3 ± 0.1 3.0–5.1	4.1 ± 0.1 2.7–5.4	4.6 ± 0.2 2.7–6.1	4.1 ± 0.1 2.5–5.8	4.2 ± 0.1 3.0–6.0
<i>r_s, p</i>	0.26 <i>p</i> > 0.05	0.23 <i>p</i> > 0.05	0.32 <i>p</i> > 0.05	0.46 p < 0.05	–0.03 <i>p</i> > 0.05

* Май, отнерестившиеся самки.

Жирным шрифтом выделена значимая зависимость.

Внешний вид самок почти не меняется на протяжении всего периода активности. Единственный элемент брачного наряда, подверженный у них явной сезонной изменчивости, – степень выпуклости клоаки. Как и у самцов, тело самок в водоеме “обводняется”, а масса увеличивается: через 2 суток пребывания в воде на 12% – с 5.0 ± 0.1 г ($n = 31$, 3.2–6.8) до 5.6 ± 0.2 г (3.5–7.7).

Размеры клоаки (длина и, особенно, степень выпуклости, которую трудно измерить) также меняются в течение сезона активности. Максимальна она у нерестящихся самцов, минимальна – в конце июля. Во все фенологические сроки, за исключением времени нереста, длина клоаки коррелирует с длиной тела (табл. 1). У самок связь размера клоаки с длиной тела выявлена лишь в конце июля. Максимальных размеров клоаки достигают перед нерестом во время овуляции (по наблюдениям в акватеррариуме), а на суше – в конце июня, после чего уменьшаются к концу июля и несколько увеличиваются к осени (табл. 1).

Сезонные изменения морфологии половой системы взрослых самцов

Половая система самцов углозуба состоит из пары расположенных в середине полости тела се-

менников с жировыми телами и системы семявыносящих путей: лежащего на медиальной поверхности каждой гонады продольного выводного протока, отходящей от него сети контактирующих с передней частью почки семявыносящих канальцев, соединяющих семенник с длинным, заканчивающимся на стенке клоаки семяпроводом (Вольфовым каналом). Морфология гонад (цвет, размеры и тургор) и семяпроводов (диаметр и степень извитости) взрослых самцов углозуба значительно меняются на протяжении сезона активности (рис. 1, 2).

Весной на суше у животных, идущих на нерест ($L. = 42.7–59.4$ мм, $n = 15$), семенники объемные и сильно васкуляризованные, под их ярко-желтой гладкой поверхностью видна равномерная сеть четких мелких белых ячеек. Относительная длина гонад максимальна за весь сезон активности (рис. 1). Семяпроводы узкие, упругие и в разной степени извитые – от нескольких изгибов до многочисленных петель (рис. 2а). Благодаря извитости семяпроводы, длина которых у взрослых самцов в это время несколько превышает длину тела, компактно уложены в нижней половине полости тела.

В нерестовых водоемах у особей, недавно пришедших в воду (со слабо развитым брачным нарядом), семенники теряют упругость, приобретают

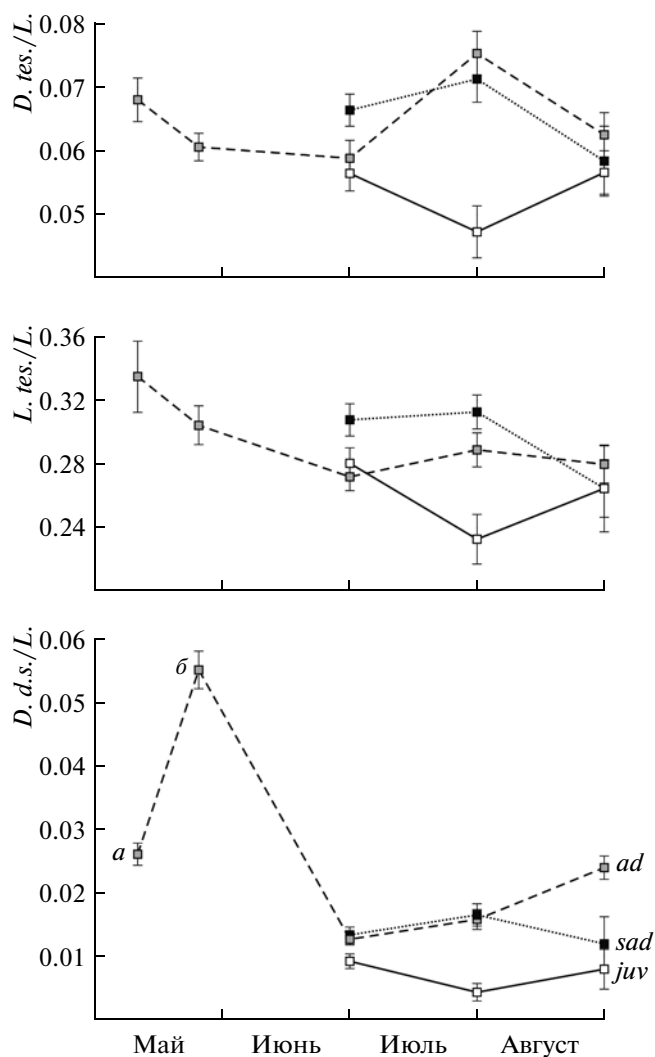


Рис. 1. Сезонные изменения индексов диаметра семяпроводов в самой широкой части ($D.d.s./L.$), длины ($L.tes./L.$) и диаметра семенников ($D.tes./L.$) на протяжении сезона активности в различных возрастных группах сибирского углозуба (*ad* – половозрелые, *sad* – созревающие, *juv* – ювенильные); *a* – на суше перед входом в водоем, *б* – в воде в нерестовых скоплениях.

оранжевый оттенок и заметно опадают, а семяпроводы увеличиваются, становятся молочно-белыми и непрозрачными. Через несколько дней после начала массового перемещения углозубов в воду образуются тока. Семяпроводы отловленных здесь самцов ($L. = 44.8–54.8$ мм, $n = 14$) гипертрофированы ($D.d.s. = 3.0 \pm 0.1, 2.4–3.9$ мм), а семенники уменьшены (рис. 1, 2б). После начала размножения (появления в водоемах кладок икры) гонады самцов опадают еще сильнее, на их поверхности хорошо видна сеть темных ячеек, которые под действием фиксатора (формалина) несколько западают и образуют регулярные мелкие углубления. Диаметр семяпроводов существенно уменьшен и лишь у некоторых особей достигает

2 мм; стенки семявыносящих путей полупрозрачны, сквозь них видно гелеобразное белесое содержимое.

В конце июня половая система большей части взрослых самцов ($L. = 45.1–58.9$ мм, $n = 25$) сохраняет признаки недавнего размножения. К этому времени желтовато-бурые гонады опадают, семяпроводы становятся дряблыми и их диаметр – наименьшим за весь сезон активности (рис. 1, 2в). Степень извитости половых путей в это время сезона мала, однако у взрослых особей они никогда не бывают прямыми или слабо извитыми, как до наступления половозрелости. У некоторой части углозубов ($L. = 45.9–58.3$ мм, $n = 17$) при сходном с предыдущей группой самцов состоянии семяпроводов семенники уже объемные и бледно-желтого цвета.

В конце июля гонады большинства взрослых самцов ($L. = 50.6–59.9$ мм, 30 из 45 просмотренных) бледно-желтые и сильно увеличены, особенно в диаметре: они максимально широкие за все время наблюдения (рис. 1, 2г). После фиксации в формалине на гладкой поверхности семенников заметны мелкие регулярные выпуклости. Семенники некоторых животных ($L. = 39.6–54.1$ мм, $n = 12$) в это время уже интенсивно желтые, гладкие и менее широкие, чем у большинства остальных. Извитые семяпроводы всех отловленных самцов по-прежнему довольно узки, но уже упруги и эластичны.

В конце августа гонады всех взрослых самцов ($L. = 44.1–57.5$ мм, $n = 29$) ярко-желтые, как у животных, идущих весной к нерестовому водоему, а их поверхность (подобно июльским) покрыта мелкими выпуклостями. Размеры семенников несколько уменьшаются по сравнению с размерами в июле, а диаметр сильно извитых семяпроводов, наоборот, увеличивается более чем в 1.5 раза (рис. 1, 2д).

В конце сентября состояние половой системы единственного отловленного взрослого самца ($L. = 52.5$ мм) идентично таковой августовских особей (рис. 2е).

Среди исследованных нами в окрестностях Магадана за все годы взрослых самцов 3.5% ($n = 23$) были с патологией семенников: срастание краниальных концов (56.5% случаев), полное (34.8%) или частичное разделение по длине на две части (4.4%), почти полное отсутствие одного из семенников (4.4%). Любопытно, что у самцов углозуба Шренка (*S. schrenckii*) из окрестностей Хабаровска были сходными как доля взрослых самцов с патологиями гонад (3.6%), так и типы патологий и наиболее частые из них (Булахова, Берман, 2012).

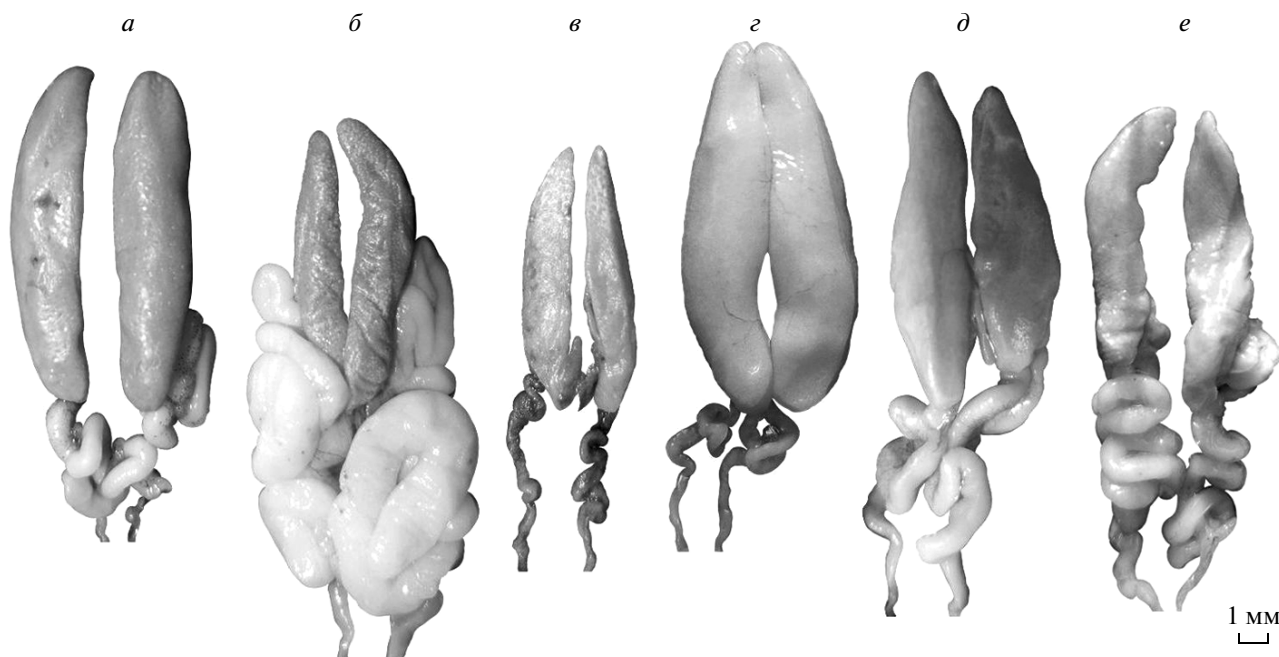


Рис. 2. Основные сезонные этапы состояния половой системы самцов сибирского углозуба, отловленных: *a* – на входе в водоем (середина второй декады мая); *b* – в воде в разгар нереста (конец второй декады мая); *c* – в конце июня, *z* – в конце июля; *d* – в конце августа; *e* – в конце сентября (по: Bulakhova, Bergman, 2013, с изменениями).

Возрастная изменчивость морфологии половой системы самцов

По мере взросления животных морфология их гонад (относительные размеры и цвет) и половых путей (диаметр и степень извитости) меняются.

Метаморфозировавшие особи ($L. = 20.0\text{--}27.0$ мм) в исследованной популяции начинают выходить из водоема незадолго до окончания сезона активности углозубов – с конца августа. Пол у них определить сложно, так как гонады и половые пути самок и самцов выглядят сходно. У отдельных мелких особей подобное состояние половой системы сохраняется и после первой зимовки. Выше перечисленные животные выделены нами в подгруппу juvenis-1, они встречаются в популяции с конца августа вплоть до конца июля следующего года (Берман, Булахова, 2015).

Среди части других, столь же мелких, углозубов (с длиной тела до 30 мм) уже весной и летом самцы отличаются от самок ланцетовидной формой гонад, на белесой поверхности которых межлобулярные участки образуют четкую сетку. Длина и диаметр семенников составляют около 20 и 2.5% от длины тела; их прямые семяпроводы едва достигают 51–55% длины тела, а ширина не превышает 0.15 мм. Более крупные ювенильные самцы ($L. = 30.7\text{--}55.5$ мм) на протяжении всего сезона активности имеют четко различимые белые семенники, на поверхности которых уже видны торцы семенных лобул, и узкие (зачастую нитевидные), прямые на всем протяжении семяпроводы (рис. 3а). Относительная длина половых пу-

тей не меняется, а максимальный диаметр увеличивается до 0.3–0.5 мм. Неполовозрелые самцы, хорошо отличимые от самок, образуют подгруппу juvenis-2.

В летних выборках встречаются самцы, достигшие времени полового созревания. По длине тела ($L. = 40.0\text{--}56.6$ мм) и внешнему виду половой системы они занимают промежуточное положение между неполовозрелыми и взрослыми. Их гонады на разных этапах сперматогенеза от белесого до желтого цвета и, как у взрослых самцов, сильно увеличены; семяпроводы, как у ювенильных особей, прямые или почти прямые и узкие, нередко нитевидные. Они выделены в группу созревающих животных, и для их обозначения предлагается использовать широко употребляемый для разных групп животных термин – “subadultus”, адекватно отражающий статус половой системы (Булахова, Берман, 2013; Берман, Булахова, 2015).

Среди самцов–subadultus, отловленных на протяжении июня, встречены особи с крупными белыми, чуть желтоватыми и желтыми семенниками (табл. 2). Все они были с прямыми или почти не извитыми семяпроводами, каких никогда не бывает у взрослых самцов (рис. 2, 3б). Они не имели даже остатков брачного наряда, т.е. не участвовали в размножении прошедшей весной. Средние размеры их семенников превышали таковые и ювенильных, и размножавшихся особей, а диаметр почти прямых семяпроводов сопоставим с диаметром половых путей взрослых, отлов-

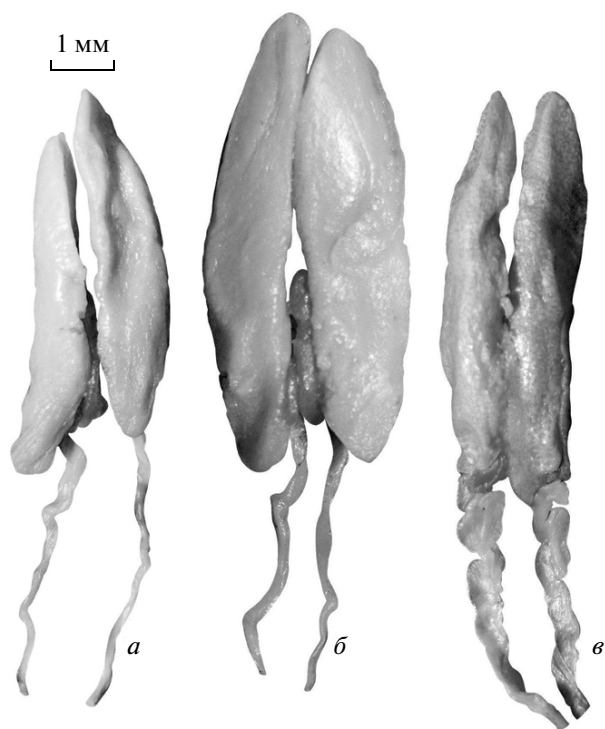


Рис. 3. Семенники и семяпроводы трех самцов сибирского углозуба разного возраста с близкой длиной тела (44–45 мм) в конце июня: *a* – juvenis-2 (небольшие белые гонады, узкие неизвитые семяпроводы), *б* – subadultus в начале созревания (объемные бледно-желтые гонады, почти прямые семяпроводы), *в* – adultus (опавшие буроватые семенники, извитые семяпроводы).

ленных в это время, или несколько превышает таковой (рис. 1).

В конце июля гонады самцов-subadultus были от белесого до бледно-желтого цвета. Их длина сопоставима с длиной гонад в июне, а диаметр, как и ширина семяпроводов, еще более увеличи-

ваются (рис. 1, табл. 2). Самцов этой группы со слабо извитыми семяпроводами, но желтыми семенниками (как в июне), в конце июля выделить в популяции не удалось. Видимо, созревание их в это время уже завершилось или близилось к концу, и по морфологии половой системы они уже неотличимы от взрослых.

В августе немногочисленные встреченные созревающие самцы имеют слегка желтоватые семенники. Индексы их гонад и семяпроводов существенно ниже, чем в предыдущие месяцы (рис. 1, табл. 2). В конце сентября отловлен лишь один самец этой группы ($L. = 47.2$ мм). Он имел небольшие ($L.tes./L. = 0.27$; $D.tes./L. = 0.05$), слегка желтоватые семенники и нитевидные, но уже несколько извитые семяпроводы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вторичные половые признаки

Брачный наряд, развитие которого продолжается от выхода с зимовки до начала токования, отражает степень подготовки амфибий к размножению. Обыкновенному тритону в европейской части России после выхода с зимовки требуется 7–10 дней для смены облика на брачный (личное сообщение С.Н. Литвинчука). Как быстро формируется брачный наряд углозубов при подготовке к нересту, до настоящего времени известно не было.

Весной первые идущие с зимовки в воду самцы лишены признаков брачного наряда. Пойманные на суше всего несколькими днями позже уже несут отдельные его черты, свидетельствующие о том, что после пробуждения эти животные не сразу направились на нерест, а некоторое время находились, вероятно, в активном состоянии в местах зимовки. На первых токах самцы появляются уже в полном брачном наряде, что также – несомненное указание на существование интервала времени между входом в воду и началом токова-

Таблица 2. Динамика индексов семенников и семяпроводов самцов-subadultus

Месяц	Цвет семенников	<i>n</i>	<i>L.</i> , мм (lim)	<i>L.tes./L.</i>	<i>D.tes./L.</i>	<i>D.d.s./L.</i>
Июнь	Белые	19	46.9 ± 0.6 (40.0–51.5)	0.31 ± 0.01	0.068 ± 0.003	0.014 ± 0.001
	Желтоватые	34	46.6 ± 0.5 (41.5–51.5)	0.31 ± 0.01	0.066 ± 0.003	0.013 ± 0.001
	Желтые	15	47.7 ± 1.0 (43.4–54.7)	0.28 ± 0.01	0.070 ± 0.004	0.017 ± 0.002
Июль	Белые	16	47.1 ± 0.5 (43.7–51.0)	0.31 ± 0.01	0.068 ± 0.003	0.014 ± 0.002
	Желтоватые	17	48.3 ± 0.7 (45.2–56.6)	0.32 ± 0.01	0.074 ± 0.002	0.019 ± 0.001
Август	Желтоватые	4	48.8 ± 1.5 (45.0–51.5)	0.27 ± 0.01	0.056 ± 0.004	0.011 ± 0.004

ния. Однако самцы, отловленные здесь же через 7–10 дней после начала массового перемещения животных в нерестовые водоемы, все-таки различаются еще по степени выраженности брачных признаков, что, вероятно, говорит о разных сроках прихода их в воду. В целом, наблюдения в природе и результаты лабораторного эксперимента с животными, только что вышедшими с зимовки, позволяют оценить общую продолжительность формирования брачного наряда сибирского углозуба примерно в 4 суток. Этот срок совпадает с периодом от начала массового входа самцов в воду до образования нерестовых скоплений.

Динамика размеров клоаки заслуживает специального обсуждения, так как набухание в брачном состоянии приводит к ее удлинению у самцов на 26% по сравнению с минимальными размерами в сезоне. Это обстоятельство, в свою очередь, сказывается на длине тела, измеренной от кончика морды до заднего края клоаки: самцы из нерестовых водоемов значимо длиннее, чем пойманные в мае перед входом в нерестовый водоем и в конце августа (U -тест, $p = 0.02$). Между тем, именно этот вариант измерения длины тела (от кончика морды до заднего угла клоаки: SPVL – from the tip of the snout to the posterior angle of the vent) принят при работе с хвостатыми амфибиями (например, Nasumi et al., 2009; Nasumi, 2010). Очевидно, что определение длины тела до переднего края клоаки (L), предложенное российскими руководителями по зоологии (Банников и др., 1977; Таращук, 1989), избавляет от погрешности, вносимой изменчивостью размеров клоаки. Однако поскольку существуют два стандарта измерений, видимо, целесообразно делать промеры дважды: до переднего и до заднего краев клоаки.

Увеличение веса самцов сибирского углозуба после входа в водоем, а также развитие вторичных признаков, происходящие весной, характерно и для представителей рода *Hynobius* (Sato, 1934, цит. по: Nasumi, Iwasawa, 1990; Aoto, 1950). Например, масса, ширина головы и высота хвоста самцов *H. nigrescens* в развитом брачном наряде выше, чем у отловленных на суше или недавно пришедших в воду (Nasumi, Iwasawa, 1990). Авторы объясняют это абсорбцией воды; подобный процесс происходит и у сибирского углозуба.

Возрастные изменения

Выделение групп углозубов, различающихся по морфологии половой системы, еще раз подтвердило, что определение возрастной структуры популяции на основании длины тела особей не правомочно. Перекрывание размерных диапазонов в группах велико: до четверти длины тела даже между старшими ювенильными и взрослыми особями. В японской популяции сибирского углозуба установлена положительная зависимость между длиной тела особей и их возрастом (Na-

sumi, 2010). В магаданских популяциях животные сходного размера по морфологии половой системы нередко попадают в различные возрастные группы (рис. 3).

У мелких ювенильных особей (juvenis-1) гонады небольшие относительно размеров тела, а половые пути полупрозрачные, очень тонкие и прямые на всем протяжении. Размеры гонад и диаметр половых путей самцов juvenis-2 больше, однако семенники остаются белыми, а семяпроводы прямыми или почти прямыми и узкими. По этим признакам даже крупные juvenis-2 надежно отличаются от животных более старших возрастов.

С началом полового созревания морфология половой системы особей меняется. Гонады резко увеличиваются в размере (рис. 1, 3), их белый цвет замещается на желтоватый, усиливающийся по мере созревания самцов. Короткие (51–55% длины тела) семяпроводы, характерные для ювенильных самцов, удлиняются почти в два раза, за счет чего формируются петли (сначала – в средней части половых путей). Степень извитости и диаметр семяпроводов у самцов-subadultus заметно увеличиваются по завершению созревания и в последующем никогда не возвращаются к характерному для ювенильных животных виду. У взрослых самцов семенники в той или иной степени желтые и крупные, а семяпроводы – извитые (рис. 2), что на протяжении всего сезона активности отличает взрослых животных от subadultus.

Исследователи иногда выделяют в популяциях углозубов когорту subadultus, ставя целью отделить их от групп juvenis и adultus (например, Куранова и др., 2011). Однако в литературе отсутствуют упоминания об особом морфо-физиологическом состоянии половой системы углозубов-subadultus (или обозначенных другим термином с подобным смыслом). Это может быть результатом неполноты исследований в других частях ареала. Но не исключено, что эта обширная группа, четко отличимая от особей других возрастов – свидетельство специфики структуры популяций в холодных регионах с коротким летом.

На отдельных этапах сезона доля самцов-subadultus, подчеркнем – выделяемых по состоянию половой системы, может составлять около четверти отлавливаемых животных. Уменьшение ее от первой половины лета к концу августа (Берман, Булахова, 2015) связано с постепенным созреванием большинства из них и пополнением репродуктивного ядра популяции. После созревания они почти не отличаются от взрослых по морфологии половой системы. Лишь чуть более бледный цвет семенников и несколько меньшая степень извитости семяпроводов выделяет во второй половине сезона недавно созревших особей среди взрослых.

Сезонные изменения

Для сибирского углозуба, как и для более южных видов семейства (Hasumi et al., 1990; Iwasawa et al., 1992; Булахова, Берман, 2012), перед началом нереста свойственно резкое расширение семяпроводов, не наблюдающееся в другое время. В литературе увеличение диаметра половых путей сибирского углозубов в нерестовых водоемах ранее не упоминалось. В монографии (Олжабекова, 1994, стр. 276) они характеризуются как: "...тонкие трубочки, тянущиеся вдоль дорсальной стенки семенника, образуя небольшие складки и изгибы. Каудальнее гонады и до уровня мочевого пузыря они сильно извиваются, имеют большое количество петель". Гипертрофия семяпроводов сибирского углозуба, вероятно, связана с их секреторной активностью и довольно скоротечна: уже во второй половине нерестового периода половые пути большинства самцов опадают, а после окончания нереста имеют минимальный диаметр. На протяжении всего сезона активности семяпроводы взрослых особей в той или иной степени извиты.

Семенники половозрелых самцов на протяжении всего времени активности окрашены в желтые тона: интенсивно-желтые весной на входе в нерестовый водоем и осенью перед уходом на зимовку, с оранжевым оттенком в нерестовом водоеме, желтовато-бурые в конце июня и бледно-желтые в конце июля. Размеры семенников минимальны после окончания нереста; длина максимальна весной после выхода самцов с зимовки, диаметр — во второй половине лета; на некоторых этапах цикла длина гонад может достигать 40% от длины тела, а диаметр — 10%.

Сезонные изменения гонад и половых путей взрослых самцов сибирского углозуба в тундрах Охотоморья коренным образом отличались от описанных в томской популяции (Ярцев, Куранова, 2010), где с апреля по август отмечено увеличение ширины семяпроводов, длины и ширины гонад, а также смена окраски семенников с желтой на белую. Проведенное нами исследование может объяснить это несоответствие лишь включением в западносибирскую выборку не только половозрелых животных. Позже В.В. Ярцевым (2014) приведена иная схема сезонной динамики морфологии половой системы самцов в этой популяции, принципиально согласующаяся с таковой для углозубов северного Охотоморья.

Сезонное изменение морфологии гонад и половых путей и степень выраженности внешних половых признаков сибирского углозуба в общих чертах аналогичны таковым углозубов рода *Hynobius* из Японии (Hasumi, Iwasawa, 1990; Hasumi et al., 1990; Iwasawa et al., 1992). Семяпроводы *H. nigrescens* и *H. retardatus*, также как сибирского углозуба, имеют максимальные размеры во время нереста, семенники — в начале второй половины сезона активности, а в период размножения фор-

мируется специфический брачный наряд. Сразу после нереста для представителей обоих родов характерен период регресса гонад и семяпроводов, различающийся продолжительностью. У *H. nigrescens* он длительный (3–4-месячный) и выражается в резком падении, по сравнению с весенним состоянием, веса семенников (почти в 7 раз) и диаметра семяпроводов (почти в 4 раза) (Hasumi et al., 1990). Период регресса у *H. retardatus* менее протяженный — около 2 месяцев (Iwasawa et al., 1992), но со сходной кратностью изменения размеров органов. Для сибирского углозуба при почти столь же значительном уменьшении размеров гонад и семяпроводов (рис. 1, 2) характерен самый короткий (менее месяца) период регресса. Увеличение семенников начинается примерно через 1.5 месяца после начала сезонной активности.

Названным видам японских углозубов после размножения свойственно более раннее в сезоне начало увеличения размеров семенников по сравнению с семяпроводами. В охотоморской популяции сибирского углозуба в конце июня встречаются самцы как с сильно опавшими, так и уже начавшими увеличиваться в объеме семенниками, но с одинаковым состоянием семяпроводов (дряблые, минимального диаметра). Иными словами, восстановление семяпроводов *S. keyserlingii* после нереста требует большего времени (или начинается позже), чем семенников. Таким образом, изменение морфологии и размеров гонад и половых путей сходно у трех названных видов углозубов (с поправкой на различия в продолжительности сезона активности).

Сходные тенденции сезонного изменения морфологии и относительных размеров гонад и семяпроводов, а также выраженности внешних половых признаков сибирского углозуба и представителей рода *Hynobius*, несомненно, объясняется одними и теми же причинами — соответствием их определенным этапам сперматогенеза. Как известно, японские углозубы размножаются ежегодно, и соответственно, развитие половых клеток всех взрослых самцов завершается до ухода на зимовку. Сходство изменения изученных признаков трех видов позволяет заранее (без проведения гистологических исследований) заключить, что и для самцов сибирского углозуба характерен однолетний половой цикл. Достижение половой системой самцов-subadultus в середине лета состояния, характерного для взрослых самцов лишь в конце сезона активности, предполагает более раннее завершение сперматогенеза у части из них, по сравнению со старшими особями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ изменения морфологии семенников и семяпроводов на разных этапах сезона активности позволил обосновать выделение 3 возрастных групп самцов углозубов: молодые,

созревающие и взрослые. По формальным соотношениям можно также обособить в качестве группы еще и метаморфов – животных, завершивших метаморфоз, у которых, между тем, некоторое время сохраняется “пенек” жабр. Первую группу – молодых особей – целесообразно подразделить на две подгруппы: juvenis-1 и juvenis-2. Подгруппу juvenis-1 формируют сеголетки, присутствующие в популяции с конца августа до ухода на зимовку, и часть мелких животных генерации предыдущего года – “перезимки” (словообразование по аналогии с “сеголетками”), встречающиеся в популяции со времени выхода с зимовки до конца июля. Пол животных этой подгруппы определить сложно: гонады и половые пути самцов и самок выглядят сходно. Особи второй подгруппы (juvenis-2) хорошо различимы по полу: самцы имеют белые семенники и прямые, узкие семяпроводы; для самок характерны более длинные гонады с мелкими белыми ооцитами и несколько расширенный нижний отдел прямых яйцеводов (ovisac). Судя по диапазону длины тела углозубов этой подгруппы, ее могут составлять особи более чем одной генерации (включая и часть “перезимков”).

Следующую группу формируют углозубы, вступившие в стадию полового созревания: “созревающие”, или subadultus. Морфология их половой системы имеет промежуточный между ювенильными и взрослыми вид. Завершение созревания может происходить как раньше в сезоне, так и позже, чем у взрослых самцов. Группу составляют в среднем более мелкие самцы, чем относимые в категорию adultus. Доля созревающих велика (до четверти популяции на отдельных этапах сезона) и уменьшается к его концу по завершению созревания животных и их перехода в группу взрослых. Отсутствие в литературе упоминаний о наличии в популяциях сибирского углозуба особей в подобном морфо-физиологическом состоянии может быть результатом как неполноты исследований в других частях ареала, так и свидетельством специфики структуры популяций углозуба в холодных регионах с коротким летом.

Морфология гонад (цвет, размеры, тургор) и половых путей (диаметр и степень извитости) половозрелых (adultus) самцов значительно меняются на протяжении сезона активности, но их семенники всегда в той или иной степени желтые, а семяпроводы – извитые. Указанные признаки четко отличают эту группу самцов от молодых животных.

Выделение возрастных групп по морфологии половой системы подтвердило, что отнесение животных к той или иной группе на основании лишь длины их тела во многих случаях неправомерно. Морфология гонад и семяпроводов у особей близкого размера нередко свидетельствует о принадлежности их к разным возрастным группам.

Основная схема сезонных изменений морфологии половой системы и степени выраженности

вторичных половых признаков самцов сибирского углозуба близки к таковым видов рода *Hynobius* (Hasumi, Iwasawa, 1990; Hasumi et al., 1990; Iwasawa et al., 1992). Эти изменения у азиатских углозубов, имеющих однолетний половой цикл, отражают динамику основных его этапов. Характерные сочетания признаков внешней морфологии гонад и семяпроводов сибирского углозуба в определенные календарные сроки позволяют предполагать, что и у этого вида они могут маркировать стадии репродуктивного цикла. Для соотнесения этапов трансформации морфологии половой системы и сперматогенеза сибирского углозуба необходимо проведение гистологических исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории биоценологии ИБПС ДВО РАН (Магадан) А.П. Бельгер, Г.В. Кузьминых, Е.Н. Мещеряковой, А.А. Поплоухину за помощь в организации полевых работ.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.
- Берман Д.И., 2002. Идеальный приспособленец, или адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. № 10. С. 59–68.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., 2015. Черты экологии сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) на побережье Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 94. № 6. В печати.
- 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.
- Куранова В.Н., Ярцев В.В., Крюков В.Х., 2011. Некоторые аспекты экологии и морфологии приморского углозуба *Salamandrella tridaactyla* (Hynobiidae, Caudata) на Южном Сихотэ-Алине // Современная герпетология. Т. 11. Вып. 3/4. С. 132–142.
- Олжабекова К.Б., 1994. Развитие гонад // Сибирский углозуб. Зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука. С. 273–276.
- Савельев С.В., Куранова В.Н., Бесова Н.В., 1993. Размножение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* // Зоологический журнал. Т. 72. № 8. С. 59–69.

- Справочник по климату СССР, 1966. Вып. 33. Ч. II. Л.: Гидрометеоздат. 288 с.
- Таращук С.В., 1989. Схема промеров взрослых хвостатых земноводных // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. С. 44–45.
- 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 Томском государственном университете (6–9 октября 2010 г.). Томск: Изд-во ТГУ. С. 54.
- Ярцев В.В., Куранова В.Н., Эксбрая Ж.М., 2013. Сезонные изменения микроструктуры семенников сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии. Материалы Международной научной конференции. 14–18 октября 2013 г. Томск: Издательский Дом Том. гос. ун-та. С. 113.
- Aoto T., 1950. A remarkable swelling of male skin of a salamander (*Hynobius retardatus* Dunn) in the breeding season // Journal of the faculty of Science Hokkaido University. Ser. 6. Zool. V. 10. № 1. P. 45–53.
- Bulakhova N.A., Berman D.I., 2013. Male reproductive cycle of the Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) in coastal tundra of the Sea of Okhotsk // Polar Biol. DOI 10.1007/s00300-013-1418-1
- Hasumi M., 2010. Age, body size, and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) // Evolutionary Biology. V. 37. № 1. P. 38–48.
- Hasumi M., Hongorzul T., Terbish Kh., 2009. Burrow use by *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) // Copeia. № 1. P. 46–49.
- Hasumi M., Iwasawa H., 1990. Seasonal changes in body shape and mass in the salamander, *Hynobius nigrescens* // Journal of Herpetology. V. 24. № 2. P. 113–118.
- 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.
- 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.
- Sato I., 1934. On a new species of *Hynobius* from Japan // Journal of Science of the Hiroshima University. Ser. B (Zool.) № 3. P. 15–24.

AGE AND SEASONAL MORPHOLOGICAL CHANGES OF THE MALE REPRODUCTIVE SYSTEM IN THE SIBERIAN SALAMANDER (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*, CAUDATA, HYNOBIIIDAE) FROM THE SEA OF OKHOTSK COAST

N. A. Bulakhova^{1,2}, D. I. Berman¹

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

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

e-mail: sigma44@mail.ru

The age and seasonal dynamics of the testes and vasa deferentia morphology of the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii* Dybowskii 1870) were distinguished in populations from the coast of the Sea of Okhotsk nearby Magadan for correct description of sexual cycles. Based on the appearance of the genital system, three age groups were distinguished: young (juvenis), maturing (subadultus) and adult (adultus). Young males and females (of the current year and partially small animals of the last year generation with the body length of 20–30 mm), which do not differ by the morphology of gonads and genital tracts, are combined into subgroup juvenis-1. Males of subgroup juvenis-2 have white testes and straight narrow vasa deferentia. As judged by the size ($L = 30.7\text{--}55.5$ mm), this subgroup is also composed by individuals of more than one generation. The genital system of males from group subadultus (reached puberty) has an appearance, which is intermediate between the appearance of juveniles and adults. They constitute a quarter of the population in the first half of the summer. However, by the autumn, their number decreases with sexual maturation, which is completed earlier or later in different individuals as compared to that in adult animals. Males that are smaller ($L = 40.0\text{--}56.6$ mm) than those of the adultus category form this group. The absence of literature data on *S. keyserlingii* individuals with the similar morpho-physiological state in the temperate zone can be a result of incomplete studies. The morphology of gonads and genital tracts in adultus males ($L = 39.6\text{--}60.9$ mm) significantly changes during the activity season. However, testes in mature adults are always yellow of different intensities, and vasa deferentia are twisted. These characteristics clearly distinguish this group of males from those of the two previously mentioned groups. In many cases, the assignment of males with close size to one group or another without analyzing the state of gonads and vasa deferentia can lead to mistakes.

Keywords: *Salamandrella keyserlingii*, male, juvenis, subadultus, adultus, testis, vasa deferentia, tundras, northeastern Asia