

УДК 597.95:591.5(571.65)

ЧЕРТЫ ЭКОЛОГИИ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*, CAUDATA, HYNOBIIIDAE) НА ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ

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

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

²Научно-исследовательский институт биологии и биофизики
Томского государственного университета, Томск 634050, Россия

e-mail: aborigen@ibpn.ru

Поступила в редакцию 11.12.2014 г.

На северо-восточной окраине ареала сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) в окрестностях г. Магадан в популяциях у водоемов двух типов изучено интегральное влияние жестких климатических условий на основные черты экологии (характер сезонной и суточной активности, динамика половозрастной структуры, плодовитость и ее варьирование в разных водоемах и др.). Большинство исследованных характеристик оказалось близко к таковым в других популяциях, в том числе и самых южных. Несмотря на суровые климатические условия и короткий период активности (4–4.5 месяца против 6–6.5 месяцев на юге ареала), численность вида в северном Охотоморье неординарно высока, а спектр заселяемых биотопов – широк. Выявлена обширная группа особей (до четверти отловленных в первой половине лета), достигших возраста полового созревания. Эта группа не выделялась исследователями в популяциях углозубов других регионов, что, вероятно, связано с малым размером выборок и неполнотой их анализа. В целом, состояние популяций позволяет характеризовать изученную краевую часть ареала как находящуюся в одной из областей экологического оптимума. Против сказанного свидетельствуют лишь данные о размерах животных – из-за высокой доли мелких взрослых особей средняя длина тела половозрелых углозубов в окрестностях Магадана ниже, чем во многих других регионах.

Ключевые слова: сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii*, тундры, побережье Охотского моря, плодовитость, структура популяции, сезонная, половозрастная, размерная

DOI: 10.7868/S0044513415060069

Гигантский ареал сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870), протянувшийся от лесостепей до тундр, убедительно свидетельствует о выдающихся адаптивных возможностях этого вида. Напомним, что он многочислен и в самых холодных зимой регионах Палеарктики (верховья Яны, Индигирки, Колымы), и в Заполярье Чукотки с его коротким (не более 3 месяцев) теплым периодом.

Побережье Охотского моря – особая часть ареала углозуба, характеризующаяся едва ли не самыми низкими температурами воздуха в начале периода активности. Близ Магадана, несмотря на его расположение под 60° с.ш. (т.е. почти как Санкт-Петербург), в первой и второй декадах мая средние температуры воздуха составляют всего лишь 1.4–3.0°C из-за влияния холодного Охотского моря с еще плавающим в это время льдом. Даже на Чукотке, севернее на 10° широты, в аналогичное по фенологии время (первая и вторая декады июня), из-за высокого стояния солнца средние температуры воздуха достигают 3.3–5.8°C.

Настоящая работа – продолжение начатого ранее цикла исследований, на первом этапе которого (Алфимов, Берман, 2010) акцент был сделан на подробном изучении температурных условий размножения углозубов в водоемах на вечной мерзлоте. Учитывая небольшую (но и не самую короткую в ареале) продолжительность периода активности углозуба на Охотоморском побережье, в предлагаемой статье основное внимание уделено фенологическому аспекту жизни популяции. В частности, рассмотрены сезонные события, связанные, прежде всего, с размножением, а также изменения структуры популяции по соотношению полов, размеров и возрастных групп; кратко описаны биотопическое распределение и численность углозуба.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проведено в 70–100 км к западу от Магадана в двух пунктах: на левобережье р. Яна вблизи устья (термокарстовые озера “Большое” и “Малое” Янские) и в заболоченной пойме р. Ойра,

менее чем в 500 м выше автодорожного моста (рис. 1).

Животных в первом пункте отлавливали в мае и начале июня 2011 г., во втором пункте — во второй половине июля, конце августа и сентября 2011 и 2012 гг., а также в конце июня 2012 г., с конца мая до первой половины июля и в конце августа 2014 г.

В мае 2011 г. для отлова углозубов у нерестовых водоемов использовали пластиковые стаканы (0.5 л), вкопанные с двух сторон заборчика из полиэтиленовой пленки (что давало возможность определить направление движения углозубов). Длина заборчиков, находившихся на расстоянии 0.5–2 м от воды, составила на оз. “Большом Янском” 87 м, на оз. “Малом Янском” — 68 м. Ловушки (40 шт. на “Большом Янском”, 36 шт. на “Малом”) проверяли дважды в сутки: в 9–10 ч и 21–22 ч. Заборчики перекрывали движение к воде углозубов не более чем на 50% длины периметров “Малого Янского” (30 × 30 м) и не более чем на 25% — “Большого Янского” (80 × 30 м) озерков. Кроме того, углозубов ловили сачком в воде на нерестовых скоплениях (“токах”). В остальные месяцы для отлова животных в пойме р. Ойра использовали вкопанные в землю, в основном по кромке болотных бочагов, стаканы; их проверяли 1 раз в 2–4 дня.

Животных умерщвляли в морозильной камере шоковым замораживанием до -18°C . Длина тела до переднего края клоаки ($L.$) и общая длина (тела с хвостом — $L.t.$) измерены штангенциркулем более чем у 1500 углозубов (использованы также коллекционные материалы лаборатории биоценологии ИБПС ДВО РАН, собранные на этих же водоемах в течение предыдущих лет). Масса определена более чем у 600 живых самцов и самок. Возрастные группы выделены по состоянию половой системы 769 самок и 772 самцов. Плодовитость определена при подсчете икринок в обоих мешках кладки. Для оценки связи переменных и значимости их различий использовали коэффициент корреляции Спирмена (r_s) и U -тест Манна-Уитни.

Сформированы коллекции, переданные в фонды Зоологического музея МГУ (Москва) и Зоологического института РАН (Санкт-Петербург).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биотопическое распределение и численность.

Углозуб на Охотоморском побережье встречается почти всюду, где есть стоячие или слабoproточные водоемы. “Маточные” озера, обеспечивающие ежегодное размножение, разнообразны. Это озера, озера, “копани”, карьеры, каналы, бочаги на болотах и т.п. Они должны отвечать немногим неперемным условиям: располагаться ниже

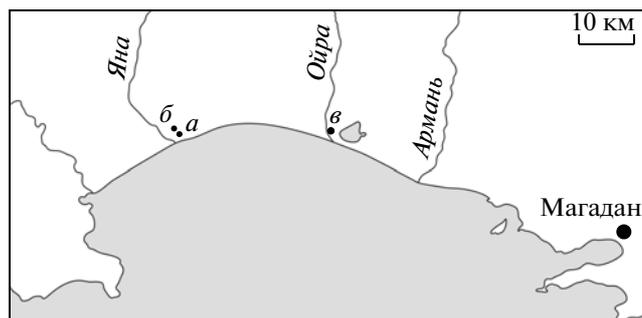


Рис. 1. Расположение исследованных популяций сибирского углозуба (а — “Большое Янское” озеро, б — “Малое Янское”, в — водоемы в пойме р. Ойра).

300–400 м над ур. м. на приморских территориях и ниже 900 м над ур. м. в континентальных районах, не пересыхать, не быть солеными, сильно затененными и населенными какой-либо рыбой. Многие другие обстоятельства, казалось бы, не совместимые с углозубом, допустимы. Так, водоемы могут полностью заливаться в паводки. До весеннего половодья 2011 г. (середина мая), покрывшего почти на неделю всю пойму р. Ойры, большая часть кладок была уже отложена, однако в июне–августе углозубы, а в сентябре их сеголетки в массе попадались в земляные ловушки. Во время половодья в озера заходит рыба (девятиглая колюшка, голянь, молодь сиговых), которая представляет, по-видимому, некоторую опасность только для личинок углозубов. Зимой мелкие водоемы промерзают, рыба погибает. В обширных непромерзающих пойменных озерах, населенных рыбой, можно встретить лишь одиночные (случайные?) кладки углозубов.

Водоемы могут отвечать всем перечисленным требованиям, однако в некоторых из них амфибий нет по пока необъяснимым причинам.

Сезон активности. Выход с зимовки и перемещение в воду детально прослежены на янских озерах. Подвижка передовых особей с суши в воду (судя по попаданию животных в ловушки) проходит на фоне оттаивания первых сантиметров почвы, когда на озерах еще стоит сплошной лед с небольшими разводьями у берега, полностью вновь закрывающимися после ночных заморозков. До 10 мая 2011 г. берега янских водоемов были полностью покрыты снегом, во время установки заборчиков 12 мая мох лишь местами оттаял на 2–3 см, а первые особи были отловлены уже 12–13 мая (рис. 2).

Перемещение животных в воду продолжалось более 20 суток. За это время на входе в “Большое Янское” озеро было отловлено 189 самцов и 351 самка, в “Малое Янское” — 115 самцов и 323 самки.

Первые самцы и самки идут в воду почти одновременно. Выход с зимовки не равномерен во

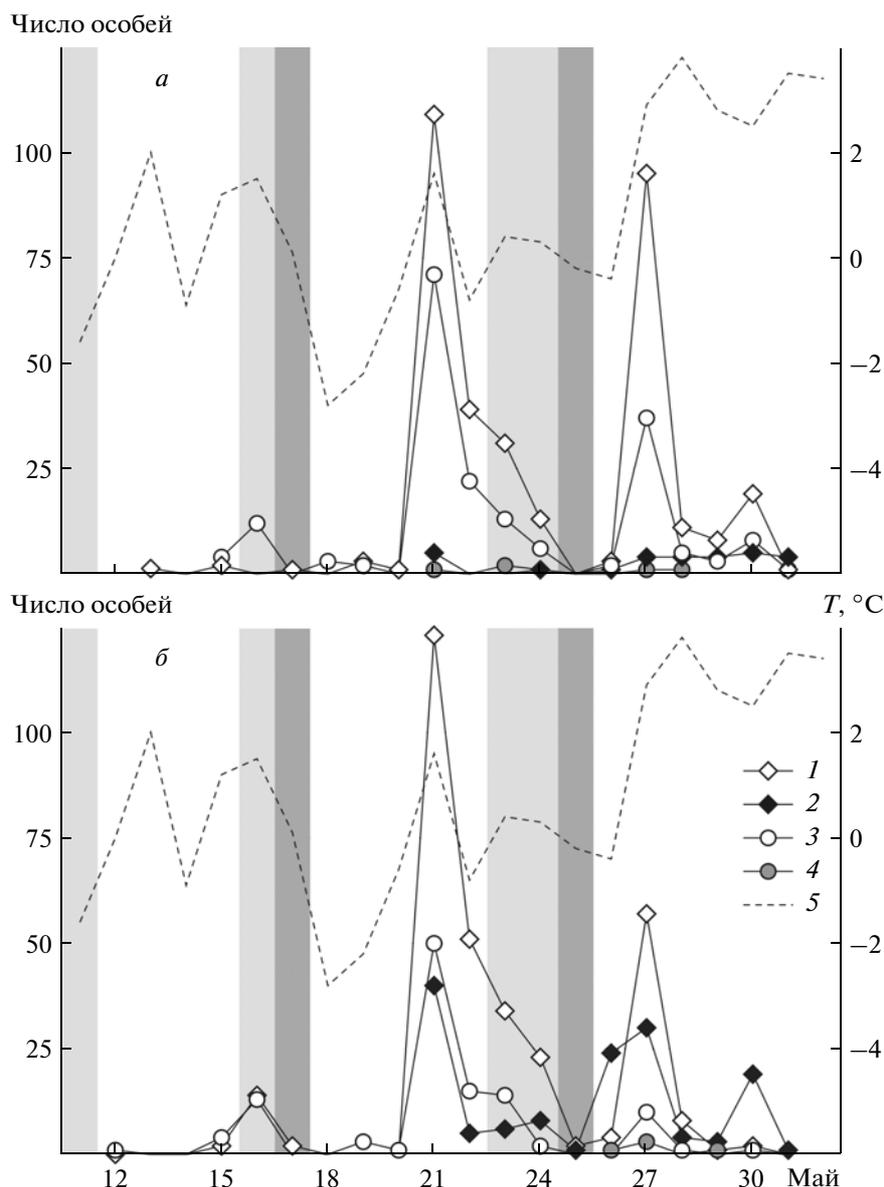


Рис. 2. Динамика отлова углозубов в мае 2011 г. на “Большом Янском” (а) и “Малом Янском” (б) водоемах. Идущие в воду: 1 – самки, 3 – самцы; выходящие из воды: 2 – самки, 4 – самцы. 5 – минимальные ночные температуры. Серые вертикальные полосы – осадки (светлые – дождь, темные – снег).

времени, с несколькими общими для самцов и самок пиками. Только за одну ночь (на 21 мая) в ловушки на “Большом Янском” попало 37% самцов и 31% самок, на “Малом Янском” – 43% самцов и 38% самок от общего числа направлявшихся в воду. Большая часть животных в оба водоема вошли в первые две недели наблюдений, после чего отмечено затухание хода, менее выраженное на “Большом Янском” (30% самцов и 39% самок). В конце трехнедельного срока учетов он практически полностью прекратился. Однако после снятия ловчего заборчика в прорезанной лопатой канавке во мху (в которой укреплялась пленка) были во множестве найдены углозубы, в основном

самки. Среди 54 обнаруженных у “Малого Янского” углозубов 35 оказались уже отнерестившимися и 16 – еще с икрой в яичниках. Здесь же были две неполовозрелые особи и лишь один взрослый самец. Таким образом, самцы заканчивают перемещения в водоем раньше.

Масса углозубов, идущих в разные водоемы в одни и те же даты, не различалась (рис. 3) и составила: самцов на “Большом Янском” 3.5 ± 0.1 (2.1–5.5) г, на “Малом Янском” 3.4 ± 0.1 (2.0–5.3) г, самок, соответственно, 4.6 ± 0.1 (2.7–7.2) г и 4.7 ± 0.1 (2.9–6.5) г. Диапазон массы и самцов, и самок в конкретную дату отлова варьировал более чем вдвое. Отловленные в начале перемеще-

ния с суши в воду (21–22 мая) самцы не отличались по массе ($p = 0.7$) от пойманных в конце перемещения ($n = 24$; 3.4 ± 0.2 г, 1.9–4.9). С самками ситуация иная: к концу нереста в водоем приходят в основном более мелкие особи. Средняя масса еще не размножавшихся самок, отловленных на берегу водоема 1 июня ($n = 16$; 3.5 ± 0.2 , 2.4–4.9 г), была ниже, чем самок, пришедших на нерест 21–22 мая ($p = 0$). Их меньшая длина тела, чем у отловленных ранее (51.7 ± 0.9 мм, 44.9–57.7 и 56.6 ± 0.7 мм, $n = 39$, 46.6–65.2, соответственно; $p = 0$), как и масса, позволяет предположить, что в большинстве это – молодые особи.

Нерест. Первые кладки на “Малом Янском” появились 15 мая, на “Большом” – 18 мая. Для сибирского углозуба, как известно, характерно образование брачных “токов”, свойственных видам хвостатых амфибий с внешним оплодотворением, – скопление от двух до более десятка самцов на околотовных или водных растениях, упавших в воду ветках, промышленном мусоре и пр. Во время откладки икры самцы образуют вокруг самки и кладки “брачный клубок”. Именно в это время происходит оплодотворение икры (Bulakhova, Verman, 2013). Количество кладок на небольшом участке может достигать десятков, чаще же распределение икры по водоему диффузно-агрегированное: скопления находятся среди одиночных кладок. На “Малом Янском” большая доля кладок располагалась по 1–2 на дне на глубине более 50 см, причем кладки были прикреплены к низкорослым водорослям и мхам. Причины, определяющие разный характер расположения кладок, не ясны.

Образование нерестовых скоплений углозубов (“токов”) в обоих водоемах отмечено через четыре–пять дней после начала массового перемещения животных в воду. По наблюдениям в лаборатории, самки, пойманные во время хода на нерест и помещенные в аквариум с температурой воды 5–8°C, откладывают икру через 0.5–15 суток.

Плодовитость самок в янских водоемах составила 120.0 ± 4.2 икринок ($n = 68$, 52–210), различаясь между водоемами ($p = 0.04$): на “Большом” 102.2 ± 6.9 икринок ($n = 14$, 72–159), на “Малом” 123.3 ± 5.4 икринок ($n = 38$, 52–210). Плодовитость в пойме р. Ойра составила 120.6 ± 3.7 икринок ($n = 55$, 68–183) и не отличалась от таковой на “Малом Янском” ($p = 0.96$). Наблюдения за самками, нерестившимися в аквариуме ($n = 16$), выявили, что этот показатель зависел от длины тела особи ($r_s = 0.65$, $p = 0.006$).

Выход из воды начался спустя пять суток после первого “пика” входа животных в воду. Уже в первый его день (21 мая) во внутренние стаканы на “Большом Янском” было поймано 5, на “Малом” – 40 самок (соответственно, 18% из 28 и 28% из 141 самки, вышедших из воды за время наблюдения). За 20 суток водоемы покинуло лишь по

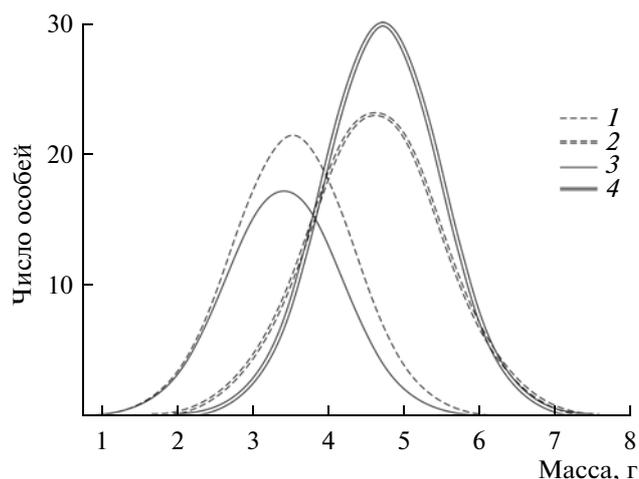


Рис. 3. Распределение массы сибирских углозубов, пришедших на нерест 21–22 мая 2011 г. в “Большое Янское” озеро (1 – самцы, $n = 84$; 2 – самки, $n = 102$) и “Малое Янское” (3 – самцы, $n = 65$; 4 – самки, $n = 115$).

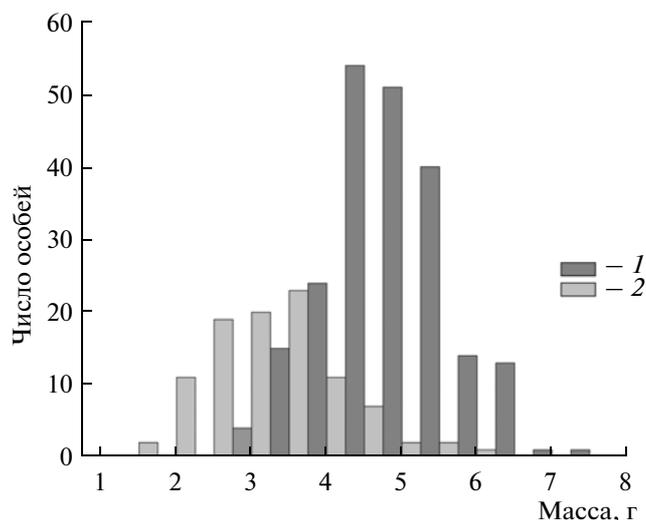


Рис. 4. Распределение по массе идущих на нерест (1, $n = 217$) и отнерестившихся (2, $n = 98$) самок углозуба на “Малом Янском” озере в 2011 г.

5 самцов. Таким образом, самцы остаются в нерестовом водоеме надолго, в то время как самки не задерживаются и вскоре после откладки икры выходят на берег (см. рис. 2).

Масса выходящих из воды самок отличалась от массы идущих в воду (рис. 4) примерно на 1.1 г. Разница, вероятно, соответствует массе отложенной икры.

Суточная активность. Перемещение углозубов в воду и выход их на сушу весной приурочены к сумеркам и ночи, когда было отловлено около 95% животных. Следовательно, весной ночные около нулевые температуры воздуха не служат препятствием для активности углозубов. Она

Таблица 1. Возрастная структура популяции сибирского углозуба (% особей) по данным разовых отловов вне водоемов в пойме р. Ойра

Возрастная группа	Май	Июнь		Июль		Август		
	2014 <i>n</i> = 44	2012 <i>n</i> = 247	2014 <i>n</i> = 210	2011 <i>n</i> = 109	2012 <i>n</i> = 169	2011 <i>n</i> = 133	2012 <i>n</i> = 126	2014 <i>n</i> = 139
adultus самцы/самки	81.4 27.1/54.3	29.2 22.3/6.9	43.6 23.3/20.3	54.1 43.1/11.0	43.8 29.6/14.2	60.9 44.4/16.5	76.2 3.2/73	73.4 47.5/25.9
subadultus самцы/самки	2.3 2.3/0	27.5 22.6/4.9	9.5 6.2/3.3	16.5 15.6/0.9	24.8 20.7/4.1	7.5 4.5/3.0	2.4 0.8/1.6	7.2 3.6/3.6
juvenis-2	14.0	35.7	46.0	21.1	31.4	26.3	21.4	14.4
juvenis-1	2.3	7.6	0.9	8.3	0	0	0	0
сеголетки	0	0	0	0	0	5.3	0	5.0

прекращается лишь при ночных заморозках ниже -2°C , малых ($1-2^{\circ}\text{C}$) дневных температурах, тормозящих оттаивание почвы, и после обильных снегопадов (см. рис. 2).

Уход на зимовку большей части взрослых животных происходит не позднее середины сентября, в конце месяца в ловушки попадают лишь единичные особи. Таким образом, продолжительность сезона активности подавляющей части популяции сибирского углозуба на северном побережье Охотского моря составляет около 4 месяцев, лишь у отдельных особей растягиваясь до 4.5 месяцев.

Структура популяции. Пространственное размещение углозубов различается в двух исследованных пунктах. У “Большого” и “Малого” янских водоемов, расположенных среди относительно сухой лесотундры, вблизи берегов по небольшим участкам заболоченных понижений с полуигрофильной растительностью отлавливаются почти исключительно взрослые животные. В пойме р. Ойра, занятой осоковыми и осоково-моховыми болотами с кучами ольховника (*Duschetkia fruticosa*), с термокарстовыми бочагами (длиной 1–3 м) и озерами (15–30 м в поперечнике) проходит, судя по составу уловов, весь жизненный цикл углозубов. Здесь на протяжении сезона встречаются особи всех возрастных групп. Размножение происходит в основном в озерах, в бочагах встречаются лишь одиночные кладки. В непосредственной близости от нерестовых озер (1–2 м от воды) во время нереста и перед уходом на зимовку здесь также встречаются преимущественно взрослые особи – их было более 95% всех отловленных животных и в мае, и в конце августа. На заболоченных участках вокруг небольших бочагов, напротив, на протяжении всего сезона в уловах преобладают неполовозрелые углозубы. Эта тенденция максимально проявляется к концу августа, когда до 90% неполовозрелых особей отлавливается именно по заболоченным местам.

Возрастная структура. Изучение обширных серий углозубов позволило по сходству морфологии половой системы выделить в популяции поймы р. Ойра группы животных, особи в которых, между тем, могут значительно различаться размерами. У закончивших метаморфоз углозубов ($L. = 20.0-27.0$ мм), выходящих из водоема на сушу в конце августа–сентябре, пол определить сложно даже под биноклем. Гонады самок и самцов выглядят сходно, как очень маленькие белесые нитевидные тельца, густо покрытые мелкими округлыми пятнышками – торцами лобул у самцов и ооцитами у самок, а половые пути – как очень узкие, прямые, полупрозрачные трубочки.

Перезимовавшие один раз мелкие животные (большая часть – особи с длиной тела до 30 мм) в непосредственной близости от водоемов в мае и июне встречаются исключительно редко: их доля в отловах составляет на янских водоемах ($n = 530$) около 0.2%, в пойме р. Ойра ($n = 250$) – 0.8%. Вероятно, это поздно закончившие метаморфоз и вышедшие из воды незадолго до наступления холодов животные, здесь же, у берега, залегшие на зимовку. На заболоченных территориях в пойме р. Ойра они встречаются вплоть до конца июля (табл. 1). Выше перечисленные группы животных объединены нами в подгруппу juvenis-1 (в основном – из-за невозможности определить пол, в меньшей мере – по длине тела до 30 мм).

Подгруппу juvenis-2 образуют в среднем более крупные самцы и самки ($L. = 23.7-55.8$ мм) с белыми, короткими и узкими семенниками и почти прямыми тонкими семяпроводами или с компактными яичниками и мелкими (до 0.2 мм) светлыми ооцитами (табл. 2). Они составляют существенную часть популяции в пойме р. Ойра (см. табл. 1) на протяжении всего сезона активности, однако исключительно редко отлавливаются весной вблизи янских водоемов. В последней декаде мая и начале июня 2011 г. среди 534 отловленных

Таблица 2. Размеры* (*L.* и *L.l.*, мм) сибирского углозуба в младших возрастных группах по данным многолетних отловов

Группа	Пол	Июнь	Июль	Август
subadultus	Самцы	<i>n</i> = 68	<i>n</i> = 73	<i>n</i> = 9
		46.9 ± 0.4 (40.0–54.7) 77.6 ± 1.7 (49.0–103.0)	47.2 ± 0.4 (40.5–56.6) 86.4 ± 0.8 (65.5–102.7)	48.0 ± 1.4 (42.2–56.4) 88.5 ± 3.2 (77.0–108.4)
	Самки	<i>n</i> = 18	<i>n</i> = 10	<i>n</i> = 6
		47.4 ± 0.7 (42.4–55.8) 70.6 ± 4.0 (44.8–98.4)	47.7 ± 1.2 (41.8–52.9) 82.3 ± 2.5 (69.5–95.0)	48.3 ± 1.5 (42.8–53.2) 86.1 ± 1.7 (80.7–92.5)
juvenis-2	Самцы	<i>n</i> = 43	<i>n</i> = 29	<i>n</i> = 30
		41.6 ± 0.8 (31.7–52.1) 73.1 ± 1.5 (54.8–94.2)	41.8 ± 0.9 (30.7–50.7) 72.7 ± 2.0 (51.7–95.0)	44.6 ± 1.2 (32.2–55.5) 76.6 ± 2.9 (46.1–100.2)
	Самки	<i>n</i> = 96	<i>n</i> = 48	<i>n</i> = 49
		36.8 ± 0.8 (23.7–49.4) 62.9 ± 1.5 (38.4–85.8)	40.7 ± 0.9 (26.7–54.7) 70.4 ± 1.9 (42.3–97.9)	41.8 ± 0.9 (26.1–55.8) 70.5 ± 1.7 (47.3–99.9)
juvenis-1	**	<i>n</i> = 19	<i>n</i> = 16	—
		26.6 ± 0.5 (20.1–29) 43.7 ± 0.6 (38.4–48.6)	28.6 ± 0.4 (25.8–31.6) 47.4 ± 1.0 (41.2–52.9)	—
сеголетки	**	—	—	<i>n</i> = 43
		—	—	24.2 ± 0.2 (20.0–27.0) 43.0 ± 0.5 (33.0–48.0)

* — $X \pm m_x$ (lim).

** — пол не определен, прочерк — отсутствие животных данной возрастной группы.

лишь 4 углозуба (*L.* = 39.9–45.8 мм) относятся к этой возрастной категории.

Взрослые (adultus) особи составляют существенную долю в отловах на протяжении всего сезона активности (без учета пополняющих популяцию осенью сеголетков) (см. табл. 2). Самцы этой группы выделяются среди всех прочих желтыми семенниками и извитыми семяпроводами. Оттенки и интенсивность окраски семенников, так же как диаметр и степень извитости половых путей, существенно меняются на протяжении сезона. Желто-оранжевые у особей в нерестовых водоемах гонады становятся бледно-желтыми к середине июля и интенсивно желтыми к концу августа. Семяпроводы максимально развиты в водоемах перед началом нереста и имеют минимальные размеры в конце июня. Яичники взрослых самок объемные и занимают значительную часть полости тела с конца июля и до времени нереста следующей весной, когда они заполнены крупными (до 2 мм) пигментированными ооцитами, с момента нереста до конца июня — более мелкими светлыми. Их яйцеводы извиты, весной и во второй половине лета — с отчетливо различающимися цветом и толщиной стенок отделами.

Кроме взрослых и ювенильных углозубов в изученной популяции выделена группа вступив-

ших в половое созревание особей (subadultus). И по размерам, и по состоянию половой системы они занимают промежуточное положение между неполовозрелыми и взрослыми. Семенники самцов (*L.* = 40.0–56.6 мм) от белого до желтоватого цвета и, как у взрослых, значительно увеличены, однако семяпроводы, как у juvenis-2 — узкие и почти прямые. Более крупные, чем у juvenis-2, яичники самок-subadultus содержат, тем не менее, существенно меньше, чем у взрослых самок, пигментированных ооцитов (нередко единичных); яйцеводы мало извиты и слабо уплотнены. Доля созревающих углозубов может достигать четверти в летних выборках, однако понижается к концу сезона активности, когда существенная часть животных “дозревает” и пополняет группу взрослых углозубов (табл. 1, 2).

Половая структура. Соотношение полов в отловах в течение сезона заметно меняется. Весной, в первые дни после выхода углозубов из зимовки, на берегах янских водоемов среди более тысячи просмотренных взрослых углозубов преобладали самки (соотношение 1 : 2.2). Эта тенденция усиливалась после начала нереста, когда часть самок шла в воду, другая же — выходила после размножения на сушу (соотношение 1 : 17). В пойме р. Ойра в конце мая — начале июня на берегах

Таблица 3. Размеры* (*L.* и *L.t.*, мм) взрослых самцов и самок сибирского углозуба (обобщенные за ряд лет выборки)

Пол	Май		Июнь	Июль	Август
	на входе в водоем	в водоеме			
Самцы	<i>n</i> = 82	<i>n</i> = 125	<i>n</i> = 87	<i>n</i> = 105	<i>n</i> = 121
	50.9 ± 0.5 40.2–62	51.1 ± 0.3 43.3–61.2	51.3 ± 0.4 45.1–58.9	51.4 ± 0.4 39.6–59.9	51.6 ± 0.4 44.1–60.3
	93.1 ± 1.0 71–121.4	97.4 ± 0.7 78.5–120.6	95.4 ± 0.9 77.8–113.5	95.7 ± 0.9 67.1–117.6	97.9 ± 0.8 77.4–117.1
Самки	<i>n</i> = 182	<i>n</i> = 140**	<i>n</i> = 40	<i>n</i> = 50	<i>n</i> = 128
	54.2 ± 0.3 44.9–66.2	53.5 ± 0.3 44.2–64.2	52.7 ± 0.5 47.4–58.9	53.1 ± 0.5 46.0–62.5	54.6 ± 0.3 47.2–63.7
	93.9 ± 0.6 72.7–118.1	92.2 ± 0.7 70.9–113.4	92.5 ± 1.1 80.8–108.5	92.3 ± 1.1 75.8–110.8	94.4 ± 0.5 80.5–112.0

* – $X \pm m_x$, lim.

** – на выходе из водоема после нереста.

озерков также преобладали самки – их было больше, чем самцов в 1.7 раза. В водоемах, напротив, при отловах сачком многократно преобладают самцы, которые обнаруживают себя во время токования и дольше, по сравнению с самками, пребывают в воде. Поскольку период перемещения с суши в нерестовый водоем самцов короче, а находятся они в воде дольше, в начале июня на берегах нерестовых водоемов самцы встречались в 50 раз реже самок.

Вне сезона размножения (в июне – сентябре) 2011 г. в пойме р. Ойра самцы в ловушки попадали чаще самок и среди взрослых животных в среднем в 5.2 раза, и среди молодых в 1.3 раза. Иная ситуация наблюдалась летом 2012 г.: в июне и июле в отловах также преобладали как взрослые (в среднем в 3.2 раза), так и неполовозрелые самцы (в 1.2 раза). Однако в конце августа самки отлавливались многократно чаще самцов (в 23 раза – среди взрослых животных и в 6.5 раз – среди неполовозрелых). В итоге, суммарно за летний сезон 2012 г. соотношение полов в популяции оказалось близко к 1 : 1.

Размерная структура популяции. На протяжении сезона активности средние размеры особей в выборках младших групп увеличиваются (табл. 2), что связано с ростом животных. Темпы прироста невелики: 3 мм за 3 месяца самцов и 5 мм – самок в группе juvenis-2, около 1 мм – особей-subadultus. Малые его значения в последней группе можно объяснить не только снижением темпа роста, но и тем, что часть животных на протяжении лета “дозревает” и становится неотличима от взрослых.

Возрастные группы по длине тела животных существенно перекрываются: группы juvenis-1 и juvenis-2 – примерно на 5 мм, juvenis-2 и subadultus – на 7–13.3 мм в разные месяцы, subadultus и взрослые самцы – на 9.6–17 мм, subadultus и взрослые самки – на 6–8.4 мм (табл. 2, 3). Примечательно, что размеры животных могут быть

близки не только в соседних группах: перекрытие длины самцов juvenis-2 и adultus на различных этапах сезона активности достигает 7–11.4 мм, самок – 2–8.7 мм.

В окрестностях Магадана на протяжении многолетних наблюдений максимальные размеры взрослых самцов составили: длина тела 62.0 мм, общая длина 121.4 мм, масса 8.5 г; самок, соответственно: 71.2 мм, 124.7 мм и 11.2 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Продолжительность активности углозубов в исследованных популяциях составляет 4–4.5 месяца, тогда как в наиболее южных (на о-вах Сахалин и Хоккайдо) – около 6–6.5 месяцев (Басарукин, Боркин, 1984; Nasumi, Kanda, 2007). Несмотря на краткость сезона активности, динамика основных фенологических явлений в охотоморских и других исследованных популяциях тождественна. В частности, вход в воду самок и самцов были синхронными (см. рис. 2), также как, например, на юге региона (Басарукин, Боркин, 1984; Nasumi, Kanda, 2007). Самки вышли из воды вскоре после откладки икры, в то время как самцы задержались в водоеме надолго, по нашим наблюдениям более чем на месяц. Подобная разница в фенологии самцов и самок характерна для многих популяций углозубов (Кузьмин и др., 1995). В янской популяции динамика численности самок на входе и выходе в обоих водоемах также совпала. Подобная синхронность активности углозубов на входе и выходе (без разделения особей по полу) наблюдалось и на юге Сахалина (Басарукин, Боркин, 1984). Несомненно, высокие дневные температуры сказывались на глубине оттаивания почвы, но столь же очевидно, что три хорошо выраженных пика входа в воду и, особенно, выхода из воды не были связаны ни с мини-

мальными, ни с максимальными температурами воздуха или осадками. Заметим, что животные перемещались в основном ночью, что типично для вида в разных регионах: как в условиях полярного дня высоких широт, так и в самых южных частях ареала (Шварц, Ищенко, 1971; Nasumi, Kanda, 2007).

Динамика активности самцов и самок различалась. Весной в первую неделю в оба водоема вошло (округленно) 13% уценных самцов, во вторую — 67% в третью — 20%; самок — 5, 64 и 30%, соответственно. В начале июня на берегу в значительном количестве отлавливаются еще не нерестившиеся самки, тогда как самцы уже почти не встречались. Таким образом, перемещение на нерест самцов и самок начинается одновременно, но продолжительность его у самцов короче.

Половая структура популяций варьирует как между водоемами разного типа, так и в одном биотопе на протяжении сезона активности. Истинное соотношение полов в популяции углозуба, как и других животных, ведущих скрытый образ жизни, оценить сложно. По материалам массового отлова в наших популяциях оно менялось в широких пределах: от доминирования самцов (до 1 : 3.9) вне сезона размножения в большинстве месяцев наблюдения, до преобладания взрослых самок (от 1 : 2.2 до 1 : 23) на входе в нерестовый водоем или в отдельных отловах в конце лета. Доминирование взрослых самцов характерно для большинства географических популяций сибирского углозуба, как вне сезона размножения, так и у нерестовых водоемов (Берман, 1992; Ищенко, Берман, 1995; Nasumi, Kanda, 2007; Nasumi et al., 2009 и др.). Однако, очевидно, что выявляемые соотношения самцов и самок в значительной мере зависят от их активности в разное время, и истинное его значение остается пока неизвестным.

Возрастная структура популяции по данным ежемесячных отловов также весьма динамична. В ближайших окрестностях янских водоемов весной и перед уходом на зимовку присутствуют почти исключительно взрослые особи, что, видимо, характерно для большинства популяций вида (Берман, 1992; Берман, Сапожников, 1994; Nasumi, Kanda, 2007). Исследования в континентальных районах северо-востока Азии выявили, что молодые животные могут мигрировать до 1 км по горизонтали и свыше 300 м по абсолютной высоте от водоема; взрослые особи в этих популяциях держатся летом вблизи него и зимуют здесь же (Берман, 1992). Иная ситуация наблюдается в заболоченной пойме р. Ойра, где проходит, по-видимому, весь жизненный цикл углозубов. Хотя в непосредственной близости от нерестовых водоемов доля неполовозрелых особей и здесь невелика, они доминируют (до 90%) на прилегающих к водоемам заболоченных территориях.

Соотношение возрастных групп меняется на протяжении сезона активности, что обусловлено пополнением популяции осенью сеголетками и переходом повзрослевших неполовозрелых животных в следующую возрастную группу. Кроме того, оно варьирует и в отдельные месяцы в разные годы (см. табл. 1). Эти различия во многом связаны с погодными условиями не только текущего, но и предшествующего года (или лет), определяющими время начала онтогенеза и его скорость. Так, в июле 2011 г. еще отлавливались мелкие, неидентифицируемые по полу углозубы juvenis-1, а в июле 2012 г. они уже не встречались, но суммарные доли ювенильных особей в эти годы не различались (около 30% отловленных животных). Сходная ситуация наблюдалась и в июньских выборках 2012 и 2014 гг.: соотношение особей juvenis-1 и juvenis-2 менялось, но общее количество ювенильных в оба года составляло 43–47%. Уменьшение доли животных-subadultus во все годы исследований от июня к августу объясняется, вероятно, постепенным их “дозреванием” на протяжении лета. Варьирование ее в первой половине сезона активности (см. табл. 1), может отражать, прежде всего, особенности расположения ловушек. В 2014 г. большая их часть, по сравнению с предыдущими годами, была установлена в непосредственной близости от нерестовых водоемов, что привело к увеличению в отловах взрослых животных.

Доля половозрелых животных в пойме р. Ойра растет от окончания нереста к осени (см. табл. 1). В Куширо (Япония) летом также отлавливалось существенно меньше взрослых углозубов, чем перед нерестом, и их доля возрастала к осени (Nasumi, Kanda, 2007). Не исключено, что важную роль в этом играет заметное снижение активности животных. Во время снятия ловчих заборчиков после завершения массового перемещения углозубов с суши в янские водоемы в начале июня в узкой щели во мху, в которой крепилось заграждение, мы находили десятки углозубов (в подавляющем большинстве отнерестившихся самок), а в ловчие стаканы они попадались уже много реже, чем в период размножения. Таким образом, наблюдения подтверждают мнение (Ищенко, Берман, 1995) о том, что численности особей различных генераций и соотношение полов в уловах отражают специфику активности животных разных половозрастных групп. По-видимому, у углозубов на Северо-востоке летом существуют периоды пониженной активности, особенно характерные для самок.

Пространственное распределение особей у водоемов разных типов отличается. Неполовозрелые особи, пойманные весной и перед началом зимовки в ловушки заборчиков в непосредственной близости от водоемов обоих типов составляют ничтожную долю: около 1% на янских озерах и

Таблица 4. Длина тела (L , мм) взрослых сибирских углозубов в различных популяциях

Популяция		Самцы		Самки	
		n	$X \pm m_x, \text{lim}$	n	$X \pm m_x, \text{lim}$
пос. Абый, Якутия, 68°24' с.ш. (наши данные)		11	52.9 ± 1.0 49.1–58.3	6	56.9 ± 2.7 46.8–66.3
г. Магадан, 59°45' с.ш. (наши данные)	янские водоемы	207	50.8 ± 0.3 40.2–62.0	269	54.4 ± 0.2 44.2–66.2
	пойма р. Ойра	313	51.4 ± 0.2 39.6–60.3	271	54.0 ± 0.2 46–71.2
г. Томск, 56°28' с.ш. (наши данные)		16	56.1 ± 1.0 48.7–62.3	11	59.8 ± 1.0 55.7–67.4
пос. Архара, Амурская обл., 49°25' с.ш. (наши данные)		4	– 42.0–53.4	7	– 43.3–60.2
местность Куширо, Япония, 43°00' с.ш. (по: Nasumi, 2010)		276	53.0 ± 4.4 41.7–65.0	130	57.5 ± 4.5 47.2–68.7

5% – в пойме р. Ойра. Эти цифры подтверждают ранее показанный эффект отдельной зимовки взрослой и неполовозрелой частей популяции углозуба в континентальных районах северо-востока Азии (Берман, 1992; Берман, Сапожников, 1994). Но и летом половой и возрастной состав отлавливаемых животных крайне зависим от места установки ловушек, особенно же в ближайших окрестностях водоема. Расположение заборчика (или канавки) на сухом, не заливаемом во время дождей месте даже на небольшом удалении от воды, может привести к отлову преимущественно неполовозрелых животных и тем самым, стать источником искажения представлений о возрастной структуре популяции углозубов.

Исследование обширных серий углозубов позволило выделить особей, достигших возраста полового созревания, в группу subadultus, доля которой может составлять в первой половине лета четверти от отловленных животных. Отсутствие в литературе упоминаний об этой особой группе может быть результатом неполноты исследований в других частях ареала.

Плодовитость сибирского углозуба варьирует в широких пределах по ареалу. Считается, что наименьшей величины она достигает на северо-востоке континента (Ищенко и др., 1995), однако наши материалы не подтверждают этого. На янских водоемах она сопоставима с плодовитостью как в ряде более южных популяций (например, на юге Хабаровского края: 118.8 ± 2.5 , $n = 203$; наши данные, 2008 г.; Амурской обл.: 119.6 ± 4.9 , $n = 23$; Колобаев, 2003), так и в существенно более западных (Печоро-Илычский заповедник: 122.1 ± 1.8 , $n = 268$; Ануфриев, Бобрецов, 1996). Варьирование плодовитости между водоемами согласуется с ситуацией, наблюдавшейся в бассейне верховий Колымы: средний размер кладок может суще-

ственно различаться в расположенных рядом озерах (Ищенко и др., 1995).

В отличие от утвердившегося мнения (Ищенко и др., 1995), что большая часть икры располагается на небольшой глубине, в “Малом Янском” значительная ее доля была прикреплена к водным мхам, выстилающим дно, на глубине 0.5–1.5 м (подобное массовое явление наблюдалось нами и в некоторых водоемах Хабаровского края). Заметим, что при этом озеро опоясывал осоковый бордюры, уходивший в воду и создававший бесчисленные возможности для формирования токов и прикрепления самками кладок к растениям у поверхности воды.

Обнаружение свежих кладок на дне при осмотре водоема с берега затруднительно, поэтому назвать точные сроки окончания нереста не представляется возможным. Судя по тому, что в начале июня на берегах встречалось еще существенное число самок с икрой в яичниках, а после входа их в воду до нереста проходит до 15 суток, сезон размножения может продолжаться до середины июня.

Феноменально высокая численность углозуба в охотоморских популяциях и сходство многих популяционных характеристик с таковыми по ареалу позволяет заключить, что климатические условия Охотоморского побережья не только не экстремальны для углозуба, но и благоприятны для него. Против сказанного свидетельствуют лишь данные о размерах животных. В окрестностях Магадана минимальная, средняя и максимальная длина тела половозрелых самцов меньше, чем самок (табл. 4), что, видимо, характерно для вида в целом (Боркин, 1994). Примечательно, что минимальная длина меньше, чем в большинстве популяций по ареалу, однако близка к длине углозубов одной из самых южных точек – из местности Куширо. Не исключено, что причина

этого кроется в малом размере выборок, использованных для характеристики географических популяций. Максимальные размеры углозубов, зарегистрированные на протяжении наших многолетних наблюдений на исследованных водоемах, напротив, превышают аналогичные показатели особей из других частей ареала (Боркин, 1994; Hasumi, Borkin, 2012). Средние размеры взрослых особей в окрестностях Магадана оказались ниже, чем во многих других популяциях, в том числе в тех, где минимальные и максимальные размеры особей сопоставимы с измеренными нами. По-видимому, на величине средней скрывается высокая доля мелких взрослых углозубов в Охотоморье. Например, на юге Сахалина и в Куширо доля особей с длиной тела до 50 мм составляет около 4% (Басарукин, Боркин, 1984; Hasumi, 2010), в то время как в исследованной нами популяции – более 37% взрослых самцов и около 15% самок. Причины столь значительного количества мелких животных могут быть различными, поэтому необходимо проводить дополнительные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование в период размножения заборчиков с расставленными с двух сторон ловушками позволило выявить основные черты сложной картины перемещения животных с мест зимовки на нерест и возврата на сушу (направление, сроки, соотношение полов, размеры и т.д.). Работа у водоемов на относительно сухой надпойменной террасе и в заболоченной пойме показала два типа биотопического размещения углозубов. В обоих случаях, как ранее было описано для бассейна верхней Колымы (Берман, Сапожников, 1994), в непосредственной близости от воды (не далее 1–2 м) обитают практически только взрослые животные. Неполовозрелые или созревающие особи при отсутствии в этой полосе заболоченных участков (как на надпойменной сухой террасе) здесь не встречаются; в заболоченной же пойме обитают все возрастные группы популяции. Поэтому место и время установки, а также тип ловчего устройства (канавка или заборчик) в значительной мере влияют на характер собираемого материала и получаемых результатов.

В окрестностях Магадана общая продолжительность сезона активности углозуба составляет 4–4.5 месяца, что примерно в полтора раза короче, чем в наиболее южных популяциях. Сокращение времени активности могло бы сказаться на фенологии, численности, плодовитости или других популяционных показателях. Однако сравнение их как с описанными на Северо-востоке ранее, так и в других частях ареала, показывает, что многие характеристики типичны для вида в целом.

Численность исследованных на Охотоморском побережье популяций весьма высока, если не одна из самых высоких из описанных, и оценивается нами в тысячи особей даже у небольших водоемов (порядка 1000 м²). Углозуб на морских террасах у Магадана – одно из самых многочисленных, хотя и малозаметных, позвоночных животных. Это обстоятельство позволяет заключить, что климатические условия Охотоморского побережья не только не экстремальны для углозуба, но могут считаться благоприятными. Против сказанного свидетельствуют лишь размеры взрослых животных. При совпадении минимальных и максимальных величин в исследованных нами и многих других популяциях по ареалу (в том числе, и одних из самых южных) средние значения длины тела магаданских особей ниже из-за высокой доли мелких взрослых особей.

Обращает на себя внимание и второе отличие – присутствие в популяции обширной группы особей, достигших возраста полового созревания (subadultus). Доля ее в первой половине лета составляет более четверти. Между тем, в других регионах ареала эта возрастная группа в популяциях сибирского углозуба исследователями обычно не выделяется что, вероятно, можно отнести на счет неполноты анализа.

Таким образом, несмотря на жесткие климатические условия и сокращение периода активности, многие черты экологии сибирского углозуба на северо-восточной периферии ареала оказались типичными для вида в целом. Более того, углозуб благоденствует на побережье Охотского моря у Магадана, что выражается, прежде всего, в неординарно высокой численности и широком спектре населяемых им биотопов. Совокупность изложенного при недостатке сравнительного материала по другим регионам позволяет лишь предполагать, что изученная часть ареала находится в области одного из биоценотических оптимумов (Арнольди, 1957) сибирского углозуба.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

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.

- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В., 1996. Амфибии и рептилии // Фауна европейского Северо-Востока России. СПб: Наука. С. 19–28.
- Арнольди К.В., 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоологический журнал. Т. 36. Вып. 11. С. 1609–1629.
- 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., 1992. О местах и условиях зимовки сибирских углозубов (*Hynobius keyserlingii*) в горнолесной Субарктике северо-востока Азии // Зоологический журнал. Т. 71. Вып. 7. С. 75–85.
- Берман Д.И., Сапожников Г.П., 1994. Пространственная структура популяции сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) в бассейне Верхней Колымы // Экология. № 2. С. 79–88.
- Боркин Л.Я., 1994. Систематика // Сибирский углозуб. Зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука. С. 54–80.
- Ищенко В.Г., Берман Д.И., 1995. Структура популяции // Сибирский углозуб: экология, поведение, охрана. М.: Наука. С. 141–157.
- 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.
- Колобаев Н.Н., 2003. Амфибии и рептилии Верхнего Приамурья. Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. С. 52.
- Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г., Марголис С.Э., Година Л.Б., 1995. Поведение и ритм активности // Сибирский углозуб: экология, поведение, охрана. М.: Наука. С. 124–140.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., 1971. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. III. Земноводные. Труды ИЭРиЖ АН СССР. Вып. 79. 60 с.
- 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 Biology. 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. P. 38–48.
- Hasumi M., Hongorzul T., Terbish Kh., 2009. Burrow use by *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) // Copeia. V. 2009. № 1. P. 46–49.
- Hasumi M., Kanda F., 2007. Phenological activity estimated by movement patterns of the Siberian salamander near a fen // Herpetologica. V. 63. № 2. P. 163–175.
- Hasumi M., Borkin L.Ya., 2012. Age and body size of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae): a difference in altitudes, latitudes, and temperatures // Organisms Diversity and Evolution. 12. P. 167–181.

ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE SIBERIAN SALAMANDER (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*, CAUDATA, HYNOBIIDAE) FROM THE COASTAL PART OF THE SEA OF OKHOTSK

D. I. Berman¹, N. A. Bulakhova^{1,2}

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: aborigen@ibpn.ru

The integral influence of harsh climatic conditions on the main ecological characteristics (seasonal and daily activity, dynamics of the sex-age structure, fertility of females and its variation in different water pools etc.) of the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) from populations of two types of water pools nearby Magadan was studied on the northeastern outskirts of the range. The majority of the studied characteristics appeared to be close to those from other populations, including the most southern ones. Regardless of the harsh climatic conditions and reduction of the activity period to 4–4.5 months (as against 6–6.5 months in the south of the habitat), the number of individuals in the population on the northern coastal part of the Sea of Okhotsk is uncommonly high, and spectrum of populating biotopes is wide. The extensive group of individuals (up to a quarter of all the number in the first half of the summer) reached the age of puberty, however, these were not often registered in other regions, that, probably, is connected with incomplete studies. In general, the population condition allows one to characterize the studied outskirts part of the range as located in one of the areas of the biocoenotic optimum. However, the size of the animals contradicts the stated above, since the high percentage of small adult specimens results in the smaller body length of pubescent salamanders nearby Magadan as compared to many other regions.

Keywords: Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii*, tundras, coast of the Sea of Okhotsk, fecundity, population structure, seasonal structure, sex-age structure, size structure of population