

УДК 597.95:574.52(571.56+571.65)

РАЗМНОЖЕНИЕ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*, AMPHIBIA, CAUDATA, HYNOBIIIDAE) В ВОДОЕМАХ НА ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЕ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

© 2010 г. А. В. Алфимов, Д. И. Берман

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000, Россия

e-mail: aborigen@ibpn.ru

Поступила в редакцию 08.09.2009 г.

Возможность размножения сибирского углозуба в зоне вечной мерзлоты Евразии определяется не его адаптивными свойствами, а благоприятными термическими условиями промерзающих водоемов. Условия следующие: 1) раннее появление воды в водоемах, расположенных в болотистой местности; 2) ускорение прогрева водоемов с юга на север за счет удлинения светлого времени суток; 3) температура воды выше температуры воздуха, однако не достигает критических для икры и личинок значений; 4) оттаявший ил блокирует охлаждающее действие мерзлого ложа водоема. Размножение сибирского углозуба в мелких водоемах в разных частях ареала начинается в близких термических условиях. Они создаются на юге (в Еврейской АО) на 1.5–2 мес раньше, чем на севере (побережье Чаунской губы). В каждом регионе общая продолжительность начала откладки икры может достигать месяца. Существованию сибирского углозуба в тундровой зоне способствует “полярный день”, длительная освещенность во время которого обеспечивает быстрый прогрев воды до высоких температур, а также создает дополнительные возможности для питания личинок. Эти факторы могут быть ответственны за ускорение онтогенеза амфибий на Севере, отмеченное Шварцем и Ищенко (1971). Северную границу ареала углозуба в Восточной Сибири определяет величина суммы температур воды за теплый сезон (она должна составлять не менее 850–900°/сут). В тундрах Европы, Западной Сибири и Чукотки граница ареала углозуба проходит южнее и контролируется, вероятно, иными факторами.

Большая часть громадного ареала сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870) лежит в области вечной мерзлоты (рис. 1). Как правило, он размножается в очень мелких, промерзающих естественных и искусственных водоемах — “лужах” и разного рода “копанях”. Размножение в подобных водоемах далеко не всегда успешно завершается, так как чуть ли не ежегодно они обсыхают на большей части площади; кроме того, существует опасность и значительного понижения температур воды при возврате холодов (вплоть до образования льда) и фатального перегрева кладок.

Весной вода, наполняющая верх льда промерзшие за зиму водоемы, казалось бы, должна иметь низкую температуру, а углозуб — соответствующие адаптации для отправления важнейшей функции — размножения. На самом деле, температура воды отнюдь не низка, но лишь некоторые авторы, не приводя цифр, отмечают, что используемые углозубами водоемы хорошогреваются. Указание на размножение углозубов в разного рода пойменных озерах (Докучаев и др., 1984) мало что объясняет, так как в поймах даже крупнейших рек северо-востока Азии (Колымы, Индигирки) в тундровой зоне мерзлота залегает близко к поверхности.

К сожалению, немного можно узнать о температурных условиях промерзающих мелких водоемов и в гидробиологической и лимнологической литературе. Они выпали из поля зрения исследователей, а сведения о режиме больших озер не могут быть использованы, так как температурные условия сильно зависят от размеров и глубины водоемов. В отличие от мелких, глубокие водоемы не промерзают, но плавающий по поверхности лед долго тает (под Магаданом, как правило, до последних чисел мая — начала июня), что сокращает и без того короткое время, отпущенное на размножение углозубов. Вопреки короткому лету оба типа водоемов из года в год служат местами размножения большого количества углозубов, и их с полным основанием можно отнести к ряду “маточных” (Берман, 2002).

Имеющиеся сведения о температурах воды, при которых происходит размножение углозуба в пределах области распространения мерзлоты, крайне скудны. Отрывочные данные имеются лишь о температурах, при которых начинается размножение: для лесной зоны они составляют в окрестностях Якутска 6–12°С (Белимов, Седалищев, 1983) и пос. Омолон 8–16°С; для тундровой зоны в низовьях Колымы 4–8°С, по Чаунской низменности 5.2°С (Докучаев и др., 1984). По-

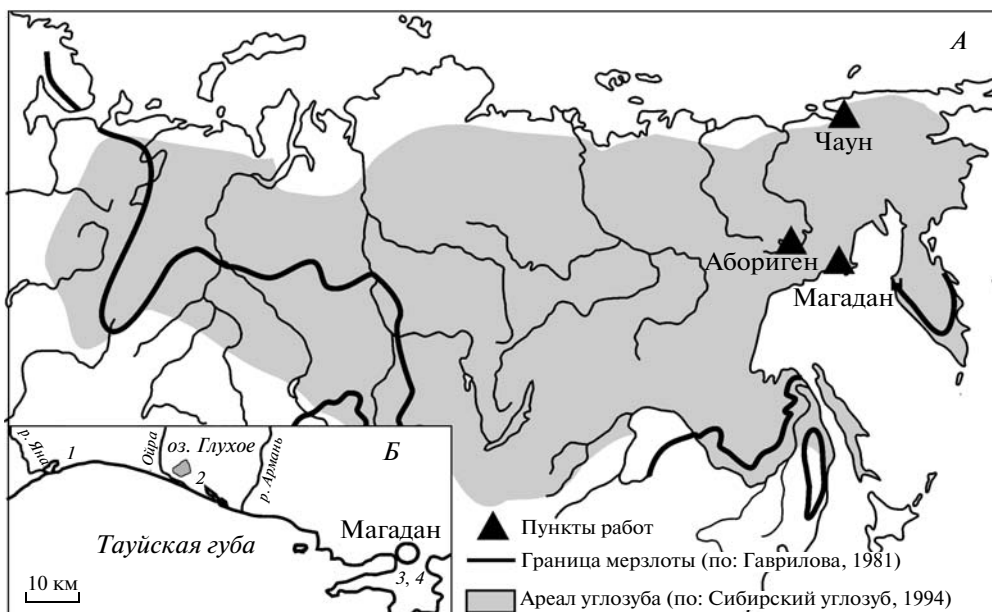


Рис. 1. Ареал сибирского углозуба в пределах России (по: Сибирский углозуб..., 1994 с изменениями), (А). Места изучения температурного режима водоемов и фенологии углозуба в окрестностях Магадана (Б). Номера точек соответствуют их нумерации в табл. 1.

дробных же материалов по фенологии размножения углозубов и температурам воды для мерзлотных районов в литературе нет.

Учитывая сказанное, целью работы было выяснение основных черт фенологии размножения сибирского углозуба (от начала откладки икры до завершения метаморфоза и выхода сеголеток на сушу) и их связи с температурным режимом малых (промерзающих) водоемов. Наблюдения проводились в “маточных” водоемах разного типа (промерзающие – непромерзающие, проточные – бессточные и т.д.), с предельно разными сроками разрушения льда и в разных климатических условиях: в умеренном климате лесной зоны на побережье Охотского моря, в экстремально континентальном субарктическом климате с коротким, но жарким летом в верховьях Колымы и арктическом климате на тундровом побережье Чаунской губы. Подобный подход позволяет экстраполировать полученные данные на значительную часть ареала углозуба. Особый акцент был сделан на изучении экстремальных температурных ситуаций в водоемах с тем, чтобы оценить опасность замораживания (при весеннем возврате холодов) или перегрева кладок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы по изучению фенологии сибирского углозуба и температурного режима промерзающих водоемов проведены в 2003–2008 гг. в районе Магадана (60° с.ш.), в верховьях Колымы (62° с.ш., окрестности стационара ИБПС ДВО РАН “Або-

риген”) и на западной Чукотке (69° с.ш., окрестности стационара ИБПС “Чаун”) (рис. 1). Гидрологическая часть работы изложена в специальной статье (наши неопубликованные данные). Все выбранные для работы водоемы никогда не пересыхают, хотя их площадь от весны к лету сокращается. Углозубы в них ежегодно благополучно завершают метаморфоз, но часть кладок, иногда значительная, по прибрежным отмелям погибает при падении уровня воды.

Под Магаданом в теплые сезоны 2004 и 2005 гг. обследованы 4 озера на 100-километровом участке побережья Охотского моря (табл. 1, рис. 1). В каждом из водоемов из года в год бывает по 50–150 кладок. Динамику выхода сеголеток определяли с помощью ловчих заборчиков, длина которых составляла от 35 до 60 м или около 10–15% длины береговой линии водоемов. Часть заборчиков была установлена по урезу при среднем уровне воды, часть – примерно в метре от берега; после дождей и подъема уровня это расстояние сокращалось до 10–20 см. Наблюдения начинались ранней весной и заканчивались в ледостав; в сезоны 2006 и 2008 гг. температуры измерялись только в августе–сентябре. В интервале глубин 5–20 см и в верхнем сантиметровом слое ила регистрацию проводили 16 раз в сутки электронными программируемыми термометрами с памятью (логгерами), установленными на плотиках, на берегу или на дне. Суммарная продолжительность их работы за четыре сезона составила 370 суток. Кроме того, температуру на трех горизонтах (у поверхности, у дна и посередине между ними) измеряли 5 раз за

Таблица 1. Характеристики водоемов, обследованных в окрестностях Магадана в 2004–2008 гг.

Озеро	№ на рис. 1б	Высота над ур. моря, м	Площадь озера, м ²	Глубина, см		Температура воды (°С) на глубине 5–30 см		Соотношение сумм температур воды и воздуха за теплый сезон
				водоема	протаивания дна	максимальная	сумма за теплый сезон	
“Янское”	1	10	1200	200	>120	23–24	1540	1.27
“63 км”	2	10	3–15	10–30	80–90	28–29	1780	1.60
“Венечное верхнее”	3	210	120	30–60	80–90	24–27	1430	1.32
“Венечное нижнее”	4	200	500	20–50	>120	24–25	1230	1.07

Примечания. Температуру воздуха определяли по данным метеостанции Нагаево (100 м над ур. моря), приведенным к высоте водоемов, по: Алфимов, 2006. Оз. “Янское” не промерзает.

сезон в светлое время суток на профиле, проходящем через центр оз. “Венечное верхнее”. Глубину оттаивания дна определяли щупом 1 раз в 7–10 дней.

Все водоемы расположены на заболоченных мерзлотных территориях, протаивающих на 80–120 см, с растительностью тундрово-болотного типа. Вопреки тому, что средняя годовая температура воздуха (–3.5...–4.5°С) относительно высока, мерзлота здесь поддерживается благодаря сильным зимним ветрам. Они сносят снег с поверхности террас, что приводит к глубокому промерзанию грунтов и препятствуют росту деревьев (Берман и др., 1998). Мерзлота и отсутствие лесов позволяют считать эти ландшафты самыми южными в Азии тундрами (Васьковский, 1958). Оттаивание грунтов здесь неглубокое, поэтому “зеркало” мерзлоты, расположенное близко к поверхности в теплый сезон, создает на террасах водоупор для небольших по размеру мелких водоемов, не обладающих сколько-нибудь значительным бассейном. Лед зимой достигает толщины 0.7–1.0 м (годовые суммы отрицательных температур –2600...–2900°С), поэтому все водоемы меньшей глубины полностью промерзают.

В верховьях Колымы в 1980–1982 гг. работы проводились на трех промерзающих водоемах, площадью от 20 до 100 м² и глубиной от 0.5 до 1.5 м, образовавшихся в понижениях заброшенных горных полигонов. Ранее в этих “маточных” водоемах были изучены особенности фенологии углозуба, для чего они полностью огораживались ловчими заборчиками (Берман, Сапожников, 1994). Температура воды измерялась электротермометрами и регистрировалась самописцами КСМ 8 раз в сутки. Общая продолжительность измерений около 300 суток. Средние температуры января в этом районе –37...–38°С, температуры воздуха переходят через 0°С в конце первой – начале второй декады мая.

На западной Чукотке близ стационара “Чаун” фенологию и температуру воды исследовали в

теплый сезон 1978 г. в термокарстовом промерзающем озерке площадью около 40 м² и глубиной 1.5 м (данные любезно предоставлены Г.И. Атрашкевичем). Кладки углозубов здесь регулярно встречаются с плотностью от 2–3 до 8 на 1 м береговой линии (Докучаев и др., 1984). Измерения проводились вручную электротермометрами четыре раза в сутки. Суммы отрицательных температур воздуха в верховьях Колымы и на Чукотке вдвое больше, чем под Магаданом (–5000...–5500°С), поэтому за зиму нарастает более 1.5 м льда, и водоемы также промерзают до дна. Среднесуточная температура воздуха переходит через 0°С в конце мая – начале июня.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки начала размножения, тип водоема и динамика оттаивания мест зимовки в окрестностях Магадана

Условия начала нереста углозубов под Магаданом в разных местностях и водоемах разных типов значительно различаются. Ранее других пробуждаются животные, зимовавшие вблизи мелких водоемов на болотистых малоснежных участках, которые первыми освобождаются от снега и в наибольшей степени промерзают зимой. Взрослые углозубы в подавляющем большинстве зимуют непосредственно у водоемов во мху, в подстилке, в кочках и т.д. на глубине всего лишь 5–10 см, как правило, без укрытий (Берман, 1992; 2002). Животные благополучно переносят температуры вплоть до –36°С, и обычно регистрируемые на глубине 7–10 см минимумы в –15... –20°С не опасны им (Берман и др., 1998). На заболоченных террасах, в низинах и т.п. талые воды почти одновременно нетолстым слоем заливают значительные пространства, частично стекая в ложе промерзших водоемов. Подтопление способствует ускорению протаивания напочвенного покрова и раннему пробуждению углозубов.

Таблица 2. Среднесуточные температуры воздуха и воды (°С) при появлении первых кладок

Озеро	2003 г.			2004 г.			2005 г.		
	Дата	Температура		Дата	Температура		Дата	Температура	
		воздуха	воды		воздуха	воды		воздуха	воды
“63 км”	06.V	2.5–3.5	5–6	6.V	0.5–1.0	7–8	06.V	4.0–6.0	5–7
“Янское”				27.V	0.5–1.0	1.5–2.5	25.V	5.0–6.0	3–4
“Венечное верхнее”				1.VI	4.5–5.0	3–5	15.V	1.5–2.5	7–8
“Венечное нижнее”				1.VI	4.5–5.0	1–2	15.V	1.5–2.5	3–4

Примечания. В оз. “63 км” в 2003 и 2004 гг. температура воды расчетная, в оз. “Янское” в 2004 г. и оз. “Венечное нижнее” в 2005 г. — оценена по срочным измерениям.

В одном из таких промерзающих озерков, самом мелком из обследованных — “63 км”, расположенном на малоснежной приморской террасе (10 м над ур. моря), первые кладки были отложены через 4–5 дней после перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°С. Уже в это время среднесуточные температуры талой воды, наполнившей водоем, составляли 5–7°С (табл. 2), максимальные достигали 17°С. В подобных условиях икра появляется обычно в короткие сроки (см. ниже), здесь проходят “тока” с единовременным участием более 15 самцов. Кладки располагаются компактными группами по 30–50 штук в каждой, запоздалые (более ранних стадий развития) располагаются также вблизи бывшего тока.

Примерно такую же ситуацию, но с важным нюансом, мы наблюдали в верховьях Колымы. На внепойменной террасе Колымы промерзающий водоем располагался среди болота, на котором во мху и кочках зимовали амфибии. Почти все кладки здесь были отложены дружно, за несколько дней, немногочисленные новые постепенно появлялись в последующие 10–12 дней. Было очевидно, что растянутость размножения связана с особенностями распределения снега. Часть животных зимовала на расстоянии нескольких метров от осеннего уреза воды, также на безлесном болоте, но под мощным снежным надувом, сформировавшимся вдоль древнего берегового вала с молодым и густым лиственничником. По мере таяния надува в водоеме обнаруживались новые кладки.

Принципиально иная ситуация складывается в непромерзающих водоемах. В оз. “Янском” (глубина 2 м), расположенном на той же террасе, что и оз. “63 км”, но на участке, дренируемом притоком р. Яна, первые кладки обычно регистрировались на три недели позже, лишь после разрушения значительной части ледяного покрова. Температуры воды в озере в это время были ниже, чем в оз. “63 км”: среднесуточные 2–4°С,

максимальные 4–6°С. Озеро окружено относительно сухими и малоснежными лишайниково-кустарничковыми тундрами, сильно промерзающими зимой и не подтапливаемыми (подобно выше описанным) весной. К моменту разрушения льда вдоль берегов мощность талого мха или оторфованного горизонта почвы обычно составляла 2–6 см и лишь в раннюю и сухую весну 2005 г. достигала 8–10 см. Замедление оттаивания лишайниково-мохового-кустарничкового покрова и верхнего слоя почвы в ближайших окрестностях водоема, где зимуют углозубы, обусловлено холодами, особенно в сочетании со снегопадами; ускорение оттаивания, помимо подтопления талыми водами, вызывают дожди, “сгоняющие” снег и ускоряющие таяние почвы и напочвенных покровов.

Более сложная ситуация с появлением первых кладок наблюдалась в промерзающих озерах “Венечных” (табл. 3, рис. 1), расположенных на высоте 200 м над ур. моря. Начало откладки икры здесь зависит не столько от высоты, сколько от количества выпавшего в мае снега, так как озера “Венечные” отличаются от озера “63 км” значительным водосбором и проточностью. В сухую весну 2005 г. первые кладки появились в середине мая при температурах воды 7–12°С, в многоснежную весну 2004 г. — на две недели позже, когда температура воды из-за обильного стока талых вод не превышала 4–7°С.

Таким образом, под Магаданом сроки начала откладки икры зависят от появления открытой воды и глубины оттаивания почвы или слоя мхов (7–10 см) в местах зимовки амфибий. Для проточных водоемов важны запас снега в бассейне и динамика его таяния. В зависимости от тех или иных условий начало размножения в одном районе в водоемах разных типов может различаться на три недели, а в однотипных водоемах — на 10 дней.

Таблица 3. Даты некоторых этапов размножения углозуба в окрестностях Магадана

Озеро	Год	Первые кладки	Массовые тока	Начало выхода сеголеток
“63 км”	2003	06.V	10–13.V	10–15.VIII
	2004	05.V	08–10.V	–
	2005	03.V	–	–
	2008	–	–	26–29.VIII
“Янское”	2004	26.V	02–08.VI	Середина сентября
	2005	24.V	–	–
“Венечное нижнее”	2003	–	–	25.VIII–05.IX
	2004	01.VI	04–05.VI	–
	2005	15.V	–	–
	2006	–	–	06–10.VIII
	2008	–	–	03–08.VIII

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

Сроки начала размножения сибирского углозуба

Период появления кладок углозубов в окрестностях Магадана лишь на 1.5–2 декады короче, чем в пределах всего ареала. В самом теплом водоеме (оз. “63 км”) откладка икры начиналась в первых числах мая, т.е. в те же сроки, что в Комсомольском и Ульчинском районах Хабаровского края (на 7–8° широты южнее), и примерно на 2 декады позже, чем в окрестностях Хабаровска (Тагирова, 1979). Напротив, в непромерзающем оз. “Янское” кладки появлялись в конце мая (в некоторые годы – в начале июня), что по времени сравнимо с ситуацией в Чаунской низменности – близ северной границы ареала (Докучаев и др., 1984).

Подобная суммарная длительность периода откладки икры (2–4 недели) наблюдается в ряде детально исследованных точек, например, в Свердловской и Новосибирской областях, местности Куширо на Хоккайдо и др. (Сибирский углозуб..., 1995). Однако в названной сводке, как и в первоисточниках, не обсуждаются причины растянутости откладки икры.

Все авторы, описывая размножение углозубов, единодушны в том, что откладка икры на всей территории ареала начинается сразу после схода снега и появления открытой воды (Сибирский углозуб..., 1995). Это положение в целом справедливо, но в некоторых районах, в частности в Забайкалье и в ряде пунктов на крайнем севере ареала, икра появляется примерно через три-пять недель после схода снега, подобно тому, что мы выше описали для окрестностей Магадана (рис. 2)¹.

¹ Рис. 2 построен по выборочным данным для улучшения иллюстративности.

Отсутствие в публикациях указаний на характер местности, распределение снега, тип водоема, для которых зарегистрированы даты размножения углозубов и измерены температуры воздуха и воды, в значительной степени обесценивает эти сведения. Кроме того, приводимые в климатических справочниках средние многолетние даты схода снега и среднедекадные температуры воздуха вычисляются со среднеквадратическим отклонением 8–12 суток и 1.5–3.5°C, соответственно (Научно-прикладной справочник..., 1988–1998). Материалы же по срокам размножения углозубов в большинстве случаев приводятся для конкретного года, и при сопоставлении их с многолетними характеристиками климата могут возникать ошибки.

В табл. 4 отчетливо видно разбиение всех обследованных пунктов по температуре воздуха первых декад размножения на две группы (выше и ниже 8 и 10°C). Они слабо коррелируют с географией и климатом. Это же разделение подтверждается и при включении в рассмотрение данных по сходу снега: в одной группе (Сахалин, Хабаровск и т.д.) время от схода снега до начала размножения много короче, чем в другой (север Забайкалья, Омолон, Черский, Верхоянск). Магаданская популяция попадает в обе группы, поскольку даты начала размножения в непромерзающих (подчеркнем – и рано заливаемых тальми водами) и непромерзающих водоемах резко различны; на рис. 2 это обстоятельство отражено двумя треугольниками при одном кружке (дате схода снега).

Материалы, полученные под Магаданом, дают основания полагать, что в основе выделения двух групп пунктов (с низкой и высокой температурой воздуха в начале размножения или с коротким и длинным периодом между сходом снега и появле-

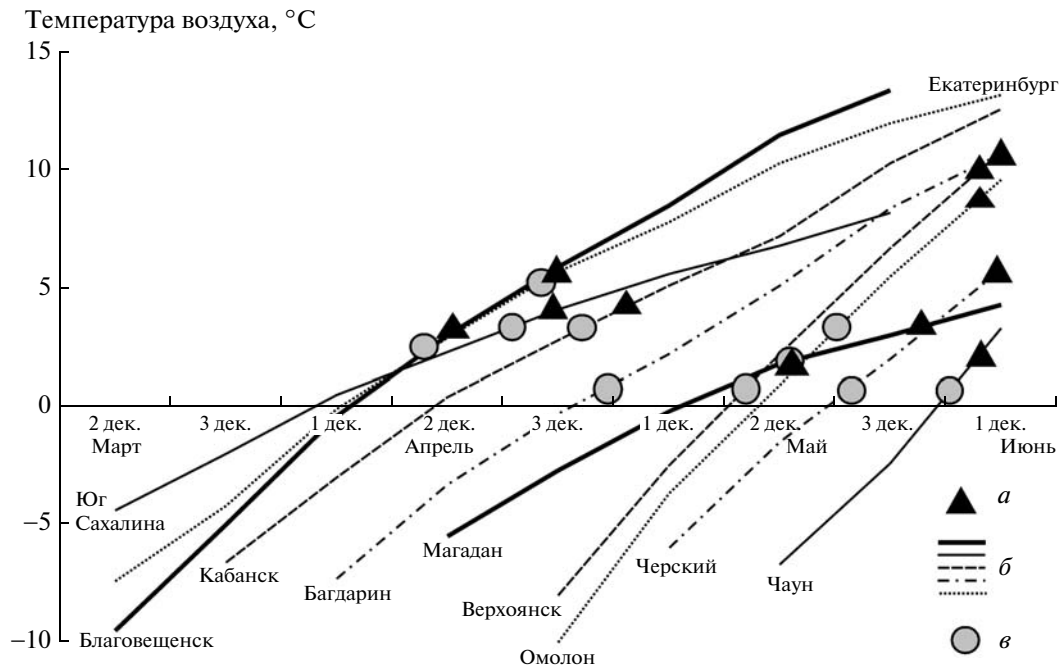


Рис. 2. Начало размножения (*a*) в различных частях ареала углозуба (по: Сибирский углозуб..., 1995; Докучаев и др., 1984; Щепина, 2009) в связи с ходом средних декадных температур воздуха (*b*) и временем схода снега (*в*) (по: Научно-прикладной справочник..., 1988–1998). Для Магадана указаны даты начала размножения углозубов в водоемах 1 и 2 из табл. 1.

нием кладок) лежит случайный выбор обследованных водоемов в разных точках ареала.

Данные по первой половине пунктов, перечисленных в табл. 4, вероятно, отражают ситуацию в промерзающих озерах, находящихся в обводненной местности, в которых размножение начинается очень рано, сразу после схода снега. Даты начала размножения в остальных пунктах (за исключением окрестностей пос. Омолон), вероятно, получены при наблюдениях в непромерзающих озерах. Промерзающие озера на территориях с высокой континентальностью климата, скорее всего, выпали из поля зрения исследователей из-за относительной редкости водоемов этого типа. В подобных условиях заливаемые тальми водами площади малы: снега немного, и он сходит сразу после перехода температур воздуха через 0° (см. рис. 2), причем большая его часть не тает, а испаряется. Например, по Копаневу (1978) в Забайкалье мощность снежного покрова не превышает 20 см. Кроме того, в малоснежных и быстро освобождающихся от снежного покрова регионах грунты в местах зимовки углозубов глубоко промораживаются, и животные поздно приступают к размножению. Однако этот аспект не изучен совершенно.

Иначе говоря, если во всех географических пунктах обследовать водоемы обоих типов (с их окружением!), то можно получить фенологическую картину размножения углозубов, вероятно,

аналогичную выявленной нами для окрестностей Магадана. Можно предположить также, что выделится еще один — промежуточный по срокам — тип, отражающий начало размножения в промерзающих водоемах, но расположенных на относительно возвышенных местах, а потому оттаивающих позже заливаемых низинных. Именно такую ситуацию наблюдал на р. Омолон Докучаев Н.Е. (личное сообщение), приводя данные по фенологии размножения (Докучаев и др., 1984).

В общем же случае прогнозировать начало нереста углозубов в любой точке ареала, вероятно, можно достаточно точно, опираясь на время заполнения ложа промерзающих водоемов тальми водами в болотистых местностях на малоснежных участках. Появление открытой воды в таких условиях происходит при среднедекадных температурах воздуха в $2\text{--}5^{\circ}\text{C}$, что и служит ключом. Прогноз сроков размножения углозубов в непромерзающих водоемах более сложен, так как его начало зависит от многих факторов, но, прежде всего, от толщины льда, погоды и оттаивания напочвенных покровов и почвы в местах зимовок. При прочих равных условиях, чем холоднее и малоснежнее зима и более затяжная весна, тем при более высокой температуре воздуха начинается откладка икры. Повторимся, на затягивание начала нереста сильно сказываются возвраты холодов, особенно глубокие ночные заморозки.

Таблица 4. Среднедекадная температуры воздуха (°С) в начале размножения углозубов

Район наблюдений	Начало откладки икры	Репрезентативная метеостанция	Даты схода снега	Температура воздуха в первые декады периода	
				I дек.	II дек.
Магадан	2 дек. V	Нагаева	15.V	1.4	3.0
Якутск	1–2 дек. V	Якутск	3.V	1.7	5.0
Север Прибайкалья	1 дек. V	Нижеангарск	5.V	2.2	4.2
Стационар “Абориген”	2 дек. V	Усть-Омчуг	20.V	2.0	5.5
Юг Сахалина	3 дек. IV	Холмск	22.IV	4.1	5.6
Екатеринбург	2–3 дек. IV	Свердловск	25.IV	2.9	5.7
Стационар “Чаун”	1 дек. VI	Чаун	1.VI	3.3	5.8
Благовещенск	2 дек. IV	Благовещенск	13.IV	3.0	5.9
Магадан	1 дек. VI	Нагаева	15.V	5.1	6.6
Юг Забайкалья	1 дек. V	Кабанск	27.IV	5.1	7.2
р. Малая Сосьва	3 дек. V	Няксимволь	6.V	8.0	10.8
Пос. Омолон	1 дек. VI	Омолон	21.V	9.6	11.3
Пос. Жиганск	1 дек. VI	Жиганск	21.V	9.5	12.5
Верхоянск	1 дек. VI	Верхоянск	10.V	10.8	13.2
Север Забайкалья	1 дек. VI	Сосново-Озерск	1.V	11.0	14.2
Север Забайкалья	2 дек. VI	Багдарин	3.V	13.1	14.5

Примечания. Фенология – по: Сибирский углозуб..., 1995; Докучаев и др., 1984; Щепина, 2009 и др. Температуры и даты схода снега – по: Научно-прикладной справочник..., 1988–1998. Для Магадана в 1 строке приведены сроки начала размножения в промерзающих и рано подтапливаемых тальми водами водоемах, в 9 – в непромерзающих.

Смертность кладок и экстремальные температуры воды

Непременный результат размножения углозубов в мелких промерзающих водоемах – ежегодная гибель значительной доли кладок (до 90–95%). Причины смертности различны. Часть кладок погибает, как и везде, обсыхая при падении уровня воды. Массовая гибель, по-видимому, не оплодотворенных кладок в водоеме “63 км” отмечена 30 мая 2008 г. Вероятно, аналогичная ситуация описана Докучаевым с соавторами (1984). Из 123 кладок 101 (82.1%) была с пораженными (белыми, белесыми или уже загнивающими) яйцами. В среднем кладка содержала 115.3 яиц, из них 26.6% были дефектны (просмотрено 4036 яиц). Так как даже незначительно пораженные кладки погибают, можно считать, что генерация 2008 г. только из-за указанной причины потеряла более 80%; суммарный же отход кладок был, вероятно, близок к 100%.

Ежегодная смертность кладок в глубоком водоеме обычно много меньше (30–50%), и причины ее в основном не ясны. Весной на северо-востоке Азии часты вторжения холодных воздушных масс с Северного Ледовитого океана, но велико и число солнечных дней с высокой температурой воздуха. Поэтому целесообразно рассмотреть экстремальные ситуации.

Минимальные температуры. Известную опасность для кладок углозубов могут представлять возвраты весенних холодов. Ранее нами было показано, что кладки выдерживают охлаждение до нуля, но погибают, медленно замерзая даже при малых отрицательных значениях (Берман и др., 2006).

В теплую весну 2005 г. в конце первой декады мая среднесуточные температуры воздуха понизились с 6–7°C до –1°C, и в оз. “63 км”, где основная часть животных уже отнерестилась, температура воды не опускалась ниже 4.5...5.5°C. Холодной весной 2004 г. температура воздуха падала до –6°C (что соответствует среднему из абсолютных минимумов для этого месяца), но температура воды и в этом случае не опускалась ниже 0.8–1.0°C. Таким образом, уже в начале мая в нормальный по метеоусловиям год даже самые мелкие водоемы под Магаданом прогреваются столь значительно, что промерзание воды до глубины расположения кладок углозуба (5–7 см) маловероятно. Образование же льда на поверхности нерестовых водоемов (Masato, Fusayuki, 1998, наши многократные наблюдения) не представляет опасности для эмбрионов, поскольку кладки располагаются глубже.

На северной границе ареала углозуба, в Чаунской низменности весной складывается еще бо-

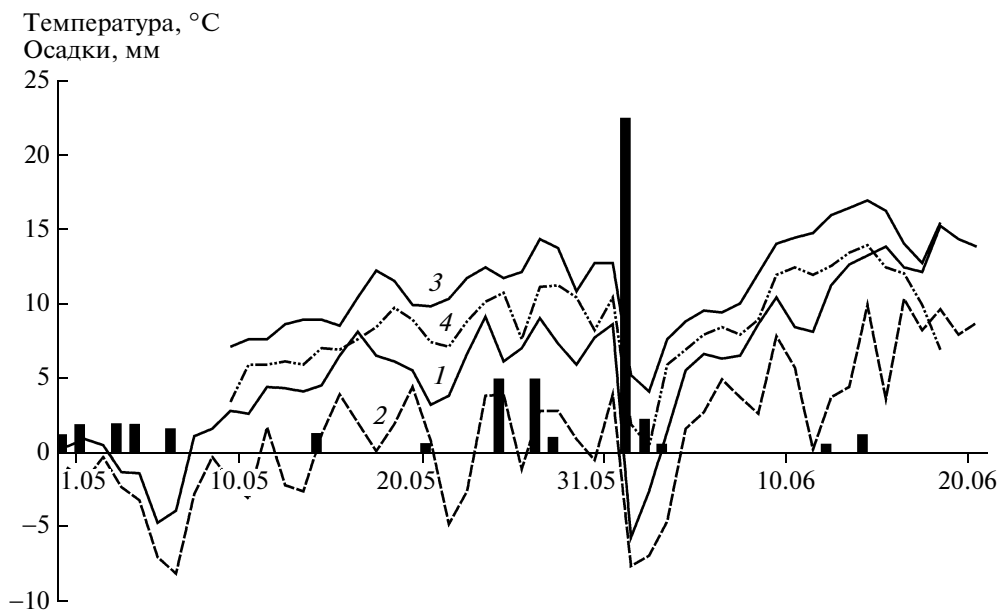


Рис. 3. Ход среднесуточных и минимальных температур воздуха (1, 2) и воды на глубине 5 см (3, 4) в маточном водоеме на верхней Колыме и суточных сумм осадков (столбики) на ближайшей метеостанции "Детрин" (по: Метеорологический ежемесячник, 1982) в мае-июне 1982 г.

лее благоприятная для кладок ситуация. Здесь в условиях полярного дня устойчивый переход температуры воздуха через 0°C и начало откладки икры происходит почти на месяц позже, чем на побережье Охотского моря. Возможный нижний предел среднесуточной температуры воздуха в начальный период нахождения икры в водоеме здесь близок к $0...-0.5^{\circ}\text{C}$, а средний из абсолютных минимумов составляет $-4...-5^{\circ}\text{C}$, т.е. на $1-2^{\circ}\text{C}$ выше, чем под Магаданом в мае (Научно-прикладной справочник..., 1988–1999). Таким образом, и на побережье Чаунской губы формирование льда такой толщины, чтобы в него вмерзли кладки, практически невероятно.

Для оценки возможности замерзания икры в других частях ареала следует вновь обратиться к сведениям о температурах воздуха, при которых начинается размножение. Из всех пунктов, указанных в табл. 3, именно под Магаданом размножение начинается при наиболее низких ($1.5-3.0^{\circ}\text{C}$) температурах воздуха, что объясняется близостью холодного Охотского моря. Однако, оценивая это обстоятельство, надо учитывать, что отклонения средних значений температур в многолетнем ходе достаточно велики и практически одинаковы ($2.5-4.5^{\circ}\text{C}$) и на юге и на севере ареала (Научно-прикладной справочник..., 1988–1999). Поэтому риск замерзания икры под Магаданом (с учетом межгодовых колебаний температур) лишь ненамного выше, чем в верховьях Колымы, окрестностях Якутска или на севере Прибайкалья. Поскольку его вероятность была оценена на-

ми как крайне низкая, постольку в других частях ареала кладки вмерзать в лед не должны.

Сказанное не относится к похолоданиям, сопровождаемым выпадением снега. Приведем примеры. В верховьях Колымы 1–2 июня 1982 г. понижение среднесуточных температур воздуха до -5.5°C , а минимальных до -7.5°C (что близко к абсолютному минимуму для июня) сопровождалось снегом, количество которого составило примерно 75% от месячной нормы осадков (Метеорологический ежемесячник, 1982). Но и в этом случае в водоеме глубиной около 0.5 м даже на глубине 5 см температура воды не опустилась ниже 0.5°C , на глубине 20 см — ниже 2.3°C (рис. 3). Анализ многолетней метеорологической статистики на конец мая — начало июня показывает, что вероятность замерзания в это время верхнего слоя воды в мелких водоемах верховий Колымы при похолоданиях, даже сопровождающихся выпадением снега, ничтожна.

Аналогичную картину мы наблюдали 9 мая 2008 г. близ Комсомольска-на-Амуре: выпавший снег в небольших, давно оттаявших водоемах образовал снежную "кашу" мощностью около 10 см, но не привел к формированию льда, а следовательно, температура воды в этом слое не опускалась ниже 0°C .

Максимальные температуры. Вторая "температурная" опасность может крыться в перегреве кладок в мелких водоемах. Даже на севере ареала углозуба средние сезонные максимумы температур воздуха достигают $22-25^{\circ}\text{C}$ (Научно-прикладной справочник..., 1988–1998). По нашим

Таблица 5. Сезонные максимумы температуры воды (°С) в озере “63 км”

Год	Даты	Максимальная температура		
		Срочная	Среднесу- точная	Среднеме- сячная
2004	5 июля	29.5	22.1	17.3
	7 июля	29.5	22.2	17.3
2005	24 июля	26.8	18.1	12.6
	6 августа	26.8	20.3	14.4
2006	20 августа	24.8	17.2	14.3
2008	7 августа	28.2	20.3	16.2

измерениям под Магаданом, в бассейне верхней Колымы и на Западной Чукотке в мелких озерах максимальная температура воды в середине лета может быть на 4–6°С выше, чем температура воздуха. Поэтому возможен прогрев верхних слоев воды мелких водоемов до температур, приближающихся к 30°, что может привести к летальному перегреву кладок (Берман и др., 1987).

Близкие к критическим значениям температуры воды зарегистрированы лишь в самом мелком и теплом из обследованных — оз. “63 км” (табл. 5). За четыре года наблюдений они отмечались дважды — в июле и августе, т.е. значительно позже не только периода существования кладок, но и массового выплота личинок. Сходство основных параметров сезонного хода температур воды в мелких водоемах в разных частях ареала углозуба (см. ниже) дает основания полагать, что и в других регионах опасность перегрева кладок отсутствует.

Заметим, что в некоторых водоемах углозубы систематически (до 20% кладок ежегодно) откладывают икру не только на водную растительность, ветки, проволоку и т.д., но и просто на дно при глубине в 40–70 см (подчеркнем — при большом количестве живых и отмерших водных растений). Благодаря тому, что суточная амплитуда температур воды уменьшается с глубиной (см. ниже), таким кладкам гарантированно не грозит перегрев даже в наиболее теплых озерах.

Механизмы формирования высоких температур в промерзающих водоемах на вечной мерзлоте

Таяние льда, служащего весной дном в подобных водоемах, и талые воды, стекающие с водосбора, казалось бы, должны поддерживать низкие температуры воды в озерах. Однако вода в подобных водоемах оказывается теплее воздуха в течение всего водного периода жизни углозуба (наши неопубликованные данные). Главные причины этого — в низком альбедо воды и в том, что

солнечная энергия поглощается верхним слоем воды (около 60% — 10-сантиметровым слоем и до 80% — в метровом слое), тогда как на суше этот процесс сосредоточен в верхнем миллиметре почвы (Варенцов, 1994). В больших озерах нагретый верхний слой воды охлаждается за счет того, что отдает тепло в глубину водоема и в воздух. В озерах глубиной менее 1 м солнечная энергия прогревает всю водную толщу, поэтому в мае-июле температура воды в них может в 2–3 раза превышать как температуру воздуха, так и температуру воды глубоких водоемов.

Вода не охлаждается мерзлым дном. Количество тепла, расходуемое на его протаивание, резко снижается уже через 2–3 дня, так как оттаявший всего на несколько сантиметров ил служит надежным теплоизолятором от находящейся ниже мерзлой толщи. В среднем за теплый сезон в донные отложения уходит 5–15% поступившей в воду радиации, независимо от того, промерзает дно или нет (Павлов, Тишин, 1981). Различия температур придонного слоя воды и верхнего сантиметра ила не превышает 1.0–1.9°С, а в самом иле весной градиент среднесуточных температур в верхних 5 см ила достигает 1–1.5°С / см. За лето ил протаивает на 90–120 см (оз. “63 км”). Таким образом, влияние вечной мерзлоты на дне мелких водоемов сказывается на их термическом режиме только ранней весной в течение нескольких дней.

Однако мерзлота все-таки влияет на температуру воды малых озер, охлаждая скатывающиеся по льдистому водоупору воды, формирующиеся из тающего льда мерзлоты и осадков. Наиболее ярко это проявляется в мелких озерах с большим водосбором. Между тем, средние за сезон температурные характеристики промерзающих озер на вечной мерзлоте и таких же водоемов вне зоны мерзлоты практически неотличимы (наши неопубликованные данные).

Теплообеспеченность водоемов и онтогенез углозуба

Наши материалы о фенологии и температурах воды под Магаданом, в верховьях Колымы, на Чукотке и литературные данные по фенологии углозуба в других частях ареала (Сибирский углозуб, 1995) позволяют оценить влияние некоторых абиотических (не только температурных) факторов на скорость прохождения онтогенеза углозуба (рис. 4А, 4Б).

Скорость развития икры в пределах ареала меняется слабо (Сибирский углозуб..., 1995). Суммы среднесуточных температур воды за этот период варьируют в относительно узких пределах — от 200 до 350°С, и зависят не от географического по-

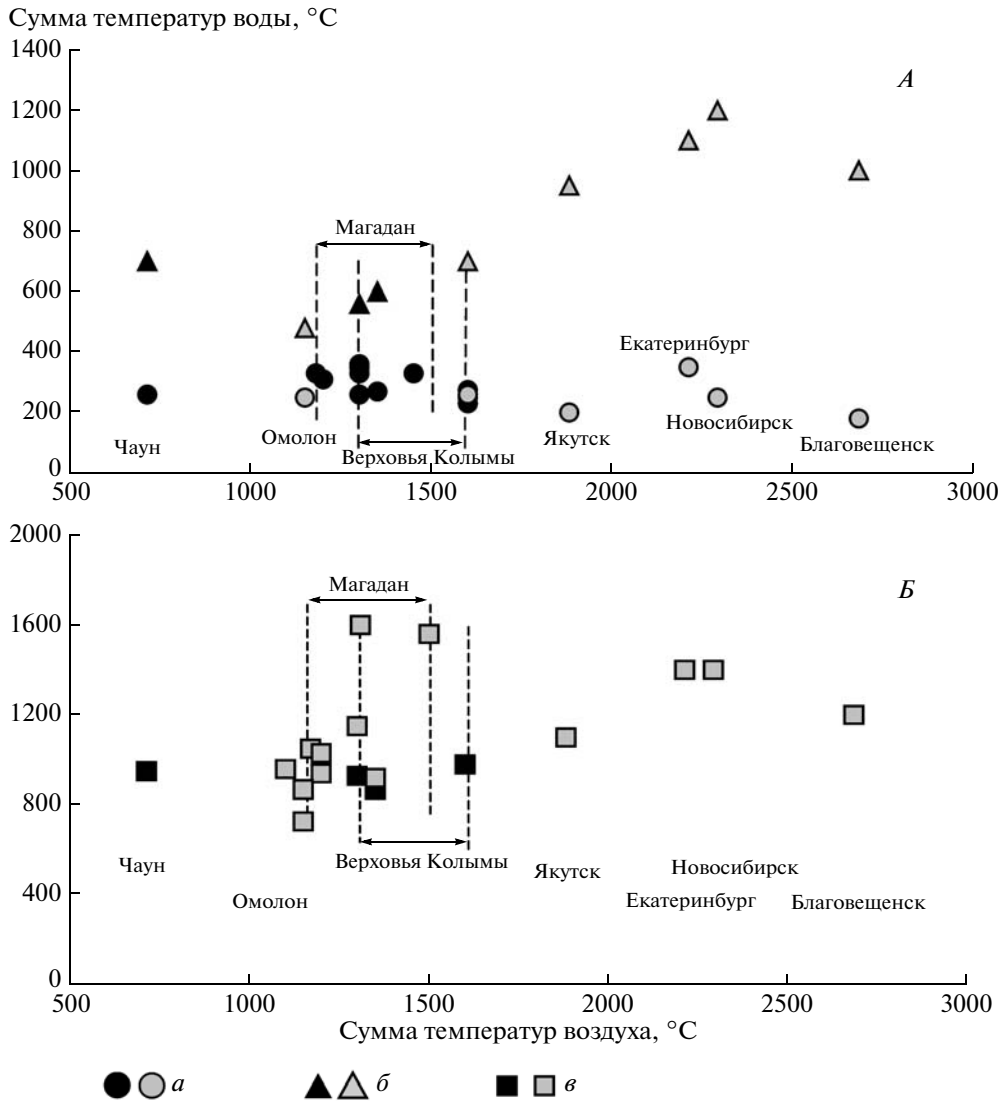


Рис. 4. Варьирование сумм температур воды мелких водоемов за эмбриональный (а) и постэмбриональный (б) периоды – А и за оба периода суммарно (в) – Б. Черные значки означают измеренные температуры и зафиксированные фенодаты; серые – расчетные температуры, либо фенодаты без указания года их определения в первоисточнике. Штриховые линии ограничивают пределы колебаний характеристик в многолетнем ряду наблюдений. При построении рисунка использованы самые ранние сроки начала фенологических этапов и их наименьшая продолжительность.

ложения, а от хода весны в конкретный год наблюдений. Выше мы показали сходство температуры воды в мелких водоемах весной в разных частях ареала углозуба. Повторимся, температура воды весной зависит от величины водосборного бассейна, количества осадков, промерзает ли водоем или нет, и т.д., но не от его местонахождения (см. рис. 2, табл. 2).

Не выявляют связи с широтным положением водоема и суммы температур воды за время от откладки икры до выхода сеголеток на сушу (данных по которым много больше), однако их диапазон в два раза шире – от 750 до 1600°. Можно на-

звать несколько причин, ответственных за столь значительный рост ее варьирования.²

Развитие личинок и температурный режим водоемов. В окрестностях Магадана в оз. “Венечном нижнем” в 2005 г. кладки появлялись в течение 21 дня – с 15 мая по 4 июня. Первые сеголетки оказались на суше 8–12 августа, последние – только через 45–50 суток – 26–30 сентября (рис. 5А). В верховьях Колымы в 1981 г. те же фенологические события уложились в более корот-

² Суммы ниже 500°C получены лишь для долины Омолона, по которой фенологические данные приведены за один сезон. К типу водоема они не привязаны (Докучаев и др., 1984), поэтому могут иметь случайный характер.

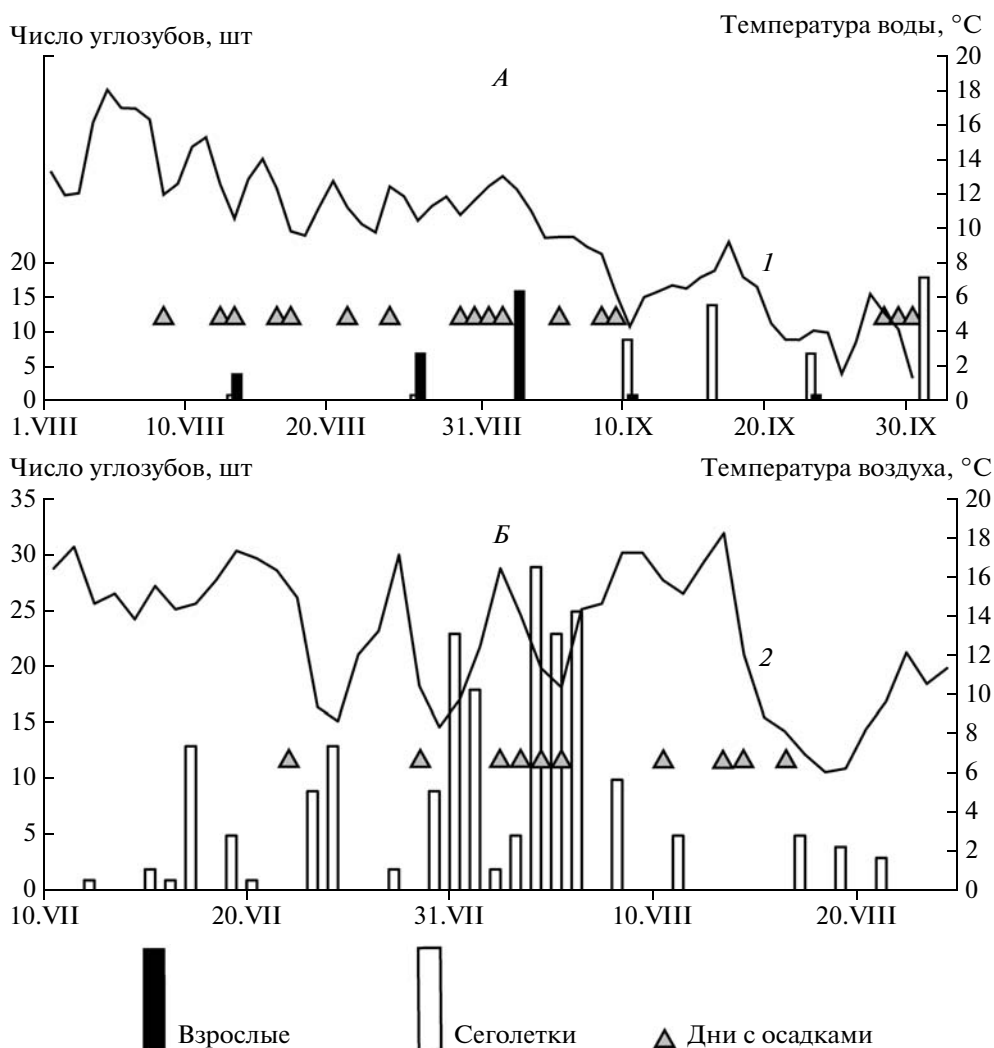


Рис. 5. Ход среднесуточных температур воды (1), воздуха (2) и количество углозубов, покинувших оз. “Вечное нижнее” в 2005 г. (А) и верховья Колымы в 1981 г. (Б).

кое время: откладка икры с 16 по 24 мая, выклев личинок с 7 по 16 июня (т.е. обе фазы длились по 9–10 сут), тогда как выход подавляющего большинства сеголеток занял 19 суток – с 17 июля по 5 августа (рис. 5Б). Таким образом, периоды пребывания в воде наиболее рано и наиболее поздно вышедших из одного и того же водоема сеголеток и в окрестностях Магадана и в верховьях Колымы различались, как минимум, в 1.3–1.5 раза – от 60 до 85 суток и от 35 до 65 суток, соответственно.

Разница времени пребывания личинок в воде определяется многими причинами, как абиотическими, так и внутривидовыми (Ищенко, 1984; Пястолова, Тархнишвили, 1989; Кузьмин, 1999; Кузьмин, Маслова, 2005; Куранова, Фокина, 2008 и многие другие). Как выяснилось, прошедшие метаморфоз особи покидают водоемы в основном группами, а не поодиночке. Групповой выход сеголеток нередко четко следует за

падением температур воздуха и воды, что обычно сопровождается дождями. Пример подобного мы наблюдали в верховьях Колымы летом 1981 г. (рис. 5Б). Более размытая картина прослеживалась на оз. “Вечное нижнее” в 2005 г. (рис. 5А). Важное различие состояло в том, что под Магаданом сеголетки выходили из воды при понижении температур с 10–12 до 5–6°C в преддверии зимы, а в верховьях Колымы – во время дождей после жаркой и сухой погоды в июле–августе.

Однако скорость онтогенеза личинок может зависеть не только от сумм температур воды, но и от того, в каком диапазоне они изменяются в период размножения. В частности, в мелких водоемах наиболее ярко проявляется свойственный всем озерам рост скорости весеннего прогрева воды с широтой (рис. 6). Одна из причин этого – разное количество радиации, приходящей к поверхности водоемов в момент появления откры-

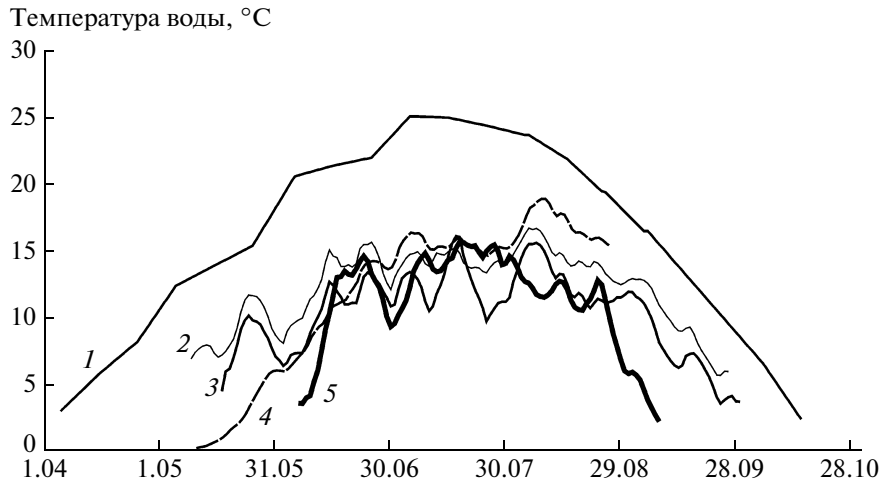


Рис. 6. Сезонный ход температур воды в мелководьях: 1 — средние декадные температуры в окрестностях Благовещенска; 2 — скользящее 10-суточное осреднение температур: оз. “63 км”, 3 — оз. “Венечное верхнее”, 4 — оз. “Янское”, 5 — озеро в окрестностях стационара Чаун. Для окрестностей Благовещенска температуры вычислены по средним многолетним метеоданным (по: Алфимов, Берман, 2010), в окрестностях Магадана и Чауна — измерены в 2005 и 1978 гг., соответственно.

той воды. На юге ареала углозуба, например в Еврейской АО в долине Амура, появление открытой воды и начало размножения приходится на II декаду апреля, на севере — в Чаунской тундре — на I декаду июня (Научно-прикладной справочник..., 1988–1998; Докучаев и др., 1984). В названные сроки в указанных районах температуры воздуха близки (3.0 и 3.3°C), а инсоляция различается: 17 и 21 МДж/м² сут, соответственно. Поэтому мелкие водоемы, при прочих равных условиях, в начальный период размножения углозуба на севере прогреваются, как минимум, на треть быстрее. Кроме того, благодаря малой массе воды прогрев всех мелких водоемов, независимо от широты, как правило, заканчивается после периода летнего солнцестояния — в начале июля (наши неопубликованные данные).

Таким образом, в пределах северо-востока Азии продолжительность периода нагрева воды мелких озер до температур, близких к летнему максимуму, меняется в 2–3 раза (от 3–4 декад в окрестностях Магадана до 1–2 — на Чукотке). При сравнении с водоемами юга Еврейской АО эта разница становится 4–6-кратной. Однако на развитие личинок, приходящееся на севере на июль-август, а на юге — на май-июнь, названные широтные различия, вероятно, не влияют, так как и в том и в другом районе к моменту вы플ода личинок из икры прогрев водоемов закончился либо подходит к завершению.

Развитие личинок и горизонтальные градиенты в водоеме. Еще одна причина, по которой сложно оценить зависимость скорости развития личинок углозубов от термических условий водоемов, — существование даже в самых мелких из

них хорошо выраженного температурного поля. Горизонтальные градиенты температур максимальны в солнечную погоду в конце мая или июне, когда солнце уже высоко, лед не до конца растаял, а водная растительность активно вегетирует (рис. 7).

Самые низкие температуры отмечались вблизи кромки льда: в 20–30 см они не поднимались выше 2–3°C. Самые высокие (до 17–18°C) — у берега или среди водорослей. После таяния льда различия дневных температур в пределах водоема сокращаются до 5–7.0°C. Вертикальные градиенты температур в мелких водоемах не столь велики: в верхнем 20-сантиметровом слое в отдельные сутки максимумы убывают на 1.5°C, минимумы — на 0.6°C. Личинки могут активно перемещаться в области предпочитаемых температур. В солнечные дни мы регулярно наблюдали их лежащими на песчаном дне оз. “Венечное нижнее”, на глубине 5–10 см. Суточный цикл этих перемещений, к сожалению, не изучен. Не трудно допустить, что, находясь в солнечную погоду на мелководье, а в темное время и при похолоданиях уходя вглубь, личинки могут получить за теплый сезон добавку сумм положительных температур в 13–16%, а температур выше 15°C — в 40–50%. Для этого в самых мелких водоемах им надо переместиться на 1–2 м. Подчеркнем, что верхние слои воды у берега или среди водной растительности, лучше прогреваемые днем, сильнее охлаждаются ночью, поэтому температуры в разных частях водоема при осреднении даже за сутки, а тем более за 20–30 суток, неразличимы.

Развитие личинок и освещенность. На длительность развития личинок инсоляция может

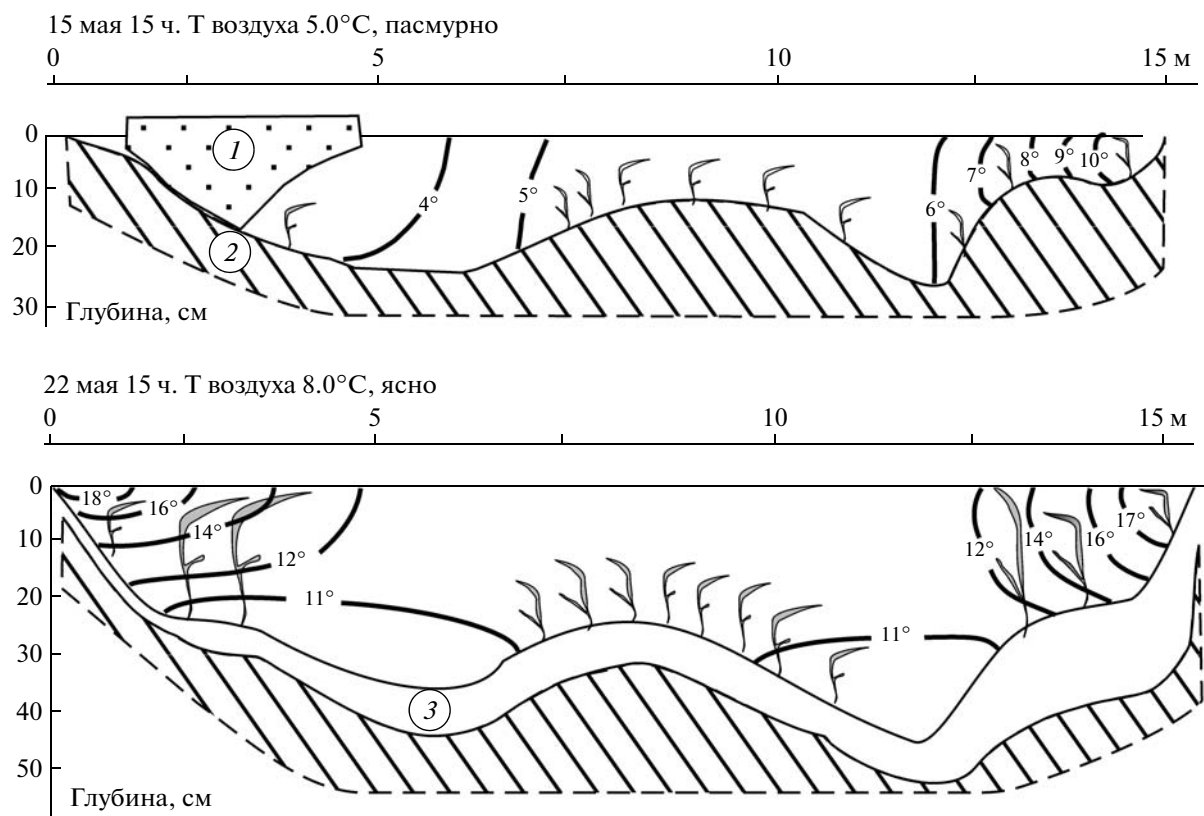


Рис. 7. Распределение температур на оз. “Венечное верхнее” в солнечную погоду. 1 — лед, 2 — мерзлота, 3 — оттаявший слой грунта.

влиять не только через нагрев воды, но и непосредственно определяя, какую часть суток водоем освещен до уровня, достаточного для того, чтобы личинка могла добывать корм. К сожалению, в литературе нет сведений о таком минимальном уровне освещенности. Между тем, освещенность, как условие для кормежки, может быть одним из важных факторов, влияющих на скорость и продолжительность онтогенеза.

Для оценки длительности светлого времени в водоеме можно использовать две характеристики: астрономическую — период, в течение которого солнце находится над горизонтом, и климатическую — продолжительность солнечного сияния (рис. 8). Второй период короче первого, так как учитывает облачность и исключает сумерки и пасмурную погоду. Если период пребывания солнца над горизонтом закономерно уменьшается с севера на юг ареала в 1.5 раза, то продолжительность солнечного сияния (как и интегральные суммы температур воды в пределах ареала) не связана с широтой. В соответствии с изменениями облачности она тоже изменится (от 320 до 590 ч), уменьшаясь в приморских районах и увеличиваясь в континентальных.

Если личинки способны кормиться в сумерках и в пасмурную погоду, то увеличение в 1.5 раза

продолжительности светлого времени суток с юга на север ареала может быть важным условием продления суточной активности личинок. Такое продление, возможно, компенсирует недостаточную скорость роста личинок из-за низких температур воды.

Выход из воды взрослых животных после размножения

Растянность выхода из воды характерна и для взрослых животных. В верховьях Колымы уже к середине августа углозубы практически не попадают в ловушки, лишь единично можно поймать до 20-х чисел месяца, что свидетельствует о прекращении активных передвижений и об уходе на зимовку. Под Магаданом же углозубы перестают попадаться в установленные вдоль уреза воды заборчики лишь во второй половине сентября, на 2–4 недели раньше, а иногда и одновременно с сеголетками (рис. 5А). Взрослые углозубы выходили из “Венечных” озер вплоть до 24 сентября, т.е. за три недели перед переходом температур воздуха через 0°C, при температурах воды и воздуха 4–5°C. Последние животные покидали оз. “63 км” еще позже — за неделю до перехода температур воздуха через 0° при температурах во-

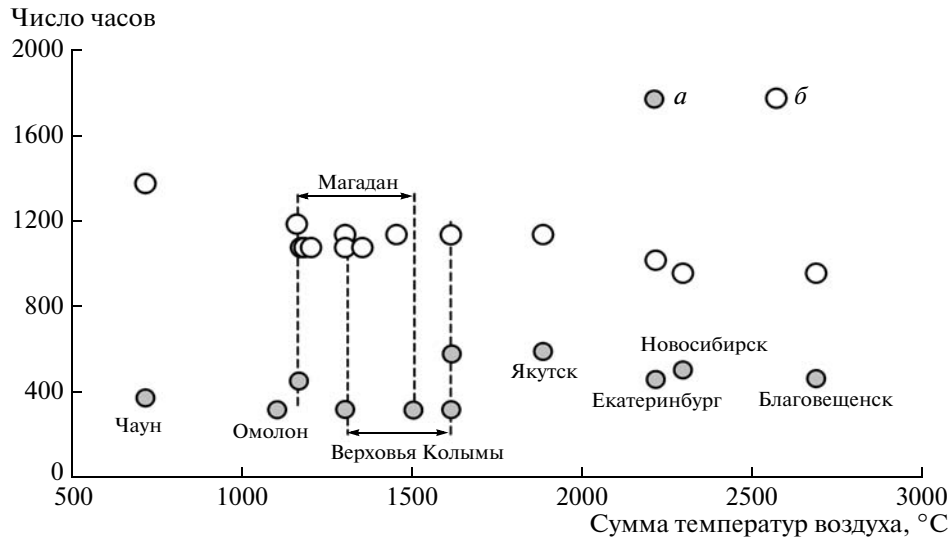


Рис. 8. Число часов солнечного сияния (*a*) и нахождения солнца над горизонтом (*б*) за постэмбриональный период. Штриховые линии — как на рис. 4. При построении рисунка использованы самые ранние сроки начала фенологических этапов и их наименьшая продолжительность.

ды и воздуха 2–3°C (самая поздняя дата — 6 октября).

В холодных водоемах икра и личинки развиваются дольше, чем в теплых, что определяется скоростью развития. Взрослые же особи задерживаются в воде после размножения, так как осенью здесь по сравнению с сушей, возможно, создаются более благоприятные условия: трофические (по-видимому, более высокая плотность мелких беспозвоночных), термические (меньшая суточная амплитуда, отсутствие ночных заморозков) и т.д.

Сказанное позволяет предположить, что поздний выход углозубов из водоемов приохотских тундроподобных ландшафтов указывает на феномен длительного пребывания в воде взрослых животных в регионах с климатическим дефицитом тепла. Однако нельзя исключить и повторные заходы углозубов с суши на сильно обводненные участки заболоченных берегов водоемов, где стояли ловушки. Этих животных можно было принять за впервые вышедших из воды (после размножения). Для исключения такой возможности необходима установка замкнутых кольцевых ловчих заборчиков или мечение углозубов, что не входило в наши задачи.

О факторах, определяющих северную границу распространения углозуба

Опираясь на собственные измерения и расчеты, мы оценили минимально необходимую теплообеспеченность для прохождения онтогенеза (от откладки икры до выхода сеголеток на сушу) во всех трех пунктах наших исследований — на западе Чукотке (69° с.ш., стационар “Чаун”) и в са-

мых холодных из водоемов, обследованных под Магаданом и в верховьях Колымы. Этот показатель составил 850–900°/сут. На юге Ямала (Шварц, Ищенко, 1971), в окрестностях стационара Чаун (Докучаев и др., 1984), в упомянутом водоеме в верховьях Колымы, где мы наблюдали личинок, не успевших выйти из воды и оказавшихся подо льдом, углозубы используют для развития 90–95% сезонной суммы температур воды водоемов. Под Магаданом, в оз. “Венечное нижнее”, самом холодном из обследованных эта доля меньше и составляет около 70%.

Приведенные значения теплообеспеченности, как кажется, позволяют назвать один из факторов, обуславливающих северную границу распространения углозубов. На востоке Таймыра углозубы доходят до 71–72° с.ш. (метеостанции Хатанга, Волочанка), и здесь, согласно расчетам (наши неопубликованные данные), средняя многолетняя теплообеспеченность мелких водоемов превышает 1000°/сут. Севернее, в районе метеостанции Усть-Тарей (73.5° с.ш.) при суммах температур воды в 800–850°/сут углозубы не встречаются (рис. 9). Таким образом, в самой северной части ареала дальнейшее распространение на север сибирского углозуба, вероятно, лимитируется теплообеспеченностью водоемов.

Северная граница ареала углозуба в низовьях Оби, в Большеземельской тундре, на Чукотке и в ряде других регионов проходит в более низких широтах. Согласно расчетам средних многолетних температур воды мелких водоемов (по данным метеостанций), лежащих к северу от границы, не менее 950–1000°/сут. Очевидно, здесь вступают в действие другие факторы, ограничивающие распространение вида.

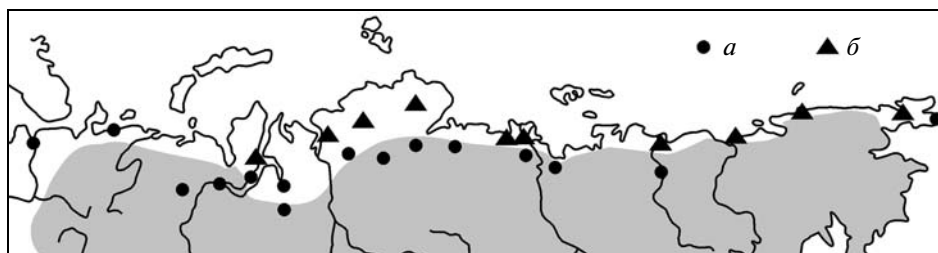


Рис. 9. Суммы температур (а – выше $900^{\circ}/\text{сут}$, б – ниже $900^{\circ}/\text{сут}$ по: Алфимов, Берман, 2010) воды за теплый сезон в мелких водоемах близ северной границы ареала углозуба.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможность размножения сибирского углозуба на громадном пространстве мерзлотной зоны Евразии определяется не его специфическими адаптивными свойствами, а благоприятными термическими условиями. Для развития сибирского углозуба температурные условия в мелких озерах и прудах, несмотря на то что они расположены на вечной мерзлоте, весьма комфортны. Вечная мерзлота, подстилающая дно, не сказывается на термическом режиме благодаря теплоизолирующему эффекту оттаявшего ила, всего лишь нескольких сантиметров которого достаточно для поддержания высоких температур воды. Поэтому подобные водоемы столь же хорошо прогреваются, как и расположенные вне зоны мерзлоты, и углозубы могут размножаться даже на мерзлотных болотах в бочагах, площадью в несколько квадратных метров и глубиной в несколько десятков сантиметров.

Принципиальные различия в фенологических сроках размножения углозубов в одной местности во многом определяются глубиной водоема и характером его окрестностей. В мелких промерзающих водоемах, расположенных в болотистой местности, размножение начинается через несколько дней после перехода среднесуточной температуры воздуха через 0° , в непромерзающих водоемах – еще через 3–4 недели, т.е. после таяния большей части льда, которое также начинается после перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°C . Общая продолжительность появления кладок углозубов в окрестностях Магадана составляет около 3–4 недель и, вероятно, характерна для большей части ареала. Термические условия начала размножения в мелких промерзающих водоемах после их заполнения талыми водами в разных географических точках близки, однако сдвинуты по времени с юга на север: от юга Еврейской АО до Чаунской губы примерно на 1.5–2 месяца.

Строгая приуроченность начала размножения углозубов к ранней весне имеет адаптивное значение лишь на севере ареала и в горах, будучи связана с максимально полным использованием ко-

роткого теплого сезона для прохождения онтогенеза от откладки икры до метаморфоза³. На Чукотке и юге Ямала на онтогенез приходится 90–95% от сезонной суммы температур воды наиболее теплых водоемов, только в которых и может быть успешным размножение углозуба на этих широтах. Под Магаданом первые сеголетки выходят и из холодных, и из теплых водоемов, когда суммы температур воды составляют 60–70%, последние особи – при 90–94% от сезонных сумм.

Продвижению углозуба к северу способствует эффект ускорения прогрева водоемов с широтой. Более тесная, по сравнению с воздухом, зависимость температуры воды мелких озер от солнечной радиации приводит к тому, что независимо от широты их прогрев заканчивается в начале июля, при этом в зоне тундры он занимает в 4–6 раз меньше времени, чем, например, на юге Еврейской АО. В июле-августе широтные различия уже не сказываются на скорости изменения теплообеспеченности; не должны они влиять и на скорость развития личинок углозуба.

Не исключено, что “полярный день” обеспечивает существование углозуба в тундровой зоне, не только определяя быстрый прогрев водоемов и высокую температуру воды, но и позволяя личинкам кормиться чуть ли не круглые сутки. К сожалению, эта сторона жизни сибирского углозуба совершенно не затронута исследованиями.

Резюмируя вышесказанное, подчеркнем, что возможность размножения сибирского углозуба на громадном пространстве мерзлотной зоны Евразии, включая ее самые северные регионы, обеспечивается, прежде всего: 1) значительно более ранним появлением открытой воды и, как следствие – более ранним началом фенологических процессов в промерзающих водоемах (по сравнению с непромерзающими), расположенных в болотистой местности; 2) ускорением прогрева водоемов с увеличением широты местности за счет увеличения продолжительности светлого времени суток; 3) более высокой (по

³ Биоценотический адаптивный эффект раннего размножения, связанный с опережением развития возможных хищников из числа беспозвоночных, не исследован.

сравнению с зональными суммами температур воздуха), теплообеспеченностью мелких озер, определяемой особенностями теплообмена в воде; 4) мощной теплоизолирующей ролью оттаявшего ила, блокирующего охлаждающее действие мерзлого ложа водоема.

В высоких широтах эффект ускоренного прогрева водоемов уже не компенсирует климатический дефицит тепла, что и служит, вероятно, ограничением ареала углозуба. Падение сумм температур воды за теплый сезон с увеличением широты формирует границу в самой северной части ареала углозуба – в Восточной Сибири примерно на 71–72° с.ш. В более низких широтах (в тундрах Европы, Западной Сибири и Чукотки) продвижение углозуба к северу ограничено, вероятно, не температурными причинами.

Изложенное выше имеет непосредственное отношение к известному положению об ускорении развития амфибий на Севере, высказанному Шварцем и Ищенко (1971). К сожалению, оно до сего времени так и не подкреплено материалами по регуляции скорости онтогенеза углозуба в разных природных зонах абиотическими факторами. Таковыми могут быть, прежде всего, благоприятный тепловой режим мелких водоемов на Севере и длительная освещенность во время полярного дня для питания личинок и т.п. Не показана и генетическая специфичность приполярных популяций. Наши данные также не проливают свет на проблему, однако, как мы полагаем, могут способствовать корректной постановке задачи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования поддержаны РФФИ (07-04-00362).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимов А.В., 2006. Дифференциация температур и вертикальная поясность побережья // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 138–156.
- Белимов Г.Т., Седалищев В.Т., 1983. К экологии сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) в Центральной Якутии // Науч. докл. высш. школы. Биол. Науки. № 10. С. 37–43.
- Берман Д.И., 1992. О местах и условиях зимовки сибирских углозубов (*Hynobius keyserlingii*) в горно-лесной субарктике северо-востока Азии // Зоол. журн. Т. 71. № 7. С. 75–85. – 2002. Идеальный приспособленец или адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. № 10. С. 59–68.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Мажитова Г.Г., Проконев М.Е., 1998. Роль ветра в дивергенции экосистем с мерзлотными и сезонномерзлыми почвами в северном Охотоморье // Почвоведение. № 5. С. 593–599.
- Берман Д.И., Горголюк С.И., Нейфах А.А., 1987. Зависимость скорости эмбрионального развития от температуры у сибирского углозуба и тритона обыкновенного // Онтогенез. Т. 18. № 3. С. 247–256.
- Берман Д.И., Лейрих А.Н., Мещерякова Е.Н., 2006. О способности эмбрионов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Amphibia) переносить отрицательные температуры // Зоол. журн. Т. 85. № 10. С. 1230–1235.
- Берман Д.И., Сапожников Г.П., 1994. Пространственная структура популяций сибирского углозуба в бассейне верхней Колымы // Экология. № 2. С. 79–88.
- Васьковский А.П., 1958. Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников – ценозообразователей на крайнем Северо-Востоке СССР // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан. Вып. 10. С. 187–204.
- Варенцов Л.Н., 1994. Термический режим озер // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). С.-Петербург: Наука. С. 30–43.
- Гаврилова М.К., 1981. Современный климат и вечная мерзлота на континентах. Новосибирск: Наука. 111 с.
- Докучаев Н.Е., Андреев А.В., Атрашкевич Г.И., 1984. Материалы по распространению и биологии сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii*, на крайнем Северо-востоке Азии // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л.: ЗИН АН СССР. С. 109–114.
- Ищенко В.Г., 1984. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба и обыкновенного тритона в естественных условиях // Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 26–36.
- Копанев И.Д., 1978. Снежный покров на территории СССР. Л.: Гидрометеиздат. 181 с.
- Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В., 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК. 434 с.
- Куранова В.Н., Фокина Е.В., 2008. Изменчивость развития и роста сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Amphibia) // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. 9–13 октября 2006 г. Пушкино-на-Оке. СПб. С. 227–233.
- Метеорологический ежемесячник, 1982. Магадан. Вып. 33. Ч. 2. № 5, 6.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР, 1988–1998. Л.: Гидрометеиздат. Серия 3. Вып. 9, 17, 24, 25, 26, 33, 34. Ч. 1–6.
- Павлов А.В., Тишин М.И., 1981. Тепловой баланс крупного озера и прилегающей территории в Центральной Якутии // Строение и тепловой режим мерзлых пород. Новосибирск: Наука СО. С. 53–63.
- Пястолова О.А., Тархнишвили Д.Н., 1989. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема существования видов. Свердловск: УрО АН СССР. 156 с.
- Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология, 1994 / Ред. Воробьева Э.И. М.: Наука. 366 с.

Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. 1995 / Ред. Воробьева Э.И. М.: Наука. 240 с.

Тагирова В.Т., 1979. Биологические особенности сибирского углозуба в Приамурье // Охрана и рациональное использование флоры и фауны Нижнего Приамурья и Сахалина. Хабаровск. С. 122–130.

Шварц С.С., Ищенко В.Г., 1971. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям су-

ществования в Субарктике. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Т. 3. Земноводные. 60 с.

Щепина Н.А., 2009. Особенности распространения и экология земноводных западного Забайкалья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 22 с.

Masato H., Fusayuki K., 1998. Breeding habitat of the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*) within a fen in Kushiro marsh, Japan // Herpetological Review. V. 23. № 3. P. 150–153.

REPRODUCTION OF SIBERIAN SALAMANDERS (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*, AMPHIBIA, CAUDATA, HYNOBIIDAE) IN WATER POOLS ON PERMAFROST IN NORTHEASTERN ASIA

A. V. Alfimov, D. I. Berman

Institute for Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan 685000, Russia
e-mail: aborigen@ibpn.ru

The possibility of Siberian salamanders to breed in the permafrost zone of Eurasia is determined by favorable conditions in small freezing-to-bottom pools rather than its adaptive properties. They include: 1) early appearance of water in pools located in marshland; 2) acceleration of warming up pools from the south to the north due to lengthening of daylight; 3) higher temperature in water than in the air, however, not reaching critical values for spawn and tadpoles; 4) influence of the thawed silt blocking the cooling action of permafrost layers under pool. Reproduction of Siberian salamanders in water bodies in different parts of its natural range begins in similar thermal conditions, but shifted in terms according to the beginning of spring (from the Evreiskaya Autonomous Region to the coast of Chaun By for 1.5–2 months). In each region, the beginning of breeding can vary during one month. The existence of Siberian salamanders in the tundra zone is promoted by “polar day”, defining fast warming up, high temperatures of water and long light exposure that creates additional opportunities for feeding of tadpoles. These factors can be responsible for the acceleration of the amphibian ontogenesis in the North, noted by S.S. Schwarz and V.G. Ishchenko (1971). The northern border of the natural Siberian salamander range in Eastern Siberia is defined by a lack of the sums of water temperatures for a warm season (less than 850–900°C/day). In tundras of Europe, Western Siberia and Chukotka, the border of its animal natural habitat passes to the south and appears to be connected with other reasons.