

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2012

№ 3 (19)

Свидетельство о регистрации: ПИ № ФС 77-29499
от 27 сентября 2007 г.

Журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология»
входит в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов
и изданий, в которых должны быть опубликованы
основные научные результаты диссертаций
на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»
Высшей аттестационной комиссии



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

НАУЧНО-РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Майер Г.В., д-р физ.-мат. наук, проф. (председатель); **Дунаевский Г.Е.**, д-р техн. наук, проф. (зам. председателя); **Ревушкин А.С.**, д-р биол. наук, проф. (зам. председателя); **Катунин Д.А.**, канд. филол. наук, доц. (отв. секретарь); **Берцун В.Н.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Воробьёв С.Н.**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; **Гага В.А.**, д-р экон. наук, проф.; **Галажинский Э.В.**, д-р психол. наук, проф.; **Глазунов А.А.**, д-р техн. наук, проф.; **Голиков В.И.**, канд. ист. наук, доц.; **Горцев А.М.**, д-р техн. наук, проф.; **Гураль С.К.**, д-р пед. наук, проф.; **Демешкина Т.А.**, д-р филол. наук, проф.; **Демин В.В.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Ершов Ю.М.**, канд. филол. наук, доц.; **Зиновьев В.П.**, д-р ист. наук, проф.; **Канов В.И.**, д-р экон. наук, проф.; **Кузнецов В.М.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Кулижский С.П.**, д-р биол. наук, проф.; **Парначёв В.П.**, д-р геол.-минер. наук, проф.; **Портнова Т.С.**, канд. физ.-мат. наук, доц., директор Издательства НТЛ; **Потекаев А.И.**, д-р физ.-мат. наук, проф.; **Прозументов Л.М.**, д-р юрид. наук, проф.; **Прозументова Г.Н.**, д-р пед. наук, проф.; **Пчелинцев О.А.**, зав. редакционно-издательским отделом ТГУ; **Рыкун А.Ю.**, д-р социол. наук, доц.; **Сахарова З.Е.**, канд. экон. наук, доц.; **Слизов Ю.Г.**, канд. хим. наук, доц.; **Сумарокова В.С.**, директор Издательства ТГУ; **Сущенко С.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Тарасенко Ф.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Татьянин Г.М.**, канд. геол.-минер. наук, доц.; **Унгер Ф.Г.**, д-р хим. наук, проф.; **Уткин В.А.**, д-р юрид. наук, проф.; **Черняк Э.И.**, д-р ист. наук, проф.; **Шилько В.Г.**, д-р пед. наук, проф.; **Шрагер Э.Р.**, д-р техн. наук, проф.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ ЖУРНАЛА «ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА. БИОЛОГИЯ»

Кулижский С.П., д-р биол. наук, проф., зав. каф. почвоведения и экологии почв, директор Биологического института (председатель); **Астафурова Т.П.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. агрономии, директор Сибирского ботанического сада ТГУ (зам. председателя); **Гуреева И.И.**, д-р биол. наук, проф., зав. Гербарием П.Н. Крылова (зам. председателя); **Москвитина Н.С.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. зоологии позвоночных и экологии (зам. председателя); **Акимова Е.Е.**, канд. биол. наук, старший преподаватель кафедры экологической и сельскохозяйственной биотехнологии ТГУ (отв. секретарь); **Кривова Н.А.**, д-р биол. наук, проф.; **Бушов Ю.В.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. физиологии человека и животных; **Данченко А.М.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. лесоведения и зеленого строительства; **Пяк А.И.**, д-р биол. наук, проф. каф. ботаники; **Свиридова Т.П.**, канд. биол. наук, зам. директора Сибирского ботанического сада ТГУ; **Стегний В.Н.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. цитологии и генетики.

УДК 597.95 + 591.551 (571.62)

В.В. Ярцев¹, Э.В. Аднагулов²

¹ Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

² Институт водных и экологических проблем ДВО РАН (г. Хабаровск)

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ САМЦОВ ПРИМОРСКОГО УГЛОЗУБА

Salamandrella tridactyla (Amphibia, Caudata, Hynobiidae)

Работа выполнена в рамках Программы развития Национального исследовательского Томского государственного университета (Приоритетное направление развития № 3).

Результаты исследования представлены на Международной молодежной конференции «Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы» в рамках Фестиваля науки в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 14.741.12.0366).

Приведены результаты полевых наблюдений за половым поведением самцов приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* в окрестностях г. Хабаровска. «Брачные танцы» самцов и икрометание данного вида сходны с таковыми у сибирского углозуба. Отмечено «токование» самца на недавно отложенной кладке икры, которому могло предшествовать осеменение. Зарегистрировано групповое осеменение кладки икры с участием девяти самцов в отсутствие самки.

Ключевые слова: *Hynobiidae*; *Salamandrella tridactyla*; *Salamandrella keyserlingii*; размножение; половое поведение.

Введение

Сведения о репродуктивном поведении животных имеют важное значение для решения ряда проблем систематики и филогении, что не является исключением и для хвостатых земноводных [1–5]. Изучение полового поведения сибирских углозубов *Salamandrella Dybowski*, 1870 особенно актуально, поскольку практически не исследована дифференциация сибирского *S. keyserlingii* Dybowski 1870 и приморского *S. tridactyla* (Nikolskii, 1906) (латинские названия видов приводятся по Д. Фросту [6]) углозубов по этологическим признакам.

Половое поведение сибирских углозубов описано в специальных работах [1, 7–13], которые обобщены в соответствующих разделах ряда монографий [14–17]. Однако большая часть имеющихся сведений относится к сибирскому углозубу. Некоторые аспекты биологии (в том числе размножение) приморского углозуба исследованы крайне слабо. В связи с этим любые наблюдения за репродуктивным поведением этих животных представляют значительный интерес.

Цель настоящей работы – описать репродуктивное поведение приморского углозуба.

Материалы и методики исследования

Наблюдения проводились в период с третьей декады апреля по первую декаду мая 2011–2012 гг. в окрестностях г. Хабаровска. Наличие на правом берегу Амура в окрестностях Хабаровска только приморского углозуба подтверждено специальными исследованиями [18]. В ходе шести экскурсий обследованы нерестовые водоёмы *S. tridactyla* в предгорьях хребта Хехцир (пересеченная местность, смешанные хвойно-лиственные леса). Наблюдения сопровождалась фото- и видеосъемкой.

Результаты исследования и обсуждение

Длительное время отличительной чертой приморского углозуба считалось отсутствие «брачных танцев» у самцов в период икрометания [9, 19–21]. Позже появились указания на наличие «токования» самцов *S. tridactyla* [22–23]. Общая схема репродуктивного поведения у близкого вида – сибирского углозуба, следующая [24]. Самцы располагаются на подходящем для прикрепления кладок субстрате (стебли трав, ветки деревьев и кустарников) и начинают «токовать» для привлечения самок, находящихся на дне водоёма среди опавшей листвы. В ходе икрометания самка прикрепляет выходящие из клоаки икрные шнуры к субстрату, а затем вытягивает их. В этом ей помогает самец («акушерское» поведение), который параллельно осеменяет икру. После икрометания самка уплывает, а самец некоторое время остается возле кладки. Наши наблюдения за «токующими» самцами приморского углозуба ($n = 6$) показали, что они, как и самцы сибирского углозуба, во время «токования» располагаются на субстрате, обхватив его передними и задними конечностями и размахивая саблевидно загнутым хвостом (рис. 1).



Рис. 1. Токующий самец приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (окрестности Хабаровска, предгорья Хехцира, смешанный мелколиственно-хвойный лес, лужа на минполосе, 30.04.2011 г.). Фото Э.В. Аднагулова

«Токующих» самцов встречали в дневное и вечернее время. В утренние часы, когда температура воды опускалась до $+6^{\circ}\text{C}$, «брачных танцев» не отмечено – углозубы находились на дне среди опавшей прошлогодней листвы. 30 апреля 2012 г. в одном из лесных водоемов, образовавшихся в результате подпруживания постоянного ручья, отмечено массовое «токование» самцов, плотность которых составила около 5 особей на 1 м^2 водного зеркала.

30 апреля 2011 г. наблюдали необычную форму поведения одного из самцов приморского углозуба (рис. 2).

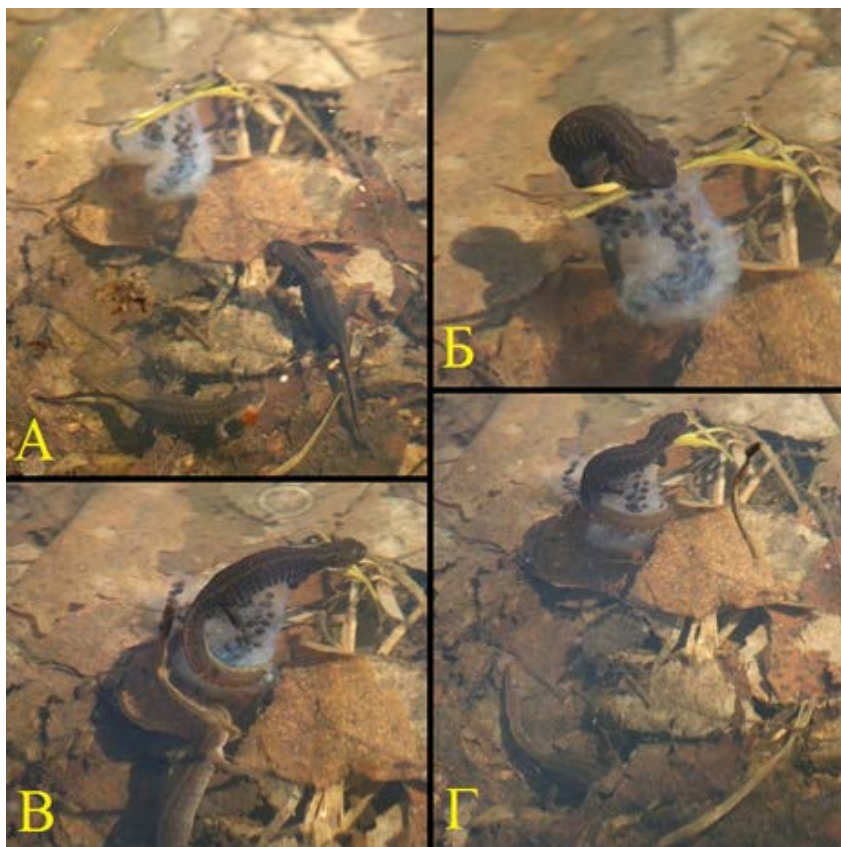


Рис. 2. Самцы и свежая кладка икры приморского углозуба *Salamandrella tridactyla*:
А–Г – очередность элементов брачного поведения (окрестности Хабаровска, предгорья Хехцира, смешанный мелколиственно-хвойный лес, лужа на минполозе, 30 апреля 2011 г.). Фото А.В. Рябковой

На дне небольшой лужи замечены 2 самца, находившиеся около недавно выметанной кладки (рис. 2, А). В течение примерно пяти минут они активно перемещались по дну, изредка поднимаясь к поверхности за воздухом и снова возвращаясь на дно. Затем один из самцов подплыл к кладке, обхва-

тил шнур передними и задними конечностями, согнув тело, хвост при этом свисал вниз (рис. 2, Б). После этого он начал перемещаться по шнуру выше и расположился таким образом, что передняя часть тела находилась на травинке, а задняя – над основанием кладки (рис. 2, В). Самец обхватывал задними конечностями кладку. Находясь в таком положении, он пытался размахивать хвостом – «токовать». Второй самец в это время плавал рядом в 5–10 см от кладки, а затем скрылся в листве на дне (рис. 2, Г). Возможно, во время нахождения на кладке самец мог осеменять икру, поскольку известно, что в отличие от других семейств хвостатых земноводных, самцы Углозубых (*Hynobiidae*) воспринимают, главным образом, в качестве полового сигнала не столько самок, сколько непосредственно кладки [25]. При этом для углозубов именно икра является непосредственным стимулом к выделению спермы [26].

Групповое осеменение отмечено у обоих видов углозубов [11, 14, 19, 27–28]. При этом в осеменении участвует от 3 до 7 самцов у *S. keyserlingii* [11, 27], и 3–4, редко 10, а иногда и до 17 – *S. tridactyla* [9, 19]. При этом для обоих видов характерны агрессивные столкновения самцов, в ходе которых они «таранят», хватают друг друга за брюхо и могут повреждать пальцы и хвосты [9, 27]. 30 мая 2012 г. в небольшом лесном водоеме нами зарегистрировано групповое осеменение у приморского углозуба (рис. 3). Среди группы кладок, отложенных примерно сутками ранее, одна свежая опалесцирующая кладка длиной около 7 см висела на глубине 2–3 см. На ней и рядом на ветке, в толще воды и на дне находилось девять особей, из которых 4 (по две на каждом из икряных шнуров) крепко обхватывали свой участок икряного шнура, изогнувшись вокруг него в кольцо. Одна из особей, находившихся ближе к месту прикрепления кладки, медленно перемещалась по икряному шнуру вниз, растягиваясь вдоль шнура и снова сжимаясь в кольцо, тем самым смещая вторую, сидевшую ближе к концу. Другие особи свободно плавали вокруг, пытаясь добраться до кладки и занять своё место на ней. При этом они опускались на дно, но через несколько секунд снова возвращались к кладке, мешая друг другу, тыкаясь мордами и хватаясь друг за друга. Агрессивного поведения не замечено. Не дожидаясь окончания процесса, нами отловлены все особи, плававшие вокруг кладки и расположенные на ней, которые оказались самцами. Таким образом, в период наблюдения самка возле кладки отсутствовала, а самцы осеменяли кладку. Отметим, что примерно в 1,5 м в стороне от первой группы замечена еще одна пара – самец и самка, метавшая икру. Формирование «брачных клубков» характерно и для других видов гинобиид [29–31]. По-видимому, 4 самца, находившиеся на кладке, – это особи, которые первыми среагировали на начало откладки икры и заняли икряные шнуры. Подобная «монополизация» кладок отмечена и для чёрного углозуба *Hynobius nigrescens* [29]. Отсутствие самки в «брачном клубке» объясняется тем, что, как и у других земноводных, самки углозубов не задерживаются в воде после икрометания, сразу покидая нерестовый водоём [32].



Рис. 3. «Брачный клубок»: самцы приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* осеменяют кладку икры в отсутствие самки (окрестности Хабаровска, предгорья Хехцира, смешанный мелколиственно-хвойный лес, временный водоём; 30 апреля 2012 г.). Фото Э.В. Аднагулова

Значительный интерес представляют наблюдения за самками, метавшими икру в отсутствие самцов. Две самки приморского углозуба с икрой, содержащиеся после отлова в контейнере с влажным мхом при температуре $+5^{\circ}\text{C}$, выметали икряные шнуры в субстрат. После их перенесли в аквариум и содержали при комнатной температуре. Наблюдения в течение двух недель за кладкой показали, что данная икра не развивается.

Таким образом, репродуктивное поведение самцов приморского углозуба в целом сходно с таковым у сибирского. Как и у некоторых других гинобирид, одну кладку может осеменять несколько самцов, которые соперничают за место на ней, формируя при этом «брачный клубок». Возможно, высокая конкуренция за осеменение кладок может вынуждать некоторых менее успешных в борьбе за кладку самцов прибегать к стратегии «пиратского» осеменения, как это имеет место у травяной лягушки *Rana temporaria* [33]. Данный вопрос требует специальных исследований.

Авторы выражают благодарность коллективу лаборатории экологии животных Института водных и экологических проблем ДВО РАН (г. Хабаровск) и заве-

дующему лабораторией – д-ру биол. наук Н.А. Рябиницу за помощь в организации полевых работ, А.В. Рябковой – за любезно предоставленный фотоматериал, д-ру биол. наук, проф. Дальневосточного государственного гуманитарного университета (г. Хабаровск) В.Т. Тагировой и канд. биол. наук, доценту Национального исследовательского Томского государственного университета В.Н. Курановой – за информационную помощь и ценные консультации по биологии сибирских углозубов.

Литература

1. Григорьев О.В. Групповое поведение сибирского углозуба в брачный период // Групповое поведение животных. М. : Наука, 1976. С. 81–82.
2. Беляев А.А. Половое поведение обыкновенного тритона // Групповое поведение животных. М. : Наука, 1976. С. 24–25.
3. Беляев А.А. Сравнительный анализ полового и территориального поведения пяти видов тритонов *Triturus* (Urodela, Salamandridae) // Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР. Рига : Латвийский государственный университет им. П. Стучки, 1979. С. 29–49.
4. Беляев А.А. Комплексный подход к систематике тритонов рода *Triturus* (Urodela, Salamandridae) // Экологические и поведенческие исследования позвоночных животных в Прибалтике. Рига : Латвийский государственный университет им. П. Стучки, 1981. С. 70–79.
5. Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Европейский Дом, 2009. 592 с.
6. Frost D.R. Amphibian Species of the World: an Online Reference // Version 5.5. Electronic Database accessible at. American Museum of Natural History, New York, USA. 1998–2011. URL: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> (дата обращения: 21.05.2011).
7. Григорьев О.В. Брачный «танец» сибирского углозуба // Природа. 1971. № 4. С. 82–83.
8. Григорьев О.В. О способе откладки икры у сибирского углозуба // Вопросы герпетологии. Л. : Наука, 1977. С. 72–73.
9. Григорьев О.В. Брачные игры сибирского углозуба // Природа. 1981. № 3. С. 104–105.
10. Басарукин А.М. О размножении сибирского углозуба на юге Сахалина // Девятая конференция молодых ученых и специалистов Сахалинского комплексного НИИ: Тезисы докладов. Южно-Сахалинск : СахКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 38.
11. Берман Д.И., Бойко Е.А., Михайлова Е.И. Брачное поведение сибирского углозуба // Прикладная этология. М., 1983. Т. 3. С. 167–171.
12. Nakabayashi S., Ueda T., Sato T. Breeding environment and behavior of Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii*, at the Kushiro Marshland, Hokkaido, Japan // Kushiro shitatsuhakobutsukan tekiho. 1986. № 299. P. 3–11.
13. Савельев С.В., Куранова В.Н., Бесова Н.В. Размножение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* // Зоологический журнал. 1993. Т. 72, вып. 8. С. 59–69.
14. Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. Развитие сибирского углозуба. М. : Наука, 1987. 87 с.
15. Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М. : Наука, 1995. 240 с.
16. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М. : Товарищество научных изданий КМК, 1999. 298 с.
17. Кузьмин С.Л., Маслова И.В. Земноводные Российского Дальнего Востока. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. 434 с.

18. Берман Д.И., Деренко М.В., Мальярчук Б.А. и др. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 5. С. 530–545.
19. Коротков Ю.М. К экологии когистого тритона (*Onychodactylus fischeri*) и сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingi*) в Приморском крае // Зоологический журнал. 1977. Т. 56, вып. 8. С. 1258–1260.
20. Коротков Ю.М. Амфибии и рептилии Приморского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1974. 23 с.
21. Боркин Л.Я. Систематика // Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука, 1994. С. 54–80.
22. Берман Д.И., Деренко М.В., Мальярчук Б.А. и др. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид *S. schrenckii* с юго-востока России // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 11. С. 1374–1388.
23. Куранова В.Н., Ярцев В.В., Крюков В.Х. Некоторые аспекты экологии и морфологии приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (Hynobiidae, Caudata) на Южном Сихотэ-Алине // Современная герпетология. 2011. Вып. 3/4. С. 132–142.
24. Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г., Марголис С.Э., Година Л.Б. Поведение и ритм активности // Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М. : Наука, 1995. С. 124–140.
25. Hasumi M. About Hinobiidae (2011) // Hasumi Virtual Lab for Salamanders (especially for family Hynobiidae). Copyright 2002 – 2011. Masato Hasumi, Dr. Sci. URL: http://www5d.biglobe.ne.jp/~hasumi/doc1/hyno_e.html
26. Шовен Р. Поведение животных. М. : Мир, 1972. 487 с.
27. Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. : Зоологический институт АН СССР, 1984. С. 12–54.
28. Берман Д.И. Идеальный приспособленец, или Адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. 2002. № 10. С. 59–68.
29. Hasumi M., Iwasawa H. Reproductive behavior of the salamander *Hynobius nigrescens*: monopoly of egg sacs during the formation of mating ball // Zoological Science. 1991. Vol. 8, № 6. P. 1191.
30. Sato T. Reproductive behavior in the japanese salamander *Hynobius retardatus* // Japanese Journal of Herpetology. 1992. Vol. 14, № 4. P. 184–190.
31. Usuda H. Reproductive behavior of *Hynobius nigrescens*, with special reference to male midwife behavior // Japanese Journal of Herpetology. 1993. Vol. 15, № 2. P. 64–70.
32. Банников А.Г., Денисова М.Н. Очерки по биологии земноводных. М. : Учпедгиз, 1956. 168 с.
33. Vieites D.R., Nieto-Roman S., Barluenga M., Palanca A., Vences M., Meyer A. Post-mating clutch piracy in an amphibian // Nature. 2004. Vol. 431, № 7006. P. 305–308.

Поступила в редакцию 04.06.2012 г.

Vadim V. Yartsev¹, Eduard V. Adnagulov²

¹Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

²Institute of Water and Ecological Problems of Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia

**SOME FEATURES OF REPRODUCTIVE BEHAVIOUR OF MALES
Salamandrella tridactyla (AMPHIBIA, CAUDATA, HYNObIIDAE)**

Some field study results of reproductive behaviour of *Salamandrella tridactyla* in the vicinities of Khabarovsk City since late April through early May of 2011 and 2012 are given. Spawning and males' courtship are similar to the same of *S. keyserlingii*. Courting males were observed at the mid-day and post meridian time, but were not met in early morning hours. The mating behaviour of a single male on recently deposited eggs' sacks, which had been, perhaps, inseminated before it, is described. A group insemination of a single freshly deposited clutch by nine males was recorded, the female being absent. Four males seemed to be leaders but they were not aggressive. Probably, the mating groups appear because of high competition among the males to inseminate the clutches, and some males may have a strategy of «piracy» insemination.

Key words: Hynobiidae; *Salamandrella tridactyla*; *Salamandrella keyserlingii*; breeding; reproductive behaviour; group insemination

Received June 4, 2012