

На правах рукописи



Ярцев Вадим Вадимович

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ
ХВОСТАТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ РОДА *SALAMANDRELLA*
(AMPHIBIA: CAUDATA, HYNOBIIDAE)**

03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Томск – 2014

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», на кафедре зоологии позвоночных и экологии.

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Куранова Валентина Николаевна

Официальные оппоненты:

Вершинин Владимир Леонидович, доктор биологических наук, доцент, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, лаборатория функциональной экологии наземных животных, заведующий лабораторией

Литвинчук Спартак Николаевич, кандидат биологических наук, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии Российской академии наук, группа микроэволюции генома и цитоэкологии, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова Российской академии наук, г. Москва

Защита состоится 23 декабря 2014 г. в 17-00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, Томск, пр. Ленина, 36 (Главный корпус, 224 ауд.).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ:
http://tsu.ru/content/news/announcement_of_the_dissertations_in_the_tsu.php

Автореферат разослан «__» ноября 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук,
профессор



Середина
Валентина Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Особенности репродуктивной биологии имеют большое значение для решения ряда вопросов систематики и эволюции земноводных (Adler, 2003; Duellman, 2003; Wake, 2006). Важную роль играют исследования возможности гибридизации и биологии гибридов, которые позволяют оценить степень репродуктивной изоляции и её роль в видообразовании в пределах конкретной группы (Haffer, 1985; Старобогатов, 1985; Алтухов, 1997; Bogart, 2003; Морозов-Леонов и др., 2003; Боркин, Литвинчук, 2013). Знания в области биологии размножения земноводных необходимы для разработки научных основ репродуктивных технологий и разведения земноводных, что особенно важно при сохранении редких и исчезающих видов (Browne, Zippel, 2007; Kouba et al., 2012; Clulow et al., 2014).

Разнообразие форм размножения земноводных чрезвычайно велико, особенно в сравнении с амниотами (Duellman, Trueb, 1986). В данной группе наблюдается «естественный эксперимент» форм, способов и стратегий размножения (Wake, Dickie, 1998). Репродуктивная биология хвостатых земноводных исследована неравномерно с точки зрения охвата таксономических групп с различными вариантами размножения (Delsol et al., 1995; Houck, Arnold, 2003). Биология размножения представителей семейства Hynobiidae изучена в меньшей степени, хотя репродуктивные характеристики определяют целый ряд признаков важных для построения филогенетических реконструкций и систематики углозубых (Zhang et al., 2006; Поярков, 2010), а также решения ряда вопросов эволюции хвостатых земноводных в целом (Houck, Arnold, 2003). Наиболее подробно в этом отношении исследованы представители рода *Hynobius* (Makino, 1931, 1934; Matsubara, 1943; Hasumi et al., 1990; Iwasawa et al., 1992; Hasumi, 1996; Wang et al., 2009), в меньшей степени – *Batrachuperus* (Xu, 1995; Jia, Zhang, 2000; Wang, Zhang, 2004, 2007; Wang et al., 2005), *Onychodactylus* (Емельянов, 1947; Yoshioka, 1953; Kuzmin, 1995; Serbinova, Solkin, 1995; Кузьмин, Маслова, 2005; Park, 2005).

Род сибирские углозубы, *Salamandrella* Dybowski, 1870 включает два близкородственных вида: сибирского углозуба, *S. keyserlingii* Dybowski, 1870, и приморского углозуба, *S. tridactyla* Nikolsky, 1905 (Кузьмин, 2012). Различия в филогенезе видов (Поярков, Кузьмин, 2008; Поярков, 2010а), широкое распространение в Северной Палеарктике (Кузьмин, 2012) делают сибирских углозубов интересным объектом для изучения репродуктивной биологии хвостатых земноводных. Особое значение имеет сравнительный анализ размножения видов рода *Salamandrella* и других земноводных умеренных широт, а также представителей семейства Hynobiidae для понимания разнообразия репродуктивных адаптаций, а также путей и механизмов эволюции в пределах данной группы.

Цель работы: выявить основные особенности репродуктивной биологии углозубов рода *Salamandrella* и сравнить их с другими представителями семейства Hynobiidae.

Задачи:

1. Исследовать на примере *S. keyserlingii* сезонные изменения половой системы, гаметогенез и репродуктивные циклы самцов и самок.
2. Изучить сезонную изменчивость и половой диморфизм углозубов рода *Salamandrella* по комплексу внешних морфометрических признаков.

3. Описать репродуктивное поведение *S. keyserlingii* и *S. tridactyla*, оценить возможность этологической репродуктивной изоляции между видами.

4. Описать фенологию и биотопы размножения равнинных и горных популяций углозубов рода *Salamandrella* и выявить ключевые абиотические факторы, определяющие ход размножения.

5. Исследовать межвидовую и географическую изменчивость размера кладки углозубов рода *Salamandrella*, её связь с вариабельностью размеров самок и среднегодовой температурой воздуха.

6. Сравнить особенности репродуктивной биологии видов рода *Salamandrella* с другими представителями Hynobiidae, сопоставить их с имеющимися филогенетическими реконструкциями.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Однолетний репродуктивный цикл самцов *S. keyserlingii* включает длительный цикл сперматогенеза, превышающий один период активности: ранние этапы текущего цикла происходят при завершении предыдущего. Это обусловлено ранним делением сперматогониев первого порядка и двумя периодами пролиферации сперматогониев второго порядка (август-сентябрь и май-июнь). Для самок возможен двухлетний репродуктивный цикл.

2. Половой диморфизм по мерным признакам выражен по большому числу признаков у *S. keyserlingii*, чем у *S. tridactyla*. Сезонная изменчивость характерна для обоих видов, в большей степени она выражена у самцов. Половой диморфизм с большими размерами самок выражен у *S. keyserlingii* и отсутствует у *S. tridactyla*.

3. Средние размеры тела самок и плодовитость в популяциях *S. keyserlingii* уменьшаются с ростом широты местности и при снижении среднегодовых температур воздуха.

Научная новизна. Впервые полностью описаны все этапы овогенеза и сперматогенеза сибирского углозуба. Впервые обобщены сведения о циклах сперматогенеза углозубых и выявлены два их основных типа.

Впервые исследована половая и сезонная изменчивость размеров и пропорций тела приморского углозуба. Проведён сравнительный анализ направленности данных форм изменчивости у видов рода *Salamandrella*.

Впервые на основе опытов по лабораторной гибридизации сибирского и приморского углозуба показано отсутствие гаметических и этологических механизмов изоляции между видами.

Впервые проведён анализ географической изменчивости размеров кладок у сибирского и приморского углозубов.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты работы имеют значение для понимания механизмов репродуктивных адаптаций пойкилотермных позвоночных к условиям Северной Палеарктики, оценки разнообразия и эволюции особенностей размножения как в пределах семейства Hynobiidae, так и среди хвостатых земноводных в целом. Полученные данные могут служить теоретической основой для реконструкции филогенетических связей в пределах рода *Salamandrella* и семейства, а также для разработки практических мер по сохранению и восстановлению численности отдельных популяций видов рода *Salamandrella*.

Материалы работы могут быть использованы при разработке лекционных курсов, семинарских и практических занятий по биологии развития, сравнительной анатомии, зоологии позвоночных, герпетологии, зоокультуры, репродуктивным технологиям.

Апробация работы. Материалы исследований представлены на трёх научных студенческих конференциях Биологического института ТГУ «Старт в науку» (Томск, 2009, 2010, 2013 гг.), Молодёжной научной конференции в рамках Фестиваля науки в ТГУ (Томск, 2009 г.), IV съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского (Казань, 2009 г.), Первой Всероссийской молодёжной научной конференции, посвящённой 125-летию биологических исследований в ТГУ «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии» (Томск, 2010 г.), Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии» (Томск, 2013 г.), научном семинаре Лаборатории экологии наземных позвоночных Института водных и экологических проблем ДВО РАН (Хабаровск, 2012 г.), заседании Лаборатории сравнительной биологии размножения и развития Высшей школы практических исследований и Лаборатории общей биологии Католического университета Лиона (Лион, Франция, 2012 г.).

Публикации. В рамках тематики диссертации опубликовано 8 работ, из которых 3 статьи в ведущих рецензируемых научных журналах и изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерства образования и науки РФ.

Структура и объём диссертации. Работа включает «Введение», 6 глав, «Заключение», «Выводы», «Список литературы» и 8 приложений. Общий объём рукописи – 253 страницы машинописного текста. Работа включает 12 таблиц, 50 рисунков, список литературы состоит из 309 источников, из которых 200 – на иностранных языках.

Благодарности. Я глубоко благодарен канд. биол. наук, доценту В.Н. Курановой за многолетнее научное руководство, ценные советы и помощь в подготовке диссертации, коллективу кафедры зоологии позвоночных и экологии и Зоологического музея БИ ТГУ, в особенности Н.С. Москвитиной, С.С. Москвитину, Л.П. Агуловой и Н.Г. Сучковой за всестороннюю поддержку в ходе выполнения данной работы. Я очень признателен Э.В. Аднагулову, Р.В. Волонцевичу, И.Г. Емельянову, Н.Г. Ерохину, В.Х. Крюкову, А.А. Кузнецову, Б.Д. Куранову, Д.В. Курбатскому, О.Н. Мануиловой, И.В. Масловой, А.И. Мысленкову, В.Ф. Орловой, Н.В. Островерховой, Е.М. Писанцу, Г.С. Платоновой, Н.А. Пояркову, Н.А. Рябинину, С.В. Савельеву, Х. Серклера, В.Т. Тагировой, Ж.М. Эксбрия.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (АВЦП № 2.2.3.1/4095; ФЦП № 02.740.11.0024; Госконтракт № 5.4160.2011; Госконтракт №6.657.2014/К), Российского фонда фундаментальных исследований (№ 11-04-90735-моб_ст), Фонда Михаила Прохорова (АМ-2-53/09, 2009 г.; АМ-43/10, 2010 г.; АМ-64/12, 2012 г.), Программы развития Томского государственного университета (Приоритетное направление развития № 3; 2011, 2012 гг.).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

В разделе обоснована актуальность темы, выделены цель и задачи работы.

Глава 1. Разнообразие, распространение, филогенетические связи и репродуктивная биология хвостатых земноводных: литературный обзор

Приводится обзор литературных данных о разнообразии, распространении и общей филогенетической структуре отряда, положение в ней семейства Hynobiidae. Специальные разделы посвящены краткому описанию современных представлений о разнообразии, распространении, филогенетических связях и общей системе семейства Hynobiidae, а также объектов исследования – видов рода *Salamandrella*. Дан краткий обзор основных проблем репродуктивной биологии группы.

Глава 2. Материалы и методы

Работа выполнена в период с 2007 по 2014 гг. Объектами исследования явились два близкородственных вида хвостатых земноводных семейства Углозубые, Hynobiidae: сибирский, *Salamandrella keyserlingii*, и приморский, *S. tridactyla*, углозубы.

Полевыми работами, проведёнными стационарно и в ходе экспедиций, охвачены следующие районы: 1 – окр. г. Томска (Томская обл., 2007–2014 гг.); 2 – окр. пос. Нижнеангарска (Бурятия, 2009 г.); 3 - гора Ольховая (Приморский край, 2010 г.); 4 –предгорья хребта Хехцир (окр. г. Хабаровска, Хабаровский край, 2012 г.); 5 – окр. пос. Николаевка (Еврейская АО, 2012 г.); 6 – окр. пос. Смидович (Еврейская АО, 2012 г.). Полевые работы включали описание местообитаний, отлов животных, сбор первичных данных по экологии размножения, наблюдение за поведением в естественных условиях. Общая протяжённость маршрутов экспедиционных работ составила 52 км, обследовано 26 нерестовых водоёмов. Для регистрации животных и их отлова использованы стандартные ловчие траншеи (Гаранин, Панченко, 1987; Хейер и др., 2003).

При изучении изменчивости размеров кладки (число яиц в обоих икряных мешках) проанализировано 266 кладок *S. keyserlingii* и 706 – *S. tridactyla*. Материалы дополнены литературными сведениями, всего в анализ включены сведения по плодовитости 27-и популяций сибирского углозуба, 8-и – приморского углозуба и одной популяции из предполагаемой зоны гибридизации видов (пос. Николаевка Еврейской АО).

Репродуктивное поведение описывали в ходе полевых и лабораторных исследований. Последние осуществлены в весенний период 2009, 2010, 2012, 2013 годов. Всего проведено 8 наблюдений за 37-ю животными в следующих вариантах ссаживания: одиночные самки, один самец и одна самка сибирского углозуба, одна самка сибирского углозуба и несколько самцов приморского углозуба (опыты по межвидовой гибридизации). Наблюдения сопровождали фото- и видеосъёмкой продолжительностью 464 часа.

При изучении изменчивости внешних морфологических признаков использованы признаки, отражающие лишь размеры и основные пропорции частей тела,

применяемые в эколого-морфологических исследованиях (Marvin, 2009; Nasumi, 2010), согласно общепринятым схемам (Терентьев, Чернов, 1949; Басарукин, Боркин, 1984): длина тела (L), длина хвоста (L.cd), длина клоакальной щели (L.cl), ширина клоаки (Lt.cl), длина головы (L.c), максимальная ширина головы (Lt.c), гленоацетабулярное расстояние (L.ga), максимальная высота хвоста (At.cd), длина передней конечности (P.a), длина задней конечности (P.p). Кроме собственных сборов, использованы коллекции Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев), Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (г. Москва), Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург), кафедры зоологии позвоночных и экологии ТГУ. Всего обработано 202 самки и 343 самца сибирского углозуба, 40 самок и 119 самцов приморского углозуба.

Анатомическое описание половой системы проведено у 67-ми самок и 44-х самцов *S. keyserlingii*, 4-х самок и 77-ми самцов *S. tridactyla*. Сезонные изменения семенников и семяпроводов, яичников и яйцеводов исследованы на примере томской популяции *S. keyserlingii*. Для этого оценивали цвет гонад, измеряли их массу (W_g , г), длину и диаметр семенников (L_{tes} и D_{tes} , мм), диаметр семяпроводов ($D.v.d$, мм), среднего ($D.o.p.c$, мм) отдела яйцеводов и ширину маточного отдела яйцеводов ($W.os.$, мм). На основе первичных промеров рассчитаны гонадосоматический индекс (ГСИ) (по Stéquet et al., 2001), относительный объём семенника (V_{tes} , мм³) и следующие индексы: V_{tes}/L , $D.o.p.c/L$ и $W.os/L$ (рассчитаны по нормированным значениям признаков). Для выявления сперматозоидов и сперматид в половых путях самцов и самок просмотрено 56 мазков от 28 самцов и 154 мазка от 36 самок. Гистологическое исследование особенностей мочеполовой системы самцов, сперматогенеза и овогенеза осуществлено на 14-ти самцах и 16-ти самках сибирского углозуба. Проводку образцов, микротомию (толщина срезов 5 мкм), окрашивание гематоксилином-эозином, модифицированным азановым методом, альциановым синим (рН = 0,5 и 2,5), ШИК-методом проводили по классическим гистологическим и гистохимическим методикам (Exbrayat, 2013). Микроскопию препаратов и изготовление микрофотоснимков осуществляли на фотомикроскопе Axio Lab.A1 Carl Zeiss, все цитоморфометрические измерения проводили с использованием программ AxioVision 4.9.1 Carl Zeiss и ZEN 2011 Carl Zeiss.

Для анализа особенностей репродуктивных циклов, фенологии размножения и характера изменчивости размеров тела и плодовитости самок использованы климатические данные из открытой базы сервера «Погода России» (meteo.infospace.ru) и из открытой электронной базы WorldClim database version 1.4 (worldclim.com). Кроме того, в работе представлены данные по регистрации температуры воздуха (T_a , °C), поверхности почвы (T_s , °C) и воды в нерестовом водоёме (T_w , °C), полученные в ходе полевых работ.

Математическая обработка данных проведена с использованием программы Statistica 7.0 (Statsoft) и включала общие статистические методы и многомерный анализ (Ефимов, Ковалёва, 2007). Рассчитаны описательные статистики: среднее значение (\bar{x}), стандартная ошибка средней ($m_{\bar{x}}$), размер выборки (n), максимальное и минимальное значения (lim), стандартное отклонение (σ), коэффициент вариации (C_v , %). Используются корреляционный анализ (r – линейный коэф-

фициент корреляции Пирсона, r_s – нелинейный коэффициент корреляции Спирмена) и линейный и нелинейный регрессионный анализ (модели сравнивали по коэффициенту детерминации, R^2). Для оценки разности выборочных совокупностей использованы критерии Стьюдента (t -test) и Манна-Уитни (U -test) ($p < 0,05$). В ряде случаев использованы процедуры нормирования, центрирования и логарифмирования (Log_{10}) рядов. Для учёта ковариации осуществляли однофакторный ковариационный анализ (ANCOVA). При анализе варьирования комплекса климатических параметров использован факторный анализ главных компонент.

ГЛАВА 3. Половая система, гаметогенез и репродуктивные циклы самцов и самок

Самцы. Мочеполовая система самцов *S. keyserlingii* и *S. tridactyla* сходна и включает парные семенники, систему семявыводящих протоков, клоаку и её железы, жировые тела (рис. 1). Согласно нашим данным, передний отдел почки с медиальной стороны связан с краевым почечным каналом, а с латеральной – с семяпроводом. Данные структуры выполняют функцию семявыведения, о чем свидетельствует наличие пучков сперматозоидов в них в ходе спермиации (рис. 2). При этом по структуре нефронов и ультраструктуре их клеток половой отдел почки сибирского углозуба не отличается от заднего (Гамбарян, Земанова, 1994). Наши результаты указывают, что половая система самцов углозубов рода *Salamandrella* соответствует общему плану организации таковой у других представителей семейства Hynobiidae (Yamagiwa, 1924; Yoshioka, 1953).

Для описания сезонных изменений семяпроводов и семенников самцы сибирского углозуба разделены на группы, соответствующие фазам полового цикла, в зависимости от сроков отлова и ключевых признаков, отражающих состояние половой системы (группы М1–М6, рис. 3). Нами выявлены все стадии сперматогенеза: от сперматогониев I до сперматозоидов (рис. 4). Установлено, что по всем анализируемым признакам (ГСИ, V_{tes}/L и $D.v.d$) выделенные группы самцов отличаются друг от друга (One-way ANOVA, $F_{3,15} = 11,37$; $p < 0,001$) (рис. 5).

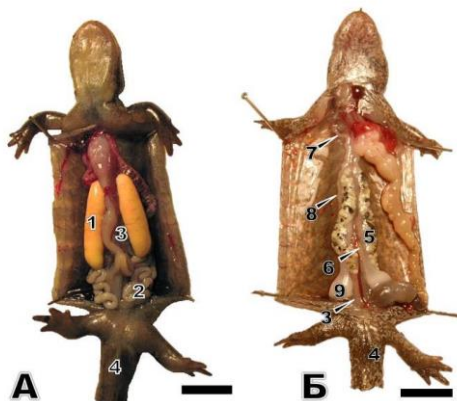


Рис. 1 – Мочеполовая система самца (А) и самки (Б) *Salamandrella keyserlingii*. Шкала 1 см. Фото автора

Примечание: 1 – семенник, 2 – семяпровод, 3 – почка, 4 – клоака, 5 – яичник, 6 – жировое тело, 7 – передний отдел яйцевода, 8 – средний отдел яйцевода, 9 – маточный отдел яйцевода.

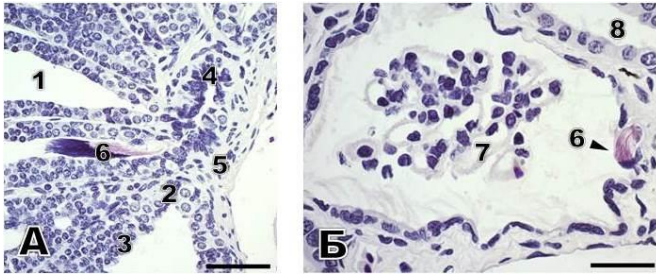


Рис. 2 – Сперматозоиды на поперечных срезах семенника (А) и Боуменовой капсулы переднего отдела почки (Б) самца *Salamandrella keyserlingii*. Шкала: А – 100 мкм, Б – 20 мкм. Окраска: гематоксилин Майера-эозин. Фото и препараты автора

Примечание: 1 – просвет семенного фолликула, 2 – зона фолликула со сперматогониями I, 3 – зона фолликула со сперматогониями II, 4 – продольный канал семенника, 5 – белочная оболочка семенника, 6 – пучок сперматозоидов, 7 – Мальпигиев клубочек, 8 – просвет почечного канала.

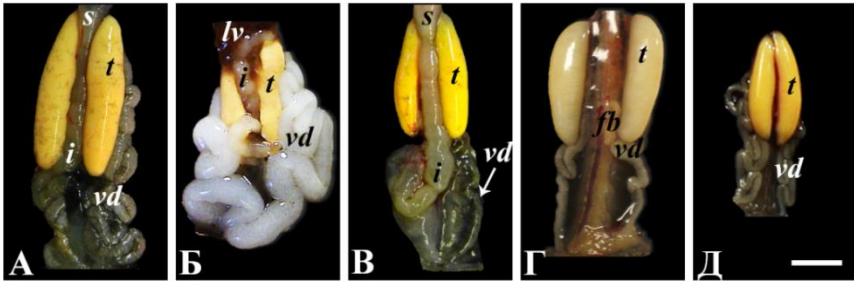


Рис. 3 – Сезонная изменчивость состояния семенников и семяпроводов самцов *Salamandrella keyserlingii*: А – конец апреля, миграция в водоём (группа М1), Б – конец апреля, самец из водоёма (М2), В – середина июня (М3), Г – июль (М5), Д – сентябрь (М6). Шкала: 5 мм. Фото автора

Примечание: t – семенник, vd – семяпровод, i – кишечник, fb – жировое тело, lv – печень.

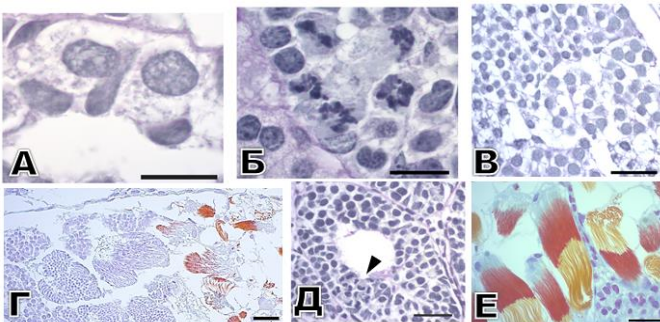


Рис. 4 – Половые клетки разных стадий сперматогенеза *Salamandrella keyserlingii*: А – сперматогонии I; Б – сперматогонии II в ходе деления (вторая половина мая); В – сперматоциты в ходе мейоза; Г – сперматиды разных стадий (спермиогенез); Д – сперматогонии II в ходе деления (сентябрь); Е – пучки сперматозоидов. Шкала: А, Б – 20 мкм; В, Г – 100 мкм; Д, Е – 50 мкм. А, Б, Д – ШИК-метод; Г, Е – модифицированный азановый метод. Фото и препараты автора

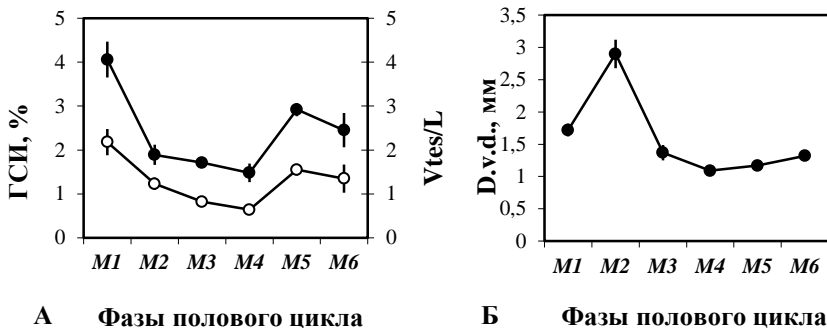


Рис. 5 – Сезонная изменчивость гонадосоматического индекса (ГСИ, %) (чёрный маркер), индекса семенника (V_{tes}/L) (белый маркер) (А) и диаметра семяпровода (D.v.d, мм) (Б) самцов *Salamandrella keyserlingii* (n = 33; окрестности Томска, 2005, 2009, 2010 гг.)

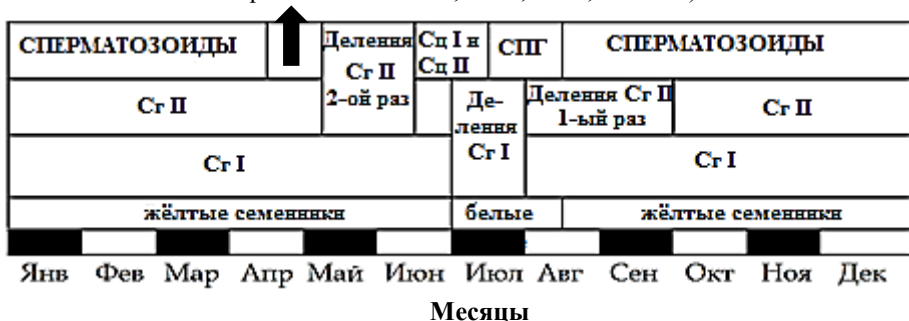


Рис. 6 – Цикл сперматогенеза в томской популяции *Salamandrella keyserlingii*
 Примечание: Сг I и Сг II – сперматогонии I и II, Сп I и Сп II – сперматоциты I и II соответственно, СПГ – спермиогенез, стрелка – спермиация.

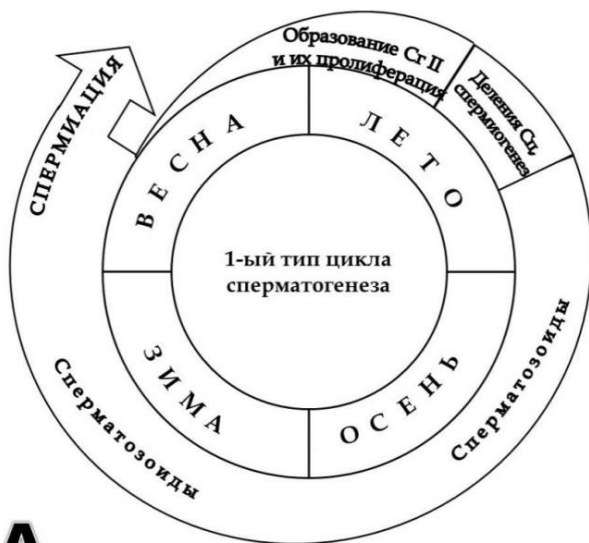
Комплексное описание показателей половой системы позволило выявить следующий репродуктивный цикл самцов *S. keyserlingii* (рис. 3–6). В конце апреля у самцов, мигрирующих в водоём (M1), каждый фолликул состоит из трёх зон, содержащих сперматогонии I, II и сперматозоиды. В этот период отмечены наибольшие ГСИ и относительный объём семенника (рис. 3, 5). Во время миграции в водоём пучки сперматозоидов начинают опускаться в семяпроводы. После завершения спермиации семенники уменьшают свою массу и размеры (M2), но при этом резко увеличивается диаметр семяпровода (рис. 3, 5). В мае–июне после выхода на сушу (M3 и M4), самцы восстанавливают половую систему. К моменту выхода самцов из водоёма ГСИ, объём семенника и диаметр семяпровода уменьшаются, эта тенденция продолжается и вплоть до конца июня (рис. 3, 5). В семенниках происходят процессы деградации опустевших зон фолликулов, после завершения которых во второй половине мая начинаются первые в текущем сезоне деления сперматогониев II, связанные с циклом сперматогенеза (рис. 4Б). В начале июня фолликулы заполнены цистами со сперматогониями II. В июле семенники становятся белыми, наблюдаются вторые пики увеличения ГСИ и V_{tes}/L , однако их величина меньше весенних значений в 1,4 раза (рис. 5А: M5). Самцы, отловленные в июле, находились на разных этапах сперматогенеза, что

объясняет причины отсутствия в мазках сперматид у одной части особей и наличие – у другой. В начале июля зарегистрированы сперматоциты I, их мейозы и сперматоциты II (рис. 4В). Во второй половине июля отмечен активно идущий спермиогенез (рис. 4Г). В этот период каждый фолликул разделён на три зоны: сперматогониев I, сперматогониев II и созревающую область с группами клеток на различных стадиях спермиогенеза. В конце августа фолликулы состоят из трёх областей, включающих половые клетки разных классов: сперматозоиды, сперматогонии II и сперматогонии I. В сентябре в семенниках встречены сперматозоиды (рис. 4Е), а в зонах фолликулов со сперматогониями зарегистрированы активные деления сперматогониев II (рис. 4Д).

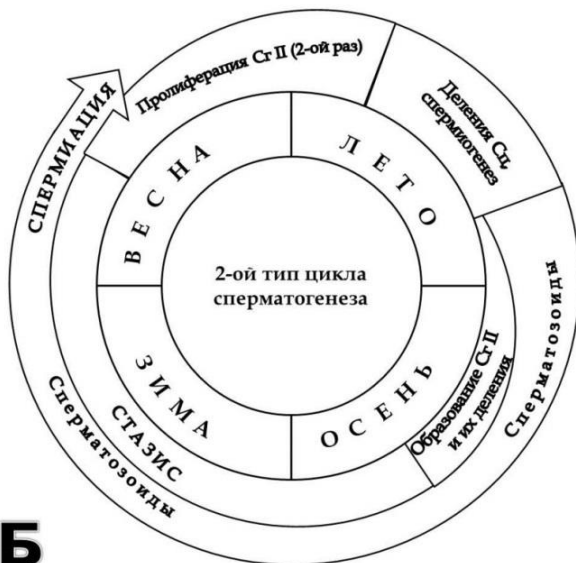
Полученные данные о сперматогенезе и динамике половой системы самцов по томской популяции *S. keyserlingii* указывают на наличие одногодичного репродуктивного цикла (Ярцев, Куранова, 2010; Ярцев, 2011; Yartsev et al., 2013). Сходная картина показана для представителей рода *Hynobius* (Hasumi et al., 1990; Iwasawa et al., 1992) и *Batrachuperus* (Wang, Zhang, 2004, 2007). При сопоставлении сперматогенеза самцов в томской популяции сибирского углозуба с таковыми других видов семейства Hynobiidae нами выявлены различия в количестве волн пролиферации сперматогониев и выделено два типа циклов сперматогенеза углозубых (рис. 7): 1 – с одной волной пролиферации сперматогониев II (весной), цикл проходит за один сезон активности (виды рода *Hynobius*) (рис. 7А); 2 – с двумя волнами пролиферации сперматогониев II (весной и в конце лета–осенью), полный цикл сперматогенеза занимает около года со значительным периодом покоя в холодный период (*B. tibetanus* и *S. keyserlingii*) (рис. 7Б).

Сопоставление типов сперматогенеза в исследованных популяциях гинобиид и температурных параметров в местах их обитания, позволяет заключить, что температура не является ведущим фактором, обуславливающим различия в количестве волн пролиферации сперматогониев, по крайней мере в текущий период существования видов. Виды *H. lichenatus* и *H. nigrescens*, обитающие в тёплом климате имеют одноволновой тип сперматогенеза, а *S. keyserlingii* (томская популяция), обитающий в значительно более холодном климате – двуволновой. Однако, *B. tibetanus* со вторым типом сперматогенеза обитает в сравнительно тёплом климате, и, наоборот, *H. retardatus*, живущий в прохладном климате, имеет первый тип сперматогенеза. Возможно, температурный фактор сыграл роль в формировании этих двух типов сперматогенеза на более ранних этапах филогенеза семейства. С другой стороны, двуволновой тип может быть направлен на формирование большего количества половых продуктов, поскольку число сперматогониальных делений напрямую определяет продуктивность сперматогенеза (Рузен-Ранге, 1980).

Самки. Половая система самок углозубов рода *Salamandrella* включает яичники, яйцеводы, жировые тела, клоаку и клоакальные железы (рис. 1Б) и соответствует таковой других углозубых (Yamagiwa, 1924; Kuzmin, 1995; Hasumi, 1996). Межвидовые различия в её строении нами не выявлены.



А



Б

Рис. 7 – Типы циклов сперматогенеза Hymenoptera: А – первый тип сперматогенеза, включающий только весеннюю волну пролиферации сперматогониев II; В – второй тип сперматогенеза с двумя волнами пролиферации сперматогониев II. Сг – сперматогонии, Сц – сперматоциты.

Описание сезонной динамики яичников и яйцеводов проводили с учётом сроков отлова и периода размножения (группы F1–F7). Половая система самок претерпевает значительные изменения в ходе репродуктивного цикла, что проявляется в межфазовых отличиях по ГСИ и диаметрах среднего и маточного отделов яйцеводов (One-way ANOVA; $F_{3,18} = 19,86$; $p < 0,001$) (рис. 8–9). Весной самки, мигрирующие в нерестовый водоём, имеют крупные яичники со зрелыми овоцитами (рис. 8: F1). Яйцеводы самок сильно вздуты и готовы к принятию овулировавших яиц. В мае после завершения икрометания сохраняются следы размножения – вздутые яйцеводы и яичник в виде рыхлой массы (рис. 8: F2). С конца апреля наряду с самками со зрелой половой системой встречаются особи с признаками начала созревания. В их яичниках есть как отдельные более крупные фолликулы, так и мелкие, прозрачные; яйцеводы слегка вздутые (рис. 8: F4). С июня в отловах появляются самки с увеличивающимися фолликулами яичника, а также признаками меланиновой пигментации (окраска меняется от светло-зелёной, через мятно зелёную до полностью чёрной) и более широкими яйцеводами (рис. 8: F5–F6). Это указывает на запуск вителлогенеза (зеленоватые тона фолликулов) и образование меланина (потемнение до полностью чёрного цвета), как это имеет место у *H. nigrescens* (Hasumi, 1996). В августе формируется такое состояние половой системы (F7), которое качественно соответствует состоянию самок весной перед икрометанием (F1) (тёмная пигментация фолликулов, развитие яйцеводов), однако количественно отстаёт от неё – значительно более низкий ГСИ и меньший диаметр среднего отдела яйцеводов (рис. 8–9). Полное завершение созревания половой системы самок происходит в зимние месяцы, на что указывает разница в ГСИ, диаметре яйцеводов и размерах крупных овоцитов у самок в конце сезона активности и в его начале (рис. 8–9). Продолжение созревания овоцитов в осенне-зимний период отмечено и у самок *H. nigrescens* (Hasumi, 1996).

Во второй половине лета помимо особей с признаками созревания половой системы, встречены животные со светлыми яичниками и тонкими яйцеводами (F3). Причём, если в томской популяции такие самки не отмечены в августе, то в окрестностях Нижнеангарска (Северная Бурятия) их доля по сравнению с созревшими высока (43,75 %). Гистологическое исследование яичников позволило выявить овогонии, превителлогенетические, вителлогенетические, зрелые, постовуляционные и атретические фолликулы (рис. 10).

Гистологические данные согласуются с описанными изменениями внешнего состояния яичников. Превителлогенетические фолликулы присутствуют у всех исследованных самок, их доля составляет не менее 50 % от общего числа фолликулов на срезе в течение всего периода активности животных. В конце сезона активности (август) в яичниках самок, завершающих созревание, присутствуют не только вителлогенетические фолликулы поздних стадий, но и ранние вителлогенетические фолликулы. В то же время самки после зимовки (до и сразу после икрометания) имеют небольшое количество (1–10 на срезе) фолликулов этой же стадии, но с дисперсным распределением желтка. Таким образом, часть ранних вителлогенетических фолликулов, не заканчивает созревание в текущем сезоне и остаётся до следующего. Однако, некоторые из них могут также подвергаться атрезии.

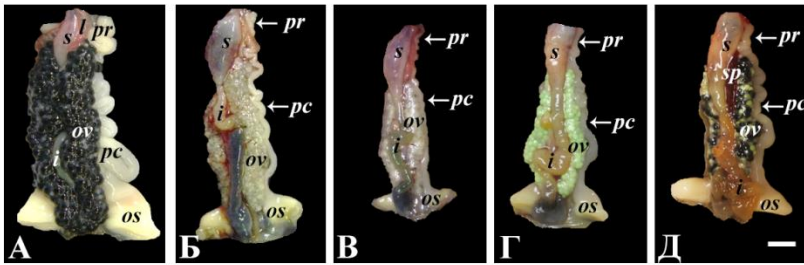


Рис. 8 – Сезонная изменчивость половой системы самок *Salamandrella keyserlingii* (окрестности Томска, 2009–2010 гг.): А – конец апреля, миграция в водоём (группа F1), Б – май, после икрометания (F2), В – конец апреля (F4), Г – начало июля (F5), Д – конец июля (F6).

Шкала: 5 мм. Фото автора

Примечание: *ov* – яичник, *pr* – передний отдел яйцевода, *pc* – средний отдел яйцевода, *os* – маточный отдел яйцевода, *s* – желудок, *i* – кишечник, *sp* – селезёнка, *l* – лёгкие.

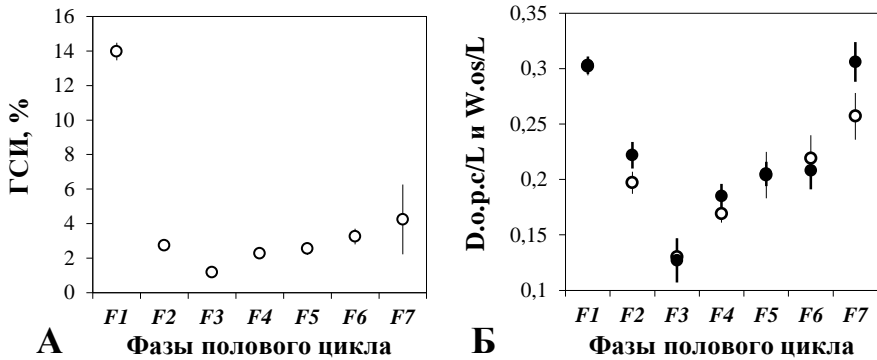


Рис. 9 – Сезонная динамика гонадосоматического индекса (ГСИ, %) (А), относительного диаметра среднего (D.o.p.c/L) (белый маркер) и маточного отдела яйцевода (W.os/L) (чёрный) (Б) самок *Salamandrella keyserlingii* (n = 65; окрестности Томска, 2005, 2009–2010 гг.)

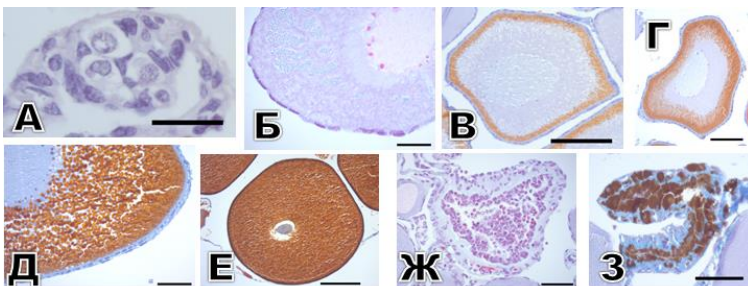


Рис. 10 – Этапы овогенеза самок *Salamandrella keyserlingii*: А – овогонии; Б – превителлогенетический фолликул; В, Г, Д – вителлогенетические фолликулы разных стадиях накопления желтка; Е – зрелый фолликул; Ж – постовуляционный фолликул; З – атретический фолликул. Шкала: А, Б, З – 50 мкм; В, Г, Е – 200 мкм; Д, Ж – 100 мкм. А – гематоксилин Майера-эозин; Б, Ж – альциановый синий (pH = 2,5); В–Е, З – модифицированный азановый метод. Фото и препараты автора

Характер сезонных изменений половой системы самок *S. keyserlingii* (наши данные) сходен с таковым у самок *H. nigrescens* с однолетним репродуктивным циклом (Hasumi, 1996). При этом имеются следующие отличия. У самок *H. nigrescens* в течение четырёх месяцев (марта–июль) нет признаков вителлогенетического роста фолликулов, средние размеры овоцитов соответствуют превителлогенетической стадии (Hasumi, 1996). Вителлогенез начинается лишь в августе, откладка меланина – только в сентябре, и тёмно-коричневая окраска всего яичника появляется в октябре (Hasumi, 1996). В томской популяции *S. keyserlingii* вителлогенез начинается уже в июне, накопление меланина – июле, в августе яичник уже полностью окрашен в чёрный цвет. Более крупные самки *H. nigrescens*, имеющие меньший размер кладки и близкий размер яйца, в более тёплом климате тратят на превителлогенетическую стадию около 4 месяцев, около 4 месяцев активного периода и 4 месяца периода зимовки – на вителлогенетическую стадию и поствителлогенез (Hasumi, 1996). Если предполагать однолетний цикл самок сибирского углозуба, то на превителлогенез самки томской популяции имеют максимум 2 месяца (май–июнь), на вителлогенез, накопление меланина и поствителлогенез – 3 месяца активного периода и весь период зимовки. При этом самки *S. keyserlingii* меньшего размера в сравнении с *H. nigrescens* должны обеспечить формирование в 1,5 раза более крупной кладки с близким размером яиц. Аналогичная картина, когда в начале периода активности появляются особи, не участвующие в размножении в текущем сезоне, отмечена у горного ручьевого вида углозубых – уссурийского когтистого тритона, *Onychodactylus fischeri*, для которого также в качестве одного из возможных вариантов предполагается не ежегодное размножение самок (Serbinova, Solkin, 1995).

Таким образом, полученные данные позволяют считать, что двухлетний репродуктивный цикл самок сибирского углозуба вполне возможен.

Глава 4. Половой диморфизм и сезонная изменчивость внешних морфологических признаков

Самки сибирского углозуба крупнее самцов: L. – $59,83 \pm 0,38$ мм ($n = 202$) и $53,83 \pm 0,30$ мм ($n = 343$) соответственно (t -test, $p < 0,001$). Для приморского углозуба средние размеры самок очень близки к таковым самцов: соответственно $58,67 \pm 1,03$ мм ($n = 40$) и $57,14 \pm 0,54$ мм ($n = 118$) (U -test, $p > 0,05$). Гленоацетабулярное расстояние (L.ga) также имеет значимую половую изменчивость как у сибирского ($F_{1,177} = 15,19$; $p < 0,001$; ANCOVA), так и у приморского углозуба ($F_{1,130} = 39,88$; $p < 0,001$; ANCOVA). У обоих видов самки имеют большее L.ga, чем самцы. Возможной причиной размерного полового диморфизма с большими размерами самок у сибирского углозуба может быть отбор самок по плодовитости, определяющий аналогичную направленность полового диморфизма у многих земноводных (Shine, 1979). У *S. tridactyla*, для которого не обнаружен размерный половой диморфизм, плодовитость ниже в сравнении с *S. keyserlingii* (наши данные). Гленоацетабулярное расстояние, отражающее, на наш взгляд, размеры полости тела (Куранова, Ярцев, 2011) характеризуется значимыми половыми отличиями у обоих видов рода *Salamandrella*, а также у представителей родов *Hynobius* и *Onychodactylus* (Kanto et al., 2007; Поярков, 2010a).

Ковариационный анализ комплекса мерных признаков *S. keyserlingii* выявил наличие значимых половых отличий по всем показателям (табл. 1). Самцы водной фазы имеют более длинный и высокий хвост, вздутую клоаку, широкую голову и крупные передние конечности по сравнению с самками. Самки имеют большие длину головы и задних конечностей. В наземную фазу половой диморфизм выражен по меньшему числу признаков, но с сохранением направленности различий между полами (табл. 1).

Приморский углозуб характеризуется меньшим количеством значимых половых отличий как в водную, так и в наземную фазу в сравнении с сибирским углозубом (табл. 1). В водный период самцы имеют большие размеры головы, длину хвоста, клоаки и передних конечностей. В наземную фазу сохраняются различия лишь в длине клоаки и передних конечностей.

Различная структура полового диморфизма у обоих видов рода *Salamandrella* в водную и наземную фазы (табл. 1) связана с сезонными изменениями ряда морфологических признаков (табл. 2): межфазовые отличия затрагивают большее число признаков у самцов, чем у самок. В водную фазу самцы обоих видов имеют большие размеры хвоста, головы и клоаки, т.е. изменениям подвержены структуры, участвующие в формировании полового диморфизма. Самки сибирского углозуба характеризуются изменчивостью по большему числу признаков, чем самки приморского углозуба.

Табл. 1 – Половая изменчивость морфологических признаков углозубов рода *Salamandrella* (ANCOVA, коварианта - L)

Признаки	<i>Salamandrella keyserlingii</i> (n = 545)		<i>Salamandrella tridactyla</i> (n = 158)	
	Водная фаза	Наземная фаза	Водная фаза	Наземная фаза
	<i>F</i> -критерий и направление изменчивости	<i>F</i> -критерий и направление изменчивости	<i>F</i> -критерий и направление изменчивости	<i>F</i> -критерий и направление изменчивости
L.cd	55,61* ♂ > ♀	58,62* ♂ > ♀	36,86* ♂ > ♀	0,56 –
L.c	20,19* ♂ < ♀	3,76 –	19,54* ♂ > ♀	0,68 –
Lt.c	23,35* ♂ > ♀	19,23* ♂ > ♀	17,51* ♂ > ♀	> 0,001 –
L.cl	60,42* ♂ > ♀	19,62* ♂ > ♀	44,76* ♂ > ♀	4,18* ♂ > ♀
Lt.cl	93,63* ♂ > ♀	29,86* ♂ > ♀	1,73 –	0,21 –
At.cd	57,8* ♂ > ♀	3,42 –	0,84 –	0,26 –
P.a	36,07* ♂ > ♀	172,91* ♂ > ♀	21,16* ♂ > ♀	4,57 ♂ > ♀
P.p	9,10* ♂ < ♀	21,90* ♂ < ♀	0,48 –	3,40 –

Примечание: * - значения F при p < 0,001

Табл. 2 – Сезонная изменчивость морфологических признаков углозубов рода *Salamandrella* (ANCOVA, коварианта – L)

Признаки	<i>Salamandrella keyserlingii</i> (n = 545)				<i>Salamandrella tridactyla</i> (n = 158)			
	самцы		самки		самцы		самки	
	<i>F</i> -критерий и направление изменчивости		<i>F</i> -критерий и направление изменчивости		<i>F</i> -критерий и направление изменчивости		<i>F</i> -критерий и направление изменчивости	
L.cd	3,88*	в > н	0,80	–	65,22*	в > н	6,90*	в < н
L.c	32,77*	в > н	9,55*	в > н	37,06*	в > н	1,62	–
L.t.c	4,85*	в > н	0,44	–	30,95*	в > н	2,41	–
L.cl	11,40*	в > н	4,02*	в < н	29,01*	в > н	14,30*	в < н
L.t.cl	12,09*	в > н	24,20*	в < н	5,27*	в > н	0,05	–
At.cd	4,90*	в > н	1,34*	в < н	4,64*	в > н	1,03	–
P.a	0,47	–	22,22*	в > н	6,76*	в > н	2,82	–
P.p	>0,001	–	3,17	–	0,18	–	0,06	–

Примечание: * – значения *F* при $p < 0,001$; в – водная, н – наземная фазы.

Полученные результаты по половой и сезонной изменчивости сибирского углозуба согласуются с имеющимися литературными данными (Басарукин, Боркин, 1984; Боркин, 1994; Полярков, 2010а; Nasumi, 2010; Куранова, Ярцев, 2011).

ГЛАВА 5. Репродуктивное поведение

В ходе наблюдений зарегистрированы «брачные танцы», «акушерское поведение» самцов сибирского углозуба, что соответствует ранее приводимым описаниям (Григорьев, 1977, 1981; Белимов, Седалищев, 1983; Берман и др., 1983; Басарукин, Боркин, 1984; Сытина и др., 1987; Nakabayashi et al., 1986). Для приморского углозуба нами также документально подтверждены «брачные танцы» самцов, на отсутствие которых ранее указывал Ю.М. Коротков (1977). Для обоих видов характерно образование «брачных клубков» в ходе группового осеменения кладки. Общим для самцов обоих видов является использование хвоста для удержания самок (*S. keyserlingii*: Григорьев, 1976, 1977, 1981; Басарукин, Боркин, 1984; Nakabayashi et al., 1986; наши данные; *S. tridactyla*: наши данные). Наблюдения за икрометанием самок сибирского углозуба без самцов ($n = 4$) показало, что в таких условиях затягивается, либо вообще не происходит овуляция, при выходе икры самки не прикрепляют её к субстрату, шнуры выходят асинхронно. Это подчёркивает важность «акушерского» поведения самцов в период икрометания (Григорьев, 1977; Nakabayashi et al., 1986; Савельев и др., 1993; наши данные). Кроме того, нами описано «токование» самок сибирского углозуба ($n = 3$), которое направлено на привлечение самцов. Аналогичная форма поведения описана ранее для самок *H. nigrescens* (Usuda, 1995).

Факты о схожести полового поведения, полученные в ходе наблюдений за размножением каждого вида в отдельности, подтверждены в опытах по лабораторной гибридизации самок *S. keyserlingii* и самцов *S. tridactyla*. В двух случаях получены гибридные кладки, которые развивались после оплодотворения. Это указывает на отсутствие не только этологических, но и гаметических репродуктивных барьеров между видами и на возможность гибридизации

Глава 6. Экология размножения

Биотопы размножения

Оба вида рода *Salamandrella* характеризуются широким спектром населяемых биотопов с высокой влажностью, тяготением к лесным массивам и поймам рек (Ищенко и др., 1995; Кузьмин, Маслова, 2005; Берман и др., 2009; наши данные). Обследование популяции *S. tridactyla* на самой высокой из зарегистрированных для вида отметок (более 1600 м над у.м.), показывает, что проникновение в горы ограничивают лесные массивы: вид встречен на небольшом плато близ верхней границы елово-пихтовых лесов, где имеются озёра, используемые для размножения и развития.

Наиболее значимые отличия между видами проявляются в степени избирательности типа нерестовых водоёмов. Если *S. keyserlingii* предпочитает для размножения, в основном, непроточные водоёмы, то *S. tridactyla* проявляет меньшую избирательность в данном отношении. Типичными местами икротетания приморского углозуба в Уссурийском заповеднике являются придорожные каналы и мелкие ручьи (Кузьмин, Маслова, 2005), в предгорьях Хехцира кладки встречены и во временных весенних ручьях (наши данные). Известен случай «реофильного размножения»: личинки приморского углозуба встречены в постоянном горном ручье вместе с таковыми уссурийского когтистого тритона *O. fischeri* – типичного ручьевого вида (Кузьмин, 1990).

Фенология размножения

Размножение сибирского углозуба в окрестностях Томска происходит, как правило, с конца апреля по конец мая (Куранова, 1984; наши данные). Длительность и сроки размножения определяются ходом погодных условий и варьируют по годам. В 2010 г. по причине низких температур воздуха в период размножения, длительность нахождения самцов и самок углозуба в водоёме была максимальна – с конца апреля по начало июня. Аналогичные зависимости получены при изучении динамики икротетания: длительность икротетания короче в годы с более высокими температурами (Ищенко и др., 1995а). Самцы и самки начинают миграции одновременно, что согласуется с литературными данными (Басарукин, Боркин, 1984; Nasumi, Kanda, 2007).

Обследование популяции *S. tridactyla* с горы Ольховой (юго-восточный Сихотэ-Алинь) позволило предположить, что в озере Алексеевском начало размножения *S. tridactyla* приходится на первую – вторую декады июня. На это указывает состояние эмбрионов в кладках, обследованных в третьей декаде июня: зародыши в них находились как на стадии раннего зародышевого развития, так и на завершающих этапах позднего эмбриогенеза. Икротетание в конце июня, по видимому, продолжалось – в водоёме встречены «токующие» самцы.

Предположительные сроки начала размножения особей исследованной горной популяции *S. tridactyla* запаздывают на две – пять недель по сравнению с популяциями, обитающими на более низких абсолютных высотах Сихотэ-Алиня. С нарастанием высоты местности отмечается смещение начала размножения на более поздние сроки. Фенологические явления горной популяции *S. tridactyla*, связанные с выходом с зимовки, началом и концом икротетания,

миграцией взрослых углозубов в водоёмы сдвинуты на две – пять недель по сравнению с низкоротной и равнинной популяциями. Кроме того, они характеризуются сильной временной растянутостью, что связано с низкой теплообеспеченностью в сочетании с избыточным увлажнением верхнего климатического пояса гор Приморья (Таранков, 1968).

Размер кладки и его изменчивость

Результаты регрессионного анализа взаимосвязи средних размеров кладок и средних размеров самок из восьми популяций сибирского углозуба выявили сильную положительную линейную связь между параметрами (рис. 11).

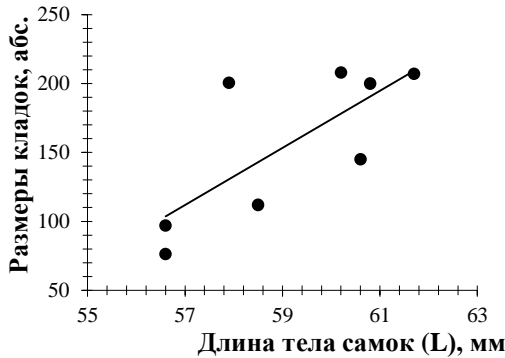


Рис. 11 – Связь размера кладки и размера самки (L, мм) *Salamandrella keyserlingii* ($y = 21,9283x - 1139,12$; $n = 8$; $R^2 = 0,60$; $F_{1,6} = 8,82$; $p = 0,03$)

Линейный регрессионный анализ выявил значимую зависимость между средней длиной тела самок и широтой ($y = 71,1308 - 0,2105x$; $n = 8$; $R^2 = 0,66$; $F_{1,6} = 11,71$; $p = 0,01$). Однако наличие данной связи лучше описывает квадратное уравнение второй степени (рис. 12).

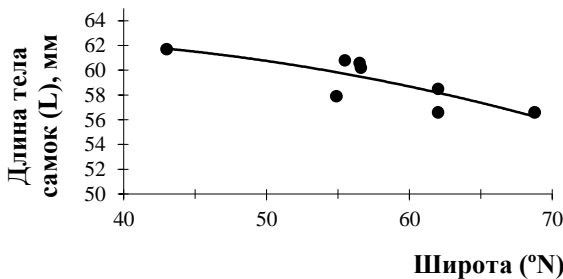


Рис. 12 – Широтная изменчивость средних размеров самок (L, мм) *Salamandrella keyserlingii* ($y = -0,0031x^2 + 0,1325x + 61,744$; $n = 8$; $R^2 = 0,68$)

Между средним размером кладки сибирского углозуба и географической широтой выявлены значимые линейные зависимости ($n = 27$; $F_{1,25} = 7,34$; $p = 0,01$). Однако, линейное уравнение вида $y = 329,957 - 3,21214x$ описывает только 23 % распределения ($R^2 = 0,23$), несколько больше ($R^2 = 0,27$) описывает экспоненци-

альное уравнение (рис. 13А). У приморского углозуба не выявлена зависимость между данными параметрами ($p = 0,85$) (рис. 13Б).

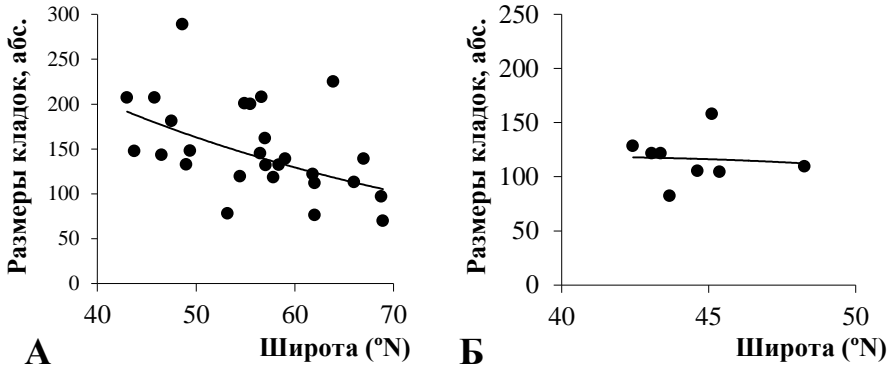


Рис. 13 – Широтная изменчивость среднего размера кладки *Salamandrella keyserlingii* ($y = 516,35e^{-0,023x}$, $n = 27$; $R^2 = 0,27$) (А) и *S. tridactyla* ($n = 8$; $R^2 = 0,006$) (Б)

Средние размеры самок сибирского углозуба обнаруживают значимую линейную связь не только с широтой, но и со среднегодовыми температурами ($n = 8$; $R^2 = 0,75$; $F_{1,6} = 17,64$; $p = 0,006$) (рис. 14).

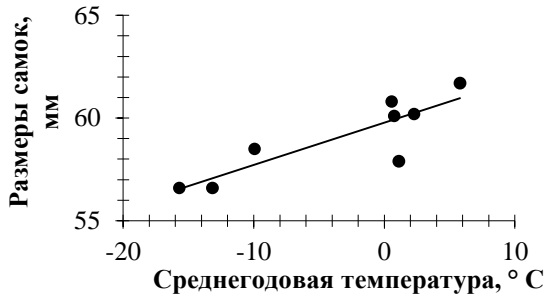


Рис. 14 – Связь среднего размера самок сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* от среднегодовой температуры ($y = 0,205941x + 59,7783$; $n = 8$; $R^2 = 0,75$; $F_{1,6} = 17,64$; $p = 0,006$)

Средний размер кладки сибирского углозуба характеризуется достоверной зависимостью от температуры ($n = 27$; $F_{1,25} = 11,34$; $p = 0,003$) (рис. 15). Линейное уравнение описывает зависимость в меньшей степени ($R^2 = 0,31$), чем экспоненциальное ($R^2 = 0,41$). При приближении к значениям среднегодовой температуры около 0°C и выше, резко увеличивается разброс плодовитости. У приморского углозуба не выявлено значимой зависимости среднего размера кладки от температуры ($n = 8$; $F_{1,7} = 1,0$; $p = 0,36$) (рис. 15).

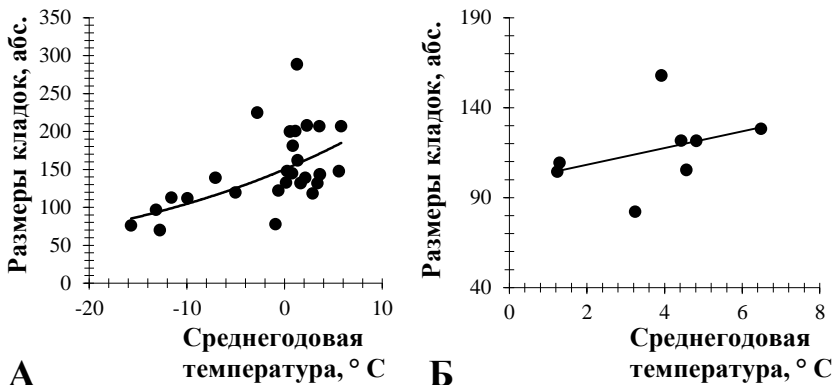


Рис. 15 – Связь размера кладок углозубов рода *Salamandrella* и среднегодовой температуры: А – *S. keyserlingii* ($y = 149,99e^{0,0361x}$; $n = 27$; $R^2 = 0,41$), Б – *S. tridactyla* ($y = 4,6568x + 98,932$; $n = 8$; $R^2 = 0,14$)

Наши данные указывают на постепенное увеличение средних размеров самок к югу. Аналогичное градуальное увеличение размеров самок отмечено и при увеличении среднегодовой температуры. По данным М. Хасуми и Л.Я. Боркина (Hasumi, Borkin, 2012), исследовавшим в пределах ареала *S. keyserlingii* географическую изменчивость размеров тела (использованы средняя длина тела (M-L), средняя общая длина тела (M-TOL) без разделения по полу), длина тела уменьшается с 43° по 57° N и увеличивается с 57° по 69° N. Сходная картина получена данными авторами при сопоставлении с температурами воздуха: длина тела уменьшается при снижении температур с 8° до -7° C и увеличивается при дальнейшем снижении с -7° до -15° C (Hasumi, Borkin, 2012). Выявленные нами тренды географической изменчивости длины тела самок и её зависимости от температуры в большей степени соответствуют данным, полученным по другому широкоареальному виду Северной Палеарктики – *Bufo bufo* (Cvetcović et al., 2009): с увеличением широты местности, размеры тела уменьшаются.

Интересны причины выявленного отсутствия трендов в географической изменчивости плодовитости приморского углозуба и в её связи с температурным фактором. С одной стороны, это может быть связано отмечаемыми высоким генетическим полиморфизмом и демографической стабильностью в истории отдельных популяций вида (Кузьмин, Поярков, 2008; Поярков, 2010a). В таких условиях в каждой из отдельных локальных популяций при сходных температурных условиях (и при различных других) могли сформироваться собственные репродуктивные стратегии, выраженные в оптимальном соотношении размеров и количества яиц. Одним из возможных факторов, определяющих данное явление, может быть характер нерестовых водоёмов приморского углозуба. Установлено, что у хвостатых земноводных при прудовом размножении (способ I) плодовитость выше при меньшем размере яиц, а при ручьевом (способ II) – наоборот, плодовитость ниже и диаметр яиц выше (Salthe, 1969). Оба способа размножения отмечены у видов рода *Hynobius* (Takahashi, Iwasawa, 1990; Nishikawa et al., 2003; Zhang et al., 2006). Причём, например, *H. lichenatus* размножается в водоёмах разного типа – временных мелких ручьях и небольших непроточных во-

доёмах, что сказывается на вариабельности размеров яиц (Takahashi, Iwasawa, 1990).

Ковариационный анализ показал, что температура влияет на размеры кладок видов (ANCOVA: $F_{1,32} = 13,97$; $n = 35$; $p < 0,001$), и по средним размерам кладки имеются межвидовые отличия ($F_{1,32} = 11,56$; $n = 35$; $p < 0,002$). По результатам объединения данных по средней плодовитости в отдельных популяциях, средняя плодовитость *S. keyserlingii* – 149,82 яиц ($n = 27$), а *S. tridactyla* – 116,38 ($n = 8$). Аналогичные результаты получены при сравнении первичных данных о размерах кладок *S. keyserlingii* ($n = 266$; объединённые данные по локалитетам «Томск», «Верхняя Тула» и «Смидович») и *S. tridactyla* ($n = 706$; данные по локалитетам «Хехцир», «Павло-Фёдоровка», «Ханка», «Уссурийский заповедник», «Река Киевка», «Кедровая падь», «Хасан»). Плодовитость сибирского углозуба выше по минимальным, средним и максимальным значениям ($x \pm m_x$; lim ; n : $141,01 \pm 3,49$; 37–366; 266) таковой у приморского ($101,2 \pm 1,46$; 31–310; 706) (t -test, $p < 0,001$). Кроме того, вариабельность размера кладки *S. keyserlingii* также несколько выше, чем у *S. tridactyla* ($Cv = 40,42\%$ и $38,23\%$ соответственно). В окрестностях пос. Николаевка (Еврейская АО) размеры кладок сильно варьируют ($Cv = 34,38\%$ при $n = 8$) и составляют в среднем $148,0 \pm 17,99$ (78–200). Они не отличаются от таковых у *S. keyserlingii* (U -test, $p > 0,05$), но значимо выше в сравнении с *S. tridactyla* (U test, $p \leq 0,01$).

Сравнение по длине тела самок двух видов также выявило значимые различия (U -test, $p \leq 0,05$): самки сибирского углозуба ($n = 241$; $59,65 \pm 0,96$ мм; 42,1–78,5 мм) крупнее самок приморского ($n = 43$; $57,88 \pm 0,91$ мм; 50,2–72,5 мм). Уровень изменчивости длины тела низкий: у самок *S. tridactyla* близок к таковой у *S. keyserlingii* ($Cv = 10,35\%$ и $9,43\%$ соответственно).

Полученные нами сведения по межвидовой изменчивости размеров кладок вполне согласуются с предложенным на основе молекулярно-генетических данных филогенетическим сценарием (Поярков, Кузьмин, 2008; Поярков, 2010а). Предполагается, что демографическая история видов явно различается (Поярков, Кузьмин, 2008; Поярков, 2010а). Для *S. tridactyla* характерно длительное существование локальных популяций в стабильных демографических условиях, а также высокий межпопуляционный генетический полиморфизм, обусловленный изоляционным действием горной территории Приморского края. *S. keyserlingii* при наличии обширного ареала имеет выровненный генофонд, в некоторой степени обособлены лишь островные популяции. Предполагается, что для вида характерен недавний рост численности за сравнительно короткий промежуток времени, приведший к быстрому расселению и формированию огромного ареала. На наш взгляд, одним из вероятных механизмов этого процесса стал отбор самок по плодовитости. В прошлом, по-видимому, рост численности обеспечивала высокая плодовитость самок. Действие отбора привело, с одной стороны, к повышению плодовитости, увеличению размера самок, а также размерному половому диморфизму с большими размерами самок *S. keyserlingii* в сравнении с *S. tridactyla*. У приморского вида он не выражен, а половой диморфизм с большими размерами самок у сибирского углозуба отмечен в хоккайдской (Hасumi, 2010), томской популяциях вида (Куранова, Ярцев, 2011) и для вида в целом (см. главу 4).

ВЫВОДЫ

1. Репродуктивный цикл самцов *S. keyserlingii* – однолетний с циклом сперматогенеза, включающим две волны пролиферации сперматогониев второго порядка. Для репродуктивного цикла самок *S. keyserlingii* возможна двухлетняя периодичность. Созревание гамет у самцов завершается перед уходом на зимовку, у самок – к началу периода размножения. Спермиация и овуляция происходят только весной.

2. Половой диморфизм в размерах тела отсутствует у *S. tridactyla* ($p > 0,05$) и выражен у *S. keyserlingii*: самки крупнее самцов ($p < 0,001$). У обоих видов половой диморфизм проявляется по гленоацетабулярному расстоянию, признакам головы, передних конечностей, клоаки и хвоста. Половые различия у приморского углозуба проявляются по меньшему числу признаков (62,5 % в водную фазу и 12,5 % в наземную), чем у сибирского (100 % и 75 % соответственно). У обоих видов сезонная изменчивость внешних морфологических признаков самцов выражена в равной степени и затрагивает половые признаки.

3. Для полового поведения самцов обоих видов рода *Salamandrella* характерны «брачные танцы», использование хвоста для удержания самок, формирование «брачных клубков» и драки. Самки *S. keyserlingii* также используют колебания хвостом для привлечения самцов.

4. При лабораторных скрещиваниях углозубов рода *Salamandrella* установлена возможность межвидовой гибридизации, что указывает на отсутствие этологических и гаметических репродуктивных барьеров между видами.

5. Оба вида углозубов характеризуются лимнофильностью, широким спектром используемых биотопов и тяготением к лесным массивам. *S. tridactyla* менее избирателен в типах нерестовых водоёмов: кроме непроточных водоёмов, может размножаться в ручьях. Ключевыми факторами, определяющими нерестовые перемещения животных, являются дожди, температура и влажность субстрата. В условиях гор обнаружен феномен длительного пребывания половозрелых и полувзрослых особей в водоёме, что связано с формированием здесь благоприятных термических и трофических условий по сравнению с наземной средой обитания.

6. Число яиц в кладке *S. keyserlingii* в 1,3–1,4 раза больше, чем у *S. tridactyla* ($p < 0,01$). Плодовитость сибирского углозуба связана с размерами тела самок ($R^2 = 0,60$; $p < 0,05$). Направленность географической изменчивости плодовитости и размера тела самок выражена лишь у *S. keyserlingii*. Размер кладок и размеры тела самок увеличиваются с севера на юг ($R^2 = 0,23$; $p \leq 0,01$ и $R^2 = 0,66$; $p \leq 0,01$ соответственно), а также с ростом среднегодовых температур воздуха ($R^2 = 0,31$; $p \leq 0,01$ и $R^2 = 0,75$; $p < 0,01$ соответственно). У приморского углозуба такие зависимости не выявлены ($p > 0,05$).

7. Особенности репродуктивной биологии видов рода *Salamandrella* соответствуют современным молекулярно-генетическим реконструкциям филогенетических связей как в пределах рода, так и семейства в целом.

Публикации автора по теме диссертации

Статьи в журналах, включённых в Перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации для опубликования основных научных результатов диссертаций:

1. 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. – Т. 11, Вып. 3/4. – С. 132–142. – 1,19 / 0,48 п.л.

2. **Ярцев В.В.**, Аднагулов Э.В. Некоторые особенности полового поведения самцов приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2012. – № 3 (19). – С 92–99. – 0,43 / 0,30 п.л.

3. **Ярцев В.В.**, Куранова В.Н. О возможности гибридизации приморского, *Salamandrella tridactyla*, и сибирского, *S. keyserlingii*, углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013. – № 3 (23). – С. 83–90. – 0,48 / 0,34 п.л.

Публикации в прочих научных изданиях:

4. **Ярцев В.В.** Сперматогенез хвостатых земноводных: литературный обзор // Молодежная научная конференция Томского государственного университета 2009 г. / Труды Том. гос. ун-та. – Т. 273, вып. 2. – Проблемы естествознания. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2010. – С. 176–178. – 0,24 п.л.

5. **Ярцев В.В.**, Куранова В.Н. Состояние половой системы сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* Dybowski 1870 на разных этапах репродуктивного цикла // Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии (6–9 октября 2010 г.): тезисы докладов. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2010. – С. 54. – 0,06 / 0,04 п.л.

6. Куранова В.Н., **Ярцев В.В.** Половая и хронографическая изменчивость морфологических признаков сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (юго-восток Западной Сибири) // Вопросы герпетологии: материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – СПб: Русская коллекция, 2011. – С. 136–141. – 0,49 / 0,29 п.л.

7. **Ярцев В.В.**, Куранова В.Н., Маслова И.В., Крюков В.Х. Изменчивость размера кладки сибирских углозубов, *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии. Материалы Международной научной конференции. 14–18 октября 2013 г. – Томск: Издательский Дом Том. гос. ун-та, 2013. – С. 112. – 0,11 / 0,03 п.л.

8. **Ярцев В.В.**, Куранова В.Н., Эксброя Ж.М. Сезонные изменения микроструктуры семенников сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии. Материалы Международной научной конференции. 14–18 октября 2013 г. – Томск: Издательский Дом Том. гос. ун-та, 2013. – С. 113. – 0,11 / 0,03 п.л.