

УДК 596.7:591.5(470/.5)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

А. В. Бобрецов^{1,2}, С. К. Кочанов²

¹ Печоро-Илычский государственный природный заповедник
Россия, 169436, Республика Коми, Троицко-Печорский район, пос. Якша
E-mail: avbobr@mail.ru

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28
E-mail: kochanov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 21.01.2018, принята 27.03.2018

Обобщены данные о находках сибирского углозуба на территории Северо-Востока европейской части России. Показано, что здесь этот вид является редким и распространен локально. Выявлено три типа нерестовых водоёмов: низинные болота, лужи по краям переходных болот и придорожные канавы. Размножение начинается сразу после схода снега и появления открытой воды. Отмечены значимые корреляционные связи между датами начала откладки икры, средней температурой воздуха в апреле и датами схода снега в борах. Крепление кладок к субстрату зависит от происхождения нерестовых водоёмов: в естественных они крепятся в основном к стеблям осок, а в антропогенных – к веткам ив. Средняя плодовитость сильно варьирует в разных поселениях. В вымирающих поселениях она очень низкая, в стабильных поселениях эти показатели имеют средние значения, а в растущих поселениях – высокие.

Ключевые слова: *Salamandrella keyserlingii*, распространение, начало размножения, плодовитость, Северо-Восток европейской части России.

DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-3-12

ВВЕДЕНИЕ

Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870) имеет самый обширный ареал среди современных амфибий Палеарктики (Кузьмин, 2012), основная территория которого приходится на азиатскую часть. На Европейском Севере России он встречается в Республике Коми, в восточных районах Архангельской области и на юге Ненецкого автономного округа (Рыков, Рыкова, 1988; Ануфриев, Бобрецов, 1996). Однако если на востоке ареала сибирский углозуб обычен, а местами многочислен, то на западе он редок, а его поселения расположены очень локально. Приемлемое объяснение такой встречаемости данного вида на Русской равнине до сих пор отсутствует (Берман, 2002).

Распространение амфибий и устойчивость их популяций во многом зависят от особенностей размножения (Ляпков, Волонцевич, 2015; Morrison, Negro, 2003). Предполагается, что формирование огромного ареала сибирского углозуба произошло за сравнительно короткий промежуток времени благодаря недавнему росту численности и быстрому расселению животных (Поярков, Кузьмин, 2008). Рост численности в прошлом, по-видимому, обеспечивала высокая плодовитость

самок (Ярцев и др., 2016). Поэтому изменения в репродуктивной стратегии могут иметь существенное значение для сосуществования видов амфибий.

Экология размножения сибирского углозуба довольно хорошо изучена (Ищенко и др., 1995; Алфимов, Берман, 2010; Берман, Булахова, 2015; Ярцев и др., 2016; Hasumi, Kanda, 2007; Yartsev, Kuranova, 2015). Судя по литературным данным, фенология размножения и плодовитость данного вида значительно варьируют в ареале. В этом отношении особенности размножения сибирского углозуба на севере Русской равнины исследованы слабо. После сводки по амфибиям Северо-Востока европейской части России (Ануфриев, Бобрецов, 1996) новых публикаций по этому виду в данном регионе не появилось.

В связи с этим целями настоящей статьи являются дополнение кадастра встреч сибирского углозуба и описание размножения вида в регионе с акцентом на анализ многолетних изменений фенологии и плодовитости животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При составлении кадастра находок сибирского углозуба на территории Северо-Востока ев-

ропейской части России наряду с анализом литературных источников были использованы материалы из коллекций Национального краеведческого музея Республики Коми и зоологического музея Сыктывкарского государственного университета. Учтены также устные сообщения, полученные от респондентов. В результате распространение вида в регионе было оценено по 12 точкам находок. Координаты их определяли при помощи сервиса Google Earth™*.

Для регистрации сибирского углозуба использовали также данные отлова животных в ловчие 50-метровые канавки с 5 закопанными на дно конусами (Равкин, Ливанов, 2008). Всего в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника было отработано 3644 конусо-суток.

Материалы по размножению сибирского углозуба собраны в двух локалитетах – в окрестностях Сыктывкара (2016 – 2017 гг.) и в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника в урочище Желоба (1988 – 2017 гг.). В последнем случае наблюдения проводили на пяти нерестовых водоёмах, расположенных в непосредственной близости друг от друга (15 – 75 м) по краю одного болота. Под Сыктывкаром было просмотрено 63, в Печоро-Илычском заповеднике – 716 кладок в разные годы. Детальные сведения по фенологии размножения и динамике числа кладок и плодовитости сибирского углозуба собраны на стационаре Желоба. Начало размножения фиксировалось по дате появления первой кладки, конец – по дате последней кладки. Только что выметанные кладки имели небольшие размеры и были голубоватого цвета. Продолжительность периода размножения определяли по этим крайним датам. Фиксировали способ крепления икранных мешков к тому или иному субстрату, так как он влиял на смертность икринок. Для оценки плодовитости подсчитывали число икринок в обоих икранных мешках.

Сведения о температуре воздуха получены с метеостанции Якша Коми ЦГМС. Проанализированы ее среднесуточные показатели за апрель и май за период наблюдений. Данные о датах наступления абиотических фенологических явлений (сход снега в борах и ельниках) взяты из Летописи природы Печоро-Илычского заповедника.

Вычисления проводились с использованием программного пакета Statistica 8.0 для Windows. Рассчитаны статистические показатели: средняя (M), ошибка средней (m), а также границы минимальных и максимальных значений ($limit$). Достоверность различий оценивалась при помощи кри-

терия Стьюдента (t_{st}). Используются также следующие обозначения: n – величина выборки, P – уровень значимости. Для выявления связи между разными параметрами применяли непараметрический критерий ранговой корреляции Спирмена (Холлендер, Вульф, 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение. На территории Северо-Востока европейской части России сибирский углозуб, видимо, заселяет всю таежную зону, но его находки здесь немногочисленны (рис. 1). Это объясняется спорадическим характером распространения этого вида в данной части ареала (Ануфриев, Бобрецов, 1996) и скрытым образом жизни. На севере он встречается несколько выше 67 с.ш., где его находили в южных тундрах. На Приполярном и Северном Урале отсутствуют. Здесь мало пригодных для размножения водоёмов.

Спорадический характер распространения сибирского углозуба хорошо прослеживается на примере равнинного района Печоро-Илычского заповедника. Здесь на площади в 15 тыс. га в настоящее время известно только три места, где он обитает. Все они приурочены непосредственно к прилегающей к р. Печора местности. Расстояние между крайними поселениями амфибий составляет 20 км. Примерно на такой же площади на сопредельной к заповеднику территории встречается еще два поселения.

На редкость сибирского углозуба в данном районе указывает и его отсутствие в уловах животных в ловчие канавки. За 30 лет учетов этот вид ни разу здесь не регистрировался, хотя канавки были расположены в разных местообитаниях.

Нерестовые водоёмы. Выявлено три типа водоёмов, в которых происходит размножение углозубов: низинные болота, временные лужи по краям переходных болот на надпойменных террасах рек и придорожные канавы (рис. 2). Последний тип относится к антропогенным водоёмам. Они представлены в локалитетах 2 и 5 (см. рис. 1). В окрестностях Сыктывкара такая придорожная траншея имела в длину 350 м, а шириной была всего 2 – 4 м. Травянистая растительность здесь редкая, довольно часто встречались кусты ив.

В урочище Желоба Печоро-Илычского заповедника нерестовые водоёмы расположены по краю обширного болота переходного типа на высокой надпойменной террасе. Они представляют собой отдельные лужи до 40 м длиной и до 15 м шириной. С трех сторон они окружены смешанным лесом из сосны и ели. Сильно заросли травянистой растительностью, состоящей в основном из осок.

* <http://www.google.ru/intl/ru/earth/>

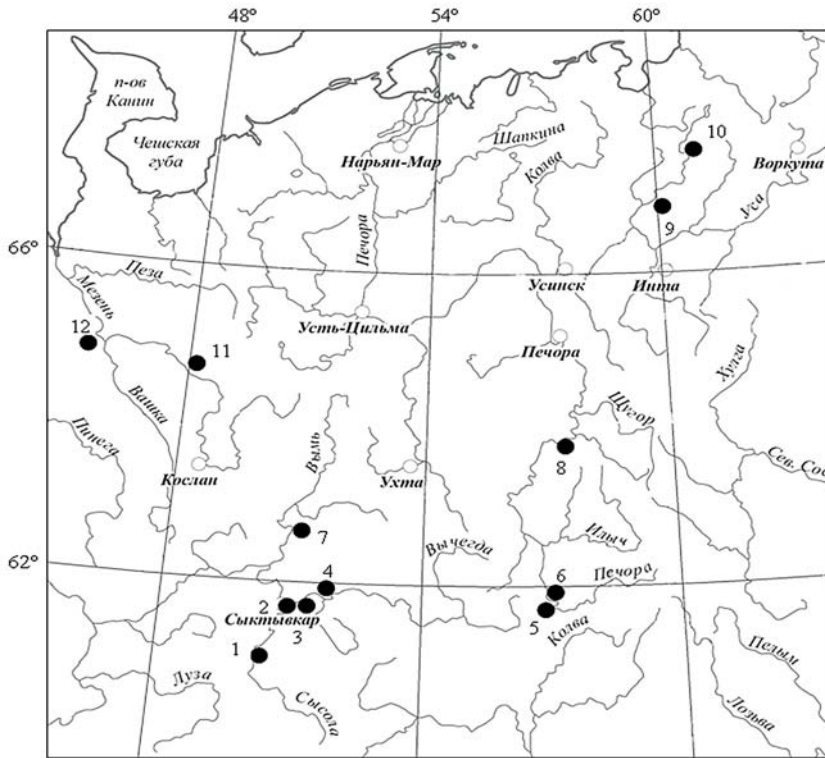


Рис. 1. Точки находок сибирского углозуба, *Salamandrella keiserlingii* на Северо-Востоке европейской части России: 1 – окр. с. Визинга, Сысольский р-н, Республика Коми (61°04'06" N, 50°03'42" E); 2 – окр. г. Сыктывкар, Республика Коми (Турьева, 1948, 1977; наши данные) (61°41'07" N, 50°52'04" E); 3 – пос. Лемью, Сыктывдинский р-н, Республика Коми (61°47'11" N, 51°20'41" E); 4 – Биостанция СГУ «Белоярская», Корткеросский р-н, Республика Коми (СКМ, ЗМСГУ) (61°48'32" N, 51°52'23" E); 5 – дорога на д. Курья, в 2 км от р. Печора, Троицко-Печорский р-н, Республика Коми (61°39'01" N, 57°03'16" E); 6 – стационар Желоба, Печоро-Илычский заповедник, Троицко-Печорский р-н, Республика Коми (61°43'56" N, 57°08'53" E); 7 – окр. с. Шошка, Княжпогостский р-н, Республика Коми (62°41'44" N, 50°51'12" E); 8 – окр. пос. Лемтыбож, Вуктыльский р-н, Республика Коми (Турьева, 1977) (63°52'16" N, 57°01'24" E); 9 – р. Большая Роговая, 2 км выше по течению от устья р. Микитью, Интинский округ, Республика Коми (67°06'16" N, 61°47'50" E); 10 – р. Большая Роговая, 10 км ниже по течению от устья р. Воркаты-Виса, Ненецкий автономный округ (сообщение Н. М. Полежаева) (67°20'04" N, 62°10'51" E); 11 – окр. д. Засулье, Лешуконский р-н, Архангельская обл. (64°40'20" N, 47°18'19" E); 12 – среднее течение р. Ежуга (старлица), Лешуконский р-н, Архангельская обл. (64°40'45" N, 45°01'55" E)

Fig. 1. Points of findings of the *Salamandrella keiserlingii* in the North-East of European Russia: 1 – near village Vizinga, Sysolsky region, the Republic of Komi (61°04'06" N, 50°03'42" E); 2 – near Syktyvkar city, the Republic of Komi (Turiyeva, 1948, 1977, our data) (61°41'07" N, 50°52'04" E); 3 – village Lemyu, Syktyvdinsky region, the Republic of Komi (61°47'11" N, 51°20'41" E); 4 – “Beloyarskaya” Biological Station of the Syktyvkar State University, Kortkeros region, the Republic of Komi (SCM, ZMSGU) (61°48'32" N, 51°52'23" E); 5 – road to the village of Kurya, 2 km from the river Pechora, Troitsko-Pechora region, the Republic of Komi (61°39'01" N, 57°03'16" E); 6 – land type Zhelob, Pechoro-Ilychsky Nature Reserve, Troitsko-Pechora region, the Republic of Komi (61°43'56" N, 57°08'53" E); 7 – near village Shoshka, Knyazhpogost region, the Republic of Komi (62°41'44" N, 50°51'12" E); 8 – near village Lemtybozh, Vuktyl region, the Republic of Komi (Turiyeva, 1977) (63°52'16" N, 57°01'24" E); 9 – Bolschaya Rogovaya river, 2 km upstream from the mouth of the Mikitia river, Intinsky region, the Republic of Komi (67°06'16" N, 61°47'50" E); 10 – Bolschaya Rogovaya river, 10 km downstream from the mouth of the Vorkata-Visa river, Nenets Autonomous region (message from N. M. Polezhaev) (67°20'04" N, 62°10'51" E); 11 – near village Zasulie, Leshukonskiy region, Arkhangelsk region (64°40'20" N, 47°18'19" E); 12 – mean flow of the Ezhuga river (“staritsa”), Leshukonskiy region, Arkhangelsk region (64°40'45" N, 45°01'55" E)

Все типы нерестовых водоёмов углозуба являются временными. Весной они заливались талыми водами, а уже к началу июля почти полностью пересыхали.

Фенология размножения.

Начало размножения сибирского углозуба в Печоро-Илычском заповеднике происходит в начале – середине мая. В это время в местах нереста амфибий формируются лужи. В некоторые годы начало репродуктивного периода совпадает с довольно холодной погодой. Так, 12 мая 2013 г. температура ночью опустилась до -5°C, водоёмы покрылись льдом. К полудню оттаяла лишь часть луж. Однако, несмотря на такие условия, самки подо льдом выметали три кладки.

Средняя дата начала появления кладок за 27 лет наблюдений в заповеднике приходится на 11 мая. При этом сроки сильно варьировали в зависимости от начала весны: самая ранняя дата 27 апреля (1995, 2016 г.), самая поздняя – 27 мая (1999 г.). Отмечена тесная корреляционная связь между датами начала размножения и среднемесячной температурой воздуха в апреле, а также с рядом фенологических явлений (рис. 3). Так, среднемесячная температура воздуха апреля оказывает сильное влияние на начало размножения: чем теплее апрель, тем раньше оно начинается ($r = -0.88$, $t_{st} = 7.76$, $P < 0.001$). Это связано с разрушением снежного покрова, которое приходится на этот месяц. Из весенних фенологических явлений дата начала репродукции очень тесно связана с датами схода снега в борах ($r = +0.97$, $t_{st} = 16.05$, $P < 0.001$). При этом сход снега в ельниках не имеет существенного значения ($r = +0.65$, $t_{st} = 3.64$, $P < 0.01$), так как нерестовые водоёмы к этому времени уже открыты.

Окончание размножения в среднем пришлось на 22 мая, но его сроки изменялись по годам от 12 мая (2016 г.) до 4 июня (2017 г.). Продолжительность репродуктив-

ного периода по годам колебалась от 8 до 17 дней. При этом достоверная связь его с температурой воздуха мая отсутствовала ($r = +0.23, P > 0.05$). В самый короткий период (1999 г.) средняя температура мая составляла $+2.7^{\circ}\text{C}$, а в самый длинный (1995 г.) – $+9.0^{\circ}\text{C}$. Однако была найдена зависимость продолжительности репродуктивного периода от даты начала размножения ($r = -0.71, t_{st} = 3.74, P < 0.01$). Чем раньше начинается откладка икры, тем длиннее этот процесс, и наоборот.



а



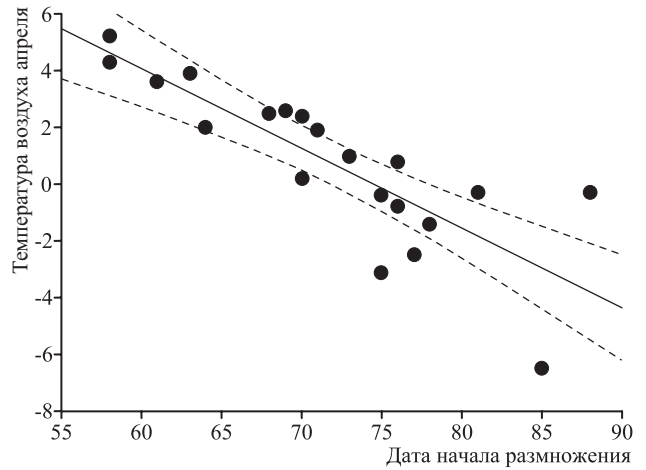
б

Рис. 2. Типы нерестовых водоёмов сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii*: а – водоёмы по краям болот на боровой надпойменной террасе (урочище Желоба), б – придорожная канава (окрестности г. Сыктывкар)
Fig. 2. Types of spawning reservoirs of the *Salamandrella keyserlingii*: а – reservoirs along the edges of marshes on the bogs above a floodplain terrace (the land type Zhelob); б – a roadside ditch (near Syktyvkar city)

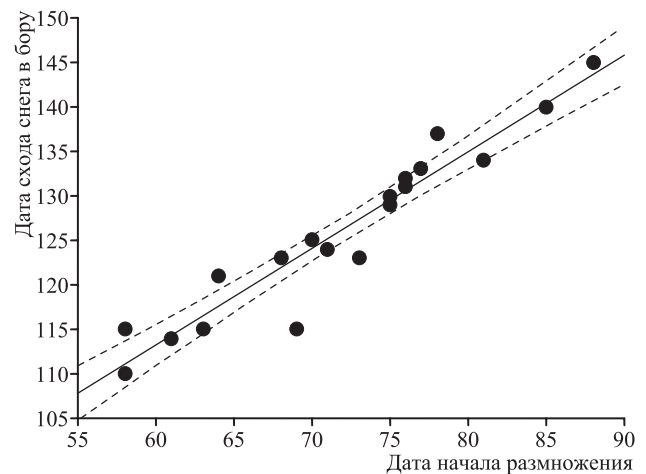
Выход личинок углозуба фиксировали в разные годы через 18 – 30 дней. Как исключение в 1995 г. из-за сильных колебаний температуры личинки появились через 40 дней.

Многолетняя динамика числа кладок. По результатам наблюдений за нерестовыми водоёмами на стационаре Желоба минимальное число кладок зафиксировано в 1989 г. (22 шт.). С 1992 по 1999 г. оно колебалось по годам от 72 до 120 штук

(рис. 4). В 2000-е гг. их число значительно возросло. При этом в начале данного периода наблюдалось дальнейшее увеличение числа кладок (с 215 до 306 шт.), а начиная с 2011 г. наметилась тенденция к его снижению. В последние три года, совершенно разных по погодным условиям весны, их число колебалось уже от 115 до 158 штук.



а



б

Рис. 3. Связь начала размножения сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* со средней месячной температурой воздуха в апреле (а) и датой схода снега в бору (б). Даты везде приведенные

Fig. 3. Correlation between the reproduction beginning of the *Salamandrella keyserlingii* and the monthly-average air temperature in April (а) and the date of snow melting in the forest (б). Dates are given

За весь период наблюдений кладки фиксировались ежегодно лишь в трех из пяти водоёмов. В самых крайних из них самки откладывали икру далеко не каждый год: в 1-й луже – только 6 лет, в 5-й луже – 13 лет. Причем число кладок здесь было значительно меньше, чем в других водоёмах.

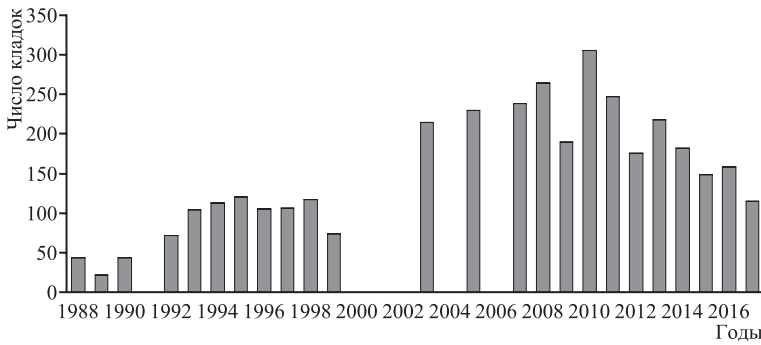


Рис. 4. Многолетняя динамика числа кладок сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* на нерестовых водоёмах в урочище Желоба Печоро-Ильчского заповедника

Fig. 4. Long-term dynamics of the egg deposition number of the *Salamandrella keyserlingii* on spawning reservoirs in the land type Zheloba, the Pechora-Ilychsky Reserve

Крепление кладок к субстрату. Самки прикрепляют свои кладки к растениям. В зависимости от типа нерестовых водоёмов в качестве субстрата они выбирают разные виды. В окрестностях Сыктывкара в придорожной канаве практически все отмеченные кладки ($n = 134$) были прикреплены к веткам затопленных кустов ивы, и только одна из них находилась на сухой траве осоки. В урочище Желоба из 2150 кладок 75.3% крепились к прошлогодним травянистым растениям и только 24.7% – к веткам упавших деревьев (в основном березы, реже ели). По годам доля трав в качестве субстрата изменялась от 51.4 до 97.7%. Основным травянистым субстратом являлась осока (99%). В этом отношении аномальным был 2014 г. Размножение началось при высоком уровне воды, когда прошлогодняя осока еще лежала на дне. Ввиду этого углозубы были вынуждены крепить мешки с икрой на ветки упавших деревьев (79.7%) и на затонувшие растения багульника (12.1%). И только 8.2% кладок было отмечено на осоке.

Чаще всего на растение или ветку крепится одна кладка. Однако нередко на одном субстрате можно наблюдать их скопления от 2 до 8 штук, прикрепленные в непосредственной близости друг от друга (до 3 см). Как исключение однажды зафиксирована группа из 13 кладок. На одиночное расположение кладок приходится больше половины всех отмеченных (68.1%). На группу из 2-х штук приходится уже 19.3%, из 3-х – 6.3%, из 4-х – 2.4%, более чем из 5 – 3.9%. Самые большие группы (по 8 и 13 кладок) отмечены только в 2010 г., когда число кладок было самым максимальным за годы наблюдений.

Плодовитость. Среднее число икринок в кладке значительно варьирует как по районам, так и по разным водоёмам (таблица). В окрестностях Сыктывкара средняя плодовитость составила

180.9±4.89 яиц, а в Печоро-Ильчском заповеднике в урочище Желоба – 126.4±1.11 яиц. Различия между районами статистически значимы ($t_{st} = 10.9, P < 0.001$). Однако и внутри одного района среднее число икринок колеблется в разных водоёмах. Так, в Печоро-Ильчском заповеднике на низинном болоте средняя плодовитость оказалась достоверно ниже, чем в урочище Желоба ($t_{st} = 4.93, P < 0.001$). Хотя эти водоёмы расположены на разных берегах р. Печора в 3 км друг от друга.

Плодовитость у данного вида в одном и том же водоёме по годам значительно изменялась (рис. 5). В урочище Желоба она колебалась от 106.8 (1993 г.) до 151.6 (1990 г.) икринок. Минимальное число яиц в индивидуальных кладках составило 27 (1993 г.), максимальное – 234 (1990 г.). Какая-либо тенденция в изменении плодовитости по годам отсутствовала. Различия в числе икринок между мешками в кладках варьировали от 0 до 66. В среднем этот показатель составил 10.8±0.3. По годам он изменялся от 7.4 (1993 г.) до 14.1 (2015 г.).

Плодовитость сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* на Северо-Востоке европейской части России
Table. Fertility of the *Salamandrella keyserlingii* in the North-East of European Russia

Район, тип водоёма	n	Число яиц в кладке	
		Limit	M±m
Окрестности г. Сыктывкар			
Придорожные канавы	63	71–285	180.9±4.89
Печоро-Ильчский заповедник			
Низинное болото	60	69–159	110.6±3.04
Водоёмы по краям переходного болота	717	27–234	126.4±1.11

Анализ влияния температурного фактора на изменчивость размера кладок в урочище Желоба (самый длинный ряд) выявил достоверную, но относительно слабую связь между средним числом яиц и средней температурой мая ($r = -0.51, t_{st} = 2.61, P < 0.05$). В теплые годы плодовитость была ниже, чем в холодные. Максимальный размер кладок отмечен в 1990 г. (151.6 яиц) при средней температуре мая +4.2°C и в 1999 г. (141.6) при температуре +2.7°C, а минимальный (118.9) – в 2015 г. при +11.4°C.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для объяснения распространения сибирского углозуба в европейской части России можно

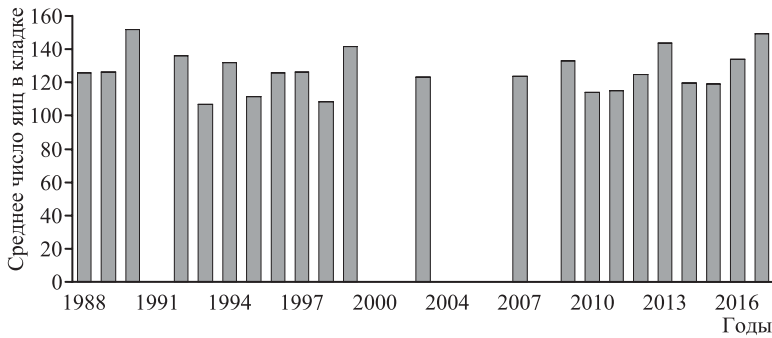


Рис. 5. Многолетняя динамика плодовитости сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* на нерестовых водоёмах в урочище Желоба Печоро-Илычского заповедника

Fig. 5. Long-term fertility dynamics of the *Salamandrella keyserlingii* on spawning reservoirs in the land type Zhelob, the Pechora-Ilychsky Reserve

предложить две прямо противоположные версии. Европейская часть ареала является либо реликтовой (Сибирский углозуб..., 1994), либо, напротив, молодой (Берман, 2002). В последнем случае акцентируется внимание на то, что данная территория пережила в четвертичный период неоднократные оледенения. Однако в настоящее время спорадический характер распространения сибирского углозуба здесь объяснить пока сложно (Ануфриев, Бобрецов, 1996). Его локальные популяции разделены друг от друга многими километрами. Показателем такой редкости в регионе является и отсутствие этих амфибий в отловах в ловчие канавки. В Западной Сибири, где углозуб обычен, его постоянно регистрируют в них (Равкин и др., 2003; Матковский, 2012; Yartsev, Kuranova, 2015). Например, показатель относительной численности данного вида в заповеднике «Малая Сосьва» изменялся по годам от 2.1 до 10.4 особей на 100 ко-нусо-суток (Позвоночные животные..., 2015).

Более того, за 30 лет наблюдений в Печоро-Илычском заповеднике одна локальная популяция углозубов исчезла, а во второй (урочище Желоба) отмечена тенденция к уменьшению числа кладок. Вымирающие локальные группировки данного вида зафиксированы также в Камском Предуралье (Литвинов и др., 2010).

В азиатской части ареала углозуб использует для размножения широкий спектр водоёмов (Алфимов, Берман, 2010; Кузьмин, 2012; Ярцев, 2014). В европейской части ареала он ограничен незначительным числом типов небольших по размерам водоёмов со стоячей водой, заполненных талыми водами. Особую ценность в этом отношении представляют так называемые маточные водоёмы (Берман, 2002), в которых углозубы размножаются ежегодно. Судя по всему, к этому типу в урочище Желоба можно отнести всего три вре-

менные лужи из пяти. Они оказались более облесенными.

Известно, что откладка икры на всей территории ареала начинается сразу после схода снега и появления открытой воды (Ищенко и др., 1995). Об этом свидетельствуют и тесные корреляционные связи между датами начала размножения и температурой воздуха в апреле, а также с датами схода снега в борах и на территории Европейского Севера.

Длительность периода размножения сибирского углозуба в Печоро-Илычском заповеднике (8 – 17 дней) вписывается в сроки, отмеченные для большей части ареал вида, – около 1.5 – 2 недель (Кузьмин, 2012). В соседней

Свердловской области он составляет 6 – 17 дней (Година, 1985). Имеются сведения, что на затягивании начала нереста сильно сказываются возвраты холодов, особенно глубокие ночные заморозки (Алфимов, Берман, 2010). В условиях заповедника достоверная связь между продолжительностью размножения и температурой воздуха в мае отсутствует. Более существенную роль играют даты начала откладки икры.

Кладки крепятся к субстрату разного типа: прошлогодней траве, веткам поваленных деревьев и подтопленных кустов. В качестве него чаще всего используется трава (Кузьмин, 2012). В естественных местообитаниях Печоро-Илычского заповедника к ней было прикреплено 75.3% всех кладок, в Свердловской области – 65.7% (Година, 1985). На экологическую роль разных типов субстрата впервые обратил внимание О. В. Григорьев (1973). При понижении уровня воды кладки, прикрепленные к осоке, опускаются под собственной тяжестью и остаются всегда в воде, тогда как кладки, отмеченные на ветках деревьев и кустарников, подсыхают. Выбор субстрата зависит, прежде всего, от степени зарастания водоёма травянистой растительностью. В придорожных искусственных канавах, слабо заросших осоками, значительно увеличивается роль веток деревьев. Так, в придорожных канавах под Сыктывкарком в качестве субстрата используются в основном ветки затопленных ив. На севере Западной Сибири самки часто прикрепляют икру к затонувшим корягам (Матковский, Стариков, 2011).

Образование скоплений кладок на отдельных субстратах может быть связано с групповым поведением углозубов при размножении, когда на одном месте концентрируются более десяти особей (Година, 1985). В водоёмах Печоро-Илычского заповедника доля таких скоплений достигает

31.9%, тогда как в Свердловской области она явно повышена и составляет уже 57% (Година, 1985).

Средняя плодовитость сибирского углозуба в разных локалитетах Европейского Севера значительно отличается. В урочище Желоба она ниже среднего показателя по ареалу, который оценивается в 149.8 при максимальном значении в 288.7 яиц (Ярцев и др., 2016). Под Сыктывкаром размер кладки уже значительно превышает средний уровень по ареалу. В соседних регионах в Пермском крае он варьирует от 132.1 (Литвинов и др., 2010) до 141 яиц (Болотников и др., 1977), в Свердловской области – от 162 (Година, 1984) до 208 яиц (Ищенко, 1968). В северной тайге Западной Сибири среднее число яиц увеличивается до 225 (Матковский, Стариков, 2011). В пределах Печоро-Илычского заповедника выявлены достоверные различия в средней плодовитости самок между двумя соседними водоёмами.

Причины таких различий в величине кладок у данного вида в разных водоёмах Европейского Севера не очень понятны. Известно, что плодовитость амфибий, в том числе и сибирского углозуба, зависит от размеров тела самок (Ищенко, 1968; Ярцев и др., 2016; Morrison, Negro, 2003). Эта общая закономерность, обусловленная трендами географической изменчивости длины тела самок, в случае очень близкого расположения локальных популяций (Печоро-Илычский заповедник) не играет существенной роли. В этом случае показатели средней плодовитости зависят, скорее всего, от состояния локальной популяции. Локальная популяция на низинном болоте находилась на стадии вымирания. В течение восьми лет наблюдений число кладок здесь постоянно уменьшалось, пока они совсем не исчезли. Локальная популяция в урочище Желоба является в настоящее время устойчивой. Придорожные каналы под Сыктывкаром углозубом активно осваиваются. Этому способствует и высокая плодовитость самок в данном локалитете. В пользу такого предположения свидетельствуют также материалы по Пермскому краю. Здесь наблюдения за локальной популяцией проводились с перерывами в течение 34 лет. За этот период число кладок у углозуба сократилось в 6.5 раз, а плодовитость уменьшилась с 140.9 до 118.6 яиц (Литвинов и др., 2010). Можно предположить, что данное поселение находится на стадии вымирания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сибирский углозуб встречается на Северо-Востоке европейской части России локально. Об

этом свидетельствуют немногочисленные находки данного вида. На хорошо изученной территории равнинного района Печоро-Илычского заповедника (15 тыс. га) их, например, всего три.

В условиях низкой численности выбор водоёмов для размножения весьма ограничен. Из естественных местообитаний сибирский углозуб чаще всего откладывает икру во временные лужи на низинных болотах и по краям переходных болот. Из антропогенных водоёмов использует придорожные каналы. В зависимости от типа нерестовых водоёмов меняется состав видов растений, к которым крепится икра: на болотах ими служат стебли различных видов осок, в придорожных канавах – ветки ив.

Фенология размножения данного вида тесно связана с датами наступления весны. В этом отношении наиболее тесная отрицательная связь прослеживается со средней температурой апреля. Длительность периода размножения обусловлена ходом весны. Чаще всего при ранних сроках откладки икры продолжительность репродуктивного периода увеличивается.

Среднее число икринок в кладках сильно варьирует по водоёмам и районам. Даже в пределах одного района показатель средней плодовитости может различаться на 16 яиц. Возможно, это является следствием того, на каком этапе развития находится та или иная локальная популяция. В вымирающих популяциях показатели плодовитости низкие, в стабильных – они имеют средние значения, а в растущих локальных популяциях – высокие.

Благодарности

Работа выполнена в рамках проекта № 18-4-4-30 Комплексной программы УрО РАН «Динамика разнообразия животного мира западного макросклона Урала и сопредельных территорий (равнинной части Европейского Северо-Востока России) в условиях изменения среды» (№ регистрации АААА-А17-117112850234-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алфимов А. В., Берман Д. И. 2010. Размножение сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) в водоёмах на вечной мерзлоте Северо-Востока Азии // Зоол. журн. Т. 89, № 3. С. 302 – 318.

Ануфриев В. М., Бобрецов А. В. 1996. Фауна европейского Северо-Востока России. Т. IV. Амфибии и рептилии. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние. 130 с.

- Берман Д. И. 2002. Идеальный приспособленец или Адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. № 10. С. 59 – 68.
- Берман Д. И., Булахова Н. А. 2015. Черты экологии сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) на побережье Охотского моря // Зоол. журн. Т. 94, № 6. С. 670 – 680.
- Болотников А. М., Шураков А. И., Хазиева С. М. 1977. О видовом составе, границах распространения и плодовитости амфибий Пермской области // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 39 – 40.
- Година Л. Б. 1984. К экологии раннего развития сибирского углозуба // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск : УНЦ АН СССР. Ч. 5. С. 11 – 12.
- Година Л. Б. 1985. Размножение сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) // Экология. № 2. С. 63 – 68.
- Григорьев О. В. 1973. Брачный период и экологические особенности размножения и развития икры сибирского углозуба в лесостепи Западной Сибири // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 66 – 68.
- Ищенко В. Г. 1968. О численности сибирского углозуба на Урале // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск : Урал. фил. АН СССР. С. 56 – 57.
- Ищенко В. Г., Година Л. Б., Басарукин А. М., Куранова В. Н., Тагирова В. Т. 1995. Размножение // Сибирский углозуб : Экология, поведение, охрана. М. : Наука. С. 86 – 102.
- Кузьмин С. Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. Изд. второе, перераб. М. : Т-во науч. изд. КМК. 370 с.
- Литвинов Н. А., Файзулин А. И., Шураков А. И., Ганцук С. В. 2010. Анализ состояния кладок сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) Предуралья // Поволж. экол. журн. № 4. С. 438 – 441.
- Ляпков С. М., Волонцевич Р. В. 2015. Формирование географической изменчивости размеров и репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. № 1(29). С. 113 – 154.
- Матковский А. В. 2012. Экология амфибий северной тайги Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук. Омск. 18 с.
- Матковский А. В., Стариков В. П. 2011. Экологические аспекты размножения земноводных севера Западной Сибири // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 13, № 1(5). С. 1130 – 1132.
- Позвоночные животные заповедника «Малая Сосьва» (Северное Зауралье) : Аннотированные списки и краткий очерк. 2015. Ижевск : КнигоГрад. 136 с.
- Поляков Н. А., Кузьмин С. Л. 2008. Филогеография сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) по данным последовательностей митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 44, № 8. С. 1089 – 1100.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. 2008. Факторная зоогеография : принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние. 205 с.
- Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г., Юдкин В. А., Покровская И. В., Богомоллова И. Н., Цыбулин С. М., Блинов В. Н., Жуков В. С., Добротворский А. К., Блинова Т. К., Стариков В. П., Ануфриев В. М., Торонков К. В., Соловьёв С. А., Тертицкий Г. М., Шор Е. Л. 2003. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. № 5. С. 603 – 610.
- Рыков А. М., Рыкова С. Ю. 1988. Позвоночные животные Пинежского заповедника (аннотированный список видов). М. 27 с. (Сер. «Флора и фауна заповедников СССР»).
- Сибирский углозуб : Зоогеография, систематика, морфология. 1994. М. : Наука. 364 с.
- Турьева В. В. 1948. О нахождении сибирского четырехпалого тритона в Коми АССР // Природа. № 8. С. 69.
- Турьева В. В. 1977. О распределениях амфибий и рептилий в Коми АССР // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 207 – 208.
- Холлендер М., Вульф Д. А. 1983. Непараметрические методы статистики. М. : Финансы и статистика. 518 с.
- Ярцев В. В. 2014. Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia : Caudata, Hynobiidae) : дис. ... канд. биол. наук. Томск. 253 с.
- Ярцев В. В., Куранова В. Н., Маслова И. В., Крюков В. Х. 2016. Географическая и межвидовая изменчивость размеров кладок и размеров самок углозубов рода *Salamandrella* (Amphibia : Caudata, Hynobiidae) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. № 2 (34). С. 126 – 149.
- Hasumi M., Kanda F. 2007. Phenological Activity Estimated by Movement Patterns of the Siberian Salamander near a fen // Herpetologica. Vol. 63, № 2. P. 163 – 175.
- Morrison C., Hero J.-M. 2003. Geographical variation in life-history characteristics of amphibians : a review // J. Anim. Ecol. Vol. 72, № 2. P. 270 – 279.
- Yartsev V. V., Kuranova V. N. 2015. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) // Asian Herpetological Research. № 6. P. 169 – 183.

Образец для цитирования:

Бобрецов А. В., Кочанов С. К. 2018. Распространение и экология размножения сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) на Северо-Востоке европейской части России // Современная герпетология. Т. 18, вып. 1/2. С. 3 – 12. DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-3-12

**DISTRIBUTION AND REPRODUCTION ECOLOGY OF
THE SIBERIAN SALAMANDER (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*)
IN THE NORTHEAST OF EUROPEAN RUSSIA**

A. V. Bobretsov^{1,2} and S. K. Kochanov²

¹ *Pechoro-Ilych State Nature Reserve
Village Yaksha, Troitsko-Pechorsky rayon, Republic of Komi 169436, Russia
E-mail: avbobr@mail.ru*

² *Institute of Biology Komi Science Centre
Kommunisticheskaya Str., 28, Syktyvkar 167982, Russia
E-mail: kochanov@ib.komisc.ru*

Received 21 January 2018, accepted 27 March 2018

Data on the findings of the Siberian salamander over the territory of the European Russian Northeast are summarized. This species is shown to be rare here and to be distributed locally. Three types of spawning reservoirs have been identified, namely: lowland marshes, puddles along the edges of transitional marshes, and roadside ditches. Reproduction begins immediately after snow melting and the appearance of open water. Significant correlation links between the dates of the egg laying onset, average air temperature in April and the dates of snow melting in burs are noted. The attachment of clutches to the substrate depended on the type of spawning reservoirs: in natural and anthropogenic ones, spawn clutches were attached mainly to the stems of sedges and to willow branches, respectively. Average fertility varied greatly in different spawning reservoirs. The fertility was low in drying ponds, while in stable reservoirs, it was on an average level, and the fertility was high in growing settlements of the salamander.

Key words: *Salamandrella keyserlingii*, distribution, reproduction start, fertility, European Russian Northeast.

DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-3-12

Acknowledgments: The work was supported financially by Complex Program of Russian Academy of Sciences Ural Division “Dynamics of animals diversity at the west macroslope of the Urals and adjacent territories (plain of the Northeast European Russia) under the environmental changes” (project no. 18-4-4-30, no. of registration AAAA-A17-117112850234-5).

REFERENCES

- Alfimov A. V., Berman D. I. Reproduction of the Siberian Newt (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) in reservoirs on permafrost of Northeast Asia. *Zoologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 89, no. 3, pp. 302–318 (in Russian).
- Anufriev V. M., Bobretsov A. V. *Fauna of the European North-East of Russia. Vol. 4. Amphibians and Reptiles*. Saint Petersburg, Nauka Publ., 1996. 130 p. (in Russian).
- Berman D. I. Ideal Adaptant or Adaptive Strategy of the Siberian Newt. *Priroda*, 2002, no. 10, pp. 59–68 (in Russian).
- Berman D. I., Bulakhova N. A. Features of the Ecology of Siberian Newt (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) on the Coast of the Sea of Okhotsk. *Zoologicheskii zhurnal*, 2015, vol. 94, no. 6, pp. 670–680 (in Russian).
- Bolotnikov A. M., Shurakov A. I., Khazieva S. M. About species composition, boundaries of proliferation and fecundity of Amphibians of the Perm Region. *Abstracts of IV All-Soyuz Herpetological Conference*. Leningrad, Nauka Publ., 1977, pp. 39–40 (in Russian).
- Godina L. B. To the ecology of early development of the Siberian Newt. *Species and its Productivity in the Area*. Sverdlovsk, 1984, part 5, pp. 11–12 (in Russian).
- Godina L. B. Breeding of the Siberian salamander (*Hynobius keyserlingii*). *Ecologiya*, 1985, no. 2, pp. 63–68 (in Russian).
- Grigoryev O. V. The bratsk period and ecological features of reproduction and development of Siberian Newt in forest-steppe of Western Siberia. *Abstracts of III All-Soyuz Herpetological Conference*. Leningrad, Nauka Publ., 1973, pp. 66–68 (in Russian).
- Ishchenko V. G. About the Abundance of Siberian Newt in the Urals. In : *Optimal density and optimal structure of animal populations*. Sverdlovsk, Uralskii filial AN SSSR, 1968, pp. 56–57 (in Russian).
- Ishchenko V. G., Godina L. B., Basarukin A. M., Kuranova V. N., Tagirova V. T. Reproduction. In : *The Siberian Newt: Ecology, Behavior, Protection*. Moscow, Nauka Publ., 1995. pp. 86–102 (in Russian).

- Kuzmin S. L. *Amphibians of the former USSR*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2012. 370 p (in Russian).
- Litvinov N. A., Faizulin A. I., Shurakov A. I., Ganshchuk S. V. Analysis of the state of clutches of the Siberian Newt *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) Predural'ya. *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2010, no. 4, pp. 438–441 (in Russian).
- Lyapkov S. M., Volontsevich R. V. Formation of geographical variability in the size and reproductive characteristics of females of the acute frogs *Rana arvalis* Nilsson, 1842. *Tomsk State University J. of Biology*, 2015, no. 1 (29), pp. 113–154 (in Russian).
- Matkovsky A. V. *Ekologiya amfibiy severnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Ecology of Amphibians of the northern taiga of Western Siberia]*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Omsk, 2012. 202 p. (in Russian).
- Matkovsky A. V., Starikov V. P. Ecological aspects of breeding amphibious north of Western Siberia. *Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2011, vol. 13, no. 1 (5), pp. 1130–1132 (in Russian).
- Vertebrate animals of the reserve "Malaya Sosva" (Northern Trans-Urals): Annotated lists and a short essay*. Izhevsk, KnigoGrad Publ., 2015. 136 p. (in Russian).
- Poyarkov N. A., Kuzmin S. L. Phylogeography of the Siberian Newt *Salamandrella keyserlingii* by Mitochondrial DNA Sequence Analysis. *Russian J. of Genetics*, 2008, vol. 44, no. 8, pp. 948–958.
- Ravkin Yu. S., Livanov S. G. *Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya* [Factor Zoogeography: Principles, Methods and Theoretical Concepts]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2008. 205 p. (in Russian).
- Ravkin Yu. S., Vartapetov L. G., Yudkin V. A., Pokrovskaya I. V., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Blinov V. N., Zhukov V. S., Dobrotvorsky A. K., Blinova T. K., Starikov V. P., Anuffriev V. M., Toropov K. V., Solovyov S. A., Tertitsky G. M., Shor E. L. Spatial-topological Structure of the Population of Amphibians of the West Siberian Plain. *Siberian J. of Ecology*, 2003, no. 5, pp. 603–610 (in Russian).
- Rykov A. M., Rykova S. Yu. *Vertebrate Animals of the Pinezhsky Reserve (annotated list of species)*. Moscow, 1988. 27 p. (Ser. "Flora and Fauna of the Reserves of the USSR") (in Russian).
- The Siberian Newt: Zoogeography, Taxonomy, Morphology*. Moscow, Nauka Publ., 1994. 364 p. (in Russian).
- Turyeva V. V. On the discovery of the Siberian four-finger triton in the Komi ASSR. *Priroda*, 1948, no. 8, pp. 69 (in Russian).
- Turyeva V. V. About Distributions of Amphibians and Reptiles in the Komi ASSR. *Abstracts of IV All-Soyuz Herpetological Conference*. Leningrad, Nauka Publ., 1977, pp. 207–208 (in Russian).
- Hollender M., Woolf D. A. *Nonparametric Methods of Statistics*. Moscow, Finances and Statistics Publ., 1983. 518 p. (in Russian).
- Yartsev V. V. *Reproduktivnaya biologiya khvyataykh zemnovodnykh roda Salamandrella (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)* [Reproductive Biology of Salamanders of Genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Tomsk, 2014. 253 p. (in Russian).
- Yartsev V. V., Kuranova V. N., Maslova I. V., Krukov V. Kh. Geographical and Interspecific Variations of the Female Body Size and Clutch Size in Salamanders of the Genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). *Tomsk State University J. of Biology*, 2016, no. 2 (34), pp. 126–149 (in Russian).
- Hasumi M., Kanda F. Phenological Activity Estimated by Movement Patterns of the Siberian Salamander near a fen. *Herpetologica*, 2007, vol. 63, no. 2, pp. 163–175.
- Morrison C., Hero J.-M. Geographical variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *J. Animal Ecology*, 2003, vol. 72, no. 2, pp. 270–279.
- Yartsev V. V., Kuranova V. N. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae). *Asian Herpetological Research*, 2015, no. 6, pp. 169–183.

Cite this article as:

Bobretsov A. V., Kochanov S. K. Distribution and Reproduction Ecology of the Siberian Salamander (*Salamandrella keyserlingii*) in the Northeast of European Russia. *Current Studies in Herpetology*, 2018, vol. 18, iss. 1–2, pp. 3–12 (in Russian). DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-3-12
