

УДК [591.491+591.54+591.91] (597.95)

doi: 10.17223/19988591/34/9

В.В. Ярцев¹, В.Н. Куранова¹, И.В. Маслова², В.Х. Крюков³

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет,
г. Томск, Россия

²Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

³Лазовский государственный природный заповедник
им. Л.Г. Капланова, с. Лазо, Приморский край, Россия

Географическая и межвидовая изменчивость размеров кладок и размеров самок углозубов рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)

Работа выполнена в рамках Программы повышения конкурентоспособности ТГУ
(НИР № 8.1.25.2015), госзадания № 6.657.2014/К, гранта РФФИ № 16-34-01055.

Проанализирована широтная и межвидовая изменчивость плодовитости и размеров тела самок двух видов хвостатых земноводных рода *Salamandrella*. Использованы результаты собственных полевых работ в Томской области, Еврейской автономной области, Хабаровском и Приморском краях, исследований музейных коллекций, а также литературные данные по 36 популяциям этих видов. Установлено, что для самок *S. keyserlingii* характерна выраженная широтная изменчивость размера тела и плодовитости: оба показателя увеличиваются с продвижением на юг. Схожие тренды для обеих характеристик связаны с прямой линейной зависимостью плодовитости от длины тела. Направленность географической изменчивости длины тела и плодовитости самок сибирского углозуба связана главным образом с широтным изменением количества тепла, что подтверждается наличием зависимости параметров от среднегодовой температуры воздуха. Для *S. tridactyla* со значительно меньшим размером ареала явных зависимостей плодовитости от широты местности и температуры не выявлено. Длина тела самок и плодовитость *S. keyserlingii* выше таковых *S. tridactyla*.

Ключевые слова: хвостатые земноводные; углозубые; *Salamandrella keyserlingii*; *Salamandrella tridactyla*; плодовитость; размеры тела; широтная изменчивость; температура.

Введение

Земноводные имеют сложный жизненный цикл, который связан со смешанной средой обитания в ходе онтогенеза [1]. Для них характерен комплекс адаптационных механизмов, обеспечивающих существование особи на разных этапах развития в водной или наземной средах. Размер кладки, или количество яиц, производимое самкой, – важнейшая характеристика жиз-

ненного цикла земноводных [2, 3]. Наряду с другими показателями размножения она отражает репродуктивную стратегию – общую адаптацию к условиям среды и занимаемую популяцией вида экологическую нишу.

Зависимость размера кладки от размера самки у европейских видов лягушек отмечал в конце XIX в. Д.А. Буленджер [4]. В настоящее время имеется обширная литература по данному вопросу для земноводных (см. [2, 3]). Однако хвостатые земноводные исследованы в меньшей степени, чем бесхвостые. На примере нескольких филогенетических групп хвостатых земноводных показано, что связь репродуктивных показателей с размерами самки имеет разный характер и зависит от способа размножения [5, 6]. Кроме того, виды с крупными размерами тела, в отличие от мелких, имеют более явную внутривидовую изменчивость размера кладки [5]. Вариабельность размеров тела самки также определяет широкую географическую изменчивость зависящих от неё репродуктивных характеристик [3]. Абиотические факторы среды – температура и осадки – влияют на активность взрослых особей, которая определяет продолжительность интенсивного накопления ресурсов для размножения и формирования кладки.

Виды рода *Salamandrella* Dybowski, 1870 – сибирский и приморский углозубы – являются удобными объектами для эколого-эволюционных исследований вариабельности репродуктивных показателей и определяющих их факторов по ряду причин. Во-первых, представители данного рода, как и другие углозубые, имеют уникальный среди земноводных тип кладки: она состоит из парных икранных мешков с собственной оболочкой, под которой располагаются икринки [7]. Во-вторых, род *Salamandrella* включает два криптических вида [8]. Детальные данные по дифференциации и филогеографии рода *Salamandrella* свидетельствуют, что *S. keyserlingii* Dybowski, 1870 – быстро расселившийся в Северной Палеарктике вид, в то время как *S. tridactyla* Nikolsky, 1905 – форма с достаточно стабильной демографической историей [9, 10]. Среди механизмов, обеспечивающих распространение и существование видов, значительный интерес представляет оценка роли их репродуктивных стратегий. В-третьих, данные виды распространены в широком диапазоне условий среды. *S. keyserlingii* обладает самым обширным ареалом среди современных земноводных: обитает в России (от европейской части до Камчатского полуострова, Сахалина и Курильских островов), Северном Казахстане, Монголии, Китае, Корее и Японии [8]. *S. tridactyla* имеет значительно более узкое распространение – населяет юг российского Дальнего Востока (восток Еврейской автономной области, юг Хабаровского края, Приморский край), а также восток Манчжурии и север Кореи [8]. Значительную часть ареала *S. tridactyla* занимает горная система Сихотэ-Алинь, где он встречается на различных высотах, вплоть до 1 665 м над ур. м. (гора Ольховая, Южный Сихотэ-Алинь) [11, 12].

Изменчивость размера кладки и размера тела у *S. keyserlingii* исследованы ранее [13–15]. Для *S. keyserlingii* выявлена клинальная направленность изменений размера кладки: наименьшую плодовитость имеют популяции на

северо-востоке ареала [14]. Специальное исследование широтной и высотной вариабельности размеров тела сибирского углозуба выявило, что зависимость носит *U*-образную форму [15]. В ряде работ показано, что у гинобиид между размерами самок и кладок существует прямая положительная связь – чем крупнее самка, тем больше размер её кладки [5, 16]. Это предполагает наличие сходных тенденций географической изменчивости обоих показателей, что подтверждено на других группах земноводных [3]. Однако приводимые для сибирского углозуба тренды изменения размеров тела [15] и размеров кладки [14] имеют различную форму. Причины данного явления не известны.

В настоящей работе на основе собственных и литературных данных предпринята попытка проанализировать географическую изменчивость и межвидовые различия плодовитости и размеров самок углозубов рода *Salamandrella*.

Материалы и методики исследования

Материалы авторов. Материалы по плодовитости и размерам самок получены в ходе стационарных и маршрутных полевых работ в Томской и Еврейской автономной областях, Хабаровском и Приморском краях (рис. 1, точки 15, 22, 28, 29, 31–36). Определение плодовитости проведено в период икрометания (апрель–май в зависимости от года и региона). Животных отлавливали с помощью стандартной ловчей траншеи с цилиндрами, а также сачком в нерестовом водоёме.

Музейные материалы. Данные о размерах самок в трёх популяциях *S. keyserlingii* и трёх – *S. tridactyla* (рис. 1, точки 2, 6, 14, 30, 32, 33) получены также в ходе обработки коллекций Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев; A253, A254F, A913F, A1555, A1542, 1586), Научно-исследовательского Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (г. Москва; A3309, A4543, 1103, 1111, 1120, 1142), Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург; H898, H009-588, H1171, H1725) и кафедры зоологии позвоночных и экологии Томского государственного университета.

Литературные и неопубликованные данные. На основе анализа литературных данных получены сведения о плодовитости и длине тела самок из 25 популяций сибирского углозуба и одной – приморского углозуба (рис. 1, точки 1–14, 16, 18–27). Ещё для одной выборки *S. tridactyla* представлены сведения только по размерам кладок. В популяции Верхней Кважвы (рис. 1, точка 10) нами рассчитано среднее значение плодовитости сибирского углозуба по многолетним данным [17, 18]. Кроме того, размер кладки и размеры самок в популяции Верхней Тулы рассчитаны по неопубликованным материалам О.В. Григорьева (г. Новосибирск).

Видовая принадлежность и номенклатура. В настоящее время используется два названия вида с Дальнего Востока: *S. schrenckii* (Strauch, 1870) [11, 19–21] и *S. tridactyla* Nikolsky, 1905 [8, 9, 22, 23]. В работе используется последнее название, поскольку *S. schrenckii* признаётся невалидным [8, 22, 23].

Разделение данных по видам проведено на основе обширной литературы по молекулярно-генетической дифференциации рода *Salamandrella* [9–11, 19, 20], поскольку определение видовой принадлежности взрослых животных по внешним морфологическим признакам, а также кладок по морфологии невозможно [8]. Из использованных в настоящей работе данных вблизи зоны контакта ареалов расположены лишь три точки – окрестностей г. Хабаровска, пос. Смидовича и пос. Николаевка. Проведённые ранее в данных пунктах специальные исследования с оценкой видовой принадлежности молекулярно-генетическими методами показали, что углозубы из окрестностей г. Хабаровска принадлежат к *S. tridactyla*, окрестностей пос. Смидовича – *S. keyserlingii*, а в окрестностях пос. Николаевка предполагается наличие гибридной формы [11]. В связи с этим анализ материалов из последнего локалитета проведён отдельно.

Показатели, климатические данные и статистический анализ. В качестве показателя размера тела самок нами использована длина тела (L, мм) – расстояние от кончика морды до переднего края клоакальной щели. Все промеры произведены с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Всего исследовано 43 самки приморского углозуба и 241 самка сибирского углозуба. Исходные ряды полученных измерений использованы только для межвидовых сравнений, во всех остальных случаях берётся средняя длина тела для выборки. На основе собственных и литературных данных представлены сведения по средней длине тела в 8 популяциях сибирского углозуба и 3 – приморского углозуба.

Данные авторов по плодовитости получены путём прямого подсчёта числа икринок в целой кладке (*S. keyserlingii*: n = 266; *S. tridactyla*: n = 706). В исследованиях репродуктивной биологии углозубых иногда используют только количество эмбрионов в одном икринном шнуре [24–26]. Подобные литературные данные для углозубов рода *Salamandrella* нами исключены из анализа, поскольку полная кладка включает два икринных мешка и только общее число икринок в нём точно отражает реализованную плодовитость самок. В анализе использованы средние размеры кладок для 27 популяций *S. keyserlingii* и 8 – *S. tridactyla*.

Сведения о температуре в отдельных локалитетах получены из открытой электронной базы WorldClim database version 1.4 (<http://www.worldclim.org>), созданной на основании климатических данных за период с 1950 по 2000 г. [27]. Для извлечения климатических данных использована программа ArcGIS 9.3 (ESRI, США). Среднегодовые температуры для каждого локалитета рассчитаны на основе многолетних значений среднемесячных температур.

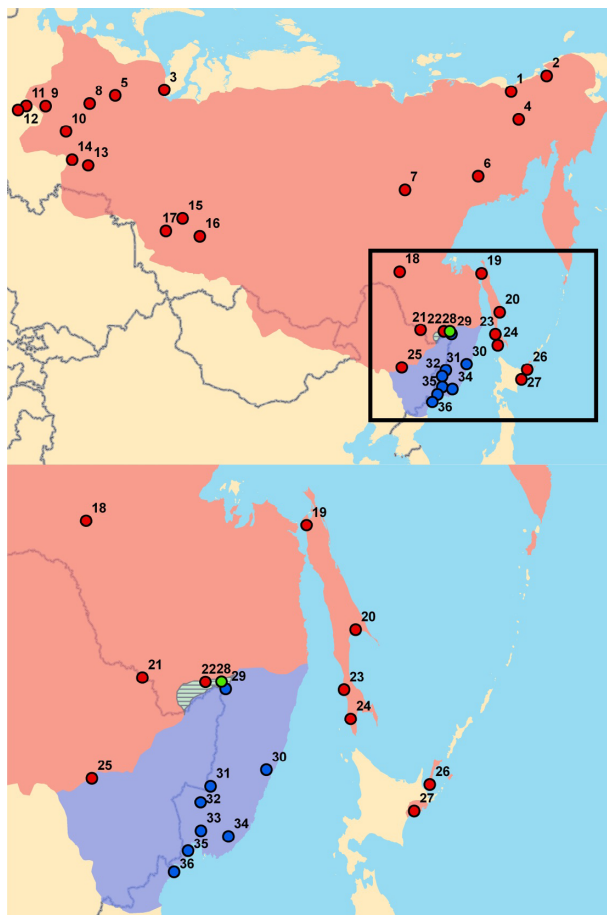


Рис. 1. Карта-схема ареалов *Salamandrella keyserlingii* (красная заливка) и *S. tridactyla* (синяя заливка) (по Н.А. Пояркову [10]) и географии материала, использованного в работе. Заштрихованный участок – область перекрывания ареалов
[Fig. 1. Distribution (shaded) of *Salamandrella keyserlingii* (red) and *S. tridactyla* (blue) (from NA Poyarkov [10]) and populations, for which our and literature data on body size and clutch size were used. The cross-hatched area is an overlap region of species' ranges]

***S. keyserlingii*:** 1 – дельта р. Колымы, Халерченская тундра, Якутия; 2 – Чаунская низменность, Чукотский АО; 3 – р. Хадыта-Яха, Ямало-Ненецкий АО; 4 – р. Омолон, Чукотский АО; 5 – Сорумский заказник, Ханты-Мансийский АО; 6 – верховья р. Колымы, Магаданская обл.; 7 – Центральная Якутия; 8 – Печоро-Илычский заповедник, Республика Коми; 9 – с. Лекма, Кировская обл.; 10 – с. Верхняя Квазва, Пермская обл.; 11 – с. Янгарка, Нижегородская обл.; 12 – с. Малые Килемары, Нижегородская обл.; 13 – г. Талица, Свердловская обл.; 14 – г. Екатеринбург, Свердловская обл.; 15 – г. Томск, Томская обл.; 16 – р. Береш, Красноярский край; 17 – с. Верхняя Тула, Новосибирская обл.; 18 – предгорья хр. Тукурингра, Амурская обл.; 19 – с. Погиби, Сахалинская обл.; 20 – с. Промысловое, Сахалинская обл.; 21 – Хинганский заповедник, Амурская обл.; 22 – пос. Сидович, Еврейская АО; 23 – с. Костромское, Сахалинская обл.; 24 – пос. Анива, Сахалинская обл.; 25 – г. Харбин, провинция Хэйлунцзян (Китай); 26 – пос. Головино, Сахалинская обл.; 27 – Кусиро, префектура Хоккайдо (Япония). **Предполагаемая область гибридизации видов:** 28 – пос. Николаевка, Еврейская АО. ***S. tridactyla*:** 29 – хр. Хехцир, 18 км трассы Хабаровск–Владивосток, Хабаровский край; 30 – Сихотэ-Алинский заповедник, Приморский край; 31 – пос. Павло-Фёдоровка, Приморский край;

32 – Ханкайский заповедник, Приморский край; 33 – Уссурийский заповедник, Приморский край; 34 – р. Киевка, с. Лазо, Приморский край; 35 – заповедник «Кедровая падь» Приморский край; 36 – пос. Хасан, Приморский край.

[*S. keyserlingii*: (1) Kolyma Delta, Khalerchensk tundra, Yakutia (Russia); (2) Chaun Lowland, Chukotka Autonomous Okrug (Russia); (3) Khadyta-Yakha River, Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (Russia); (4) Omolon River, Chukotka Autonomous Okrug (Russia); (5) Reserve “Sorumskiy”, Khanty-Mansi Autonomous Okrug (Russia); (6) Kolyma Headwaters, Magadan Region (Russia); (7) Central Yakutia (Russia); (8) Pechora-Ilych Reserve, Komi Republic (Russia); (9) Lecma Village, Kirov Region (Russia); (10) Verkhnyaya Kvazhva Village, Perm Region (Russia); (11) Yangarka Village, Nizhny Novgorod Region (Russia); (12) Malye Kilemary Village, Nizhny Novgorod Region (Russia) (13) Talitsa Town, Sverdlovsk Region (Russia); (14) Ekaterinburg City, Sverdlovsk Region (Russia); (15) Tomsk City, Tomsk Region (Russia); (16) Beresh River, Krasnoyarsk Krai (Russia); (17) Verkhnyaya Tula Village, Novosibirsk Region (Russia); (18) Tukuringa Mountains, foothills, Amur Region (Russia); (19) Pogibi Village, Sakhalin Region (Russia); (20) Promyslovoye Village, Sakhalin Region (Russia); (21) Khingansk Reserve, Amur Region (Russia); (22) Smidovich Settlement, Jewish Autonomous Oblast (Russia); (23) Kostromskoe Village, Sakhalin Region (Russia); (24) Aniva Settlement, Sakhalin Region (Russia); (25) Kharbin City, Heilongjiang Province (China); (26) Golovino Settlement, Sakhalin Region (Russia); (27) Kushiro, Hokkaido Prefecture (Japan). *Assumed zone of interspecific hybridisation*: (28) Nikolaevka Village, Jewish Autonomous Oblast (Russia). *S. tridactyla*: (29) Khekhtsir Mountains, 18 km from Khabarovsk, Khabarovsk Krai (Russia); (30) Sikhote-Alin Reserve, Primorsky Krai (Russia); (31) Pavlo-Fedorovka Settlement, Primorsky Krai (Russia); (32) Khanka Reserve, Primorsky Krai (Russia); (33) Ussuriysky Reserve, Primorsky Krai (Russia); (34) Kievka River, Lazo Village, Primorsky Krai (Russia); (35) Reserve “Kedrovaya Pad’”, Primorsky Krai (Russia); (36) Khasan Settlement, Primorsky Krai (Russia)].

Статистическая обработка осуществлена в программе StatSoft STATISTICA 8.0. Для оценки связи размера кладки с длиной тела самок, а также этих двух показателей с шириной местности и среднегодовыми температурами применён линейный регрессионный анализ. Значимость связей оценена по критерию Фишера (F) при уровне значимости (p) больше 0,5. Межвидовые сравнения длины тела и плодовитости по нашим первичным рядам данных проведены с использованием тестов Стьюдента (t_{st}) и Манна–Уитни (U-test). Для каждого показателя рассчитаны средняя (\bar{x}), границы минимальных и максимальных значений (lim), стандартная ошибка средней ($m_{\bar{x}}$). Межвидовые по средней сравнения плодовитости в выборках осуществлены с помощью ковариационного анализа (ANCOVA), где в качестве коварианты использованы среднегодовая температура, а группирующего фактора – видовая принадлежность.

Результаты исследования и обсуждение

Связь размеров тела самок и плодовитости. Для многих земноводных, в том числе и углозубых, показана положительная связь между размерами тела самок и размером кладки [2, 4–6, 16, 28, 29]. Нами выявлена аналогичная закономерность и для *S. keyserlingii*: между показателями существует сильная положительная линейная связь (рис. 2).

Широтная изменчивость плодовитости и размеров самок углозубов рода *Salamandrella*. Максимальные средняя плодовитость и длина тела самок отмечены для *S. keyserlingii* на острове Хоккайдо, в Екатеринбурге, долине р. Береш, а минимальные значения показателей – на Северо-Востоке Азии – в районе Чаунской губы и верховьях р. Колымы (таблица). Однако

необходимо отметить, что для хоккайдской популяции *S. keyserlingii* измерения проведены другим способом: длина тела измерена от кончика морды до заднего края клоака, а не до переднего [15]. Минимальные средние размеры самок зарегистрированы в Центральной Якутии, но при этом средняя плодовитость выше, чем в популяциях из района Чаунской губы и верховий р. Колымы (см. таблицу).

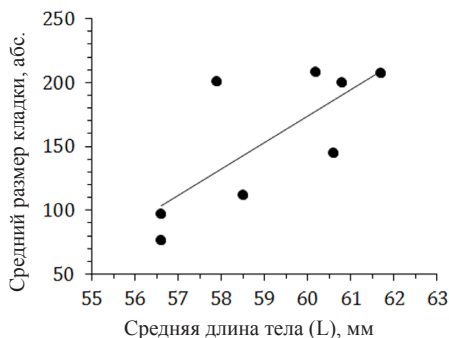


Рис. 2. Средний размер кладок и средняя длина тела (L, мм) самок в восьми популяциях *Salamandrella keyserlingii* ($y = 21,9283x - 1139,12$; $n = 8$; $R^2 = 0,60$; $F_{1,6} = 8,82$; $p = 0,03$)

[Fig. 2. Mean clutch size and mean female body size (SVL) in eight populations of *Salamandrella keyserlingii* ($y = 21.9283x - 1139.12$, $n = 8$, $R^2 = 0.60$, $F_{1,6} = 8.82$, $P = 0.03$). On the Y-axis - Mean clutch size; on the X-axis - Mean female SVL (mm)]

Линейный регрессионный анализ выявил значимую зависимость между средней длиной тела самок и широтой (рис. 3).

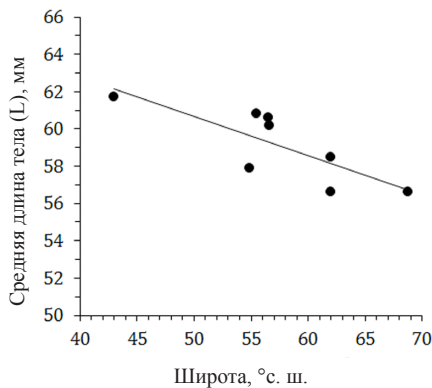


Рис. 3. Межпопуляционная изменчивость средней длины тела (L, мм) самок *Salamandrella keyserlingii* в широтном градиенте ($y = 71,1308 - 0,2105x$; $n = 8$; $R^2 = 0,66$; $F_{1,6} = 11,71$; $p = 0,01$)

[Fig. 3. Mean female body size (SVL, mm) variation among populations from different latitudes in *Salamandrella keyserlingii* ($y = 71.1308 - 0.2105x$, $n = 8$, $R^2 = 0.66$, $F_{1,6} = 11.71$, $P = 0.01$). On the Y-axis - Mean female SVL (mm); on the X-axis - Latitude (°N)]

Средний размер кладки, средняя длина тела самок в различных популяциях углозубов рода *Salamandrella*
[Mean clutch size and mean body size in salamander populations of the genus *Salamandrella*]

Популяции [Populations]	Широта, с.ш. [Latitude (N)]	Долгота, в.д. [Longitude (E)]	Высота над ур.м., м [Altitude (m)]	Размер кладки, абс. [Mean clutch size (number of eggs)]			Длина тела самок (L, мм) [Mean body size (SVL, mm)]		
				n	\bar{x} [Mean]	Ссылки [References]	n	\bar{x} [Mean]	Ссылки [References]
Salamandrella keyserlingii									
(1) Дельга р. Колымы [Kolyma Delta]	68°56′	159°58′	15	14	70	30	–	–	
(2) Чаунская низменность [Chaun Lowland]	68°46′	170°	5	16	97	30	7	56,6	Наши данные [Present study]
(3) Р. Хадыга–Яха [Khadyta-Yakha River]	66°59′	69°32′	20	–	139	14	–	–	
(4) Р. Омолон [Omolon River]	66°04′	159°	5	11	133	30	–	–	
(5) Сорумский заказник [Sorumskiy Reserve]	63°54′	60°24′	–	4	225	31	–	–	
(6) Р. Колыма, верховья [Kolyma River, headwaters]	62°	149°	900	–	76,3	14	31	56,6	Наши данные [Present study]
(7) Центральная Якутия [Central Yakitia]	62°02′	129°44′	180	25	112	32	8	58,5	13
(8) Печоро–Ильчский заповедник [Pechoro-Ilychskiy Reserve]	61°49′	56°51′	125	268	122,1	33	–	–	
(9) Лекма [Lekma]	59°01′	49°57′	150	52	139	34	–	–	
(10) Верхняя Квачва [Verkhnyaya Kvazhva]	58°23′	56°23′	150	50	132,1	17, 18	–	–	
(11) Янгарка [Yangarka]	57°50′	47°	150	26	118,5	35	–	–	
(12) Малые Килемары [Malve Kilemaray]	57°02′	46°22′	130	25	132	35	–	–	
(13) Талица [Talitsa]	56°59′	63°50′	130	202	162	36	–	–	37
(14) Екатеринбург [Ekaterinburg]	56°36′	60°36′	280	–	208	37	11	60,2	Наши данные [Present study]
(15) Томск [Tomsk]	56°28′	84°58′	95	386	145	Наши данные [Present study]	186	60,1	Наши данные [Present study]

Продолжение таблицы [Table (continuation)]

Популяции [Populations]	Широта, с.ш. [Latitude (N)]	Долгота, в.д. [Longitude (E)]	Высота над ур.м., м [Altitude (m)]	Размер кладки, абс. [Mean clutch size (number of eggs)]		Длина тела самок (L, мм) [Mean body size (SVL, mm)]	
				n	\bar{x} [Mean]	n	\bar{x} [Mean]
(16) Река Береш [Beresh River]	55°29'	89°07'	100	36	200	—	60,8
(17) Верхняя Тула [Verkhnyaya Tula]	54°53'	82°46'	150	10	200,6	30	57,9
(18) Тукурингра [Tukuringra]	54°26'	127°15'	120	23	119,6	—	Григорьев О.В., неопубликованные данные
(19) Погиби [Pogibi]	52°10'	142°	—	53	77,8	—	Григорьев О.В., неопубликованные данные
(20) Промысловое [Promyslovoe]	49°22'	143°32'	25	3	148	—	Григорьев О.В., неопубликованные данные
(21) Хинганский заповедник [Khingansk Reserve]	49°	130°	—	90	132,7	—	Григорьев О.В., неопубликованные данные
(22) Смилович [Smidovich]	48°36'	133°49'	50	12	288,7	—	Григорьев О.В., неопубликованные данные
(23) Костромское [Kostromskoe]	47°30'	142°	—	11	181,3	71	—
(24) Анива [Aniva]	46°30'	142°	25	50	143,5	—	40
(25) Харбин [Kharbin]	45°46'	126°29'	150	5	207	—	—
(26) Головино [Golovino]	43°44'	145°31'	6	54	147,7	—	—
(27) Кусиро [Kushiro]	43°01'	144°18'	4	144	207,3	130	61,7
(28) Николаевка [Nikolaevka]	48°32'	134°48'	40	8	148	—	45
<i>Salamandrella tridactyla</i>							
(29) Хехшир [Kheksir]	48°16'	134°59'	130	40	109,4	6	—
(30) Сихотэ-Алинский заповедник [Sikhote-Alinskij Reserve]	45°23'	136°36'	700	—	104,5	—	Наши данные [Present study]
(31) Павло-Фёдоровка [Pavlo-Fedorovka]	45°07'	133°16'	90	80	157,9	—	Наши данные [Present study]

О к о н ч а н и е т а б л и ц ы [Table (end)]

Популяции [Populations]	Широта, с.ш. [Latitude (N)]	Долгота, в.д. [Longitude (E)]	Высота над ур.м., м [Altitude (m)]	Размер кладки, абс. [Mean clutch size (number of eggs)]			Длина тела самок (L, мм) [Mean body size (SVL, mm)]		
				n	x [Mean]	Ссылки [References]	n	x [Mean]	Ссылки [References]
(32) Ханка [Khanka]	44°38'	132°35'	70	80	105,4	Наши данные [Present study]	3	52,0	Наши данные [Present study]
(33) Уссурийский заповедник [Ussuriyskiy Reserve]	43°41'	132°24'	300	390	82,2	Наши данные [Present study]	34	56,8	Наши данные [Present study]
(34) Р. Киевка [Kievka River]	43°22'	133°53'	225	12	121,7	Наши данные [Present study]	–		
(35) Заповедник «Кедровая падь» [Kedrovaya Pad' Reserve]	43°04'	131°33'	70	94	121,6	Наши данные [Present study]	–		
(36) Хасан [Khasan]	42°26'	133°39'	25	10	128,3	Наши данные [Present study]	–		

Для среднего размера кладки сибирского углозуба выявлена достоверная слабая линейная связь с широтой, в то время как у приморского углозуба зависимость между данными параметрами отсутствует (рис. 4).

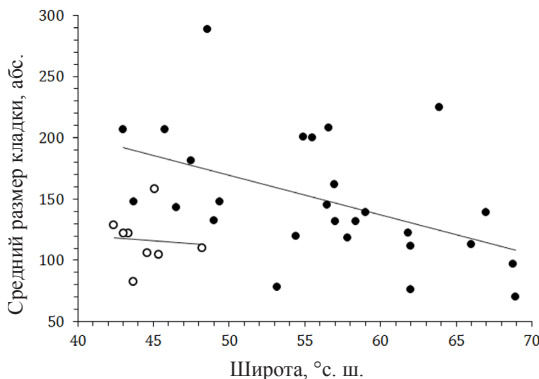


Рис. 4. Межпопуляционная изменчивость среднего размера кладки *Salamandrella keyserlingii* (чёрный маркер; $y = 329,957 - 3,21214x$; $n = 27$; $R^2 = 0,23$; $F_{1,25} = 7,34$; $p = 0,01$) и *S. tridactyla* (белый маркер; $y = 158,82 - 0,9539x$; $n = 8$; $R^2 = 0,006$; $F_{1,7} = 0,04$; $p = 0,85$) в широтном градиенте

[Fig. 4. Mean clutch size variation among populations from different latitudes in *Salamandrella keyserlingii* (solid circles; $y = 329.957 - 3.21214x$, $n = 27$, $R^2 = 0.23$, $F_{1,25} = 7.34$, $P = 0.01$) and *S. tridactyla* (open circles; $y = 158.82 - 0.9539x$, $n = 8$, $R^2 = 0.006$, $F_{1,7} = 0.04$, $P = 0.85$). On the Y-axis - Mean clutch size; on the X-axis - Latitude (°N)]

Как и в случае с широтой, средние размеры самок сибирского углозуба обнаруживают значимую линейную связь со среднегодовыми температурами (рис. 5).

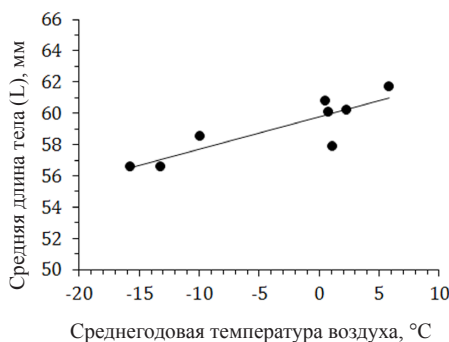


Рис. 5. Межпопуляционная изменчивость средней длины тела (L, мм) самок *Salamandrella keyserlingii* в градиенте среднегодовой температуры воздуха ($y = 0,205941x + 59,7783$; $n = 8$; $R^2 = 0,75$; $F_{1,6} = 17,64$; $p = 0,006$)

[Fig. 5. Mean female body size (SVL) variation among *Salamandrella keyserlingii* populations from locations varying in the mean yearly temperature ($y = 0.205941x + 59.7783$, $n = 8$, $R^2 = 0.75$, $F_{1,6} = 17.64$, $P = 0.006$). On the Y-axis - Mean female SVL (mm); on the X-axis - Mean yearly temperature (°C)]

Средний размер кладки сибирского углозуба характеризуется достоверной зависимостью от температуры (рис. 6). Причём стоит отметить, что при значениях среднегодовой температуры около -4°C и выше резко увеличивается разброс плодовитости. У приморского углозуба значимой зависимости среднего размера кладки от температуры не выявлено (рис. 6).

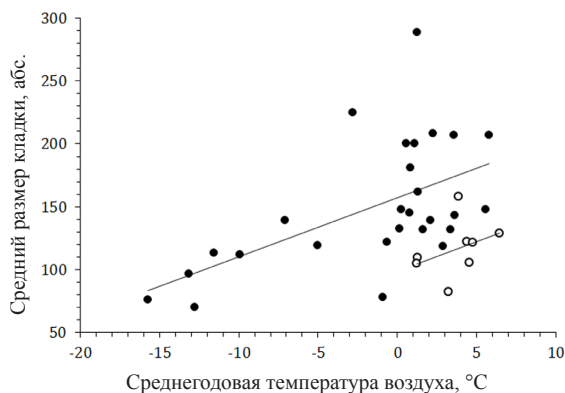


Рис. 6. Межпопуляционная изменчивость размера кладок *Salamandrella keyserlingii* (чёрный маркер; $y = 4,6792x + 157,17$; $n = 27$; $R^2 = 0,31$; $F_{1,25} = 11,34$; $p = 0,003$) и *S. tridactyla* (белый маркер; $y = 4,6569x + 98,933$; $n = 8$; $R^2 = 0,14$; $F_{1,7} = 1,0$; $p = 0,36$) в градиенте среднегодовой температуры воздуха [Fig. 6. Mean clutch size variation among *Salamandrella keyserlingii* populations (solid circles; $y = 4,6792x + 157,17$, $n = 27$, $R^2 = 0,31$, $F_{1,25} = 11,34$, $P = 0,003$) and *S. tridactyla* populations (open circles; $y = 4,6569x + 98,933$, $n = 8$, $R^2 = 0,14$, $F_{1,7} = 1,0$, $P = 0,36$) from locations varying in the mean yearly temperature. On the Y-axis - Mean clutch size; on the X-axis - Mean yearly temperature ($^{\circ}\text{C}$)]

В наиболее общем виде тенденции внутривидовой изменчивости плодовитости и размеров самок для земноводных взаимосвязаны и выражаются следующим образом [3]. В популяциях северных широт и высоких горных поясов при коротком периоде активности наступление половой зрелости происходит позже, чем в южных и равнинных популяциях. В связи с этим в данных регионах размеры самок больше. Крупные самки способны продуцировать больше яиц в абсолютном выражении [3]. Наши данные показывают, что с ростом широты местности происходит постепенное уменьшение средних размеров самок *S. keyserlingii* и как следствие – уменьшение среднего размера кладки. Аналогичное градуальное увеличение размеров самок отмечено и при увеличении среднегодовой температуры. Исследования географической изменчивости размеров тела (средняя длина тела, средняя общая длина тела без разделения по полу) в пределах ареала *S. keyserlingii* показали, что длина тела уменьшается в широтном градиенте от 43 до 57° с.ш. и увеличивается от 57 до 69° с.ш. [15]. Сходная картина получена при сопоставлении с температурами воздуха: длина тела уменьшается при снижении температур с 8 до -7°C и увеличивается при дальнейшем снижении до -15°C [15]. Выявленные нами тренды географической изменчиво-

сти длины тела самок и её зависимости от температуры в большей степени соответствуют данным, полученным по другому широкоареальному виду Северной Палеарктики, серой жабе *Bufo bufo* [47]. Для обоих видов характерно уменьшение размеров тела при продвижении на север. Вероятно, что в основе таких зависимостей у сибирского углозуба лежат онтогенетические механизмы, подобные тем, что выявлены при сравнении данных о возрасте, размерах и росте животных в горной (Дархатская котловина, Монголия) и равнинной (Кусиро, о. Хоккайдо, Япония) популяциях: в горах с более холодным климатом половая зрелость наступает позже на 2–3 года при меньших средних размерах, чем в равнинном регионе с тёплым климатом [15].

Выявленная нами сходная форма широтной изменчивости плодовитости и размеров самок сибирского углозуба может быть обусловлена наличием достоверной сильной связи первого и второго параметров. Однако увеличение размера кладки в пределах ареала с севера на юг происходит быстрее, чем рост значений показателей длины тела самок. Более явно разница в интенсивности увеличения размеров кладки по сравнению с размерами самки проявляется при анализе корреляций с температурой. Если размеры самок увеличиваются постепенно, с ростом температуры, то размеры кладок в этом же направлении увеличиваются значительно быстрее. Причём при переходе среднегодовой температуры через значения около -3°C наблюдается больший разброс значений размеров кладки с сохранением тенденции к увеличению. Возможно, в более теплом климате (со среднегодовыми температурами выше -3°C) температура перестаёт быть лимитирующим фактором для изменения плодовитости. Наблюдаемые тренды в географической изменчивости плодовитости, вероятнее всего, связаны с межпопуляционной вариабельностью репродуктивных стратегий, связанных с соотношением количества яиц и их размеров. Так, например, у *Rana temporaria* и *R. arvalis* выявлено, что репродуктивная стратегия зависит не только от длительности периода активности, но и от локальных условий [48]. Это определяет различия в репродуктивных показателях самок в популяциях с одинаковой длительностью периода активности. Кроме того, для многих видов земноводных, в том числе и гинобиид, выявлена обратная взаимосвязь между плодовитостью и размерами яйца [2, 49]. Для *H. nigrescens* описано увеличение размера яйца при уменьшении плодовитости, связанное с увеличением высоты местности и сдвигом даты начала размножения [50]. Формирование крупных яиц отмечено и при задержке размножения в равнинных популяциях этого вида [50]. К сожалению, для сибирского углозуба данные о размерах яйца малочисленны, что не позволяет определить закономерности его изменчивости, а также сопоставить с выявленными тенденциями по плодовитости [14]. Механизмы, лежащие в основе такой формы географической изменчивости, могут быть установлены только в специальных детальных экологических исследованиях.

Отсутствие трендов в географической изменчивости плодовитости приморского углозуба и в её связи с температурным фактором, возможно, связа-

но с тем, что нами проанализированы данные в интервале от 42 до 49° с.ш. Такому диапазону соответствуют среднегодовые температуры от 1 до 7°C, в котором у сибирского углозуба наблюдается широкая вариабельность данных показателей. На разнообразие репродуктивных стратегий в отдельных популяциях приморского углозуба определённое влияние может оказывать характер нерестовых водоёмов. Так, если сибирский углозуб откладывает икру в непроточных водоёмах, то *S. tridactyla* может использовать как непроточные водоёмы, так и (в некоторых частях ареала) небольшие ручьи. Это отмечено, например, в Уссурийском заповеднике [8, 51] и окрестностях Хабаровска [52]. Кроме того, описан случай типичного «реофильного размножения» в постоянном горном ручье, когда личинки *S. tridactyla* сосуществовали с личинками узко специализированной реофильной формы – уссурийского когтистого тритона *Onychodactylus fischeri* [53]. Установлено, что у хвостатых земноводных при прудовом размножении плодовитость выше при меньшем размере яиц; при ручьевом – наоборот, плодовитость ниже, а диаметр яиц выше [5]. Оба способа размножения отмечены у видов рода *Hynobius* [49, 54, 55]. Причём, например, *H. lichenatus* размножается в водоёмах разного типа – временных мелких ручьях и небольших непроточных водоёмах, что сказывается на вариабельности размеров яиц [49].

Межвидовая изменчивость плодовитости и размеров тела самок углозубов рода *Salamandrella*. Ковариационный анализ показал, что имеют место межвидовые отличия средних размеров кладки (ANCOVA: $F_{1,32} = 11,56$; $n = 35$; $p < 0,05$). По результатам объединения данных по средней плодовитости в отдельных популяциях средняя плодовитость *S. keyserlingii* – 149,82 яйца ($n = 27$), а *S. tridactyla* – 116,38 ($n = 8$). Аналогичные результаты получены при сравнении первичных данных о размерах кладок *S. keyserlingii* ($n = 266$, объединённые данные по пунктам 15, 17, 22, рис. 1) и *S. tridactyla* ($n = 706$, данные по локалитетам 29, 31–36, рис. 1). Плодовитость сибирского углозуба выше ($\bar{x} \pm m_x$; lim; n : 141,01 \pm 3,49; 37–366; 266) таковой приморского (101,2 \pm 1,46; 31–310; 706) ($t_{st} = -12,33$; $p < 0,001$). 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 (рис. 1, точка 28) размеры кладок сильно варьируют ($Cv = 34,38\%$ при $n = 8$) и составляют в среднем 148,0 \pm 17,99 (78–200) яиц. Они не отличаются от таковых у *S. keyserlingii* (U-test: $Z = 0,62$; $p > 0,05$), но значимо выше в сравнении с *S. tridactyla* (U-test: $Z = 2,58$; $p \leq 0,01$).

Сравнение по длине тела самок двух видов также выявило значимые различия (U-test: $Z = 2,37$; $p \leq 0,05$): самки сибирского углозуба ($n = 241$; 59,65 \pm 0,96; 42,1–78,5 мм) крупнее самок приморского ($n = 43$; 57,88 \pm 0,91; 50,2–72,5 мм). При этом изменчивость длины тела самок *S. tridactyla* близка таковой *S. keyserlingii* ($Cv = 10,35$ и 9,43% соответственно).

На различия по плодовитости между видами рода *Salamandrella* указывалось ранее на основе сравнения ограниченного материала и отдельных

популяций видов. Отмечено, что кладки *S. tridactyla* вдвое меньше по количеству яиц, чем *S. keyserlingii* [13]. По результатам наших сравнений эта разница составила 1,3–1,4 раза со значительным перекрытием границ распределения данного параметра. Географическая и межвидовая изменчивость размера кладки с широким перекрытием между таксонами отмечена у близкородственных форм комплекса *Hynobius boulengeri* [56].

Различия размеров тела самок и плодовитости между видами рода *Salamandrella* могут быть связаны видовыми особенностями репродуктивных стратегий и онтогенетических механизмов, а также, возможно, являться следствием филогенеза группы. На основе анализа молекулярно-генетических данных предполагается, что демографическая история видов явно различается [9, 10]. 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 [9, 10]. На наш взгляд, одним из вероятных механизмов этого процесса мог быть отбор самок по плодовитости. Рост численности сибирского углозуба в прошлом, по-видимому, обеспечивала высокая плодовитость самок. У *S. keyserlingii* в сравнении с *S. tridactyla* действие отбора могло привести к повышению плодовитости и увеличению размеров самок.

Заключение

Размеры тела самок *S. keyserlingii* имеют выраженную широтную изменчивость: увеличиваются с продвижением на юг. Аналогичный тренд характерен и для плодовитости, что определяется отчасти и прямой линейной зависимостью данного параметра от длины тела самок. Направленность географической изменчивости длины тела и плодовитости самок сибирского углозуба связана с изменением количества тепла в широтном градиенте, что подтверждается наличием зависимости параметров от среднегодовой температуры воздуха. Для приморского углозуба, характеризующегося меньшими размерами ареала и, следовательно, обитающего в более узком диапазоне среднегодовых температур, явных зависимостей плодовитости от широты местности и температуры не выявлено. Длина тела самок и плодовитость сибирского углозуба выше в сравнении с таковыми приморского. Для определения конкретных причин, лежащих в основе выявленных трендов и различий, связанных с репродуктивными стратегиями и онтогенетическими особенностями отдельных популяций видов из разных частей их ареалов,

необходимы подробные экологические исследования, основанные на комплексном анализе демографических и репродуктивных параметров.

Авторы выражают благодарности В.Л. Вершинину, Н.Г. Ерохину (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург); И.Г. Емельянову, Е.М. Писаницу, О.Н. Мануиловой (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев); В.Ф. Орловой (Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва); за содействие и помощь в работе с коллекционным материалом, Э.В. Аднагулову, Н.А. Рябинину (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск); С.Л. Кузьмину (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва); Ю.Б. Зинюхину, В.М. Селину (Государственный природный биосферный заповедник «Ханкайский», Спасск-Дальний, Приморский край) и В.Т. Тагировой (Тихоокеанский государственный университет, Хабаровск) – за помощь в организации и проведении полевых работ в Приамурье и Приморском крае; Н.П. Григорьевой за предоставленные неопубликованные данные О.В. Григорьев (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск); Д.В. Курбатскому (Томский государственный университет, Томск) за помощь в работе с климатическими и картографическими данными.

Литература

1. Duellman W.E., Trueb L. Biology of Amphibians. New York, USA : McGraw-Hill, 1986. 670 p.
2. Иценко В.Г. Репродуктивная тактика и демография популяций земноводных // Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. Т. 17: Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. М. : ВИНТИ, 1989. С. 5–51.
3. Morrison C., Hero J.-M. Geographical variation in life-history characteristics of amphibians: a review // J. Anim. Ecol. 2003. Vol. 72, № 2. P. 270–279.
4. Терентьев П.В. Некоторые количественные особенности икры и головастиков лягушек // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 5. С. 779–781.
5. Salthe S.N. Modes and the number and size of ova in the Urodeles // Am. Midl. Nat. 1969. Vol. 81, № 2. P. 467–490.
6. Kaplan R.H., Salthe S.N. The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders // Am. Nat. 1979. Vol. 113, № 5. P. 671–689.
7. Altig R., Mcdiarmid R.W. Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians // Herpetol. Monogr. 2007. Vol. 21. P. 1–32.
8. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. 2-е изд., перераб. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.
9. Поярков Н.А., Кузьмин С.Л. Филогеография сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) по данным последовательностей митохондриальной ДНК // Генетика. 2008. Т. 44, № 8. С. 1089–1100.
10. Поярков Н.А. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) : дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 291 с.
11. Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Булахова Н.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Лейрх А.Н. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 2. С. 530–545.
12. Куранова В.Н., Ярцев В.В., Крюков В.Х. Некоторые аспекты экологии и морфологии приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (Hynobiidae, Caudata) на Южном Сихотэ-Алине // Современная герпетология. 2011. Вып. 3/4. С. 132–142.

13. Боркин Л.Я. Систематика // Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука, 1994. С. 54–80.
14. Ищенко В.Г., Година Л.Б., Басарукин А.М., Куранова В.Н., Тагирова В.Т. Размножение // Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М. : Наука, 1995. С. 86–102.
15. Hasumi M., Borkin L.J. Age and body size of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae): a difference in altitudes, latitudes, and temperatures // Org. Divers. Evol. 2012. Vol. 12, № 2. P. 167–181.
16. Kusano T. Breeding and egg survival of a population of a salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago // Res. Popul. Ecol. 1980. Vol. 21, № 2. P. 181–196.
17. Шураков А.И., Татаринова З.Н., Беляева Р.П. К размножению сибирского углозуба в Пермской области // Экология. 1974. № 1. С. 99–100.
18. Литвинов Н.А., Файзулин А.И., Шураков А.И., Ганичук С.В. Анализ состояния кладок сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) Предуралья // Поволжский экологический журнал. 2010. № 4. С. 438–441.
19. Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишищук-Шлипка Д. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид *S. schrenckii* с юго-востока России // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 11. С. 1374–1388.
20. Matsui M., Yoshikawa N., Timonaga A., Sato T., Takenaka S., Tanabe S., Nishikawa K., Nakabayashi S. Phylogenetic relationships of two *Salamandrella* species as revealed by mitochondrial DNA and allozyme variation (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. Vol. 48, № 1. P. 84–93.
21. Malyarchuk B., Derenko M., Berman D., Perkova M., Grzybowski T., Lejrikh A., Bulakhova N. Phylogeography and molecular adaptation of Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* based on mitochondrial DNA variation // Mol. Phylogenet. Evol. 2010. Vol. 56, № 2. P. 562–571.
22. Кузьмин С.Л. О номенклатуре сибирских углозубов, *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Caudata: Hynobiidae) // Известия Самарского науч. центра РАН. 2008. Т. 10 (24), № 2. С. 447–452.
23. Frost D.R. Amphibian Species of the World, an Online Reference. Version 6.0 American Museum of Natural History, New York, USA, 1998–2016. URL: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>
24. Tōjō Y. Number of eggs deposited in one egg sac in the salamander *Hynobius lichenatus* // Jpn. J. Herpetol. 1976. Vol. 6, № 4. P. 103–104.
25. Kurasawa J., Iwasawa H. Correlation between the number of eggs deposited in the egg sac and altitude of the spawning place in the salamander *Hynobius nigrescens* // Jpn. J. Herpetol. 1977. Vol. 7, № 2. P. 27–31.
26. Guo K., Mi X., Deng X. Breeding ecology of *Hynobius guabangshanensis* // Chin. J. Ecol. 2008. Vol. 27, № 1. P. 77–82.
27. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // Int. J. Climatol. 2005. Vol. 25, № 15. P. 1965–1978.
28. Trauth S.E., Cox R.L., Butterfield B.P., Saugey D.A., Meshaka W.E. Reproductive phenophases and clutch characteristics of selected Arkansas amphibians // Proc. Ark. Acad. Sci. 1990. Vol. 44. P. 107–113.
29. Bruce R.C. Reproductive allometry in three species of Dusky salamanders // Copeia. 2014. Vol. 2014, № 3. P. 419–427.
30. Докучаев Н.Е., Андреев А.В., Атрашкевич Г.И. Материалы по распространению и биологии сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на крайнем Северо-Востоке Азии // Труды Зоол. ин-та. Т. 124: Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. : ЗИН АН СССР, 1984. С. 109–114.

31. Матковский А.В. Репродуктивные характеристики амфибий в условиях северной тайги Западной Сибири // Наука и инновации XXI века : мат-лы X Юбил. окр. конф. молодых учёных, Сургут, 26–27 ноября 2009 г. / отв. ред. В.П. Самсонов. Сургут : ИЦ СурГУ, 2010. Т. 1. С. 70–71.
32. Ларионов П.Д. Размножение сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) // Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 8. С. 1259–1261.
33. Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. Амфибии и рептилии (Фауна европейского Северо-Востока России. Амфибии и рептилии; Т. IV; под ред. А.А. Естафьева). СПб. : Наука, 1996. 130 с.
34. Ляпков С.М. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2003. 116 с.
35. Пестов М.В., Маннапова Е.И., Ушаков В.А., Катунов Д.П., Бака С.В., Лебединский А.А., Турутина Л.В. Амфибии и рептилии Нижегородской области. Материалы к кадастру. Н. Новгород : ДронТ, 2001. 178 с.
36. Година Л.Б. К экологии раннего развития сибирского углозуба // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 5 : Вопросы герпетологии / отв. ред. В.Г. Ищенко. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1984. С. 11–12.
37. Ищенко В.Г. О численности сибирского углозуба на Урале // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных / отв. ред. Л.Н. Добринский. Свердловск : Урал. филиал АН СССР, 1968. С. 56–57.
38. Городилова С.Н. Эколого-фаунистический состав земноводных (Amphibia) лесостепи Средней Сибири : дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2010. 192 с.
39. Колобаев Н.Н. Амфибии и рептилии Верхнего Приамурья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2003. 23 с.
40. Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. : ЗИН АН СССР, 1984. С. 12–54.
41. Tarasov I.G. Some results of herpetofaunal research in the Khingansky Nature Reserve // Abstr. 2nd Asian Herpetol. Meet Ashgabat 6–10 Sept., 1995. Ashgabat, 1995. P. 54–55.
42. Костин А.А. Фауна земноводных (Amphibia) Северной Маньчжурии и сопредельных стран. 3. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski – Систематико-биологический очерк. 2-я часть // Сб. научных работ пржевальцев. Харбин, 1942. С. 5–24.
43. Труберг А.Г. Размножение сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) на Кунашире // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 8. С. 155–158.
44. Кузьмин С.Л., Сато Т., Накабаяси С., Маслова И.В., Наруми Н. Сравнительный анализ распространения и экологии углозубов острова Хоккайдо // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 8. С. 945–954.
45. Hasumi M. Age, body size and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) // Evol. Biol. 2010. Vol. 37, № 1. P. 38–48.
46. Ляпков С.М. Особенности использования водоёмов популяцией сибирского углозуба // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 5 : Вопросы герпетологии / отв. ред. В.Г. Ищенко. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1984. С. 29.
47. Svetković D., Tomašević N., Ficetola G.F., Crnobrnja-Isailović J., Miaud C. Bergmann's rule in amphibians : combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among population in the common toad *Bufo bufo* // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2009. Vol. 47, № 2. P. 171–180.
48. Ляпков С.М., Корнилова М.Б. Географическая изменчивость репродуктивных стратегий и половых различий по возрастному составу и темпам роста у *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. 2007. Вип. 21. С. 63–67.

49. Takahashi H., Iwasawa H. Egg size variation among various breeding habitats in the salamander, *Hynobius lichenatus* // Ecol. Res. 1990. Vol. 5, № 3. P. 393–398.
50. Takahashi H., Iwasawa H. Interpopulation variations in clutch size and egg size in the Japanese salamander, *Hynobius nigrescens* // Zool. Sci. 1988. Vol. 5, № 5. P. 1073–1081.
51. Кузьмин С.Л., Маслова И.В. Земноводные российского Дальнего Востока. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. 434 с.
52. Ярцев В.В. Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2014. 253 с.
53. Кузьмин С.Л. Питание симпатрических видов Hynobiidae в Приморском крае // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 5. С. 71–75.
54. Nishikawa K., Matsui M., Tanabe S., Sakamoto M. Occurrence of a lotic breeding *Hynobius* salamander (Amphibia, Urodela) on Kamishima of the Amakusa Islands, Japan // Current Herpetol. 2003. Vol. 22, № 1. P. 1–8.
55. Zhang P., Chen Y.Q., Zhou H., Liu Y., Wang X., Papenfuss T.J., Wake D.B., Qu L. Phylogeny, evolution and biogeography of Asiatic Salamanders (Hynobiidae) // Proc. Natl. Acad. Sci. 2006. Vol. 103, № 19. P. 7360–7365.
56. Nishikawa K., Matsui M., Tanabe S., Sato S. Morphological and allozymic variation in *Hynobius boulengeri* and *H. stejnegeri* (Amphibia: Urodela: Hynobiidae) // Zool. Sci. 2007. Vol. 24, № 7. P. 752–766.

Поступила 11.04.2016 г.; повторно 30.04.2016 г.;
принята 11.05.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

Авторский коллектив:

Ярцев Вадим Вадимович – канд. биол. наук, ст. преподаватель кафедры зоологии позвоночных и экологии, н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: vadim_yartsev@mail.ru

Куранова Валентина Николаевна – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии, с.н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: kuranova49@mail.ru

Маслова Ирина Владимировна – канд. биол. наук, ведущий инженер лаборатории териологии Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук (г. Владивосток, Россия).

E-mail: irinarana@mail.ru

Крюков Виктор Харлампиевич – н.с. Лазовского государственного природного заповедника им. Л.Г. Капланова (с. Лазо, Приморский край, Россия).

E-mail: vik-kryukov@yandex.ru

Yartsev VV, Kuranova VN, Maslova IV, Krukov VKh. Geographical and interspecific variations of the female body size and clutch size in salamanders of the genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):126–149. doi: 10.17223/19988591/34/9 In Russian, English summary

Vadim V. Yartsev¹, Valentina N. Kuranova¹, Irina V. Maslova², Victor Kh. Krukov³

¹ Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

³ LG Kaplanov Lazovsky State Nature Reserve, Lazo, Primorsky Krai, Russian Federation

Geographical and interspecific variations of the female body size and clutch size in salamanders of the genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)

We studied the female body size and clutch size in species of the genus *Salamandrella* from different latitudes for identification of geographical and interspecific variations of

these parameters in widely distributed salamanders.

We used the results of our field studies in Tomsk Region, Jewish Autonomous Oblast, Khabarovsk and Primorsky Krays, museum collections and from the literature. We analysed data for 36 populations of two species: *S. keyserlingii* and *S. tridactyla*. We detected clutch size (CS) as a number of eggs in both egg sacs and the female body size (FBS) as the SVL (mm): distance from the tip of the snout to the anterior angle of the vent. Air temperature data were extracted from the WorldClim database, version 1.4. We calculated the mean clutch size and mean female body size for studied localities. We tested relationships between the mean CS, mean FBS, latitudes and mean yearly temperatures via regression analysis. We used Student's *t*-test, Mann-Whitney *U* test and ANCOVA for detecting interspecific differences.

We detected significant variations of FBS and CS in *S. keyserlingii*. Both parameters increased with decreasing latitude (FBS: $n = 8$, $F_{1,6} = 11.71$, $P = 0.01$; CS: $n = 27$, $F_{1,25} = 7.34$, $P = 0.01$), because there was a significant linear relationship of the CS with the FBS ($n = 8$, $F_{1,6} = 8.82$, $P = 0.03$). These patterns were connected with latitudinal variation of air temperatures, because both parameters had relationships with the mean yearly temperature (FBS: $n = 8$, $F_{1,6} = 17.64$, $P = 0.006$; CS: $n = 27$, $F_{1,25} = 11.34$, $P = 0.003$). In *S. tridactyla*, which have a smaller range in comparison with that of *S. keyserlingii*, we identified no significant relationship of the CS and temperature. At interspecific level, the FBS (59.65 ± 0.96 mm, $n = 241$) and CS (141.01 ± 3.49 , $n = 266$) in *S. keyserlingii* were significantly larger than those of *S. tridactyla* (57.88 ± 0.91 mm, $n = 43$ and 101.2 ± 1.46 , $n = 706$, respectively): $Z = 2.37$, $P \leq 0.05$ for FBS (Mann-Whitney *U* test) and $t = -12.33$, $P < 0.001$ for CS (Student's *t*-test).

Funding: This research was partially supported by the Tomsk State University Academic DI Mendelev Fund Program (research grant No 8.1.25.2015), grant of the Russian Foundation for Basic Research No 16-34-01055 and state contract of Russian Federation No 6.657.2014/K.

Acknowledgments: We thank, VL Vershinin and NG Erokhin (Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg); IG Emelyanov, EM Pisanets and ON Manuilova (National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev); VF Orlova (Zoological museum of MV Lomonosov State University, Moscow) for the opportunity to study museum collections; DV Kurbatsky (Tomsk State University, Tomsk) for the help with climatic data extraction and maps preparation. We are grateful to EV Adnagulov and NA Ryabinin (Institute of Water and Ecological Problems, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Khabarovsk); SL Kuzmin (AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow), YuB Zinyukhin, VM Selin (Khanka Lake International Nature Reserve, Spassk-Dalny, Primorsky Krai) and VT Tagirova (Pacific National University, Khabarovsk), who assisted in field studies. We thank NP Grigorieva for the unpublished data by †OV Grigoriev (Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk).

The article contains 6 Figures, 1 Table, 56 References.

Key words: tailed amphibians; hynobiid salamanders; *Salamandrella keyserlingii*; *Salamandrella tridactyla*; fecundity; body length; latitude; temperature.

References

1. Duellman WE, Trueb L. Biology of Amphibians. New York, USA: McGraw-Hill; 1986. 670 p.

2. Ishchenko VG. Reproductivnaya taktika i demografiya populyatsiy zemnovodnykh [Reproductive strategies and demography of amphibians]. In: *Itogi nauki i tekhniki. Seriya Zoologiya pozvonochnykh. T. 17. Problemy populyatsionnoy ekologii zemnovodnykh i presmykayushchikhsya* [Results of Science and Engineering. Series Vertebrate Zoology. Vol. 17. Problems of population ecology of amphibians and reptiles]. Moscow: VINITI Publ.; 1989. pp. 5-51. In Russian
3. Morrison C, Hero J.-M. Geographical variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *J. Anim. Ecol.* 2003;72(2): 270-279.
4. Terentyev PV. Some quantitative peculiarities of frog eggs and tadpoles. *Zoologicheskii Zhurnal.* 1960;39(5):779-781. In Russian
5. Salthe SN. Modes and the number and size of ova in the Urodeles. *Am. Midl. Nat.* 1969;81(2):467-490. doi: [10.2307/2423983](https://doi.org/10.2307/2423983)
6. Kaplan RH, Salthe SN. The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders. *Am. Nat.* 1979;113(5):671-689.
7. Altig R, Mcdiarmid RW. Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians. *Herpetol. Monogr.* 2007;21:1-32.
8. Kuzmin SL. Zemnovodnye byvshego SSSR [Amphibians of the former USSR]. 2nd ed. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2012. 370 p. In Russian
9. Poyarkov NA, Kuzmin CL. Phylogeography of the Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* by mitochondrial DNA sequence analysis. *Rus. J. Gen.* 2008;44(8):948-958.
10. Poyarkov NA. *Filogeneticheskie svyazi i sistematika khvostatykh amfibiyy semeystva uglozubov (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)* [Phylogenetic relationships and systematics of Asiatic salamanders of the family Hynobiidae (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: Moscow State University; 2010. 290 p. In Russian
11. Berman DI, Derenko MV, Malyarchuk BA, Bukhalova NA, Grzybowski T, Kryukov AP, Leirikh AN. Areal i geneticheskiy polimorfizm uglozuba Shrenka (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) [Range and genetic polymorphism of *Salamandrella schrenckii* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae)]. *Zoologicheskii Zhurnal.* 2009;88(5):530-545. In Russian
12. Kuranova VN, Yartsev VV, Kryukov VKh. Some aspects of ecology and morphology of *Salamandrella tridactyla* (Hynobiidae, Caudata) from the Southern Sikhote-Alin. *Current Studies in Herpetology.* 2011;11(3/4):132-142.
13. Borkin LJ. Sistematika [Systematics]. In: *Sibirskiy uglozub: Zoogeografiya, sistematika, morfologiya.* [Siberian newt: Zoogeography, Systematics, Morphology]. Moscow: Nauka Publ.; 1994. pp. 54-80. In Russian
14. Ishchenko VG, Gogina LB, Basarukin AM, Kuranova VN, Tagirova VT. Razmnozhenie [Reproduction]. In: *Sibirskiy uglozub: Ekologiya, povedeniye, okhrana* [Siberian newt: Ecology, Behaviour, Conservation]. Moscow: Nauka Publ.; 1995. pp. 86-102. In Russian
15. Hasumi M, Borkin LJ. Age and body size of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae): a difference in altitudes, latitudes, and temperatures. *Org. Divers. Evol.* 2012;12(2):167-181. doi: [10.1007/s13127-012-0091-5](https://doi.org/10.1007/s13127-012-0091-5)
16. Kusano T. Breeding and egg survival of a population of a salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago. *Res. Popul. Ecol.* 1980;21(2):181-196. doi: [10.1007/BF02513620](https://doi.org/10.1007/BF02513620)
17. Shurakov AI, Tatarinova ZN, Belyaeva RP. K razmnozheniyu sibirskogo uglozuba v Permskoy oblasti [On the reproduction of Siberian salamander in the Perm Region]. *Ekologiya.* 1974;1:99-100. In Russian
18. Litvinov NA, Faizulin AI, Shurakov AI, Ganshchuk SV. Analysis of clutch status of Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) near the Urals Region. *Povolzhskiy Journal of Ecology.* 2010;4:438-441. In Russian
19. Berman DI, Derenko MV, Malyarchuk BA, Grzhibovskiy T, Kryukov AP, Mishchitska-Shlivka D. Intraspecific genetic differentiation of the Siberian newt (*Salamandrella*

- keyserlingii*, Amphibia, Caudata) and cryptic species *S. schrenckii* from southeastern Russian South-East. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2005;84(11):1374-1388. In Russian
20. Matsui M, Yoshikawa N, Timonaga A, Sato T, Takenaka S, Tanabe S, Nishikawa K, Nakabayashi S. Phylogenetic relationships of two *Salamandrella* species as revealed by mitochondrial DNA and allozyme variation (Amphibia: Caudata: Hynobiidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2008;48(1):84-93. doi: [10.1016/j.ympev.2008.04.010](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.04.010)
 21. Malyarchuk B, Derenko M, Berman D, Perkova M, Grzybowski T, Lejrikh A, Bulakhova N. Phylogeography and molecular adaptation of Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* based on mitochondrial DNA variation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2010;56(2):562-571. doi: [10.1016/j.ympev.2010.04.005](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.005)
 22. Kuzmin SL. On nomenclature of the Siberian newts, *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Caudata: Hynobiidae). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2008;10(2):447-452. In Russian
 23. Frost DR. Amphibian Species of the World, an Online Reference. Version 6.0 American Museum of Natural History, New York, USA. 1998-2016. URL: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>
 24. Tōjio Y. Number of eggs deposited in one egg sac in the salamander *Hynobius lichenatus*. *Jpn. J. Herpetol.* 1976;6(4):103-104. In Japanese
 25. Kurasawa J, Iwasawa H. Correlation between the number of eggs deposited in the egg sac and altitude of the spawning place in the salamander *Hynobius nigrescens*. *Jpn. J. Herpetol.* 1977;7(2):27-31. In Japanese
 26. Guo K, Mi X, Deng X. Breeding ecology of *Hynobius guabangshanensis*. *Chin. J. Ecol.* 2008;27(1):77-82. In Chinese
 27. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 2005;25(15):1965-1978. doi: [10.1002/joc.1276](https://doi.org/10.1002/joc.1276)
 28. Trauth SE, Cox RL, Butterfield BP, Saugey DA, Meshaka WE. Reproductive phenophases and clutch characteristics of selected Arkansas amphibians. *Proc. Ark. Acad. Sci.* 1990;44:107-113.
 29. Bruce RC. Reproductive allometry in three species of Dusky salamanders. *Copeia*. 2014;3:419-427. doi: <http://dx.doi.org/10.1643/CE-13-165>
 30. Dokuchaev NE, Andreev AV, Atrashkevich GI. Materialy po rasprostraneniyu i biologii sibirskogo uglozuba, *Hynobius keyserlingii*, na kraynem Severo-Vostoke Azii [Data on distribution and biology of the Siberian salamander, *Hynobius keyserlingii*, in the Extreme Northeast of Asia]. In: *Trudy Zoologicheskogo instituta. T. 124. Ekologiya i faunistika amfibiyy i reptiliy SSSR i sopredel'nyh stran* [Proceedings of Zoological Institute. Vol. 124. Ecology and fauna of amphibians and reptiles of USSR and bordering countries]. Leningrad: ZIN AN SSSR Publ.; 1984. pp. 109-114. In Russian
 31. Matkovskiy AV. Reproductivnye kharakteristiki amfibiyy v usloviyakh severnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Reproductive characteristics of amphibians in conditions of northern taiga of Western Siberia]. In: *Nauka i innovatsii XXI veka: materialy X Yubileynoy okruzhnoy konferentsii molodykh uchyonykh. T. I* [Science and innovations of XXI century. Proc. of X Anniversary Conf. of Young Sci. Vol. 1.]. Samsonov VP, editor. Surgut: Its SurGU; 2010. pp. 70-71. In Russian
 32. Larionov PD. Reproduction of *Hynobius keyserlingi* near Yakutsk. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1976;55(8):1259-1261.
 33. Anufriev VM, Bobretsov AV. Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii T. IV. Amfibii i reptilii [Fauna of the European Northern-East of Russia. Vol. IV. Amphibians and reptiles]. Estaf'ev AA, editor. Saint-Petersburg: Nauka Publ.; 1996. 130 p. In Russian
 34. Lyapkov SM. Sokhranenie i vosstanovlenie raznoobraziya amfibiyy evropeyskoy chasti Rossii: razrabotka obshchikh printsipov i effektivnykh prakticheskikh mer [Conservation and restoration amphibian diversity of European part of Russia: creation of general principles

- and efficient practice actions]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2003. 116 p. In Russian
35. Pestov MV, Mannapova EI, Ushakov VA, Katunov DP, Baka SV, Lebedinskiy AA, Turutina LV. Amfibii i reptilii Nizhegorodskoy oblasti. Materialy k kadastru [Amphibians and reptiles of the Nizhny Novgorod Region. Cadastral data]. Nizhny Novgorod: Ekotsentr "Dront"; 2001. 178 p. In Russian
 36. Godina LB. K ekologii rannego razvitiya sibirskogo uglozuba [On the ecology of early development of the Siberian salamander]. In: *Vid i ego produktivnost' v areale. Ch. 5: Voprosy gerpetologii* [The species and its productivity within the range. Pt. 5. Problems of Herpetology]. Ishchenko VG, editor. Sverdlovsk; 1984. pp. 11-12. In Russian
 37. Ishchenko VG. O chislennosti sibirskogo uglozuba na Urale [On the number of the Siberian salamander in the Urals]. In: *Optimalnaya plotnost i optimalnaya struktura populyatsiy zhivotnykh* [Optimal intensity and optimal structure of animal populations]. Dobrinsky LN, editor. Sverdlovsk: Uralskiy filial AN SSSR Publ.; 1968. pp. 56-57. In Russian
 38. Gorodilova SN. *Ekologo-faunisticheskiy sostav zemnovodnykh (Amphibia) lesostepi Sedney Sibiri* [Ecological and faunistic composition of amphibians (Amphibia) of forest-steppe of Middle Siberia. CandSci. Dissertation, Biology]. Ulan-Ude: Buryat State University; 2010. 192 p. In Russian
 39. Kolobaev NN. *Amfibii i reptilii Verkhnego Priamurya* [Amphibians and reptiles of the Upper Amur River Region. CandSci. Dissertation, Biology]. Vladivostok: Institute of Biology and Soil Science FEB RAS; 2003. 260 p. In Russian
 40. Basarukin AM, Borkin LJ. Distribution, ecology, and morphological variability of the Siberian salamander, *Hynobius keyserlingii*, of the Sakhalin Island. In: *Ecology and Faunistics of Amphibians and Reptiles of the USSR and Adjacent Countries*. Borkin LJ, editor. Leningrad: Proceedings of the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences; 1984. Vol. 124. pp. 12-54. In Russian
 41. Tarasov IG. Some results of herpetofaunal research in the Khingansky Nature Reserve. In: *Abstr. 2nd Asian Herpetol. Meet. Ashgabat 6-10 Sept., 1995*. Ashgabat; 1995. pp. 54-55.
 42. Kostin AA. Amphibian fauna of North Manchuria and adjacent territory. 3. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski – Siberian four-fingered salamander (Sistematic-biological outline. Pt. 2). In: *Scientific works of the Przewalsky Research Association Members*. Harbin; 1942. pp. 5-24. In Russian
 43. Truberg AG. Reproduction of the Asiatic salamander *Hynobius keyserlingii* on Kunashir Island. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1992;71(8):155-158. In Russian
 44. Kuzmin SL, Sato T, Nakabayashi S, Maslova IV, Narumi N. A comparative analysis of Hynobiidae distribution and ecology on Hokkaido Island. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2007;86(8):945-954. In Russian
 45. Hasumi M. Age, body size and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae). *Evol. Biol*. 2010;37(1):38-48. doi: [10.1007/s11692-010-9080-9](https://doi.org/10.1007/s11692-010-9080-9)
 46. Lyapkov SM. Osobennosti ispolzovaniya vodoyomov populyatsiy sibirskogo uglozuba [Peculiarities of the pond use by a population of the Siberian salamander]. In: *Vid i ego produktivnost' v areale. Ch. 5: Voprosy gerpetologii* [The species and its productivity within the range. Pt. 5: Problems of Herpetology]. Ishchenko VG, editor. Sverdlovsk: UNC AN SSSR; 1984. p. 29. In Russian
 47. Cvetković D, Tomašević N, Ficetola GF, Crnobrnja-Isailović J, Miaud C. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among population in the common toad *Bufo bufo*. *J. Zool. Syst. Evol. Res*. 2009;47(2):171-180. doi: [10.1111/j.1439-0469.2008.00504.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00504.x)
 48. Lyapkov SM, Kornilova MB. Geographical variation of reproductive strategies and sexual dimorphism in age distribution and growth rate in *Rana temporaria* and *R. arvalis*. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*. 2007;(21):63-67. In Russian

49. Takahashi H, Iwasawa H. Egg size variation among various breeding habitats in the salamander, *Hynobius lichenatus*. *Ecol. Res.* 1990;5(3):393-398. doi: [10.1007/BF02347013](https://doi.org/10.1007/BF02347013)
50. Takahashi H, Iwasawa H. Interpopulation variations in clutch size and egg size in the Japanese salamander, *Hynobius nigrescens*. *Zool. Sci.* 1988;5(5):1073-1081.
51. Kuzmin SL, Maslova IV. Zemnovodnye rossiyskogo Dalnego Vostoka [Amphibians of the Russian Far East]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2005. 434 p.
52. Yartsev VV. *Reproduktivnaya biologiya khvostatykh zemnovodnykh roda Salamandrella (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)* [Reproductive biology of salamanders of genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 2014. 253 p. In Russian
53. Kuzmin SL. Feeding of sympatric species Hynobiidae in the Primorye. *Zoologicheskii Zhurnal.* 1990;69(5):71-75. In Russian
54. Nishikawa K, Matsui M, Tanabe S, Sakamoto M. Occurrence of a lotic breeding *Hynobius* salamander (Amphibia, Urodela) on Kamishima of the Amakusa Islands, Japan. *Current Herpetol.* 2003;22(1):1-8. doi: <http://doi.org/10.5358/hsj.22.1>
55. Zhang P, Chen YQ, Zhou H, Liu Y, Wang X, Papenfuss TJ, Wake DB, Qu L. Phylogeny, evolution and biogeography of Asiatic Salamanders (Hynobiidae). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2006;103(19):7360-7365. doi: [10.1073/pnas.0602325103](https://doi.org/10.1073/pnas.0602325103)
56. Nishikawa K, Matsui M, Tanabe S, Sato S. Morphological and allozymic variation in *Hynobius boulengeri* and *H. stejnegeri* (Amphibia: Urodela: Hynobiidae). *Zool. Sci.* 2007;24(7):752-766. doi: <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.24.752>

*Received 11 April 2016; Revised 30 April 2016;
Accepted 11 May 2016; Published 23 June 2016.*

Author info:

Yartsev Vadim V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Lecturer, Department of Vertebrate Zoology and Ecology; Researcher, Laboratory of Biodiversity Monitoring, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: vadim_yartsev@mail.ru

Kuranova Valentina N, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology; Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity Monitoring, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: kuranova49@mail.ru

Maslova Irina V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Engineer, Laboratory of Theriology, Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letie Vladivostok Pr., Vladivostok 690022, Russian Federation.

E-mail: irinarana@mail.ru

Kryukov Victor Kh, Researcher, Lazo State Nature Reserve name LG Kaplanov, 56 Central'naya Str., Lazo 692980, Lazovsky rayon, Primorsky Krai, Russian Federation.

E-mail: vik-kryukov@yandex.ru