

УДК 597.95 + 575.222.72+591.551

doi: 10.17223/19988591/23/7

В.В. Ярцев, В.Н. Куранова

Томский государственный университет (г. Томск)

О ВОЗМОЖНОСТИ ГИБРИДИЗАЦИИ ПРИМОРСКОГО, *Salamandrella tridactyla*, И СИБИРСКОГО, *S. keyserlingii*, УГЛОЗУБОВ (AMPHIBIA: CAUDATA, HYNOBIIIDAE)

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

Проведены опыты по гибридизации между самками сибирского и самцами приморского углозуба в лабораторных условиях. Самки сибирского углозуба отловлены в окрестностях г. Томска (Западная Сибирь), а самцы приморского углозуба – в окрестностях г. Хабаровска (Дальний Восток) в период размножения. За животными вели наблюдения в аквариумах. Самцы для привлечения самок совершали колебания хвостом и телом. Самки также могут использовать колебание хвостом для привлечения самцов. В целом половое поведение приморского и сибирского углозубов сходно. Две из трех кладок самок сибирского углозуба были оплодотворены самцами приморского углозуба. Эмбрионы развивались, а затем были получены личинки. Схожесть поведения и развитие кладок указывают на отсутствие поведенческих и гаметических барьеров. Это позволяет заключить, что гибридизация между видами возможна.

Ключевые слова: приморский углозуб; сибирский углозуб; *Salamandrella tridactyla*; *Salamandrella keyserlingii*; Hynobiidae; гибридизация; половое поведение.

Введение

Род Сибирские углозубы *Salamandrella Dybowski*, 1870 принадлежит к обширному семейству хвостатых земноводных – Углозубые, Hynobiidae (Amphibia, Caudata) [1]. Род *Salamandrella* долгое время считали монотипическим с одним видом – сибирский углозуб *S. keyserlingii* Dybowski, 1870 [1–3]. Однако на основе данных по изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК описан новый вид с юга Дальнего Востока [4]. Позже его самостоятельность подтвердили ряд других исследований, основанных на анализе как данного маркера, так и других – аллозимы, фрагменты яДНК [5–8]. Вопрос номенклатуры данного вида остаётся открытым, в работе использовано название «приморский углозуб» – *Salamandrella tridactyla* Nikolsky, 1905 [9–10].

В настоящее время сведения о репродуктивной изоляции между *S. keyserlingii* и *S. tridactyla* отсутствуют. Специальные исследования юга Российского Дальнего Востока показали, что приморский и сибирский углозубы распространены парапатрично [6]. Однако на территории Хабаровского

края и Еврейской автономной области выявлены зоны контакта ареалов, где предполагается возможность естественной гибридизации между видами [6, 11]. На этот феномен косвенно указывают единичные встречи (по маркерам мтДНК) сибирского углозуба на территории распространения *S. tridactyla* на юге Хабаровского края, и наоборот – в Еврейской Автономной области [6]. В последнем случае среди множества кладок сибирского углозуба несколько принадлежали *S. tridactyla*.

Подтверждение гипотезы о возможности гибридизации сибирского и приморского углозубов возможно, с одной стороны, с помощью методов анализа яДНК [6], с другой – в опытах по лабораторной гибридизации, которые позволяют также оценить наличие пре- и постзиготических механизмов репродуктивной изоляции. Последний подход широко применяется для решения ряда аналогичных задач в области систематики, в том числе и хвостатых земноводных [12–13].

Цель данной работы – проверить возможность гибридизации сибирского и приморского углозубов.

Материалы и методики исследования

В опытах по гибридизации использованы самки *S. keyserlingii* и самцы *S. tridactyla*, собранные во время нерестовых миграций и в водоёмах в период размножения. Самки сибирского углозуба ($n = 3$) отловлены 03–06.05.2012 г. в окрестностях г. Томска, самцы приморского углозуба ($n = 24$) – 30.04.2012 г. в лужах на минполосе в окрестностях г. Хабаровска (предгорья хребта Хехцир). После отлова и до ссаживаний всех животных содержали в пластиковых контейнерах в холодильнике при температурах $+2 \div +5^\circ\text{C}$. Транспортировку самцов *S. tridactyla* из Хабаровска в Томск осуществляли в контейнерах с влажным мхом и льдом приблизительно в течение суток.

В период с 15.05. по 22.06.2012 г. осуществлено три ссаживания в аквариумах ($50 \times 30 \times 30$ см). В качестве субстрата для «токования» самцов и прикрепления кладок самками в воду помещали ветки берёзы, грунт отсутствовал. Использовали естественное освещение, искусственную подсветку применяли только в период наблюдений длительностью 15–120 мин, которые сопровождали фото- и видеосъёмкой. Воду в аквариумах аэрировали круглосуточно. Средняя температура воды составила $14,2^\circ\text{C}$ (10,5–18,5), воздуха в помещении – $14,7^\circ\text{C}$ (10,0–14,0). В один аквариум помещали трёх самцов приморского и одну самку сибирского углозуба. Если в течение суток у самцов не наблюдалось половой активности, их вылавливали и подсаживали к самке других. Икру и личинок содержали в кристаллизаторах. Наблюдения продолжали до гибели личинок 22.06.2012 г.

Результаты исследования и обсуждение

Половое поведение в условиях межвидового контакта. В ходе «токования» самцы приморского углозуба располагались в 3–7 см от поверхности воды на веточке, удерживаясь на ней при помощи передних и задних конечностей и периодически перемещаясь вдоль ветки (рис. 1, А). В таком положении они раскачивали свисающим дугообразно изогнутым хвостом, частота в среднем составляла 10 колебаний в минуту ($n = 2$).

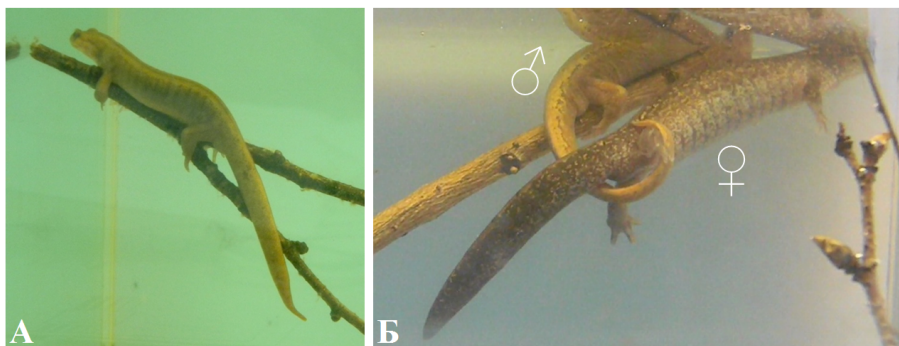


Рис. 1. Элементы полового поведения самцов приморского, *Salamandrella tridactyla*, и самок сибирского, *S. keyserlingii*, углозубов в условиях межвидового ссаживания: А – «токующий» самец приморского углозуба (25.05.2012 г.); Б – захват хвостом самки сибирского углозуба самцом приморского (особи находятся у поверхности воды, передняя часть тела самца находится над водой) (27.05.2012 г.). Фото Г.С. Платоновой

Иногда самцы параллельно с колебаниями хвостом совершали резкие сократительные движения всем телом. Причём при слабом возбуждении они либо отсутствовали, либо затрагивали заднюю часть тела самца. 17.05.2012 г. наблюдали поведение самцов при сильном возбуждении: все они отслеживали перемещение самки, поворачивая морду в её сторону, резкими движениями полностью разворачивались и плыли к ней, иногда касаясь мордой области клоаки. При этом самцы как бы нюхали воду, что, возможно, связано с реакцией на запах самки. Наиболее активный самец после контакта с самкой быстро взбирался по ветке, размахивал хвостом и совершал резкие сокращения телом, периодически осматриваясь вокруг и переползая вдоль ветки на новое место. Его сокращения телом вызывали резкие колебания ветки. В это же время удалось наблюдать агрессивное поведение самцов. К самцу, находящемуся на ветке, подплыл другой и расположился на соседней ветке в трех сантиметрах от него. Через 5 мин приплывший самец, закрепившись задними конечностями на субстрате и направившись к другому самцу, начал кусать его. В ответ тот пытался укусить за передние конечности, вытянувшись к нему. «Токовавший» самец уплыл

на дно, после того как был укушен за задние конечности. Оставшийся самец располагался на ветке, свесив хвост вниз. Агрессивный контакт длился около пяти секунд.

20.05.2012 г. наблюдали, что самка, находясь на ветке, тоже совершала колебательные движения хвостом: передняя треть тела располагалась над поверхностью воды, огибая ветку сбоку, а задняя часть была закреплена к субстрату только одной задней конечностью, хвост и вторая задняя конечность свободно свисали в воде. Самка размахивала хвостом с частотой 16 колебаний в минуту. Приблизительно через 15 мин к ней подплыл самец, который закрепился на месте, где до этого находилась самка. Он обхватил ветку передними и задними конечностями, прополз вверх вдоль неё и остановился в положении, когда передняя часть его тела находилась над водой. Самка была в этот момент рядом в воде. Когда она медленно плыла у поверхности, самец удержал её в области задних конечностей, загнув хвост (рис. 1, Б). Через 30 с он расслабил хвост, самка в течение 6 мин еще плавала, касаясь самца, после – опустилась на дно аквариума.

Гибридные кладки и их развитие. В ходе двух ссаживаний получены гибридные кладки через 3 и 4 дня с начала наблюдений – 18.05. и 19.05.2012 г. соответственно. В третьем случае ссаживание в течение 20 дней не завершилось икрометанием. Обе кладки были выметаны в ночное время суток и прикреплены на глубине около 2 см от поверхности воды к ветке березы и к шлангу для подачи воздуха. Икранные шнуры начали закручиваться на следующие сутки со свободных концов и затем приобрели спирально-закрученную форму (рис. 2, А). В кладках было по 206 и 216 икринок.

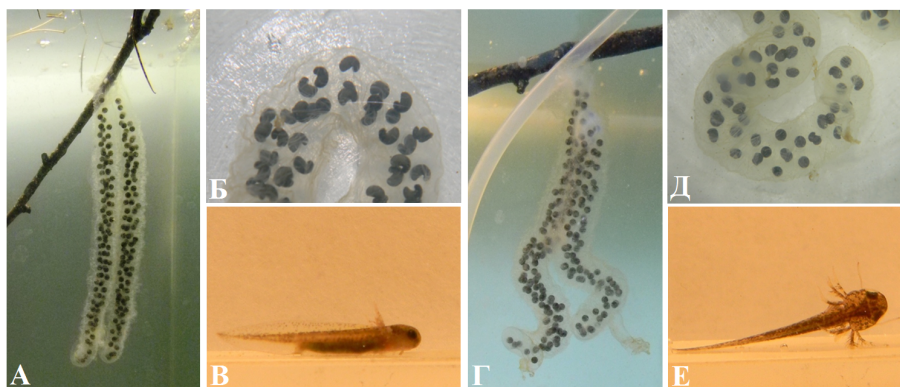


Рис. 2. Гибридные кладки, полученные от скрещивания самок сибирского, *Salamandrella keyserlingii*, и самцов приморского, *S. tridactyla*, углозубов в лабораторных условиях, и их развитие: А, Г – гибридные кладки в первые сутки после икрометания (18.05. и 19.05.2012 г.); Б, Д – фрагменты икранных шнуров с развивающимися эмбрионами (24.05.2012 г.); В, Е – гибридные личинки (7.06. и 11.06.2012 г.). Фото В.В. Ярцева

В дальнейшем икра развивалась (рис. 2, Б), и к 5.06.2012 г. произошёл массовый выклев личинок (рис. 2, В). К этому моменту в каждой кладке осталось 51 и 53% икринок, среди которых были неоплодотворённые яйцеклетки и погибшие эмбрионы. Гибридные личинки прошли развитие до 36–37-й стадии [14], после чего произошла их массовая гибель. Анализ показал, что основные причины гибели эмбрионов и личинок связаны, главным образом, с условиями содержания, а не с нарушениями эмбрионального развития.

Полученные результаты подтверждают точку зрения о схожести полового поведения приморского и сибирского углозубов [10, 15]. Наблюдаемые нами элементы брачного поведения самцов *S. tridactyla* отмечали ранее у *S. keyserlingii*: размахивание хвостом для привлечения самок [16–19], сокращения тела [20], использование хвоста для захвата самки [17–19, 21]. Наличие драк между самцами также характерно для обоих видов [19, 22, наши данные]. На отмеченную нами форму поведения для самки сибирского углозуба, при котором она размахивала хвостом для привлечения самца, указывали ранее другие авторы [22–25]. Однако позже эти описания стали считать ошибочными и относить к брачному поведению самца [17, 19, 26]. В некоторых случаях, действительно, описания относились к самцам и не вызывают сомнений, как, например, в одной из работ О.В. Григорьева [23]. Однако в описанном нами случае правильность определения пола не вызывает сомнения, поскольку самка имела широкое брюшко, так как была с икрой. Колебательные движения хвостом отмечали в лабораторных условиях также для самок чёрного углозуба, *Hynobius nigrescens*: самка крепко обхватывала ветку передними и задними конечностями и размахивала хвостом, при этом на такое поведение положительно реагировали только самцы [27].

Лабораторная гибридизация, нашедшая широкое применение для решения ряда вопросов систематики настоящих саламандр, в частности тритонов рода *Triturus*, в настоящее время практически не используется для аналогичных целей среди гинобиид. Нам известны лишь работы японского герпетолога Т. Кавамура [28–29], в которых приводятся результаты экспериментов по лабораторной гибридизации между видами рода *Hynobius* с использованием искусственного осеменения. Опыт по гибридизации углозубов рода *Salamandrella* проведён нами впервые. Развитие гибридных кладок, полученных в ходе ссаживаний, указывает на отсутствие гаметических барьеров между видами. Аналогичные результаты получены при искусственном осеменении видов рода *Hynobius* [28–29].

Все это позволяет заключить, что гибридизация между видами вполне возможна. Наблюдения за поведением указывают на отсутствие этологических, а развитие кладок – гаметических барьеров между видами. В дальнейшем необходима оценка жизнеспособности и фертильности гибридов, которая позволит проверить наличие постзиготических изоляционных ме-

ханизмов. Исследование с помощью анализа маркеров яДНК образцов из зоны контакта ареалов позволит выявить возможность естественной гибридизации.

Авторы выражают благодарность научному сотруднику лаборатории экологии животных Института водных и экологических проблем ДВО РАН (г. Хабаровск) Э.В. Аднагулову за помощь в организации и активное участие в полевых работах, студентке Биологического института Томского государственного университета Г.С. Платоновой за помощь в проведении лабораторных наблюдений.

Литература

1. Боркин Л.Я. Систематика // Сибирский углозуб: зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука, 1994. С. 54–80.
2. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.
3. Кузьмин С.Л., Семёнов Д.В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 139 с.
4. Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А. и др. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид *S. schrenckii* с юго-востока России // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 11. С. 1374–1388.
5. Matsui M., Tominaga A., Liu W. et al. Phylogenetic relationships of two *Salamandrella* species as revealed by mitochondrial DNA and allozyme variation (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. Vol. 48. P. 84–93.
6. Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А. и др. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 5. С. 530–545.
7. Малярчук Б.А., Деренко М.В., Берман Д.И. и др. Генетическая структура популяций углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*) по данным об изменчивости гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Молекулярная биология. 2009. Т. 43, № 1. С. 53–61.
8. Поярков Н.А. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia:Caudata, Hynobiidae) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. МГУ, 2010. 25 с.
9. Кузьмин С.Л. О номенклатуре сибирских углозубов, *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Caudata: Hynobiidae) // Известия Самарского научного центра РАН. 2008. Т. 10 (24), № 2. С. 447–452.
10. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 370 с.
11. Поярков Н.А., Кузьмин С.Л. Филогеография сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) по данным последовательностей митохондриальной ДНК // Генетика. 2008. Т. 44, № 8. С. 1089–1100.
12. Лисанец Е.М. Основные направления в исследовании р. *Bufo* // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 46–72.
13. Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Европейский Дом, 2009. 592 с.
14. Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. Развитие сибирского углозуба. М. : Наука, 1987. 87 с.

15. Ярцев В.В., Аднагулов Э.В. Некоторые особенности поведения самцов приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3 (19). С. 92–99.
16. Григорьев О.В. Групповое поведение сибирского углозуба в брачный период // Групповое поведение животных. М. : Наука, 1976. С. 81–82.
17. Григорьев О.В. О способе откладки икры у сибирского углозуба // Вопросы герпетологии. Л. : Наука, 1977. С. 72–73.
18. Григорьев О.В. Брачные игры сибирского углозуба // Природа. 1981. № 3. С. 104–105.
19. 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. : Зоол. ин-т АН СССР, 1984. С. 12–54.
20. Берман Д.И., Бойко Е.А., Михайлова Е.И. Брачное поведение сибирского углозуба // Прикладная этология. М., 1983. Т. 3. С. 167–171.
21. Nakabayashi S., Ueda T., Sato T. Breeding environment and behavior of Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii*, at the Kushiro Marshland, Hokkaido, Japan // Kushiro shitsutsu hakobutsukan tekiho. 1986. № 299. P. 3–11.
22. Коротков Ю.М. К экологии когтистого тритона (*Onychodactylus fischeri*) и сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) в Приморском крае // Зоологический журнал. 1977. Т. 56, вып. 8. С. 1258–1260.
23. Григорьев О.В. Брачный «танец» сибирского углозуба // Природа. 1971. № 4. С. 82–83.
24. Басарукин А.М. О размножении сибирского углозуба на юге Сахалина // Девятая конференция молодых ученых и специалистов Сахалинского комплексного НИИ : тезисы докладов. Южно-Сахалинск : СахКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 38.
25. Банников А.Г., Даревский И.С., Иценко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение, 1977. 415 с.
26. Кузьмин С.Л., Иценко В.Г., Марголис С.Э., Година Л.Б. Поведение и ритм активности // Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М. : Наука, 1995. С. 124–140.
27. Usuda H. Waving behavior and its effect on the reproductive behavior of *Hynobius nigrescens* // Japanese Journal of Herpetology. 1995. Vol. 16, № 1. P. 19–24.
28. Kawamura T. Interspecific hybrids between *Hynobius nigrescens* ♀ and *Hynobius tokyoensis* ♂ // Journal of the Faculty of Science Hokkaido University. Series VI. Zoology. 1957. Vol. 13 (1–4). P. 248–252.
29. Kawamura T. Studies on hybridization in amphibians. V. Physiological isolation among four *Hynobius* species // Journal of Science Hiroshima University. 1953. Series B. Div. 1, 14. P. 73–116.

Поступила в редакцию 15.06.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 3 (23). P. 83–90

doi: 10.17223/19988591/23/7

Vadim V. Yartsev, Valentina N. Kuranova

Tomsk State University, Tomsk, Russia

ON THE POSSIBILITY OF HYBRIDIZATION BETWEEN THE *Salamandrella tridactyla* AND THE *S. keyserlingii* (AMPHIBIA: CAUDATA, HYNOBIIDAE)

Genus Siberian Salamanders *Salamandrella* Dybowski, 1870 includes two species which are considered cryptic: *S. keyserlingii* Dybowski, 1870 and *Salamandrella tri-*

dactyla Nikolsky, 1905. The data on reproductive isolation between species are absent. We have conducted experiments of the hybridization between females of *S. keyserlingii* ($n = 3$) and males of *S. tridactyla* ($n = 24$) in the laboratory. Females of *S. keyserlingii* were captured in the vicinities of Tomsk (Western Siberia), and males of *S. tridactyla* – in the vicinities of Khabarovsk (Far East) during the breeding season. The animals were observed in aquariums. Males performed tail and body vibrations to attract females. Females may also swing their tails to attract males. In general, the reproductive behavior of the *S. tridactyla* and the *S. keyserlingii* is similar. Two of three clutches of females of *S. keyserlingii* were fertilized by males of *S. tridactyla*. Embryos developed, and then larvae appeared. The similarity of behavior and the development of hybrid embryos indicate the absence of behavioral and gametal barriers between species. The results show the possibility of hybridization between species. Further studies of evaluation of the viability of embryos, larvae and postmetamorphic stages, as well as hybrids' fertility are necessary.

Key words: Siberian Salamanders; *Salamandrella tridactyla*; *Salamandrella keyserlingii*; Hynobiidae; hybridization; reproductive behavior.

Received June 15, 2013