

**Фенология сибирского углозуба
(*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae)
в климатически различных районах северо-востока Азии**

Н.А. Булахова*, Е.И. Михайлова, Д.И. Берман

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан, Россия

*sigma44@mail.ru

Аннотация. Проанализированы сроки основных фенологических событий и некоторые сопряженные с ними черты экологии сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) в нескольких удаленных популяциях в холодном морском, экстраконтинентальном и арктическом климате на северо-востоке Азии. Показано, что популяции закономерно различаются по продолжительности сезона активности: на охотоморском побережье у Магадана он почти в полтора раза длиннее (4–4,5 месяца), чем в континентальных популяциях и на Чукотке (3–3,5 месяца). Вместе с тем, сроки начала и окончания ключевого момента биологии – размножения, предельные даты, динамика и общая его продолжительность в прибрежных и континентальных популяциях могут совпадать (при существенном варьировании каждого показателя в зависимости от погоды конкретной весны). Даты и интенсивность выхода отнерестившихся углозубов из водоемов различаются: в одних континентальных популяциях и на арктическом побережье они задерживаются в воде до августа, в других континентальных – выходят уже через месяц после начала размножения, как и на юге Северо-Востока. Сроки эмбрионального и личиночного развития даже при совпадении дат откладки икры варьируют – существенно различаются в расположенных рядом водоемах и совпадают в удаленных популяциях региона и даже ареала. Метаморфоз и выход сеголетков на сушу в самых южных популяциях региона начинается примерно на две недели позже, чем в континентальных и арктических. Размеры метаморфов могут значительно варьировать как в удаленных районах, так и в расположенных рядом водоемах или в одном и том же водоеме в разные годы; в ряде случаев они сопоставимы с размерами сеголетков из других частей ареала. Таким образом, большее влияние на рассматриваемые характеристики, несомненно, оказывает многообразие климатической и микроклиматической составляющих, чем географическое положение популяций.

Ключевые слова: сезон активности, сроки размножения, эмбриональный и личиночный периоды, размеры метаморфов, выход из водоемов.

Благодарности. Авторы благодарят коллег, помогавших при выполнении полевых работ. Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект 19–04–00312а).

Введение

Сибирский углозуб широко распространен на северо-востоке Азии. За исключением п-ова Чукотка, он встречается повсюду, где есть подходящие местообитания, – от северного побережья Охотского до побережья Восточно-Сибирского морей. Несмотря на суровейшие зимние температурные условия, характерные для региона с «полюсом холода» Северного полушария (территория между метеостанциями Оймякон, Мома, Делянкир в северо-восточной Якутии), в окрестностях первых двух названных пунктов углозуб – массовое или обычное животное. На северном побережье Охотского моря в Магаданской

области и Хабаровском крае он встречается почти повсеместно; в континентальных районах поднимается примерно до 1000 м н. у. м. (район перевала Болотный на Охотско-Колымском водоразделе). Широко распространен углозуб и на самом севере региона – в тундрах побережья Восточно-Сибирского моря.

Обширная территория региона по климату не едина: по мере продвижения с юга во внутренние районы холодный муссонный климат сменяется экстраконтинентальным, который господствует на всей территории Северо-Востока до побережий северных морей, где его замещает арктический климат. Смена ощущается уже в

нескольких километрах от моря и на разных участках нарастает различающимися темпами, зависящими в основном от рельефа. В Магаданской области, в среднем, примерно в 100 км от берега и, гарантированно, – к северу за перевалами Гусакова (Тенькинская автотрасса) и Болотным (за пос. Атка на Центральной трассе) климат везде в разной степени экстраконтинентальный. Охотско-Колымский водораздел, маркируемый названными перевалами, – не только часть Великого водораздела (Тихий–Северный Ледовитый океаны), но и мощный климатический рубеж. Достаточно сказать, что температура -30°C в континентальных районах оценивается как безусловно «теплая» погода, а на охотоморском побережье – как крайне холодная. Летняя ситуация имеет обратный знак: температуры выше 25°C во многих континентальных районах – рядовое явление, тогда как для побережья – близки к абсолютному максимуму. Поскольку континентальная территория Северо-Востока представлена сложной системой средневысотных хребтов и плоскогорий и изолированных межгорных впадин, здесь формируется большое разнообразие локальных климатов и микроклиматов.

В литературе по экологии сибирского углозуба существуют обобщенные представления о «северо-восточных» популяциях вида [1]. В них объединены результаты исследований на различающихся по климату территориях: в отдельных районах северо-восточной Якутии и Чукотки [2], а также в окрестностях стационара Института биологических проблем Севера ДВО РАН «Абориген». Биологическая станция, на которой проводили работы сотрудники лаборатории биоценологии в 80-е годы прошлого столетия, находилась в верховьях Колымы; полученные данные частично опубликованы [1, 3–7], но значительная их доля оставалась необработанной. В последние годы мы начали столь же разносторонние исследования экологии углозуба на охотоморском побережье [8–12].

Анализ и синтез известных и неопубликованных сведений, полученных при исследовании географических популяций, позволяет составить цельное представление об экологии вида, единстве и различиях ее черт в регионе со столь контрастными зональными и локальными климатами. В этом состоит цель настоящей работы.

Конкретные задачи настоящей публикуемой ее части – сравнение сроков основных феноло-

гических событий и особенностей развития в удаленных популяциях сибирского углозуба на Северо-Востоке.

Материалы и методы

Выделим основные физико-географические различия исследованных районов. В континентальной части Северо-Востока и к северу от нее повсеместно распространена сплошная многолетняя мерзлота, тогда как на охотоморском побережье она имеет «островной» характер: занимает в основном морские террасы, пологие заболоченные и северные склоны, шлейфы низкогорий.

На самом юге региона – на охотоморском побережье в окрестностях Магадана (около 60° с.ш.) в холодном муссонном климате средние годовые температуры воздуха существенно выше ($-2\ldots-3^{\circ}\text{C}$), чем в континентальных районах, где на разных станциях они достигают $-10\ldots-15^{\circ}\text{C}$. Эта разница формируется не за счет летних их значений (средняя самого теплого месяца – августа – около 12°C), а из-за более «мягкой» зимы на побережье (средняя января $-16\ldots-17^{\circ}\text{C}$ при минимальной $-34\ldots-35^{\circ}\text{C}$). Средняя температура мая у Магадана около 0°C . Близость моря обуславливает относительно длительный безморозный период – с первой декады июня до третьей декады сентября [13]. Сумма положительных температур за теплый сезон составляет около 1200°C , но суммы выше 10°C – лишь около 700°C [14]. Осенью отрицательные среднесуточные температуры воздуха наступают обычно во второй декаде октября. Из-за особенностей рельефа характер зимы может различаться даже в расположенных близко пунктах.

Основные населенные углозубом на приморских равнинах биотопы – мохово-осоково-кустарничковые и пушицевые кочкарные тундры; водоемы – термокарстовые, пойменные и антропогенного происхождения. На охотоморском побережье исследованы несколько наиболее южных в регионе популяций (рис. 1). Они расположены в 1–6 км от моря на разной высоте: термокарстовые водоемы в прибрежных лесотундровых ландшафтах (2–4 м н.у.м.) к западу («Большое» и «Малое Янские») и к востоку («Длинное») от Магадана, в том числе – на шлейфе в долине р. Танон («Термокарст», 30 м н.у.м.) – правого притока р. Ола, реки первого порядка Охотского бассейна; заболоченные водоемы в пойме р. Ойра («Ойра», 2 м н.у.м.) – реки первого порядка Охот-

ского бассейна; антропогенные водоемы – копани и карьеры вдоль дорог («Парные» 13 м н.у.м., «Копань» 35 м н.у.м., «Натальино» 73 м н.у.м.); расположенные на высоте 200–210 м н.у.м. слабопроточные водоемы «Верхнее» и «Нижнее Венечные» на заболоченном пологом шлейфе склона узкого сильно выдающегося в море полуострова Старицкого у вершины Каменный Венец.

На большей части континентальной территории Северо-Востока весна короткая, солнечная, с небольшим количеством осадков, что обеспечивает дружное таяние снега. Максимальная температура к концу мая может достигать 20 °С, но на протяжении всего месяца возможны резкие похолодания с выпадением снега [15]. Лето умеренно теплое, малооблачное, с жаркими днями (максимальная температура превышает 30 °С), но с прохладными ночами. В континентальных районах разной степени полноты исследования проведены нами в Магаданской области: у оз. Черное (61° с.ш., 860 м н.у.м.), в верховьях Колымы в окрестностях стационара ИБПС ДВО РАН «Абориген» (62° с.ш., 450–550 м н.у.м.), у пос. Сеймчан (63° с.ш., 200 м н.у.м.) (рис. 1), а также в Республике Саха (Якутия) в окрестностях пос. Абый (68° с.ш., 40 м н.у.м.). Сотрудник ИБПС ДВО РАН Н.Е. Докучаев проводил наблюдения в долине р. Омолон (около 66° с.ш. 160 м н.у.м.) – правого притока Колымы в ее нижнем течении [2].

Наиболее полно исследованы популяции углозуба в окрестностях «Аборигена». Климат этого района переходный между холодным муссонным приморских территорий области и экстроконтинентальным Восточной Якутии [16]. Средние годовые температуры воздуха здесь –9...–11 °С; средняя температура января –34...–36 °С при среднем из абсолютных минимумов –53...–55 °С. Лето относительно теплое – средняя температура июля 13–14 °С; сумма положительных температур за теплый сезон – около 1300 °С, выше 10 °С – около 1000 °С, что почти на треть больше, чем на побережье Охотского моря [14]. Продолжительность безморозного периода – с начала июня до конца августа. Сумма осадков – 300–450 мм в год, большая их часть выпадает во вторую половину лета. Отношение возможного испарения к количеству выпадающих осадков позволяет характеризовать увлажнение района как умеренное [17].

Заселяемые сибирским углозубом здесь биотопы – разной степени трансформированные ли-

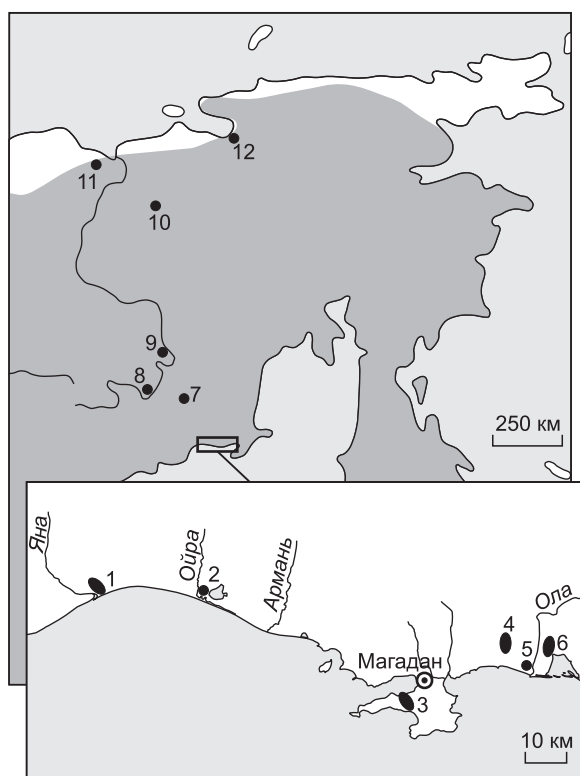


Рис. 1. Карта-схема исследованных на северо-востоке Азии популяций сибирского углозуба.

Охотоморское побережье: 1 – «Большое и Малое Янские», 2 – «Ойра», 3 – «Верхнее и Нижнее Венечные», 4 – «Копань и Термокарст», 5 – «Натальино», 6 – «Длинное и Парные». Континентальная территория: 7 – оз. Черное, 8 – «Абориген», 9 – «Сеймчан», 10 – «Омолон». Арктическое побережье: 11 – «Халерчинская тундра», 12 – «Чаунская тундра».

Fig. 1. Schematic map of the Siberian salamanders populations studied in northeast Asia.

Sea of Okhotsk coast: 1 – Bolshoe and Maloye Yanskye, 2 – Oira, 3 – Verchnee and Nizhnee Venichnye, 4 – Kopan and Termokarst, 5 – Natal'ino, 6 – Dlinnoe and Parnye. Continental territory: 7 – l. Chernoe, 8 – Aborigen, 9 – Seimchan, 10 – Omolon. Arctic coast: 11 – Khalerchinskaya tundra, 12 – Chaunskaya tundra.

ственничные редколесья; водоемы – террасовые термокарстовые, значительная доля приходится на копани, карьеры, автодорожные кюветы и т. п. Исследования проводили на многих водоемах, на трех из них наблюдения вели систематически. Они различаются расположением, типом, размером и глубиной:

- открытый (незатененный) водоем (ВДМ-2) – два соединяющихся между собой временных антропогенных озера в долине ручья Олень (приток р. Сибит-Тыэллах, левый приток Колымы первого порядка), площадью 350 и 150 м² максимальной глубиной 1 и 2 м, не затененные, без

водной растительности, с отдельными подтопленными ивами;

- затененный водоем (ВДМ-3) – постоянный, антропогенный, расположен в лиственничнике в 800 м от ВДМ-2, площадью 30 м² с высокими берегами и максимальной глубиной более 2 м;
- «Пристань» – озерко, примерно 25 × 15 м, глубиной 0,5 м, среди заболоченного участка первой надпойменной террасы Колымы возле лодочной пристани.

На самом севере региона (69° с.ш.) в Халерчинской тундре и на побережье Чаунской губы проводили исследования сотрудники ИБПС А.В. Андреев и Г.И. Атрашкевич [2] (см. рис. 1). Климат этой приморской низменности арктический, с длительной морозной и ветреной зимой, с короткими и холодными летом, весной и осенью [15]. Переход температуры через 0 °С осенью происходит обычно в конце сентября – начале октября с одновременным формированием постоянного снежного покрова. Зимние температуры здесь несколько выше, чем в континентальных районах (в январе средние достигают –32...–34 °С), однако сильные метели обуславливают большую жесткость погоды. Среднесуточные температуры переходят в положительную область обычно лишь в конце мая – начале июня. Лето пасмурное, часты туманы и затяжные моросящие дожди, в любой месяц возможен мокрый снег. Средняя температура июля 6–11 °С. Годовая сумма осадков от 150–180 мм в районе дельты Колымы до 250–300 мм и более – в районе Чаунской губы [15]. Основные типы заселяемых углозубом водоемов – термокарстовые и старичные озера в речных поймах [2].

Для исследования перемещений взрослых животных с суши в воду и обратно, а также для отлова закончивших метаморфоз особей во всех популяциях использовали кольцевые или линейные заборчики из полиэтиленовой пленки с земляными ловушками снаружи и внутри.

При изучении морфологической изменчивости измеряли длину тела до переднего края клоаки (L , мм), общую длину тела с хвостом ($L.t.$, мм), определяли массу (P , мг) животных.

Систематические наблюдения за развитием икры проводили во всех трех водоемах в верховьях Колымы и в части прибрежных охотоморских. У стационара «Абориген» для этого были сооружены системы закрепленных плавающих мостков, позволявших проводить работы не только вдоль берегов, но и в центральных частях водоемов.

Статистическая обработка материала проведена с использованием стандартных методов в программах Excel и Statistica.

Результаты и обсуждение

Выход с зимовки. Время пробуждения углозубов весной после схода снежного покрова над местами зимовки зависит от температуры воздуха. На поверхности взрослые углозубы появляются после оттаивания верхних 5–10 см мохового покрова или почвы, что в верховьях Колымы происходит обычно в конце второй декады мая (с отклонениями в отдельные годы от начала до конца месяца). В окрестностях Магадана из-за низких весенних температур воздуха почва оттаивает в основном за счет тепла талых вод и дождей. Углозубы пробуждаются здесь и выходят из зимовки в среднем несколько раньше, чем в верховьях Колымы (обычно около 7–12 мая), однако в сухие весны или после холодных бесснежных зим могут задерживаться в зимовочных убежищах, как и в верховьях Колымы, до конца месяца. В северных континентальных и прибрежных арктических популяциях выход из зимовки отмечен не ранее третьей декады мая [2; наши наблюдения].

Неполовозрелые углозубы и в верховьях Колымы, и на приморских территориях у Магадана после зимовки начинают встречаться на поверхности позже взрослых. Во время хода животных на нерест в окрестностях водоемов отлавливается считанное число ювенильных особей, кратко возрастающее через три–четыре недели. Единичные неполовозрелые у водоемов весной – это поздно закончившие метаморфоз животные, вышедшие на сушу уже в начале формирования снежного покрова и потому оставшиеся на зимовку близ уреза воды.

Перемещение взрослых особей в воду. В исследованных районах углозубы размножаются почти исключительно в полностью промерзающих водоемах, которые весной поверх льда заполняют талые воды, постепенно растапливающие лед. В непромерзающих водоемах размножение крайне редко, поскольку собирающаяся поверх льда талая вода при появлении заберегов уходит, лед обсыхает. Температура воды близка к 0 °С, она повысится только со сходом значительной части льда, но к тому времени нерест в расположенных рядом промерзающих водоемах почти заканчивается. В отличие от северных континентальных популяций (в долине р. Омо-

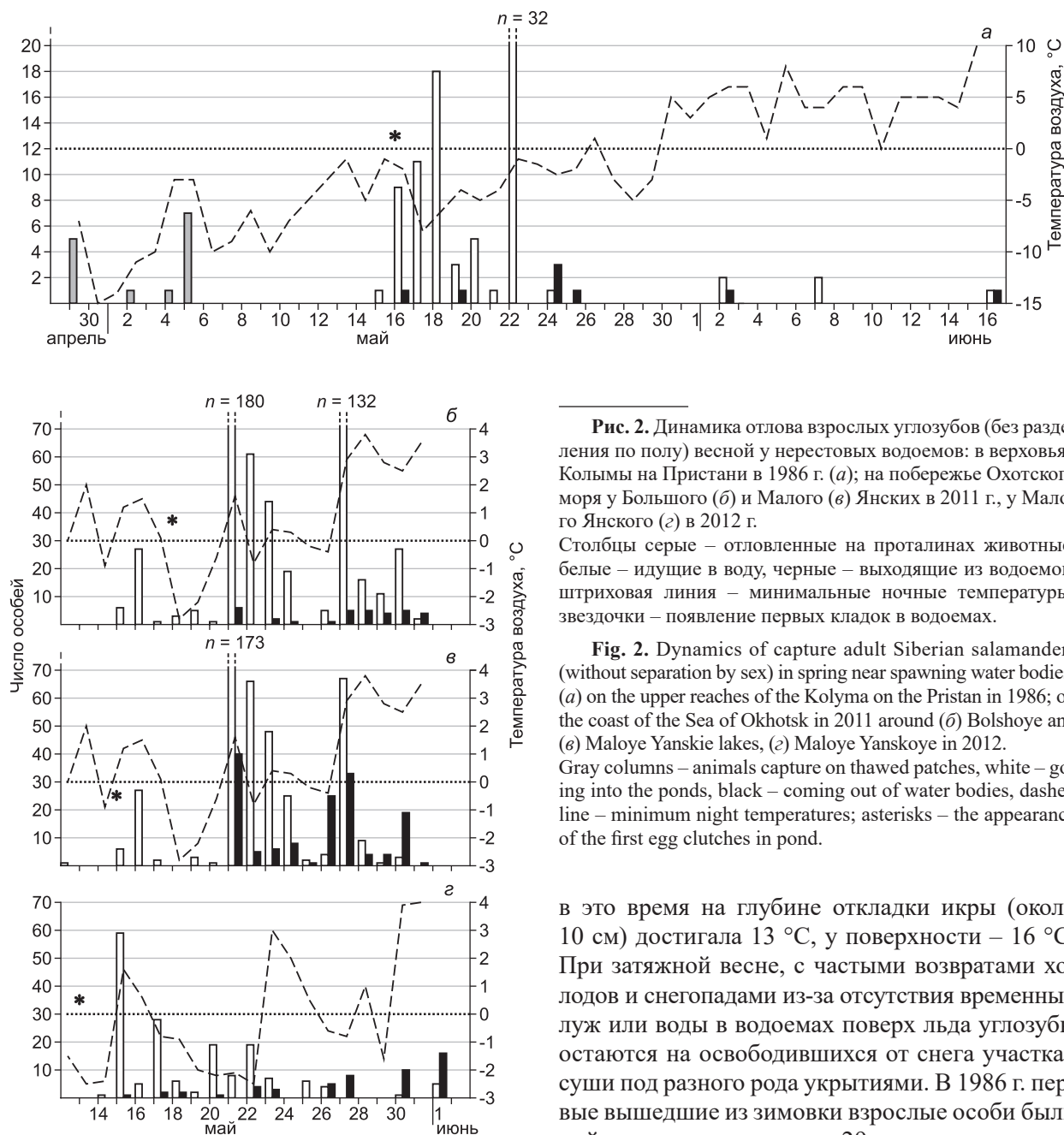


Рис. 2. Динамика отлова взрослых углозубов (без разделения по полу) весной у нерестовых водоемов: в верховьях Колымы на Пристани в 1986 г. (а); на побережье Охотского моря у Большого (б) и Малого (в) Янских в 2011 г., у Малого Янского (г) в 2012 г.

Столбцы серые – отловленные на проталинах животные, белые – идущие в воду, черные – выходящие из водоемов, штриховая линия – минимальные ночные температуры; звездочки – появление первых кладок в водоемах.

Fig. 2. Dynamics of capture adult Siberian salamanders (without separation by sex) in spring near spawning water bodies: (a) on the upper reaches of the Kolyma on the Pristan in 1986; on the coast of the Sea of Okhotsk in 2011 around (б) Bolshoye and (в) Maloye Yanskoye lakes, (г) Maloye Yanskoye in 2012.

Gray columns – animals capture on thawed patches, white – going into the ponds, black – coming out of water bodies, dashed line – minimum night temperatures; asterisks – the appearance of the first egg clutches in pond.

лон), где углозуб избегает затененных лесных водоемов [2], в верховьях Колымы и на побережье Охотского моря подобные озера используются для нереста.

В верховьях Колымы период между пробуждением животных и началом размножения год от года может различаться. В годы с дружной весной углозубы сразу перемещаются в образовавшиеся водоемы, и между выходом из убежищ после зимовки и началом размножения проходит всего 3–6 дней. Максимальная температура воды

в это время на глубине откладки икры (около 10 см) достигала 13 °C, у поверхности – 16 °C. При затяжной весне, с частыми возвратами холодов и снегопадами из-за отсутствия временных луж или воды в водоемах поверх льда углозубы остаются на освободившихся от снега участках суши под разного рода укрытиями. В 1986 г. первые вышедшие из зимовки взрослые особи были пойманы на проталинах 29 апреля, но последующее похолодание с обильными снегопадами отсрочило начало их перемещения в водоем более чем на две недели (до 16 мая) (рис. 2, а). Находясь вне воды, животные питаются (в желудках – пища), что свидетельствует об отсутствии «брачного поста» у углозубов не только в водоемах [2, 18], но и сразу после пробуждения.

Массовое перемещение в воду особей обоих полов и в верховьях Колымы, и в прибрежных охотоморских популяциях начинается почти одновременно. Как и в окрестностях Магадана [8, 9], взрослые самцы заканчивают движение в водое-

мы раньше, чем самки: в водоеме на Пристани 16 мая 1981 г. насчитывалось более 40 токующих самцов, к которым, судя по ловушкам кольцевых заборчиков, в последующие шесть дней присоединились около 30 самок и лишь 5 самцов; в окрестностях ВДМ-2 в это же время было поймано 15 самок и только 6 самцов.

Длительное пребывание активных животных в некоторые годы на суше перед началом сезона размножения отличает популяции верховий Колымы от прибрежных арктических и охотоморских. В последних стабильные популяции углозуба существуют у постоянных термокарстовых или антропогенных промерзающих водоемов, рано заливаемых талыми водами, что позволяет животным сразу после пробуждения перемещаться на нерест (рис. 2, б–г). Здесь, как правило, обильные снегопады отмечаются даже в начале третьей декады мая, но не сопровождаются значительным похолоданием, поэтому не корректируют динамику входа животных в водоемы и ход размножения.

Сезон размножения. Даты его начала в верховьях Колымы и на охотоморском побережье могут варьировать почти на месяц в зависимости от погодных условий конкретного года. В окрестностях стационара «Абориген» за годы наблюдений самое раннее начало отмечено 6–7 мая, самое позднее – 2–3 июня; в приморских популяциях – с 4–6 мая до первых чисел июня. Несколько севернее «Аборигена», у пос. Сеймчан (63° с.ш.), в незатененных водоемах кладки из года в год появляются не ранее третьей декады мая, а в лесных водоемах – позже на неделю. Южнее, но вблизи верхнего предела распространения вида – у оз. Черное (61° с.ш., 830 м н.у.м.) углозуб нерестится лишь в начале июня. Столь же поздно (первая декада июня) отмечено начало размножения в долине р. Омолон и в Чаунских тундрах, и еще позже – во второй–третьей декадах этого месяца – на этой же широте в низовьях Колымы в Халерчинской тундре [2]. Значительное варьирование дат входа животных в воду в Северо-восточной Якутии у Верхоянска (около 68° с.ш.), где оно происходит с середины мая до первой декады июня [19, 20], позволяет предположить возможность смещения размножения на более ранние сроки в отдельные теплые весны и в континентальных популяциях на севере исследованного нами региона. При значительных понижениях температур нерест может прерываться на значительное время, как и в Центральной

Якутии [19]; в 1985 г. он начался у «Аборигена» 22–23 мая, но прекратился почти на неделю из-за резкого похолодания и интенсивно возобновился с приходом тепла только 4 июня.

Начало размножения в верховьях Колымы в холодные весны может существенно задерживаться даже после входа животных в воду. Например, в 1980 г., когда прошел длительный заморозок, погубивший всю молодую хвою уже распустившихся лиственниц (средняя температура второй декады мая 0,2 °С, третьей – –3,1 °С), первая икра отмечена лишь через две недели после начала перемещения углозубов в воду (1–3 июня). Обычно же единичные кладки появляются за несколько суток до массового хода животных с суши в водоемы (см. рис. 2). На побережье наиболее ранняя, уже 2–3-суточная кладка отмечена нами 30 апреля 2019 г., при массовом перемещении животных в водоем 5–6 мая и формировании брачных скоплений после 8–9 мая.

В те же самые сроки – в конце первой декады мая мы отмечали начало откладки икры во многие годы на юге Дальнего Востока (южные и центральные районы Хабаровского края, Еврейская автономная и Амурская области), несмотря на различия климатов.

В наиболее холодные весны размножение и на охотоморском побережье, и в верховьях Колымы начинается в те же даты, что и обычно в наиболее северных континентальных и приморских популяциях (конец мая–начало июня). Ни в одном из исследованных нами районов свежие кладки не появлялись позже 15 июня, за исключением Венечных озер, расположенных у Магадана в зоне постоянных холодных морских туманов («выносов»). Здесь размножение из года в год, за редкими исключениями, начинается в начале июня, и единичные свежие кладки отмечены вплоть до 20 июня. В годы с поздней весной нерест завершается в более короткие сроки, поэтому общая продолжительность его варьирует почти вдвое – от 15 суток (поздняя весна) до 1 месяца (ранняя весна).

Подавляющая часть икры (до 80 %) в водоемах верховий Колымы откладывается в первые несколько суток после формирования брачных скоплений животных (рис. 3). В приморских популяциях, где динамика оттаивания почвы, как мы сообщали выше, в большей мере связана с дождями и половодьем, а не с температурами воздуха, после малоснежных и суровых зим выход углозубов из зимовки и перемещение в нере-

стовые водоемы могут быть растянуты, что сказывается на динамике нереста. Например, холодной весной 2020 г. размножение во многих водоемах началось только после 20 мая и было постепенным – свежие кладки в значительном количестве появлялись даже в начале июня, в то время как в первых уже завершалось развитие.

Наиболее массовые токи самцов в обоих регионах, несмотря на существенную протяженность сезона размножения, приурочены к его началу. В верховьях Колымы, как правило, через 10–14 дней после регистрации первых брачных скоплений самцы рассредоточиваются по водоему [21]. В приморских популяциях у Магадана это происходит еще быстрее – примерно через 7–10 дней. Исчезновение брачных токов не означает завершения размножения – оно продолжается, о чем свидетельствуют свежие кладки (см. рис. 3). Например, в середине мая 1981 г. в водоеме на Пристани у «Аборигена» токовали 24–26 самцов, через две недели не было уже ни одного, но свежие кладки появлялись до 12 июня.

Гибель икры и личинок нередка в исследованных водоемах, и причины ее различны. Часть икринок не развивается, вероятно, будучи не оплодотворена, и сохраняется в неизменном виде вплоть до разрушения теки. От 30 до 78 % кладок в исследованных водоемах верховий Колымы имели подобные икринки, но в совокупности они составляли в разные годы лишь 1,3–4,3 % от суммарной популяционной плодовитости. Столь же невысокая доля неоплодотворенных икринок (менее 5 %) отмечена в долине р. Омолон и на Чаунской низменности [2]. Некоторые икринки в кладках разрушаются уже на начальных этапах развития: на поверхности появляется быстро увеличивающееся светлое пятно, которое через непродолжительное время занимает значительную ее часть, икринка теряет цельность, ее содержимое окрашивает оболочки в серебристо-серый цвет. Эти непрозрачные «бусины» диаметром около 9 мм могут сохраняться в теках вплоть до конца развития соседних неповрежденных эмбрионов, после чего выпадают в воду через разрывы стенок.

В некоторых водоемах наблюдается другой тип разрушения икринок, при котором яйцеклетки исчезают почти бесследно, – среди нормально развивающихся икринок в теке остается, казалось бы, незаполненное пространство, которое, между тем, содержит хорошо видимые на про-

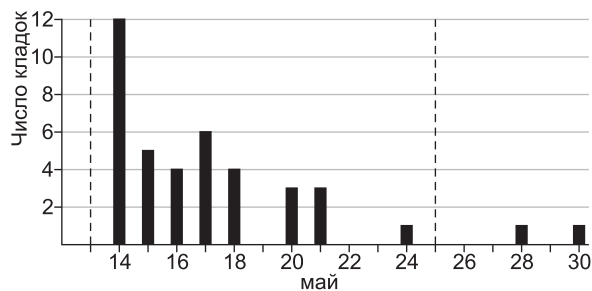


Рис. 3. Динамика появления кладок в водоеме ВДМ-2 (верховья Колымы) в 1982 г. Штриховые линии – даты образования и исчезновения нерестовых скоплений самцов.

Fig. 3. The appearance of egg clutches in the pond VDM-2 (upper of the Kolyma) in 1982. Dashed lines are the dates of formation and disappearance of spawning aggregations of males.

свет целые оболочки с желтоватыми помутнениями – остатками яйцеклеток.

В отдельных прибрежных популяциях отмечена массовая гибель икры, вероятно, из-за грибковых заболеваний. Однако она отмечена лишь в некоторых водоемах, наблюдается из года в год и затрагивает разные доли отложенной икры (иногда почти 100 %). Такой же тип гибели более трети отложенных икринок отмечен в одной из самых северных популяций – в Халерчинской тундре; исследователи связывают ее с аномальной холодной летней погодой в год наблюдения [2].

Смертность на средних и поздних этапах развития, как правило, существенно выше, чем на ранних, – в отдельных изученных нами кладках она достигает 75 %. Эмбрионы при этом мацерируются и могут сохраняться в оболочках, или же разрушение захватывает и оболочки.

Значителен риск гибели икры от хищников, в первую очередь – личинок ручейников, которые обнаружены на кладках в ряде водоемов как в окрестностях Магадана, так и в верховьях Колымы. Летом 1981 г. в водоеме у пристани все появившиеся в начале нереста кладки были уничтожены ими, уцелели немногие поздние благодаря снижению численности хищников, и к середине июня сохранились лишь 11 кладок возрастом 1–7 дней из многих десятков отложенных. Относительная редкость массовой гибели кладок от ручейников связана с более поздним, как правило, появлением последних в столь значительных количествах.

Риск обсыхания икры и гибели личинок существует, как и везде в ареале, в неглубоких водоемах и на мелководье. В 2019 г. в одном из водоемов в окрестностях Магадана более 85 %

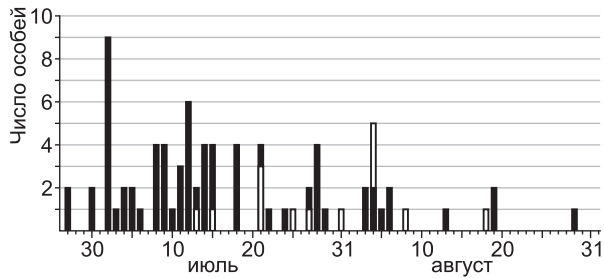


Рис. 4. Выход взрослых сибирских углозубов из водоемов в окрестностях стационара «Абориген» в 1980 г. Черная заливка – незатененный водоем (ВДМ-2), белая заливка – лесной (ВДМ-3).

Fig. 4. The emergence of adult Siberian salamanders from water bodies in the vicinity of the «Aborigen» station in 1980. Black – unshaded pond (VDM-2), white – forest pond (VDM-3).

кладок погибли на ранних стадиях развития из-за быстрого отступления аномально высоких талых вод, заливших весной отлогие берега, на которые была отложена значительная доля икры.

Пересыхание водоемов, приводящее к катастрофической гибели личинок, происходит в верховьях Колымы из-за высоких июньских температур и отсутствия осадков. Например, в 1981 г. некоторые исследованные водоемы сохранились только благодаря искусственному подпруживанию; в отдельные моменты они представляли собой мелкие лужицы, в которых резко возрастала плотность личинок и отмечалась высокая смертность, вероятно, в том числе, и от перегрева.

Суммарная гибель икринок, эмбрионов и личинок может быть очень значительной. Так, в верховьях Колымы в ВДМ-2 в 1980 г. закончили развитие 877 сеголеток (более 20 % от числа икринок из 29 отложенных весной кладок), а засушливым летом 1981 г. – менее 5 % (197 выживших особей из 28 кладок). На приморских территориях в 2020 г. в водоемах поймы Ойры развитие завершилось менее чем в 3 % кладок.

Гибель личинок поздних стадий развития, не успевших пройти метаморфоз, наблюдается из года в год во всех популяциях региона осенью при образовании льда на водоемах. Она велика, но трудно оценима количественно.

Выход из водоемов половозрелых животных различается в исследованных популяциях, прежде всего, по срокам. В верховьях Колымы взрослые углозубы остаются в нерестовых водоемах долго, лишь незначительная доля самок покидает их сразу после откладки икры. Заметное число животных выходит почти через месяц после начала размножения (в годы с ранней весной – с сере-

дины июня, с поздней – с конца июня) и продолжается в июле, а то и до середины августа. Даже в расположенных рядом водоемах динамика выхода может различаться – из затененных лесных водоемов животные начинают выходить позже, чем из незатененных открытых (рис. 4).

В окрестностях Магадана углозубы, напротив, не задерживаются в воде. Самки появляются на суше сразу после нереста – уже в третьей декаде мая в 2011, 2012 и 2016 гг. Янские озера покинуло до трети самок и подавляющее число – до начала июня. Массовый выход участвовавших в размножении самцов здесь из года в год наблюдается примерно через месяц после входа в воду. Столь же сильно различаются по времени выхода взрослых углозубов из нерестовых водоемов более северные популяции: в Чаунских тундрах они покидают воду в период с конца июня до начала августа, а в континентальных популяциях долины р. Омолон – уже к концу июня [2].

Выход животных обоих полов, как и активность на суше, в верховьях Колымы прерываются в сухие жаркие периоды. В конце июня и первой половине июля 1981 г. углозубы почти не попадались в ловушки из-за крайней сухости: еще не вышедшие оставались в воде, а покинувших водоемы можно было обнаружить лишь в сырых местах (на недавно обсохших берегах или дне пересохших луж) под укрытиями. Перемещения и наземная активность резко возобновляются во время дождей. Во влажном климате приморских территорий при умеренных температурах воздуха, напротив, связи «пиков» выхода взрослых животных из воды ни с минимальными, ни с максимальными температурами воздуха или осадками не выявлено.

Продолжительность развития эмбрионов и личинок различается как в разных кладках в одном водоеме, так и в одном и том же водоеме в разные годы и между водоемами в один и тот же год.

Значительная растянутость нереста на охотморском побережье и в верховьях Колымы (до месяца) часто обуславливает одновременное присутствие в водоеме и первых личинок, и недавно отложенных кладок. Самые ранние сроки появления личинок из «передовых» кладок на побережье – первые числа июня, завершение развития в наиболее поздних – конец июня. В континентальных популяциях, расположенных вблизи высотного предела встречаемости вида – в окрестностях оз. Черное, появление личинок происхо-

дит не ранее конца июня, т. е. в то же время, что отмечено Г.И. Атрашкевичем [2] на самом севере ареала – в Чаунских тундрах. В верховьях Колымы наиболее ранние сроки появления личинок – 7 июня, поздние – 25 июня (продолжительность развития в разные годы и в разных водоемах – 12–31 день). Чуть позже – во второй декаде июня (при средней продолжительности эмбрионального развития около 15 суток) появляются личинки в долине р. Омолон, но в слабо прогреваемых водоемах здесь развитие почти вдвое длиннее. Еще позднее оно происходит в Халерчинской тундре – лишь в первой декаде июля, хотя эмбриональное развитие занимает 17–19 суток [2].

Среднее время эмбрионального развития существенно различается даже в один и тот же год в двух однотипных открытых водоемах, расположенных в нескольких метрах или сотнях метров друг от друга при совпадении сроков откладки икры, но различающихся глубиной, отчасти, характером дна и, соответственно, температурой воды [22]. Так, в верховьях Колымы в 1980 г. в ВДМ-2, состоящем из двух соединяющихся озерков, в более мелком (до 1 м) и лучше прогреваемом, оно завершилось почти на четверть быстрее, чем в более глубоком (около 2 м). Подобное наблюдается и на юге региона: в Малом Янском озере эмбрионы ни в одной из отложенных на донную растительность на глубине 20–30 см кладок (температура во время наиболее массового нереста около 9 °C) через три недели не завершили развитие, в то время как в Большом Янском за это время вышли все личинки из кладок, расположенных на илистых или заросших травой мелководьях, покрытых не более чем 10 см воды, температура которой достигала 17 °C.

Скорость эмбриогенеза увеличивается по мере прогревания водоема – в верховьях Колымы его продолжительность в кладках, появившихся в конце сезона нереста, была вдвое короче (12 сут), чем у отложенных почти тремя неделями раньше в еще холодную воду (24 сут). Несомненно, это «ускорение» повышает вероятность завершения развития личинок даже из наиболее поздно отложенных кладок.

Существенные различия в продолжительности эмбрионального развития вызывают и погодные условия: в верховьях Колымы в теплые годы в одних и тех же незатененных водоемах оно было на 3–12 сут короче, чем в холодные, что весьма важно при коротком лете. Иная ситуация

наблюдается в затененных лесных водоемах с более низкими и менее вариабельными температурами воды: несмотря на контрастность погод, сроки эмбрионального развития в них почти не различались. Подобное явление отмечено и в наиболее холодных водоемах на охотоморском побережье: в Венечных озерах, находящихся в зоне действия холодных морских туманов, где начало размножения, как правило, приходится на начало июня, сроки завершения развития личинок менее вариабельны по годам и приходятся в среднем на конец второй декады месяца.

Минимальный период личиночного развития (от появления первых личинок до выхода на сушу первых сеголеток) в верховьях Колымы в благоприятное по погоде лето колебался от 34 суток в открытых незатененных водоемах до 52 суток – в лесном. Еще более короткое развитие описано в открытых водоемах в долине р. Омолон – менее 1 месяца, однако в слабо прогреваемых лесных водоемах часть личинок не успевает развиваться и к середине сентября [2]. В популяциях на побережье Охотского моря даже в наиболее «теплых» открытых озерах минимальный период достигает 2 месяцев, т. е. вдвое больше, чем в континентальных районах.

Таким образом, различия в минимальных сроках развития между водоемами, а также между минимальной и максимальной его продолжительностью в одном водоеме может быть весьма значительными и близкими к варьированию продолжительности развития, известному для ареала в целом [1, 23].

Выход сеголетков на сушу. Минимальный совокупный срок эмбрионального и личиночного развития (от появления первых кладок до выхода из водоема первых сеголетков) в благоприятных по термическим условиям водоемах верховий Колымы в годы как с ранними, так и поздними веснами занимает примерно два месяца; в менее прогреваемых водоемах – на 2–4 недели продолжительнее. В прибрежных охотоморских популяциях даже в теплых водоемах он более двух с половиной месяцев, а в наиболее холодных – не менее трех. Значительно быстрее происходит развитие в изученных северных популяциях – около 1,5 месяцев на Омолоне и Чаунской тундре [2], что требует дополнительных исследований. В последних числах июля в мелких водоемах в окрестностях п. Абый (68° с.ш.) оставалось лишь незначительное число личинок

поздних стадий развития; вышедшие из воды сеголетки встречались в мезофитных условиях под укрытиями.

В отличие от взрослых особей, которые могут длительное время находиться в воде, пребывание заканчивающих развитие личинок в водоемах, вероятно, ограничено. По нашим наблюдениям, завершившие метаморфоз (утратившие жабры) животные, попав в ловушки с водой, погибают в течение 1–2 суток (в сухих ловушках они остаются живы, как и взрослые животные в залитых ловушках) и, вероятно, по этой причине вынуждены сразу покидать водоемы.

Даты начала выхода из воды метаморфов в верховьях Колымы сильно варьируют как в одном и том же водоеме в зависимости от погоды весны и лета (т. е. от сроков нереста и скоростей развития), так и в разных водоемах в один и тот же год (рис. 5). В открытых хорошо прогреваемых озерах в годы с теплым летом выход начинается с середины июля, с холодным – на две недели позже. Так, в 1981 г. первый сеголеток в ВДМ-2 был отловлен 12 июля и, начиная с 17 июля, они составляли существенную долю среди пойманных во внутренние цилиндры животных. В холодном 1980 г. в том же водоеме эти события пришлось на 27 июля и 4 августа соответственно (т. е. на 16–19 суток позже). В затененных водоемах, в которых длительно сохраняются остатки льда

и температуры воды в течение лета низки, развитие длится дольше, но продолжительность его меняется мало: в теплые годы оно не бывает значительно более коротким, чем в холодные. Выход сеголетков из ВДМ-3 в 1981 г. начался 10 августа (см. рис. 5), в 1980 г. – 18 августа, т. е. сроки завершения развития вдвое менее вариabельны, чем в открытых. Миграция метаморфов на сушу в верховьях Колымы может быть спровоцирована погодными условиям – обнаружена связь выхода отдельных их групп с дождливыми погодными [22].

Выход сеголетков из воды в верховьях Колымы начинается за полтора–два месяца до наступления зимы. В годы, когда массовый выход происходит рано (с середины июля), он завершается задолго до холодов (см. рис. 5), но чаще наблюдается с начала–середины августа и ограничивается заморозками в сентябре. Часть личинок и на побережье, и на Колыме в этом случае не успевает завершить развитие и погибает – мы неоднократно видели их в октябре плавающими под молодым и прозрачным льдом. Ряд водоемов часть особей покидает очень поздно и остается на зимовку на берегу (весной они попадают в ловушки, установленные у самой кромки воды). Таким образом, предположение о возможности прохождения метаморфоза на второй год, высказываемое рядом авторов [24], не находит подтверждения на Северо-Востоке.

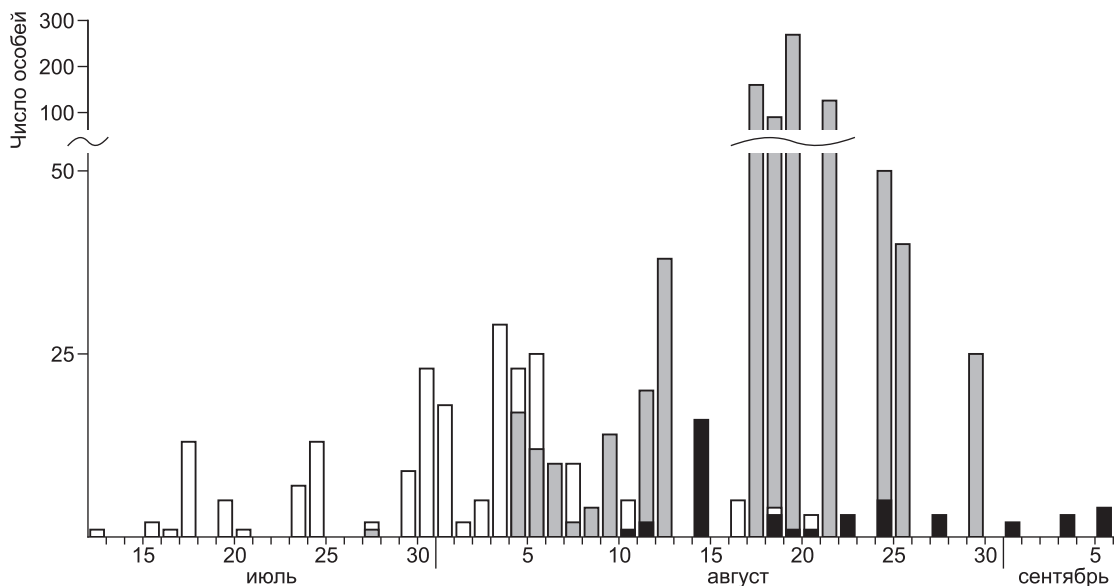


Рис. 5. Выход сеголетков сибирского углозуба из незатененного водоема (ВДМ-2) холодным летом 1980 г. (серые столбцы) и теплым засушливым летом 1981 г. (белые столбцы) и из лесного водоема (ВДМ-3) в 1981 г. (черные столбцы).

Fig. 5. The emergence of Siberian salamanders after metamorphosis from an unshaded pond (VDM-2) in the cold summer of 1980 (gray) and in warm dry summer of 1981 (white) and from a forest pond (VDM-3) in 1981 (black).

На приморской равнине (т. е. почти на 250 км к югу или более чем на 2° широты южнее верховий Колымы) первые сеголетки выходят на сушу из наиболее прогреваемых водоемов в годы с теплой весной в последних числах июля, с холодной – с середины августа; массовый же выход начинается через 10–15 дней. Как правило, он растягивается на полтора–два месяца вплоть до образования льда. В расположенных на высоте 200 м н. ур. м. Венечных озерах появление первых метаморфов даже в аномально теплые годы отмечено лишь в конце первой декады августа, а массовый выход – через две–три недели (изредка – в конце августа, но чаще – уже в сентябре) (рис. 6). В годы с холодным летом сроки выхода метаморфов здесь, как и в наиболее холодных лесных водоемах в верховьях Колымы, сдвигаются незначительно.

На протяжении ареала сибирского углозуба (от Свердловской области до Сахалина) выход сеголетков из водоемов на сушу приходится на середину июля–середину августа [1], т. е. варьирует столь же сильно, как в исследованных на Северо-Востоке популяциях.

Появление молодых животных на суше и в прибрежных охотоморских популяциях, и в верховьях Колымы может происходить равномерно, как на ВДМ-3 в 1981 г. (см. рис. 5) и Парных озерах в 2016 г. (рис. 7), так и с выраженными «пики» (см. рис. 5–7). При этом на территории с влажным морским климатом, в отличие от континентальных районов, эти «пики» не связаны с дождливыми погодными [22; наши данные]. «Пики» выхода приходится на разные даты – от начала массового хода до конца сентября. В наиболее холодных приморских Венечных водоемах они из года в год смещены на середину–конец сентября

(рис. 6). Даже в годы с очень ранним началом размножения (например, в 2005 г., когда кладки появлялись с 15 мая по 4 июня) лишь отдельные сеголетки завершили развитие в августе, массовый же выход пришелся на 10–30 сентября.

Значительное варьирование сроков завершения метаморфоза в каждой из рассмотренных популяций и на Северо-Востоке в целом (1–2 мес.) обуславливает существенную разницу продолжительности периода роста ювенильных живот-

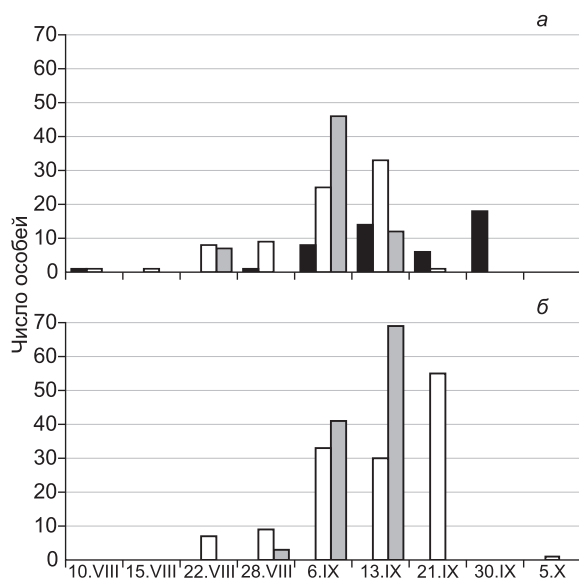


Рис. 6. Выход метаморфов в наиболее холодных местобитаниях на охотоморском побережье: из Нижнего (а) и Верхнего (б) Венечных озер.

Черная заливка – 2005 г. [22], белая – 2016 г., серая – 2017 г.

Fig. 6. The emergence of Siberian salamanders after metamorphosis from the coldest ecotopes on the Okhotsk sea coast: Nizhnee (a) and Verkhnee (b) Venchnye lakes. Black – 2005 [21], white – 2016, gray – 2017.

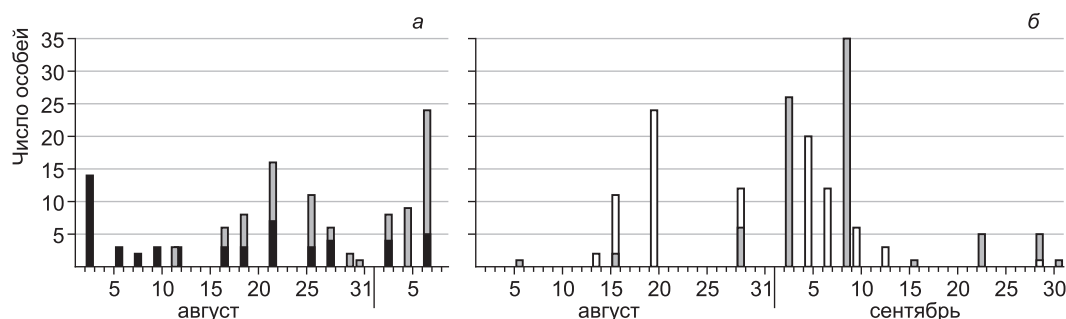


Рис. 7. Выход метаморфов из равнинных прибрежных водоемов в 2016 (а) и 2017 (б) гг. Серые столбики – Натальино, черные – «Парные», белые – «Термокарст».

Fig. 7. The emergence of Siberian salamanders after metamorphosis from lowland ponds on the Okhotsk sea coast in 2016 (a) and 2017 (b).

Gray – Natal'ino, black – Parnye, white – Termokarst.

Таблица 1

**Размеры и межгодовые различия личинок *Salamandrella keyserlingii*,
выходящих из водоемов на сушу на 45–47 стадиях развития**

Table 1

**Sizes and interannual differences of *Salamandrella keyserlingii* larvae
emerging from water bodies on land at 45–47 stages of development**

Популяция	Год	n	L, мм	p	L _{tot} , мм	p	P, мг	p
ВДМ-2	1981	13	24,3±0,2	н/д	41,9±0,6	н/д	531,0±19,5	н/д
Натальино	2016	23	23,5±0,3	*	39,7±1,0	*	507,0±22,0	—
	2017	12	21,8±0,3		36,4±1,1		н/д	—
Нижнее Венечное	2002	60	23,9±0,2	*	42,4±0,5	*	577,8±13,1	*
	2016	36	21,6±0,3	—	36,0±0,5	*	460,3±19,8	
	2017	18	21,0±0,3		34,0±0,5		н/д	
Верхнее Венечное	2016	69	22,0±0,3	—	33,5±0,4	—	352,4±13,9	—
	2017	10	21,2±0,4		34,5±0,8		н/д	
Малое Янское	2002	97	23,4±0,2	н/д	41,7±0,4	н/д	565,3±10,8	н/д

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: * – различия достоверны ($p \leq 0,05$), прочерк – различия недостоверны, н/д – нет данных.

Note. Here and in Tables 2 and 3: * – significant differences ($p \leq 0,05$), dash – not significant differences, н/д – no data.

ных до наступления холодов, т. е. в конечном итоге – их размеров при уходе на первую зимовку.

Размеры личинок перед завершением метаморфоза. Из исследованных нами водоемов выходят на сушу не только полностью метаморфизировавшие особи, но и те, чье развитие близко к завершению, но не окончено: с жабрами и остатками плавниковой складки на хвосте и заднем конце туловища (45–47 стадии развития [25]). Появление их на суше не связано с календарными сроками и не обусловлено, казалось бы, необходимостью покидать водоемы перед наступлением зимы – они попадают в ловушки на суше с июля и до самого конца хода сеголетков из воды. Доля их может быть велика – в 1981 г. 30 из 44 вышедших из ВДМ-3 сеголетков имели остатки жабр и плавниковую складку. Наблюдение в лаборатории свидетельствует о том, что личиночные признаки исчезают через несколько дней пребывания животных вне воды. Способность выживать не завершивших метаморфоз личинок во влажных местах на суше показана и в Центральной Якутии [19].

Размеры особей, выходящих на сушу с рудиментами личиночных признаков, в различных популяциях варьируют незначительно – С_в длины тела 3,5–10,5 %, общей длины – 4,8–11,9 % и лишь масса более вариабельна – 13,7–31,2 %. В водоемах, исследованных в течение несколь-

ких лет, размеры углозубов на этой стадии развития могут достоверно различаться между годами (табл. 1).

Размеры завершивших развитие особей. Тенденция изменчивости размеров метаморфизировавших животных аналогична вышеописанной: масса тела варьирует значительно (15,2–34 %), а линейные размеры – слабо (5,1–11,6 и 8,0–13,4 % соответственно). В ряде популяций обоих регионов завершившие метаморфоз животные по размерам отличаются от особей с остатками личиночных признаков (см. табл. 1, 2).

Межпопуляционная изменчивость сеголетков. Анализ объединенных выборок по каждому исследованному нами водоему за ряд лет свидетельствует о том, что, хотя по размерам сеголетки из континентального района достоверно отличаются от особей некоторых прибрежных популяций ($p \leq 0,05$), их линейные характеристики и масса находятся в диапазоне изменчивости этих показателей в популяциях окрестностей Магадана (см. табл. 2). Иными словами, и минимальные, и максимальные средние значения указанных признаков выявлены в прибрежных охотоморских популяциях. Одними из самых мелких оказались животные из Венечных озер, а самыми крупными – в выборках из придорожных карьеров в пойме р. Танон («Копань») и естественных водоемов в пойме р. Ойра. При этом животные с

Длина тела (*L*), общая длина (*L.t.*) и масса (*P*) завершивших метаморфоз особей *Salamandrella keyserlingii* в континентальной и прибрежных популяциях Северо-Востока

Table 2

Body length (*L*), total length (*L.t.*), and weight (*P*) of *Salamandrella keyserlingii* individuals after metamorphosis in continental and coastal northeastern populations

Популяции					
	ВДМ-2	Натальино	Длинное	Парные	Малое Янское
год	1980, 1981	2016, 2017	2018	2016	2002
<i>n</i>	185	107	9	46	29
<i>L</i> , мм	23,6±0,1 15,6–27,4	23,0±0,2 17,8–29,2	23,0±0,8 20,4–26,8	23,1±0,3 18,3–27,2	23,8±0,4 21,0–27,0
<i>L.t.</i> , мм	40,0±0,2 29,4–47,0	38,4±0,4 25,8–47,6	40,2±1,6 33,6–47,5	39,5±0,6 28,5–47,8	43,2±0,7 37,0–48,0
<i>P</i> , мг	456,6±6,4 222–682	480,0±11,0 300–690	н/д	506,3±16,8 360–840	592,4±16,2 387–793
Популяции					
	Копань	Термокарст	Ойра	Верхнее Венечное	Нижнее Венечное
год	2015	2017, 2018	2011, 2018	2015–2017	2016, 2017
<i>n</i>	22	88	19	134	142
<i>L</i> , мм	25,2±0,3 22,9–28,7	23,1±0,2 19,0–29,9	24,6±0,6 20,9–32,0	21,8±0,2 17,1–26,8	21,2±0,2 18,1–28,9
<i>L.t.</i> , мм	43,1±0,7 38,9–53,8	38,5±0,4 26,8–51,1	41,9±1,1 28,5–50,5	34,3±0,3 23,9–44,6	34,6±0,3 25,6–48,2
<i>P</i> , мг	423,5±34,9 200–700	н/д	н/д	297,9±12,0 160–780	445,8±23,5 150–900

наименьшей средней длиной тела могут быть не самыми мелкими по общей длине и массе (см. табл. 2). Подобное же можно сказать и о максимальных размерах: наибольшую массу и общую длину имеют сеголетки в Малом Янском озере, не отличающиеся значительной длиной тела (см. табл. 2).

Средние размеры сеголеток могут варьировать даже в выборках из однотипных водоемов, расположенных в одинаковых мезоклиматических и ландшафтных условиях. Например, в расположенных примерно в 100 м друг от друга Верхнем и Нижнем Венечных озерах метаморфы отличались друг от друга по массе и длине тела ($p = 0,00$). Различия наблюдались и между животными из расположенных рядом, но разнотипных водоемов: в долине р. Танон в старом природном карьере (оз. «Копань») они значительно крупнее ($p \leq 0,05$), чем в отстоящих менее чем в 1 км от него термокарстовых озерах («Термокарст»).

Внутрипопуляционная изменчивость сеголетков. В пределах каждой выборки длина тела, как

и общая длина сеголетков, варьировали слабо: в верховьях Колымы *Сv* длины тела – 7–9 %, на охотоморском побережье – 5–12 %, общей длины – 6–7 % и 8–13 % соответственно. Иначе изменяется масса – коэффициент ее вариации в континентальном районе составил 20–21 %, в то время как на побережье – 15–34 %.

Средние размеры (длина тела, общая длина и масса) сеголетков, закончивших метаморфоз в верховьях Колымы в 1981 г. раньше в сезоне, были достоверно меньше ($p \leq 0,05$), чем выходящих из воды в конце его; ни в одной из исследованных прибрежных популяций такой тенденции не отмечено. Зависимость средних размеров сеголетков от длительности личиночного периода в одних водоемах и отсутствие этой связи в других ранее были показаны в популяциях на противоположном краю ареала вида – под Екатеринбургом [24]. Таким образом, северо-восточные популяции по этому признаку не отличаются от наиболее западных.

Анализ выборок за отдельные годы изменяет картину варьирования размеров метаморфов,

**Межгодовая изменчивость размеров завершивших метаморфоз
особей *Salamandrella keyserlingii***

Table 3

**Interannual variability in the size of *Salamandrella keyserlingii* individuals
after metamorphosis**

Популяции									
	ВДМ-2		<i>p</i>	Ойра		<i>p</i>	Термокарст		<i>p</i>
год	1980	1981		2011	2018		2017	2018	
<i>n</i>	10	175		6	13		49	39	
<i>L</i> , мм	17,7±0,4 15,6–19,8	23,9±0,1 20,0–27,4	*	25,6±0,2 24,7–26,2	23,1±0,6 20,9–25,6	*	23,1±0,3 19,0–29,9	23,2±0,3 20,3–29,2	–
<i>L.t.</i> , мм	32,0±0,6 29,4–35,2	40,4±0,2 34,2–47,0	*	44,1±1,3 40,2–47,5	39,9±1,4 28,5–45,3	*	37,7±0,5 26,8–48,1	39,5±0,6 30,3–51,1	*
<i>P</i> , мг	323,3±19,9 266–480	431,7±6,4 222–682	*	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д

Популяции									
	Верхнее Венечное		<i>p</i>	Нижнее Венечное		<i>p</i>	Наталино		<i>p</i>
год	2016	2017		2016	2017		2016	2017	
<i>n</i>	63	58		40	102		72	35	
<i>L</i> , мм	22,2±0,3 17,1–26,8	21,4±0,2 17,5–25,2	*	21,6±0,4 18,3–28,7	21,2±0,2 18,1–28,9	–	22,8±0,2 19,7–28,8	23,5±0,4 17,8–29,2	–
<i>L.t.</i> , мм	34,6±0,4 26,7–44,6	34,3±0,4 26,0–41,9	–	35,2±0,7 25,6–48,2	34,7±0,3 29,4–47,1	–	38,5±0,4 29,2–45,3	38,1±0,8 25,8–47,6	–
<i>P</i> , мг	299,6±12,3 160–780	н/д	н/д	445,8±23,5 150–900	н/д	н/д	480,2±10,9 300–690	н/д	н/д

полученную при их объединении (см. табл. 2): выходящие из одного и того же водоема в разные годы животные могут как иметь близкие размеры, так и значительно различаться (табл. 3). В верховьях Колымы в смежные годы можно отловить как самых мелких животных (1980 г.) в исследованных на Северо-Востоке популяциях, так и одних из самых крупных (1981 г.). Даже в наиболее холодном местообитании на побережье (Верхнее Венечное озеро) длина тела сеголетков может существенно различаться в разные годы (см. табл. 3). Таким образом, какой-либо закономерности изменчивости выходящих из воды метаморфов в исследованных популяциях выявить не удастся, за исключением того, что в среднем более мелкие животные отлавливаются в некоторых (но не всех) водоемах, расположенных в наиболее холодных местообитаниях. Очевидно, что и размеры при метаморфозе, и время его наступления относительно сроков начала ледостава могут иметь значение при формировании размерной структуры последующих возрастных классов конкретной популяции.

Уход на зимовку. В верховьях Колымы значительная часть взрослых животных к началу августа покидает водоемы и вместе с ювенильными встречается в их ближайших окрестностях (не далее 2–3 десятков метров). В начале последней декады месяца взрослые и неполовозрелые углозубы (за исключением сеголетков) почти не попадают в ловушки. Их можно обнаружить только во всевозможных убежищах, во мху и под ним, а также в самом верхнем слое почвы. Все собранные в конце августа и начале сентября в убежищах животные уже прекратили питаться, что свидетельствует о подготовке к зимовке. Конец наземной активности здесь, как и в приморских популяциях, отмечен задолго до наступления климатической зимы, лишь единичные сеголетки продолжают выходить из воды даже после периодических заморозков вплоть до формирования льда. В более северных континентальных популяциях Северо-Востока (долина р. Омолон) сезон активности сопоставим с таковым в верховьях Колымы – продолжается немногим более 3 месяцев и завершается в первых числах сентября [2].

В прибрежных охотоморских популяциях большинство взрослых животных уходят в зимовочные укрытия примерно в середине сентября, в конце месяца в ловушки попадают лишь одиночные особи. Как и в континентальных популяциях, позже этого времени у водоемов отлавливаются только выходящие из воды даже во время первых снегопадов сеголетки. На самом севере ареала – в прибрежных Чаунских тундрах завершение сезона активности наблюдается на две недели раньше – в начале второй декады сентября отлавливаются лишь единичные взрослые особи [2].

Таким образом, продолжительность сезона активности подавляющей части взрослых и ювенильных особей сибирского углозуба в различных популяциях на Северо-Востоке различается почти в полтора раза – от 4–4,5 месяцев на побережье Охотского моря до 3–3,5 месяцев в континентальных популяциях Магаданской области и Чукотки, а также на самом севере ареала – на побережье Восточно-Сибирского моря. Максимальная продолжительность сезона активности сеголетков (у наиболее рано метаморфизировавшихся животных) – 2 месяца на побережье и в континентальных районах Магаданской области и не более 1,5 месяцев – в северных популяциях; минимальная (у выходящих на сушу в период формирования ледового покрова на водоемах) – несколько часов почти во всех популяциях Северо-Востока.

Заключение

Проанализированные в настоящей статье региональные сведения по фенологии сибирского углозуба в контрастных по климату районах Северо-Востока, тем не менее, позволяют сделать ряд обобщений, касающихся экологии вида в целом.

1. Сезон активности углозубов на Северо-Востоке в полтора–два раза короче, чем на юге ареала (где он достигает 6–6,5 месяцев), и столь же сильно различается в популяциях региона – длится 4–4,5 месяца в прибрежных охотоморских и лишь около 3–3,5 месяцев – в континентальных и прибрежных арктических. Вместе с тем, прибрежные (охотоморские и арктические) заселенные видом территории характеризуются более низкими летними температурами, чем континентальные.

2. Основные характеристики сезона размножения на Северо-Востоке (сроки начала и окон-

чания, предельные их даты, динамика и общая его продолжительность), по-видимому, как и везде в ареале, зависят от погоды конкретной весны. В расположенных на юге региона (прибрежных охотоморских и континентальных) популяциях в холодные весны они могут совпадать с таковыми в северных широтах (63–69° с.ш.), а в теплые – с самыми южными на Дальнем Востоке (49–51° с.ш.).

3. Анализ дат и динамики выхода из водоемов углозубов после нереста показал отсутствие календарных закономерностей. Даже при совпадении сроков окончания периода размножения в отдельных континентальных популяциях взрослые животные задерживаются в воде до августа так же, как это происходит на арктическом побережье; в других – покидают водоем через месяц после начала размножения, как в наиболее южных районах Северо-Востока.

4. Продолжительность эмбриогенеза может совпадать в разных географических популяциях как в регионе, так и по ареалу в целом и различаться при этом в соседних водоемах, поскольку скорость развития зависит от хода температуры в конкретном водоеме.

5. Продолжительность личиночного развития на Северо-Востоке существенно различается. Первые завершившие метаморфоз животные появляются на суше в южных прибрежных районах в среднем на две недели позже, чем в континентальных и арктических. В каждой из рассмотренных популяций сроки выхода метаморфов из воды могут варьировать в разные годы так же, как в разных водоемах в один сезон, иногда достигая уровня различий, известных для популяций, обитающих в разных частях ареала.

6. При благоприятных погодных условиях выход метаморфов из наиболее прогреваемых водоемов начинается за 1,5–2 месяца до наступления зимы. В холодное лето, а также в холодных местообитаниях (затененных водоемах или расположенных высоко над уровнем моря) он задерживается почти на месяц. В редких случаях большинству личинок удастся завершить развитие до ледостава, который происходит в континентальных и арктических районах в сентябре, а в прибрежных охотоморских – в октябре; не успевшие пройти метаморфоз личинки неминуемо погибают.

7. Размеры завершивших развитие животных существенно варьируют как в разных популяциях, так и в одном и том же водоеме в разные

годы. В подавляющем большинстве популяций значимые внутривидовые различия средних размеров сеголетков, закончивших метаморфоз раньше и позже в сезоне, не выявлены. Поздние сроки завершения развития и выхода сеголетков из воды приводят к сокращению периода их роста в оставшееся до зимовки время, что в дальнейшем может отразиться на одной из ключевых популяционных характеристик – размерах особей старших генераций.

Таким образом, проведенное сравнение свидетельствует о том, что бытующие в научной литературе обобщенные (осредненные) представления об условиях существования и единстве экологии вида на громадной территории Северо-Востока в целом не во всем обоснованы. В северо-восточных популяциях выявлен широкий диапазон сроков фенологических событий, которые зависят от температурного режима конкретного местообитания в данный сезон. Кроме погодных условий на них оказывают влияние местоположение нерестового водоема в ландшафте, его размер и глубина, характер мерзлоты берегов и дна, а также водная и прибрежная растительность. Сроки фенологических событий в большей степени зависят от многообразия климатической и микроклиматической составляющих, чем от географического положения популяций, и нередко совпадают с наблюдаемыми в более южных частях ареала.

Литература

1. *Сибирский углозуб: экология, поведение, охрана*. М.: Наука. 1995. 240 с.
2. Докучаев Н.Е., Андреев А.В., Атрашкевич Г.И. Материалы по распространению и биологии сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на крайнем северо-востоке Азии // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л.: Труды Зоологического института АН СССР, 1984. С. 109–114.
3. Берман Д.И., Лейрих А.Н., Михайлова Е.И. О зимовке сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на Верхней Колыме // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1984. Т. 20, № 3. С. 323–327.
4. Берман Д.И. О местах и условиях зимовки сибирских углозубов (*Hynobius keyserlingii*) в горнолесной субарктике северо-востока Азии // Зоологический журнал. 1992. Т. 71, № 7. С. 75–85.
5. Берман Д.И., Сапожников Г.П. Пространственная структура популяций сибирского углозуба в бассейне верхней Колымы // Экология. 1994. № 2. С. 79–88.
6. *Сибирский углозуб: зоогеография, систематика, морфология*. М.: Наука, 1994. 366 с.
7. Берман Д.И. Идеальный приспособленец или адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. 2002. № 10. С. 59–68.
8. Bulakhova N.A., Berman D.I. Male reproductive cycle of the Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) in coastal tundra of the Sea of Okhotsk // Polar Biology. 2014. Vol. 37. P. 123–133. DOI 10.1007/s00300-013-1418-1.
9. Берман Д.И., Булахова Н.А. Черты экологии сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) на побережье Охотского моря // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 6. С. 670–680. DOI: 10.7868/S0044513415060069.
10. Булахова Н.А., Берман Д.И. Возрастные и сезонные морфологические изменения половой системы самцов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) на Охотоморском побережье // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 7. С. 791–800. DOI: 10.7868/S004451341507003x.
11. Булахова Н.А., Берман Д.И. Возрастные и сезонные гистологические изменения половой системы самцов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) на побережье Охотского моря // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 9. С. 1065–1076. DOI: 10.7868/S0044513415090068.
12. Булахова Н.А., Берман Д.И. Репродуктивный цикл самок и размножение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) на охотоморском побережье // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 11. С. 1303–1315. DOI: 10.7868/S0044513415110045.
13. Алисов Б.П. Климат СССР. М.: МГУ, 1956. 127 с.
14. Алфимов А.В. Дифференциация температур и вертикальная поясность побережья // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 138–156.
15. Ракита С.А. Природное районирование // Север Дальнего Востока. М.: Наука. 1970. С. 335–377.
16. Алфимов А.В. Стационар «Абориген» // Биологические стационары Советского Севера. Магадан, 1986. С. 53–57.
17. Прокopc М.Е., Алфимов А.В. Режим увлажнения ксероморфных сообществ верхней Колымы // География и природные ресурсы. 1998. № 2. С. 123–128.
18. Кузьмин С.Л. Питание // Сибирский углозуб: экология, поведение, охрана. М.: Наука, 1995. С. 64–87.
19. Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. К экологии сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingi* Dyb.) в Центральной Якутии // Биологические науки. 1983. № 10. С. 37–43.
20. Тугаринов А.Я. Фенологические наблюдения Верхоянского зоологического отряда Якутской экспедиции Академии Наук СССР 1927 г. // Материалы к характеристике фауны Прианского края. Л.: Издательство Академии наук СССР. 1932. С. 77–88.
21. Берман Д.И., Бойко Е.А., Михайлова Е.И. Брачное поведение сибирского углозуба // Тез. докл.

III Всесоюз. конф. по поведению животных. М., 1983. С. 167–169.

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

23. Шварц С.С., Ищенко В.Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям су-

ществования в Субарктике. Т. 3. Земноводные. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. 1971. 60 с.

24. Ищенко В.Г., Леденцов А.В., Година Л.Б., Кузьмин С.Л. Развитие и рост // Сибирский углозуб: экология, поведение, охрана. М.: Наука, 1995. С. 103–123.

25. Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. Развитие. Метаморфоз // Сибирский углозуб: зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука, 1994. С. 104–107.

Поступила в редакцию 11.03.2021

Принята к публикации 16.04.2021

Об авторах

БУЛАХОВА Нина Антоновна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, 685000, Магадан, ул. Портовая, 18, Россия, <https://orcid.org/0000-0002-3000-6476>, sigma44@mail.ru;

МИХАЙЛОВА Екатерина Ивановна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, 685000, Магадан, ул. Портовая, 18, Россия, <https://orcid.org/0000-0002-2911-4752>, emmodus@gmail.com;

БЕРМАН Даниил Иосифович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, профессор, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, 685000, Магадан, ул. Портовая, 18, Россия, <https://orcid.org/0000-0002-2137-1324>, dber@yandex.ru.

Информация для цитирования

Булахова Н.А., Михайлова Е.И., Берман Д.И. Фенология сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) в климатически различных районах северо-востока Азии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2021. Т. 26, № 2. С. 117–135. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2021-26-2-8>

DOI 10.31242/2618-9712-2020-26-2-8

Phenology of Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) in climatically different regions of northeast Asia

N.A. Bulakhova*, E.I. Mikhailova, D.I. Berman

Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russia

**sigma44@mail.ru*

Abstract. The timing of the main phenological events and some associated ecology features of the Siberian Salamander (*Salamandrella keyserlingii*) in several remote populations in the cold marine, extracontinental and arctic climates in northeastern Asia were analyzed. It was shown that the populations consistently differ in the duration of the season of activity: it is almost one and a half times longer (4–4.5 months) on the coast of the Sea of Okhotsk near Magadan than for the continental and the Chukotka's population (3–3.5 months). At the same time, the start and end of reproduction, which is the key aspect of biology, their limiting dates, dynamics and total duration may coincide in coastal and continental populations (with a significant variation of each indicator depending on the weather of a particular spring). The dates and intensity of the spawned salamanders' coming out from water bodies differ: they stay in water until August in some continental populations and on the Arctic coast, however, they come out within a month after the start

of reproduction in other continental populations, as well as in the southern part of the Northeast. The timing of embryonic and larval development varies, even if the dates of spawning coincide; they differ significantly in nearby water bodies and coincide in remote populations of the region or even the range. Metamorphosis and coming out of underyearlings on land in the southernmost populations of the region begin about two weeks later than in the continental and arctic ones. The sizes of metamorphs can vary significantly both in remote areas and in nearby water bodies, or in the same water body in different years; in some cases, they are comparable to the size of underyearlings from other parts of the range.

Thus, the greatest influence on the characteristics under consideration is undoubtedly exerted by the diversity of climatic and microclimatic components than by the geographical position of populations.

Key words: season of activity, timing of reproduction, embryonic and larval periods, size of metamorphs, emergence from water bodies.

Acknowledgements. The authors are grateful to colleagues who helped with the fieldwork. The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research, project number 19-04-00312a.

References

1. *Sibirskij uglozub: ekologiya, povedenie, ohrana.* M.: Nauka. 1995. 240 p.
2. Dokuchaev N.E., Andreev A.V., Atrashkevich G.I. Materialy po rasprostraneniyu i biologii sibirskogo uglozuba, *Hynobius keyserlingii*, na krajnem severo-vostoke Azii // *Ekologiya i faunistika amfibij i reptilij SSSR i sopredel'nyh stran.* L.: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR, 1984. P. 109–114.
3. Berman D.I., Lejrih A.N., Mihajlova E.I. O zimovke sibirskogo uglozuba *Hynobius keyserlingii* na Verhnej Kolyme // *Zhurnal evolyucionnoj biohimii i fiziologii.* 1984. Vol. 20, No 3. P. 323–327.
4. Berman D.I. O mestah i usloviyah zimovki sibirskih uglozubov (*Hynobius keyserlingii*) v gornolesnoj Subarktike severo-vostoka Azii // *Zoologicheskij zhurnal.* 1992. Vol. 71, No. 7. P. 75–85.
5. Berman D.I., Sapozhnikov G.P. Prostranstvennaya struktura populyacij sibirskogo uglozuba v bassejne verhnej Kolymy // *Ekologiya.* 1994. No. 2. P. 79–88.
6. *Sibirskij uglozub: zoogeografiya, sistematika, morfologiya.* M.: Nauka, 1994. 366 p.
7. Berman D.I. Ideal'nyj prispособlenec ili adaptivnaya strategiya sibirskogo uglozuba // *Priroda.* 2002. No. 10. P. 59–68.
8. Bulakhova N.A., Berman D.I. Male reproductive cycle of the Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) in coastal tundra of the Sea of Okhotsk // *Polar Biology.* 2014. Vol. 37. P. 123–133. DOI 10.1007/s00300-013-1418-1.
9. Berman D.I., Bulakhova N.A. Cherty ekologii sibirskogo uglozuba (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) na poberezh'e Ohotskogo morya // *Zoologicheskij zhurnal.* 2015. Vol. 94, No 6. P. 670–680. DOI: 10.7868/S0044513415060069.
10. Bulakhova N.A., Berman D.I. Vozrastnye i sezonnye morfologicheskie izmeneniya polovoj sistemy samcov sibirskogo uglozuba (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) na Ohotomorskom poberezh'e // *Zoologicheskij zhurnal.* 2015. Vol. 94, No. 7. P. 791–800. DOI: 10.7868/s004451341507003x.
11. Bulakhova N.A., Berman D.I. Vozrastnye i sezonnye gistologicheskie izmeneniya polovoj sistemy samcov sibirskogo uglozuba (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) na poberezh'e Ohotskogo morya // *Zoologicheskij zhurnal.* 2015. Vol. 94, No 9. P. 1065–1076. DOI: 10.7868/S0044513415090068.
12. Bulakhova N.A., Berman D.I. Reproaktivnyj cikl samok i razmnozhenie sibirskogo uglozuba *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) na ohotomorskom poberezh'e // *Zoologicheskij zhurnal.* 2015. Vol. 94, No. 11. P. 1303–1315. DOI: 10.7868/S0044513415110045.
13. Alisov B.P. *Klimat SSSR.* M.: MGU, 1956. 127 p.
14. Alfimov A.V. Differenciatsiya temperatur i vertikal'naya poynost' poberezh'ya // *Landschafty, klimat i prirodnye resursy Taujskoj guby Ohotskogo morya.* Vladivostok: Dal'nauka, 2006. P. 138–156.
15. Rakita S.A. Prirodnoe rajonirovanie // *Sever Dal'nego Vostoka.* M.: Nauka, 1970. P. 335–377.
16. Alfimov A.V. Stacionar «Aborigen» // *Biologicheskie stacionary Sovetskogo Severa.* Magadan, 1986. P. 53–57.
17. Prokopets M.E., Alfimov A.V. Rezhim uvlazhneniya kseromorfnyh soobshchestv verhnej Kolymy // *Geografiya i prirodnye resursy.* 1998. No. 2. P. 123–128.
18. Kuz'min S.L. *Pitanie* // *Sibirskij uglozub: ekologiya, povedenie, ohrana.* M.: Nauka, 1995. P. 64–87.
19. Belimov G.T., Cedalishchev V.T. K ekologii sibirskogo uglozuba (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) v Central'noj Yakutii // *Biologicheskie nauki.* 1983. No. 10. P. 37–43.
20. Tugarinov A.Ya. Fenologicheskie nabljudeniya Verhojanskogo zoologicheskogo otrjada Jakutskoj ekspedicii Akademii Nauk SSSR 1927 g. Materialy k karakteristike fauny Prijanskogo kraja. L.: Izdatelstvo Akademii nauk SSSR, 1932. P. 77–88.
21. Berman D.I., Bojko E.A., Mihajlova E.I. Brachnoe povedenie sibirskogo uglozuba // *Abstr. III Vsesoyuz. konf. po povedeniyu zhivotnyh.* M., 1983. P. 167–169.
22. Alfimov A.V., Berman D.I. Razmnozhenie sibirskogo uglozuba (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) v vodoemah na vechnoj merzlote

Severo-vostoka Azii // Zoologicheskij zhurnal. 2010. Vol. 89, No. 3. P. 302–318.

23. Shvarts S.S., Ishchenko V.G. Puti prispособleniya nazemnyh pozvonochnyh zhivotnyh k usloviyam sushchestvovaniya v Subarktike. Vol. 3. Zemnovodnye. Sverdlovsk: IERiZh UNC AN SSSR. 1971. 60 p.

24. Ishchenko V.G., Ledentsov A.V., Godina L.B., Kuz'min S.L. Razvitie i rost // Sibirskij uglozub: ekologiya, povedenie, ohrana. M.: Nauka, 1995. P. 103–123.

25. Sytina L.A., Medvedeva I.M., Godina L.B. Razvitie. Metamorfoz // Sibirskij uglozub: zoogeografiya, sistematika, morfologiya. M.: Nauka, 1994. P. 104–107.

About the authors

BULAKHOVA Nina Antonovna, Cand. Sci. (Biology), leading researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18 Portovaya str., Magadan 685000, Russia, <https://orcid.org/0000-0002-3000-6476>, sigma44@mail.ru;

MIKHAILOVA Ekaterina Ivanovna, Cand. Sci. (Biology), senior researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18 Portovaya str., Magadan 685000, Russia, <https://orcid.org/0000-0002-2911-4752>, emmodus@gmail.com;

BERMAN Daniil Iosifovich, Dr. Sci. (Biology), chief researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18 Portovaya str., Magadan 685000, Russia, <https://orcid.org/0000-0002-2137-1324>, dber@yandex.ru.

Citation

Bulakhova N.A., Mikhailova E.I., Berman D.I. Phenology of Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Hynobiidae) in climatically different regions of northeast Asia // Arctic and Subarctic Natural Resources. 2021. Vol. 26, No. 2. pp. 117–135. (In Russ.) <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2021-26-2-8>