

УДК 597.8:574.23

## СТРАТЕГИЯ ЗИМОВКИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ЖЕРЛЯНКИ *BOMBINA ORIENTALIS* F. SYLVATICA (AMPHIBIA, ANURA)

© 2024 г. Н. А. Булахова<sup>a, b, \*</sup>, Е. Н. Мещерякова<sup>a, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

<sup>b</sup>Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

\*e-mail: sigma44@mail.ru

\*\*e-mail: kameshky@mail.ru

Поступила в редакцию 20.07.2024 г.

После доработки 25.07.2024 г.

Принята к публикации 05.08.2024 г.

Изучены холодостойкость, отношение к дефициту растворенного в воде кислорода и стратегия зимовки особей одной из выделенных на юге Приморья форм дальневосточной жерлянки *Bombina orientalis* f. *sylvatica*. Установлено, что в исследованной популяции жерлянка не переносит снижения уровня растворенного в воде кислорода ниже 6 мг/л и мало устойчива к отрицательным температурам — способна выживать лишь в течение 1–4 суток при  $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$ . Подтверждено мнение, что основной стереотип переживания холодного времени года особями *Bombina orientalis* f. *sylvatica* — наземная гибернация. Аналогичные исследования на второй форме вида — *Bombina orientalis* f. *praticola* — перспективны для подтверждения обоснованности выделения двух этих экологических форм в пределах *B. orientalis*.

**Ключевые слова:** амфибия, условия зимовки, гипоксия, холодостойкость

**DOI:** 10.31857/S0044513424110058, **EDN:** tkzhmj

Дальневосточная жерлянка (*Bombina orientalis* (Boulenger 1890)) — один из двух представителей семейства Bombinatoridae, обитающих на территории России. Всего в мировой фауне насчитывается восемь видов семейства, пять из которых населяют юго-восточную Азию и только *B. orientalis* встречается на Дальнем Востоке России. Ареал *B. orientalis* включает острова Цусима и Кюсю в Южной Японии, изолированный участок на Шаньдунском полуострове, весь Корейский полуостров и прилегающую территорию Северо-Восточного Китая, Приморский и частично — Хабаровский края России (<https://amphibiaweb.org/species/2045>). К северу от г. Хабаровска известно считанное число находок, и наиболее северные популяции располагаются у  $49^\circ$  с.ш. в бассейне оз. Гасси (в среднем течение рек Картанга и Пихца) и р. Анюй (пойма р. Моади близ пос. Арсеньев) (Adnagulov, Oleinikov, 2006; Тагирова и др., 2020).

Считается, что современный ареал *B. orientalis* сложился в результате постепенного естественного расселения особей после последнего ледникового максимума из рефугиумов на юге Корейского полуострова и некоторых горных участков Северо-Восточного Китая, что подтверждает анализ

генетического разнообразия популяций на юге и в центре ареала (Fong et al., 2016; Yu et al., 2021). На этих территориях дальневосточная жерлянка один из самых обычных и многочисленных видов герпетофауны. Она заселяет разнообразные биотопы — леса, равнинные луга, долины рек, берега ручьев и стоячих водоемов, залитые водой болота и рисовые поля (Шалдыбин, 1981; Емельянов, 2018; Fei et al., 2012). На севере ареала (в российской его части) на основании различий распространения, биотопического распределения, морфологии и некоторых черт экологии выделяют две недифференцируемые генетически формы *B. orientalis*, считавшиеся ранее даже подвидами: луговую (f. *praticola*) и лесную (f. *sylvatica*). По мнению Кузьмина с соавторами (2010), f. *praticola* распространена только на крайнем юге Приморья (юг Хасанского и частично Лазовский административные районы) и заселяет исключительно осоково-тростниковые и разнотравные луга без древесной и кустарниковой растительности, а f. *sylvatica* встречается в остальной части Приморья и в Хабаровском крае и, в отличие от f. *praticola*, обитает и в лесах различного типа (Коротков, 1972; Коротков, Короткова, 1981; Кузьмин, Маслова, 2005; Кузьмин и др., 2010).

Еще одно фундаментальное различие указанных форм — стратегия зимовки. Считается, что *f. praticola* зимует в воде, а *f. sylvatica*, напротив, круглогодично (за исключением сезона размножения) обитает на суше, где также и зимует (Кузьмин и др., 2010). Эти экологические особенности могут свидетельствовать о коренных различиях физиологии, подтверждающих обоснованность выделения указанных форм *B. orientalis*. Предполагается, что зимующие в холодных зимой регионах в наземных убежищах виды земноводных в той или иной мере холодостойки, а виды, не переносящие отрицательные температуры, переживают зиму в водоемах или глубоко в почве и грунтах (Voituron et al., 2005; Берман и др., 2017; Storey, Storey, 2017). При этом зимовка в водоемах сопряжена с возможным воздействием еще одного критического фактора среды — дефицита кислорода в воде (Bradford, 1983; Tattersall, Boutilier, 1997; Bickler, Buck, 2007; Tattersall, Ultsch, 2008; Берман и др., 2017a; Берман, Булахова, 2019; Berman et al., 2019). Однако ни для одной из форм дальневосточной жерлянки до настоящего времени ни устойчивость к отрицательным температурам, ни к дефициту кислорода в воде не были изучены.

Цель нашего исследования — в лабораторных экспериментах определить устойчивость особей одной из форм *B. orientalis* к отрицательным температурам, выяснить роль холодостойкости в заселении наиболее северных в ареале территорий и проверить стереотипность выбора зимовки.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Отлов и содержание животных до экспериментов

*Bombina orientalis* (55 половозрелых и 18 ювенильных особей) были отловлены в середине августа в окрестностях пос. Тигровой Партизанского района Приморского края (около 43° с.ш., 132° в.д.) во временных водоемах. В соответствии с данными о географическом распространении двух форм вида, животные относятся к *B. orientalis f. sylvatica* (Кузьмин, Маслова, 2005; Кузьмин и др., 2010). Животные были перевезены в ИБПС ДВО РАН, где проведены все исследования. В лаборатории жерлянок рассадили по две особи в 0.2-литровые пластиковые контейнеры, на 2/3 заполненные субстратом из почвы и влажного опада, и провели ступенчатую акклимацию в охлаждающих термостатах ТСО-1/80 (СПУ, Россия) по схеме: при 14...17°C — 4 сут, при 12°C — 4 сут, 10°C — 10 сут, 5°C — 20 сут, 3°C — 20 сут. Перед экспериментами по определению холодостойкости животных дополнительно содержали 20 сут при 0...1°C. Перед экспериментами по определению устойчивости к дефициту кислорода животных ( $n = 35$ ),

акклимированных ранее в субстрате к 3°C, на 7 сут поместили в открытую емкость с небольшим слоем воды (высотой 1–1.5 см, содержание кислорода 11–12 мг/л), размещенную в холодильной камере с температурой 3°C. Все последующие исследования проводили на акклимированных животных.

### Определение холодостойкости

У дальневосточной жерлянки были измерены стандартные характеристики холодостойкости — пороги длительно переносимых отрицательных температур (ППТ) и температура максимального переохлаждения ( $T_n$ ) в испытательных камерах WT 64/75 (Weiss Umwelttechnik GmbH, Германия). При определении ППТ амфибий (14 половозрелых и 12 ювенильных) охлаждали в контейнерах с субстратом, в которых они проходили акклимацию, со скоростью 0.05°C в час. Для контроля возможных градиентов температур в контейнеры рядом с животными помещали тарированные температурные логгеры DS1922L (ЭлИн, Россия). Их индивидуальная погрешность в 0°C составила +0.2°C (декларированная производителем погрешность  $\pm 0.5^\circ\text{C}$ ). По разработанным в лаборатории протоколам охлаждения разных видов лягушек и жаб максимальная температура (порог) –1°C, шаг эксперимента 1°C, время экспозиции в каждой температуре 1–4 сут. После охлаждения до пороговой температуры проводили оценку состояния животных через 24, 48, 72 и 96 ч пребывания в ней. После замерзания жерлянок нагревали до 4°C со скоростью 0.5°C в час и подсчитывали долю выживших. Температура максимального переохлаждения определена у шести взрослых и шести ювенильных особей. Животных без субстрата охлаждали на манганин-константановых термопарах (диаметр проводов 0.12 мм) со скоростью 0.1°C в час. Спай термопары крепился бумажным скотчем на брюшной стороне амфибии между передними конечностями. Сигналы с термопар записывались компьютером в виде кривых охлаждения (термограмм). Шестер особей охлаждали до полного замерзания, на шести других оценивали возможность выживания при частичном замерзании. Подробности примененной методики и используемое оборудование описаны ранее (Berman et al., 2019a; Bulakhova et al., 2020).

### Определение устойчивости к дефициту кислорода в воде

Для определения устойчивости дальневосточной жерлянки к дефициту кислорода десять половозрелых особей, акклимированных ранее к воде с температурой 3°C, переместили в герметичные 6.3-литровые емкости, заполненные водой с содержанием кислорода 11–12 мг/л и температурой

3°C. В каждую емкость помещалась одна жерлянка. Вследствие дыхания животных содержание кислорода в воде постепенно уменьшалось, его концентрацию измеряли один раз в сутки с помощью оксиметра HQ30D Flexi с люминесцентным датчиком LDO с точностью 0.1 мг/л (Hach Instruments, Германия). Каждая серия измерений состояла из 4–5 повторностей (до достижения стабильных показателей оксиметра), после чего в емкостях восполняли объем вытесненной датчиком воды и герметично закрывали до следующего измерения.

Состояние амфибий (двигательная активность, уровень поведенческих расстройств, например потеря ориентации в пространстве) отслеживали визуально через прозрачные стенки емкости каждые сутки перед измерением кислорода. Подробно применяемый метод и оборудование описаны ранее (Berman et al., 2019; Shekhovtsov et al., 2020).

### Определение стратегии зимовки

Определение стратегии зимовки (водная или наземная) проведено в соответствии с методом, использованным Light (1991) для решения аналогичной задачи в отношении лягушек *Rana pipiens* Schreber 1782 и *R. sylvatica* LeConte 1825. Двадцать пять предварительно прошедших акклимацию половозрелых *B. orientalis* пересадили из контейнеров с водой (3°C) в две открытые емкости объемом 11 л (размеры 35 x 23 x 18 см), заполненные на 2/3 высоты водой такой же температуры, и оставили в этих условиях на 15 сут. На поверхность воды опустили четыре небольших (5 x 5 см) плотика из пенопласта, чтобы на них могли забираться жерлянки, если предпочтут остаться на суше. Поведение животных отслеживали несколько раз в сутки на протяжении всего времени эксперимента. Содержание кислорода в воде контролировали один раз в двое суток указанным выше оксиметром HQ30D.

### Статистический анализ

Статистический анализ проводился с использованием стандартных методов в программе Statistica v.10. Все средние значения приведены со стандартной ошибкой.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Черты экологии вида

В окрестностях пос. Тигровой жерлянки были встречены и отловлены во временных водоемах в долине одноименной реки, в подавляющем большинстве случаев — на открытых пространствах (на залежах, лугах, покосах) в лужах на проезжих дорогах, заполненных водой придорожных кюветов и старых колеях. На лесных дорогах жерлянки

отмечены лишь в тех случаях, когда рядом располагался открытый участок (опушка, обширный прогал в древесном пологе), а лужи хорошо освещались солнцем; в затененных пологом леса водоемах *B. orientalis* не встречались. Поведение жерлянок в воде было таким же, как описывал Емельянов (2018): “В солнечные дни можно видеть отдельные экземпляры жерлянок, распластавшихся в неприжженных позах на поверхности воды с растянутыми в разные стороны ногами. При приближении чего-либо угрожающего, они моментально погружаются в воду и стараются спрятаться на дне водоема в иле. И на поверхности вновь появляются лишь через продолжительное время, выставив из воды только переднюю часть своей мордочки (с. 201–202)”. Мы так же встречали жерлянок в водоемах с возможным дефицитом кислорода — широких и глубоких непроточных колеях от вездеходной техники, заполненных водой с не оседающей взвесью глинистых частиц и толстым слоем густого осадка. При приближении наблюдателей животные надолго ныряли на дно и появлялись на поверхности лишь через 7–10 мин. Подобное поведение, как и в наблюдениях Емельянова (2018), может свидетельствовать о толерантности жерлянок к дефициту кислорода в воде.

### Поведение дальневосточной жерлянки в процессе акклимации и охлаждения

При понижении температуры до 5°C жерлянки оставались активными — передвигались по поверхности субстрата, но не закапывались в него, при открывании контейнера пытались выбраться. При температуре 3°C животные стали менее подвижными, сидели на поверхности почвы или в ее толще, иногда заползали в щель между стенкой контейнера и заполнявшим его субстратом, но при прикосновении перемещались. Такое поведение сохранилось и при дальнейшем понижении температуры вплоть до –1°C.

### Холодостойкость

Из-за градиентов внутри климатической камеры температуры в контейнерах с животными колебались от –1.0 до –1.3°C (среднее значение  $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$ ). После суток пребывания при этой температуре шесть особей (четыре взрослые и две ювенильные) замерзли — покровы потемнели, тело и конечности отвердели. У других шести амфибий (две половозрелые и четыре ювенильные) замерзание было только частичным — отвердели задние конечности, помутнели глаза и прекратилась двигательная активность, но сохранился естественный цвет покровов и на прикосновение животные реагировали слабыми движениями туловища и передних конечностей. Остальные животные (восемь

**Таблица 1.** Температуры максимального переохлаждения дальневосточных жерлянок (*Bombina orientalis*) разного размера

| Параметр   | Номер особи |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|------------|-------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|            | 1           | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   | 11   | 12   |
| Масса, г   | 2.0         | 1.0  | 1.2  | 1.6  | 3.6  | 3.8  | 2.0  | 2.2  | 2.6  | 3.1  | 4.7  | 3.7  |
| $T_n$ , °C | −3.3        | −3.0 | −3.0 | −3.0 | −3.0 | −3.0 | −2.7 | −2.7 | −2.7 | −2.7 | −2.7 | −1.9 |

взрослых и шесть ювенильных) оставались в переохлажденном состоянии: располагались в толще субстрата или на его поверхности и при прикосновении перемещались по контейнеру. На субстрате и коже всех жерлянок были видны многочисленные кристаллы льда, но цвет покровов был естественным, тела и конечности — мягкими. Через двое суток при  $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$  замерзла половина особей выборки (13 из 26), три взрослые жерлянки были частично замерзшими, десять остальных (по 5 половозрелых и неполовозрелых) оставались переохлажденными. Через трое суток замерзла большая часть животных, только пять ювенильных жерлянок оказались переохлажденными и две взрослые — частично замерзшими. На четвертый день эксперимента замерзли все взрослые и большая часть (10 из 12) неполовозрелых особей; лишь две оставались переохлажденными. После понижения температуры до следующего порога ( $-2^\circ\text{C}$ ) все они погибли в течение часа.

Для оценки выживания животных нагревали или сразу после фиксирования замерзания (четыре особи), или через сутки (22 особи). В эксперименте выжили две из четырех жерлянок, нагретых сразу (при последующем содержании их в  $1-3^\circ\text{C}$  в течение месяца каких-либо повреждений от воздействия холода у них не проявилось). Все жерлянки, находившиеся в замерзшем состоянии в течение суток, оказались погибшими.

Температура максимального переохлаждения ( $T_n$ ) *B. orientalis* находилась в диапазоне от  $-1.9$  до  $-3.3^\circ\text{C}$  (среднее значение  $-2.8 \pm 0.1^\circ\text{C}$ ) и не зависела от массы животного ( $r = 0.45$ ,  $p = 0.15$ ) (табл. 1).

Судя по положению пика выделения тепла на термограмме, замерзание жидкостей тела у разных особей *B. orientalis* массой от 1.2 до 4.7 г завершается уже через 3–5 ч после начала кристаллизации. Ни одно из животных не выдержало полного замерзания. Для выяснения способности переносить частичное замерзание у шести *B. orientalis* охлаждение было прервано до завершения процесса кристаллизации. Две взрослые ( $T_n = -3.0$  и  $-3.0^\circ\text{C}$ ) и две ювенильные ( $T_n = -2.7$  и  $-2.7^\circ\text{C}$ ) особи, охлажденные в течение 1–4 ч после прохождения  $T_n$  до  $-1.6 \dots -1.9^\circ\text{C}$  и затем нагретые до  $4^\circ\text{C}$ , ожили. Две другие неполовозрелые жерлянки ( $T_n -3.0$

и  $-3.3^\circ\text{C}$ ), охлажденные после достижения  $T_n$  до  $-2.3$  и  $-2.1^\circ\text{C}$  и переведенные затем в условия с положительной температурой, погибли.

### Устойчивость к гипоксии в воде

Определить отношение *B. orientalis* к содержанию кислорода в воде удалось лишь у двух особей из 10 участвовавших в исследовании, которые после помещения их в воду опустились на дно. Остальные восемь жерлянок на протяжении нескольких суток держались в верхнем слое воды под крышкой емкости и при открывании ее для измерения содержания кислорода сразу же всплывали на поверхность и вдыхали атмосферный воздух. Из-за невозможности соблюсти условия протокола эксперимента (осуществить переход животных на дыхание растворенным в воде кислородом) мы были вынуждены вывести этих особей из эксперимента. Две жерлянки, на которых удалось провести тестирование, прожили в условиях понижающегося с 11–12 мг/л содержания кислорода 11 и 14 суток и погибли при концентрациях 5.9 и 6.9 мг/л, соответственно.

### Выяснение стереотипности зимовочной стратегии

Из двадцати пяти особей, находившихся в открытых емкостях с водой (температура  $3^\circ\text{C}$ , содержание кислорода в воде 9–12 мг/л), лишь четыре особи (16% выборки) в первые — вторые сутки опустились на дно, остальные (21 особь) в течение 15 суток плавали на поверхности воды, периодически забираясь на пенопластовые плотки.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Стереотип зимовки

В отличие от нехолодостойких видов бесхвостых амфибий бореальной зоны, для которых известны зимовки как в воде, так и на суше (Флякс, 1991; Tattersall, Ultsch, 2008; Берман и др., 2017; Berman et al., 2019), для *B. orientalis* зимовка в водоемах почти не описана. Лишь Шалдыбин (1981) сообщил о трех находках жерлянок в Лазовском заповеднике в местах выхода геотермальных радоновых источников, где животные были активны на протяжении

всей зимы. Вероятно, что в данном случае дальневосточная жерлянка была представлена формой *praticola*, присутствие которой в Лазовском заповеднике (42°54' с.ш., 133°41' в.д.) отмечал Кузьмин с соавторами (2010). Берман с соавторами (2016), впоследствии проводившие исследования в этом районе (в октябре 2012 г. и феврале—марте 2014 г.), жерлянок в источниках не обнаружили. В отличие от *f. praticola*, для *f. silvatica* обитание в воде характерно лишь в период размножения, после чего она переходит на сушу. В конце лета она расселяется на расстояние нескольких сотен метров от воды (Кузьмин и др., 2010).

В эксперименте по определению стратегий зимовки все исследованные нами особи *B. orientalis* либо располагались на пенопластиковых плотиках, либо плавали на поверхности воды, опустившись на дно 4 особи погибли. Таким образом, они не демонстрировали поведения, типичного для всех зимовавших в лабораторных условиях водных видов лягушек. После перемещения из контейнеров с субстратом в емкости с водой *Rana temporaria* L. 1758, *R. amurensis* Boulenger 1886, *R. dybowskii* Gunther 1876, *R. macrocnemis* Boulenger 1885 располагались на дне и всплывали к поверхности лишь изредка. Результаты эксперимента дают основание заключить, что исследованным нами особям зимовка в воде не свойственна.

Можно предположить, что препятствием к водной гибернации *B. orientalis f. silvatica* служит неспособность переносить снижение концентрации кислорода в воде, которое часто происходит зимой подо льдом (Tattersall, Boutillier, 1997; Bickler, Buck, 2007; Tattersall, Ultsch, 2008; Берман и др., 2017а; Берман, Булахова, 2019; Berman et al., 2019). Хотя данные Емельянова (2018) и наши натурные наблюдения — пребывание животных летом в условиях гипоксии на илистом дне водоемов — могут свидетельствовать об обратном. Вместе с тем, как показали лабораторные эксперименты, *B. orientalis* оказалась очень чувствительна к длительному недостатку кислорода в воде — она погибает уже при концентрациях 6–7 мг/л, в то время как зимующие в воде виды амфибий способны продержаться длительное время (десятки суток) переносить пониженное содержание кислорода (до 3–4 мг/л — *R. dybowskii* и *R. temporaria* и до полного отсутствия кислорода — *R. amurensis*) (Берман и др., 2017а; Берман, Булахова, 2019; Berman et al., 2019; наши неопубликованные данные).

### Холодостойкость

Дальневосточная жерлянка оказалась слабоустойчивой к отрицательным температурам, как и большинство исследованных видов бесхвостых амфибий (*Pelobates fuscus* (Laurenti 1768), *Rana amurensis*, *R. dybowskii*, *R. temporaria*, *R. macrocnemis*, *Pelophylax ridibundus* (Pallas 1771), *Pelophylax lessonae*

(Camerano 1882), *Pelophylax esculentus* (L. 1758) и др.), которые не выдерживают температур ниже –2... –2.5°C (Voituron et al., 2005; Берман и др., 2017; Berman et al., 2019; Bulakhova et al., 2020). Однако при общей с перечисленными видами стратегии холодоустойчивости (непереносимость полного замерзания и способность выживать при кратковременной частичной кристаллизации жидкостей тела) дальневосточная жерлянка оказалась крайне чувствительной даже к малым субнулевым температурам. В то время как *Rana amurensis*, *R. dybowskii*, *R. temporaria* способны длительно (не менее 10 суток) пребывать при –1.5°C и в течение трех суток — при –2.5°C (Xiao et al., 2008; Берман и др., 2017), лишь отдельные особи дальневосточной жерлянки до пяти суток могут выдержать температуру –1.1 ± 0.1°C. Будучи переохлажденной, жерлянка способна передвигаться, но при начале замерзания теряет подвижность, в отличие, например, от малоазиатской лягушки (Bulakhova et al., 2020). В целом, по неспособности длительно переживать субнулевые температуры она более всего похожа на обыкновенную чесночницу (Berman et al., 2019).

### Соотношение холодостойкости дальневосточной жерлянки и температур в почве

Ареал *B. orientalis* не заходит на территории с вечной мерзлотой, но вид успешно обитает в районах с сезонно промерзающими грунтами. По данным метеостанций Приморья, средние многолетние температуры почв в регионе составляют на глубине 20 см –5.0... –6.6°C, а на глубине 40 см –2.2... –5.4°C (Справочник по климату СССР, 1966). По данным самописцев-логгеров в девяти биотопах окрестностей пос. Лазо почти бесснежной зимой 2013–2014 г. температуры на глубине 1 см варьировали от –4.0 до –13.0°C, на 10 см — от –1.5 до –9.5°C, на 20 см — от 1.5 до –8.5°C, на 40 см — от 3.5 до –6.5°C (Берман и др., 2016). Очевидно, что выявленная устойчивость дальневосточной жерлянки к отрицательным температурам недостаточна для ее существования на глубине 10 см, а на 20 см успешная зимовка возможна лишь в наиболее теплых биотопах (например, в понижениях рельефа). Вопреки тому, что температурные условия в почве зимой неблагоприятны для зимовки дальневосточная жерлянка в районе пос. Лазо, она здесь многочисленна. Объяснение этому кроется, очевидно, в мозаичности распределения температур, связанной с микро-рельефом, типами почв, наличием водоемов и т.д.

В.Х. Крюков (2020) проводил измерение температур в естественных и искусственных наземных зимовках амфибий в 12 биотопах на территории Лазовского заповедника в течение шести зим (табл. 2). Им

**Таблица 2.** Характеристики наземных зимних убежищ амфибий на территории Лазовского заповедника (по: Крюков, 2020)

| № биотопа | Высота, см      |                  | Глубина почвы, см | Минимальная температура, °C |
|-----------|-----------------|------------------|-------------------|-----------------------------|
|           | листового опада | слоя гумификации |                   |                             |
| 1         | 10              | 1                | 15                | –3.5                        |
| 2         | 5               | 10               | 10                | –0.5                        |
| 3         | 15              | 5                | 15                | –4.5                        |
| 4         | 10              | 1                | 15                | –5.0                        |
| 5         | —               | —                | 5                 | –5.0                        |
| 6         | 10              | —                | 5                 | –3.0                        |
| 7         | 15              | 10               | 10                | –1.0                        |
| 8         | 15              | 5                | 1                 | –1.0                        |
| 9         | 20              | 5                | —                 | –3.5                        |
| 10        | 10              | —                | 10                | –3.5                        |
| 11        | 25              | 10               | 5                 | 0.0                         |
| 12        | —               | —                | 15                | 0.0                         |

показано, что минимальные температуры в выбранных животными для зимовки местах на 5–8°C выше, чем на сопредельных фоновых участках. В успешных зимовках (№№ 1–3, 6–12) на разных глубинах температурные минимумы составляли от 0.5 до –3.5°C ( $\pm 0.5^\circ\text{C}$ ). В биотопах №№ 3–5 в отдельные годы весной находили живых животных, но зимняя температура для этих лет не регистрировалась. Во всех случаях на поверхности минерального слоя почвы были еще и дополнительные утепляющие слои — лиственный опад, подстилка, а также задерживающие снег камни, бревна, выступающие корни.

Очевидно, что в природе животные могут выбирать места для зимовки, условия в которых более благоприятны, чем на фоновых территориях. Например, для *P. lessonae* и *P. esculentus* было так же показано, что температура почвы в фактических местах зимовки была значительно выше, чем в случайно выбранных контрольных местах (Holenweg, Reyer, 2000).

Yoon et al. (2008) указывают, что даже в климатических условиях юга ареала (Корейский п-ов) дальневосточная жерлянка зимует не в водоемах и не у поверхности почвы, а в глубине ее или под заглубленными в почву камнями, уходя от отрицательных температур.

Кажется удивительным, что дальневосточная жерлянка успешно зимовала в биотопах, где минимальные температуры опускались до –1°C и ниже (Крюков, 2020), поскольку в экспериментах при  $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$  она пережила лишь несколько суток. Ответом на это несоответствие служит предположение, что *B. orientalis* может по полостям уходить в глубь почвы по мере ее промерзания, которое в исследованном районе длится

от трех до 17 суток (Берман и др., 2016). Способность *B. orientalis* незначительно перемещаться даже при отрицательных температурах, пребывая в переохлажденном состоянии, показана в эксперименте. Вполне вероятно, что отсутствие упоминаний о зимовке дальневосточной жерлянки в глубине грунтов или в норах млекопитающих связано с недостаточной исследованностью ее зимовочных убежищ — для европейского вида жерлянок (*B. bombina*) такая зимовка обычна.

Таким образом, лабораторные эксперименты подтвердили, что *B. orientalis* f. *silvatica* для зимовки однозначно выбирает наземные укрытия, избегая пребывания в воде. При этом вид оказался мало холодостойким — жерлянка переносит не более пяти суток температуру от –1.0 до –1.3°C в переохлажденном состоянии и погибает после полного заморозания. Параметры холодостойкости свидетельствуют о крайне ограниченных возможностях зимовки *B. orientalis* f. *silvatica* на суше в районах, где зимой почвенные температуры опускаются ниже –1°C. Зимовка на суше может быть успешной лишь в местах под надувами снега, в понижениях с толстым слоем опада и т.п., во влажных почвах или в глубине грунтов. Недостаточная холодостойкость, избегание зимовки в водоемах, а также малое число станций, в которых температуры зимой не опускаются ниже 0... –1°C, могут ограничивать распространение *B. orientalis* на Дальнем Востоке. Пока неизвестно отношение второй формы вида — *B. orientalis* f. *pratricula* — ни к отрицательным температурам, ни к гипоксии в воде, ни ее стереотип зимовки (водоемы или наземные укрытия). Исследования, аналогичные проведенным нами на f. *silvatica*, перспективны для подтверждения обоснования выделения указанных форм *B. orientalis*.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят научного руководителя Д.И. Бермана за постановку задачи, Е.А. Дунаева и юннатов ЗМ МГУ — за помощь в сборе животных.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование устойчивости *B. orientalis* к гипоксии выполнено при поддержке Российского научного фонда (РНФ) [грант № 21-74-20050].

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспериментальные протоколы одобрены Комиссией по биоэтике Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан (заключение № 003/021), отлов животных проведен в соответствии со Свидетельством № 225-0051320.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берман Д.И., Алфимов А.В., Крюков В.Х., 2016. Температурный фон зимовки амфибий на юго-востоке Приморья // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 100–106.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., 2019. Граница на заморе, или что не пускает травяную лягушку из Европы в Азию // Природа. № 7. С. 12–26.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., Балан И.В., 2017а. Самая сибирская лягушка // Природа. № 8. С. 3–17.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н., 2017. Адаптивные стратегии бурых лягушек (*Amphibia*, *Anura*, *Rana*) в отношении зимних температур на севере Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 96. № 11. С. 1392–1403.
- Емельянов А.А., 2018. Амфибии и рептилии Советского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 416 с.
- Коротков Ю.М., 1972. К биологии дальневосточной жерлянки, восточного и палласова щитомордника в Приморском крае // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск. 302 с.
- Коротков Ю.М., Короткова Е.Б., 1981. Экология дальневосточной жерлянки (*Bombina orientalis*) // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока. Владивосток. С. 46–51.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В., 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК. 434 с.
- Кузьмин С.Л., Поярков Н.А., Маслова И.В., 2010. Об изменчивости жерлянок Дальнего Востока // Вестник МГУ, сер. 16. Биол. № 1. С. 40–45.
- Крюков В.Х., 2020. Экологические условия зимовок амфибий в юго-восточном Приморье // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение: материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу, Хабаровск. Ч. 1. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы. С. 50–52.
- Справочник по климату СССР, 1966. Вып. 26. Ч. II.
- Тагирова В.Т., Готванский А.В., Андропова Р.С., 2020. О находках дальневосточной жерлянки (*Anura*, *Amphibia*) в Хабаровском крае // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение: материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу, Хабаровск. Ч. 1. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы. С. 115–117.
- Флякс Н.Л., 1991. Биология бесхвостых амфибий Южного Сахалина в условиях антропогенного воздействия на естественные биоценозы. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 270 с.
- Шалдыбин С.Л., 1981. Зимовка и численность амфибий и рептилий в Лазовском заповеднике // Герпетологические исследования на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР. С. 123–124.
- Adnagulov E.V., Oleinikov A.Y., 2006. On the distribution and ecology of amphibians and reptiles in the South of the Russian Far East // Russian Journal of Herpetology. V. 13. № 2. P. 101–116.
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., 2019. The Siberian wood frog survives for months underwater without oxygen // Scientific Reports. V. 9. 13594.
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Yermokhin M.V., Tabachishin V.G., 2019a. Cold-hardiness of the common spadefoot *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia) // Cryo Letters. V. 40. № 5. P. 284–290.
- Bickler P.E., Buck L.T., 2007. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability // Annual Review of Physiology. V. 69. № 1. P. 145–170.
- Bradford D.F., 1983. Winterkill, oxygen relations and energy metabolism of a submerged dormant amphibian, *Rana muscosa* // Ecology. V. 64. P. 1171–1183.
- Bulakhova N.A., Mazanaeva L.F., Meshcheryakova E.N., Berman D.I., 2020. Resistance of Iranian long-legged wood frog *Rana macrocnemis* (Amphibia, Anura) to negative temperatures on land and to hypoxia in water during overwintering // Herpetology Notes. V. 13. P. 1079–1086.
- Fei L., Ye C.Y., Jiang J.P., 2012. Colored atlas of Chinese amphibians and their distributions. Chengdu, China: China Science and Technology Press.
- Fong J.J., Li P.P., Yang B.T., Zhou Z.Y., Leaché A.D., Min M.S., Waldman B., 2016. Influence of geology and human activity on the genetic structure and

- demography of the Oriental fire-bellied toad (*Bombina orientalis*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 97. P. 69–75.
- Holenweg A.K., Reyer H.U., 2000. Hibernation behavior of *Rana lessonae* and *R. esculenta* in their natural habitat // Oecologia (Berl). V. 123. P. 41–47.
- Light L.E., 1991. Habitat selection of *Rana pipiens* and *Rana sylvatica* during exposure to warm and cold temperatures // American Midland Naturalist. P. 259–268.
- Storey K.B., Storey J.M., 2017. Molecular physiology of freeze tolerance in vertebrates // Physiological Reviews. V. 97. № 2. P. 623–665.
- Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P., Zelentsova E.A., Yanshole L.V., Meshcheryakova E.N., Berman D.I., 2020. Metabolic response of the Siberian wood frog *Rana amurensis* to extreme hypoxia // Scientific Reports. V. 10, 14604.
- Tattersall G.J., Boutilier R.G., 1997. Balancing hypoxia and hypothermia in cold-submerged frogs // Journal of Experimental Biology. V. 220. P. 1031–1038.
- Tattersall G.J., Ultsch G.R., 2008. Physiological ecology of aquatic overwintering in ranid frogs // Biology Reviews. V. 83. P. 119–140.
- Voituron Y., Joly P., Eugène M., Bareé H., 2005. Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly // American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 288. P. 1563–1570.
- Xiao X., Zheng D., Yang C., Chai L., 2008. Survival and metabolic responses to freezing temperature in the northeast forest frog *Rana dybowskii* // Asiatic Herpetological Research. V. 11. P. 147–152.
- Yoon S.I., Park C.J., Bhan Y.H., Gye M.C., 2008. Amphibian biotope planning to research on reproduction of *Bombina orientalis* // Korean Journal of Environmental Biology. V. 26. № 1. P. 22–29.
- Yu L., Zhao S., Meng F., Shi Y., Xu C., 2021. Dispersal and mating patterns determine the fate of naturally dispersed populations: evidence from *Bombina orientalis* // BMC Ecology and Evolution. V. 21. № 111.

## OVERWINTERING STRATEGY OF THE ORIENTAL FIRE-BELLIED TOAD, *BOMBINA ORIENTALIS* F. *SYLVATICA* (AMPHIBIA, ANURA)

N. A. Bulakhova<sup>1, 2, \*</sup>, E. N. Meshcheryakova<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

<sup>2</sup>*Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

\*e-mail: sigma44@mail.ru

\*\*e-mail: kameshky@mail.ru

The cold tolerance, the attitude to dissolved oxygen depletion in water, and the overwintering strategy of individuals of one of the intraspecies forms of the Oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis* f. *sylvatica* were studied in the south of Primorye, Russian Far East. It was revealed that individuals of the study form were unable to tolerate a decrease in the level of dissolved oxygen in water below 6 mg/l, and slightly resistant to negative temperatures (surviving only for 1–4 days at  $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$ ). The main stereotype of overwintering of the *Bombina orientalis* f. *sylvatica* was confirmed to be terrestrial hibernation. Similar studies on the second form of the species, f. *praticola*, may by confirm the validity of the segregation these two ecological forms within *B. orientalis*.

**Keywords:** amphibian, hibernation conditions, hypoxia, cold hardiness