

УДК 597.94

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ОБЫКНОВЕННОГО ТРИТОНА, *LISSOTRITON VULGARIS* (SALAMANDRIDAE, AMPHIBIA), ИЗ ЗАКАРПАТСКОЙ И ОДЕССКОЙ ОБЛАСТЕЙ УКРАИНЫ

Д. В. Скоринов, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Л. Я. Боркин

*Таксономический статус обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae, Amphibia), из Закарпатской и Одесской областей Украины — Д. В. Скоринов^{1,2}, С. Н. Литвинчук², Ю. М. Розанов³, Л. Я. Боркин¹. — Ранее предполагалось, что трансильванский подвид *Lissotriton vulgaris ampelensis* может быть встречен в Закарпатской и Одесской областях Украины. Нами была изучена изменчивость морфологических и аллозимных признаков, а также размер генома в этих популяциях. Установлено, что они близки к *L. v. vulgaris*, хотя часть из них имеет некоторые черты, сближающие их с *L. v. ampelensis*.*

Ключевые слова: *Lissotriton vulgaris*, морфология, размер генома, аллозимы

Адресса: ¹ Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург 199034; e-mail: dskorinov@rambler.ru; ² Институт цитологии РАН, Тихорецкий пр., 4, Санкт-Петербург 196064; e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

Введение

Обыкновенный тритон, *L. vulgaris* (Linnaeus, 1758), распространён на большей части Европы, в западной Сибири, в северо-западной части Турции и на Кавказе. Согласно современным данным [15], обыкновенный тритон входит в род *Lissotriton* (Bell, 1839), который, помимо него, объединяет еще четыре вида. Ближайшим родственником *L. vulgaris* является карпатский тритон, *L. montandoni* (Boulenger, 1880), гибридирующий с ним в зоне контакта их ареалов [9, 17, 20]. Сейчас, как правило, у *L. vulgaris* выделяют 7 подвидов [24]: номинативный *L. v. vulgaris* (Linnaeus 1758), итальянский *L. v. meridionalis* (Boulenger 1882), балканский *L. v. graecus* (Wolterstorff 1905), кавказский *L. v. lantzi* (Wolterstorff 1914), трансильванский *L. v. ampelensis* (Fuhn 1951), и два турецких *L. v. kosswigi* (Freitag 1955) и *L. v. schmidlerorum* (Raxworthy 1988). Большую часть ареала этого вида населяет номинативный подвид. Остальные подвиды распространены в основном на южной окраине ареала. Исключение составляет *L. v. ampelensis*, населяющий Трансильванию в Румынии.

Раньше считалось, что на территории бывшего Советского Союза обитает только два подвида обыкновенного тритона: *L. v. vulgaris* и *L. v. lantzi* [1]. Однако некоторое время назад ряд авторов включил в фауну Украины еще и трансильванский подвид *L. v. ampelensis* [2-4]. Причиной этому послужило изучение аллозимной изменчивости у обыкновенного тритона с территории Украины [5-6]. Было обнаружено, что особи этого вида из окрестностей городов Хуст (Закарпатская обл.) и Вилково (Одесская обл.) отличаются от тритонов из окрестностей Киева по одному из 24-х изучен-

ных локусов. По мнению этих авторов, подобные различия могут свидетельствовать в пользу генетической дискретности обыкновенных тритонов, обитающих в долине реки Дунай, а также в пользу их принадлежности к трансильванской форме. До этого времени все находки данного подвида были известны только на территории Румынии [13-14]. Целью нашей работы было уточнение таксономического статуса закарпатских и одесских популяций *L. vulgaris*.

Материалы и методы

Изучены морфологические признаки у 1137 особей *L. vulgaris* (585 самцов и 552 самок) и 49 *L. montandoni* (21 самец и 28 самок) (Рис. 1-2; Табл. 1). У самцов анализировались вторичные половые признаки, которые, как правило, используются для диагностики подвидов *L. vulgaris*. К ним относятся высота спинного гребня, степень его зубчатости, наличие хвостовой нити и спинно-боковой складки.

Морфометрические промеры проводились только на половозрелых особях. В связи с ярко выраженным половым диморфизмом самцы и самки анализировались по отдельности. Все особи фиксировались и хранились в 70 % этиловом спирте. При помощи штангенциркуля (точность измерений 0,1 мм) были сделаны следующие промеры: TL - общая длина (расстояние от кончика морды до кончика хвоста); L - длина туловища (расстояние между кончиком морды и передним краем клоакального отверстия); SVL - расстояние от кончика морды до заднего края клоаки; Lcd - длина хвоста: расстояние между передним краем клоакального отверстия и кончиком хвоста; LiE - рассто-

яние между задним краем передней конечности и передним краем задней; Pa - длина передней конечности (расстояние между кончиком самого длинного пальца и основанием передней конечности); Pp - длина задней конечности (расстояние между кончиком самого длинного пальца и основанием задней конечности); LM - длина рта (расстояние между кончиком морды и внутренним углом межчелюстного сустава); LC - длина головы (расстояние между кончиком морды и жаберной складкой); Ltc - ширина головы (расстояние между задними углами рта); LISF - расстояние от кончика морды до переднего края передней конечности; LISE - расстояние между кончиком морды и задним краем глаза; DIE - расстояние между передним краем глаз; DIN - расстояние между ноздрями. n – количество особей. Статистический анализ проводился с использованием компьютерной программы Statistica 6.0. Достоверность различий оценивалась с помощью теста Колмогорова-Смирнова.

Размер генома (количество ядерной ДНК) изучен у 447 особей *L. vulgaris* и 56 *L. montandoni*. Его измерение производилось методом проточной ДНК-цитометрии [12, 18]. Изучение аллозимной изменчивости проводилось с использованием метода электрофореза белков в вертикальном 7-8%-ном полиакриламидном геле в различных буферных системах. Было исследовано 165 особей *L. vulgaris* и 25 *L. montandoni*. На основе полученных данных были рассчитаны генетические дистанции по Нею [21] и построена UPGMA-дендрограмма.

Результаты

В результате анализа вторичных половых признаков у самцов установлено, что *L. v. vulgaris*, с одной стороны, и *L. v. ampelensis* и *L. montandoni*, с другой, хорошо различаются по высоте и зубчатости спинного гребня, наличию или отсутствию спинно-боковой складки и хвостовой нити (Табл. 2). Особи обыкновенного тритона из Закарпатской и Одесской областей в подавляющем большинстве случаев были близки к *L. v. vulgaris* (Рис. 3; Табл. 2).

Анализ морфометрических признаков выявил, что у *L. v. ampelensis* и *L. v. vulgaris* самцы достоверно отличаются друг от друга по некоторым параметрам головы - Lc/L, Ltc/L и особенно Lc/Ltc (Табл. 3). У самцов *L. v. ampelensis* голова обычно несколько уже и более вытянута, чем у *L. v. vulgaris*. Однако подвидовая идентификация *L. vulgaris* из Закарпатской и Одесской областей по данным признакам оказалась затруднительной, так как по одним индексам эти выборки могли быть более близки к *L. v. ampelensis*, а по другим к *L. v. vulgaris* (Табл. 3).

По результатам многомерного (канонического) анализа морфометрических признаков (с предварительным логарифмированием значений) можно сделать вывод, что все закарпатские популяции *L.*

vulgaris, кроме наиболее западной выборки из Миная, более близки к *L. v. ampelensis*, чем к *L. v. vulgaris*. Самцы *L. vulgaris* из дельты Дуная близки к *L. v. vulgaris*, а самки имеют промежуточные показатели (Рис. 4-5). *L. montandoni* хорошо отличается от *L. vulgaris*.

Дискриминантный анализ морфометрических промеров выявил высокий уровень различий между подвидами. Количество правильно идентифицированных самок *L. v. ampelensis* составляло 72.7 %, *L. v. vulgaris* - 97.7 %, *L. montandoni* - 92.9 %; самцов *L. v. ampelensis* - 76.9 %, *L. v. vulgaris* - 98.1 %, *L. montandoni* - 95.2 %. Средняя корректность определения исследуемых таксонов составила 95.1 %. Среди закарпатских выборок *L. vulgaris* наибольшее сходство с *L. v. ampelensis* выявлено у тритонов из Солотвино (самцы 93 %, самки 57 %) и Батеево (самцы 37 %, самки 96 %). Промежуточные значения отмечены для всех остальных трёх изученных выборок: Шаланка (самцы 43 %, самки 77 %), Миная (самцы 17 %, самки 74 %) и Каменское (самцы 36 %, самки 69 %). Выборка из дельты Дуная была наиболее близка к *L. v. vulgaris* (самцы 8 %, самки 40 %).

Средние значения размера генома у закарпатских и одесских популяций *L. vulgaris* оказались более близки к номинативному подвиду, чем к *L. v. ampelensis* или *L. montandoni* (Табл. 4).

Изучение аллозимной изменчивости (15 локусов) показало, что различия между *L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis* очень невелики ($D_{Nei'78} = 0.02$; Рис. 6), что не позволило нам использовать данный метод для идентификации этих подвидов. Различия между *L. v. vulgaris* и *L. montandoni* оказались намного больше ($D_{Nei'78} = 0.21$), что позволило нам использовать этот метод для идентификации гибридов между этими видами. В Закарпатской области была изучена аллозимная изменчивость в одной синтопической популяции *L. vulgaris* (n = 1) и *L. montandoni* (n = 9) из Кривы, а также в двух аллопатрических популяциях *L. vulgaris* из Сельца (n = 1) и Миная (n = 3). В выборках из Кривы «чужие» аллели (3 %) обнаружены только у *L. montandoni*. В аллопатрических популяциях из Сельца и Миная «чужие» аллели составляли 0 % и 42 % (соответственно).

Обсуждение

Вторичные половые признаки самцов *L. vulgaris* использовались для описания подвидов, признаваемых валидными и в настоящее время [24]. Поэтому мы их считаем наиболее важными при идентификации подвидов. Трансильванский подвид наиболее хорошо отличается от номинативного именно по этим признакам (Табл. 2). *L. v. ampelensis* населяет Трансильванскую равнину в Румынии и имеет парапатрический ареал с *L. v. vulgaris* [13-14].

Таблица 1. Места сбора выборок *L. vulgaris* и *L. montandoni*, изученных с применением различных методов.

№	Место сбора	Внешняя морфология	Морфометрия	Размер генома	Аллозимы
<i>L. vulgaris</i>					
1	Ужгород (Закарпатская обл., Украина)	+	+		
2	Минай (Закарпатская обл., Украина)			+	+
3	Чоп (Закарпатская обл., Украина)	+			
4	Батеве (Закарпатская обл., Украина)	+	+	+	
5	Чинадиево (Закарпатская обл., Украина)	+		+	
6	Мукачево (Закарпатская обл., Украина)	+		+	
7	Дрисина (Закарпатская обл., Украина)	+			
8	Сельцо (Закарпатская обл., Украина)	+		+	+
9	Каменское (Закарпатская обл., Украина)	+	+		
10	Хмельник (Закарпатская обл., Украина)			+	
11	Шаланка (Закарпатская обл., Украина)	+	+	+	
12	Черный поток (Закарпатская обл., Украина)	+			
13	Дьяково (Закарпатская обл., Украина)			+	
14	Королёво (Закарпатская обл., Украина)	+		+	
15	Веряца (Закарпатская обл., Украина)			+	
16	Крива (Закарпатская обл., Украина)			+	+
17	Солотвино (Закарпатская обл., Украина)	+	+	+	
18	Измаил (Одесская обл., Украина)			+	
19	Вилково (Одесская обл., Украина)	+	+	+	+
<i>L. vulgaris ampelensis</i>					
20	Регин (Трансильвания, Румыния)	+		+	
21	Дэж (Трансильвания, Румыния)	+	+	+	+
<i>L. v. vulgaris × L. v. ampelensis</i>					
22	Кимпени (Трансильвания, Румыния)	+	+	+	
<i>L. v. vulgaris</i>					
23	Чужешты (Молдова)	+	+		
24	Кишинев (Молдова)	+			+
25	Черновицкая обл. (Украина)	+	+		
26	Львовская обл. (Украина)	+			+
27	Волынская обл. (Украина)	+			
28	Херсонская обл. (Украина)	+			
29	Киевская обл. (Украина)	+			
30	Харьковская обл. (Украина)	+			+
31	Германия			+	+
32	Калининградская обл. (Россия)	+		+	+
33	Псковская обл. (Россия)	+		+	+
34	Новгородская обл. (Россия)	+		+	+
35	Ленинградская обл. (Россия)	+	+	+	+
36	Санкт-Петербург (Россия)	+	+	+	+
37	Карелия (Россия)	+			
38	Вологодская обл. (Россия)	+		+	
39	Ярославская обл. (Россия)	+		+	+
40	Московская обл. (Россия)	+		+	+
41	Воронежская обл. (Россия)	+			
42	Белгородская обл. (Россия)	+		+	+
43	Луганская обл. (Украина)	+			
44	Ростовская обл. (Россия)	+		+	+
45	Мордовия (Россия)	+		+	+
46	Пензенская обл. (Россия)	+		+	+
47	Нижегородская обл. (Россия)	+		+	+
48	Ульяновская обл. (Россия)	+		+	+
49	Самарская обл. (Россия)	+		+	+
50	Башкортостан (Россия)	+		+	
51	Удмуртия (Россия)	+	+	+	+
52	Свердловская обл. (Россия)	+	+	+	+
<i>L. montandoni</i>					
53	Львовская обл. (Украина)	+	+	+	+
54	Закарпатская обл. (Украина)	+	+	+	+

Таблица 2. Степень выраженности некоторых морфологических признаков у самцов *L. vulgaris* и *L. montandoni* (+ признак ярко выражен; - не выражен; ± нечетко выражен).

№	Место сбора	Спинальный гребень	Зубчатость гребня	Спинно-боковая складка	Хвостовая нить
1	Ужгород	+	+	-	±
3	Чоп	+	+	±	-
4	Батево	+	+	-	-
5	Чинадиево	+	+	±	±
6	Мукачево	+	+	-	-
7	Дрисина	+	+	±	±
8	Сельцо	±	±	±	±
9	Каменское	±	±	±	±
11	Шаланка	+	+	±	-
12	Черный поток	+	+	±	-
14	Королево	+	+	±	-
17	Солотвино	+	+	±	-
19	Вилково	+	+	-	-
20-21	<i>L. v. ampelensis</i>	-	-	+	+
22	<i>L. v. vulgaris</i> × <i>L. v. ampelensis</i>	±	-	±	±
23-52	<i>L. v. vulgaris</i>	+	+	-	-
53-54	<i>L. montandoni</i>	-	-	+	+

Таблица 3. Значения (среднее значение ± стандартное отклонение, минимум - максимум) некоторых морфометрических признаков у *L. vulgaris* и *L. montandoni*.

№	Место сбора	n	L	Lc/L	Ltc/L	Lc/Ltc
Самцы						
2	Минай	23	35.6 ± 4.6 (28.1-47.2)	0.24 ± 0.02 (0.22-0.28)	0.16 ± 0.01 (0.14-0.17)	1.56 ± 0.07 (1.39-1.66)
4	Батево	43	35.5 ± 3.0 (29.0-42.0)	0.26 ± 0.01 (0.23-0.29)	0.18 ± 0.01 (0.16-0.19)	1.45 ± 0.08 (1.27-1.69)
9	Каменское	14	36.7 ± 2.0 (33.0-39.2)	0.25 ± 0.01 (0.23-0.27)	0.18 ± 0.01 (0.16-0.20)	1.45 ± 0.09 (1.26-1.56)
11	Шаланка	14	35.2 ± 2.4 (32.0-40.0)	0.26 ± 0.01 (0.23-0.28)	0.18 ± 0.01 (0.17-0.18)	1.44 ± 0.06 (1.35-1.60)
17	Солотвино	14	33.8 ± 2.0 (30.1-36.5)	0.26 ± 0.01 (0.25-0.28)	0.18 ± 0.01 (0.17-0.20)	1.45 ± 0.09 (1.34-1.63)
19	Вилково	12	32.8 ± 5.0 (24.6-39.9)	0.27 ± 0.01 (0.23-0.28)	0.17 ± 0.01 (0.16-0.19)	1.55 ± 0.10 (1.37-1.67)
21	<i>L. v. ampelensis</i>	26	34.8 ± 1.1 (32.7-37.0)	0.25 ± 0.01 (0.23-0.27)	0.18 ± 0.01 (0.16-0.21)	1.40 ± 0.10 (1.25-1.64)
35-52	<i>L. v. vulgaris</i>	131	36.5 ± 2.9 (27.8-43.9)	0.27 ± 0.02 (0.23-0.31)	0.17 ± 0.01 (0.14-0.20)	1.54 ± 0.10 (1.31-1.80)
53-54	<i>L. montandoni</i>	21	36.3 ± 3.2 (30.0-40.8)	0.27 ± 0.02 (0.23-0.30)	0.20 ± 0.01 (0.17-0.23)	1.37 ± 0.11 (1.12-1.59)
Самки						
2	Минай	35	31.4 ± 5.7 (23.8-43.2)	0.24 ± 0.02 (0.21-0.29)	0.16 ± 0.01 (0.13-0.18)	1.55 ± 0.12 (1.40-1.94)
4	Батево	48	35.0 ± 3.4 (28.8-41.9)	0.24 ± 0.02 (0.21-0.28)	0.17 ± 0.01 (0.14-0.21)	1.41 ± 0.11 (1.16-1.69)
9	Каменское	16	35.2 ± 5.0 (27.0-42.5)	0.25 ± 0.01 (0.23-0.27)	0.17 ± 0.01 (0.15-0.19)	1.44 ± 0.11 (1.30-1.62)
11	Шаланка	17	31.7 ± 1.9 (28.2-35.1)	0.26 ± 0.02 (0.23-0.29)	0.16 ± 0.01 (0.15-0.18)	1.60 ± 0.08 (1.47-1.78)
17	Солотвино	14	34.3 ± 3.3 (28.1-38.7)	0.25 ± 0.02 (0.22-0.28)	0.17 ± 0.01 (0.16-0.19)	1.44 ± 0.10 (1.27-1.66)
19	Вилково	10	34.0 ± 5.1 (24.5-38.1)	0.26 ± 0.02 (0.23-0.30)	0.18 ± 0.01 (0.16-0.18)	1.48 ± 0.13 (1.29-1.70)
21	<i>L. v. ampelensis</i>	11	35.0 ± 3.0 (29.8-41.3)	0.25 ± 0.02 (0.22-0.29)	0.17 ± 0.01 (0.15-0.18)	1.54 ± 0.15 (1.36-1.90)
35-52	<i>L. v. vulgaris</i>	110	38.2 ± 3.1 (28.2-45.1)	0.26 ± 0.01 (0.22-0.29)	0.17 ± 0.01 (0.15-0.20)	1.51 ± 0.11 (1.25-1.82)
53-54	<i>L. montandoni</i>	28	40.3 ± 5.3 (21.8-48.0)	0.26 ± 0.04 (0.22-0.44)	0.19 ± 0.04 (0.15-0.37)	1.38 ± 0.13 (1.17-1.65)

Таблица 4. Размер генома (пикограммы) у *L. vulgaris* и *L. montandoni*.

№	Таксон	Место сбора	n	X±SD	Размах
2	<i>L. vulgaris</i>	Минай	3	56.23 ± 0.51	55.71 – 56.72
4	<i>L. vulgaris</i>	Батеве	25	56.79 ± 0.44	56.00 – 57.59
5	<i>L. vulgaris</i>	Чинадиево	5	56.58 ± 0.69	55.73 – 57.47
6	<i>L. vulgaris</i>	Мукачево	11	56.90 ± 0.67	55.26 – 57.83
8	<i>L. vulgaris</i>	Сельцо	1	56.72	
10	<i>L. vulgaris</i>	Хмельник	2	56.85	56.45 – 57.26
11	<i>L. vulgaris</i>	Шаланка	11	56.30 ± 0.35	55.58 – 56.66
13	<i>L. vulgaris</i>	Дьяково	1	56.97	
14	<i>L. vulgaris</i>	Королёво	3	56.37 ± 0.280	56.08 – 56.63
15	<i>L. vulgaris</i>	Веряца	1	57.37	
16	<i>L. vulgaris</i>	Крива	1	54.63	
17	<i>L. vulgaris</i>	Солотвино	14	56.25 ± 0.50	55.60 – 57.41
18	<i>L. vulgaris</i>	Измаил	14	55.78 ± 0.60	54.83 – 56.89
19	<i>L. vulgaris</i>	Вилково	6	56.07 ± 0.56	55.27 – 56.80
20-21	<i>L. v. ampelensis</i>	Румыния	34	58.59 ± 0.59	57.13 – 60.12
22	<i>L. v. vulgaris</i> × <i>L. v. ampelensis</i>	Кимпени	10	56.97 ± 0.18	56.72 – 57.27
31-52	<i>L. v. vulgaris</i>	Россия и Германия	305	56.83 ± 0.59	54.59 – 59.37
53-54	<i>L. montandoni</i>	Украина	56	59.69 ± 0.61	58.47 – 60.77

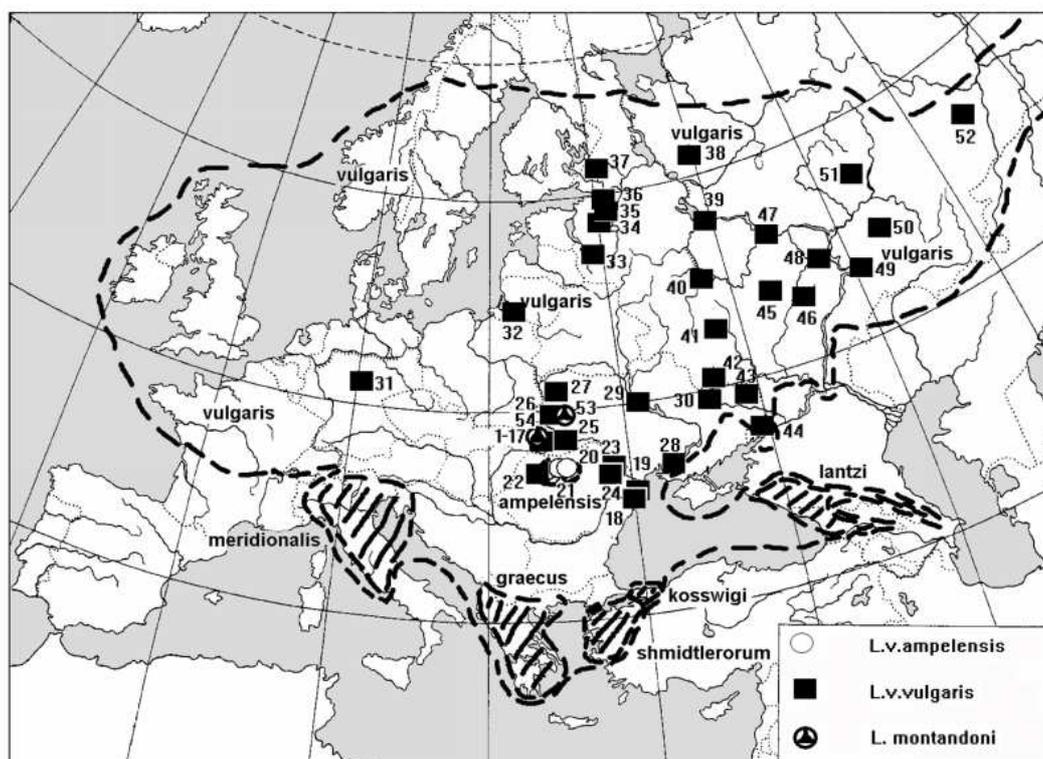


Рис. 1. Распространение *L. vulgaris* с указанием мест сбора выборок.

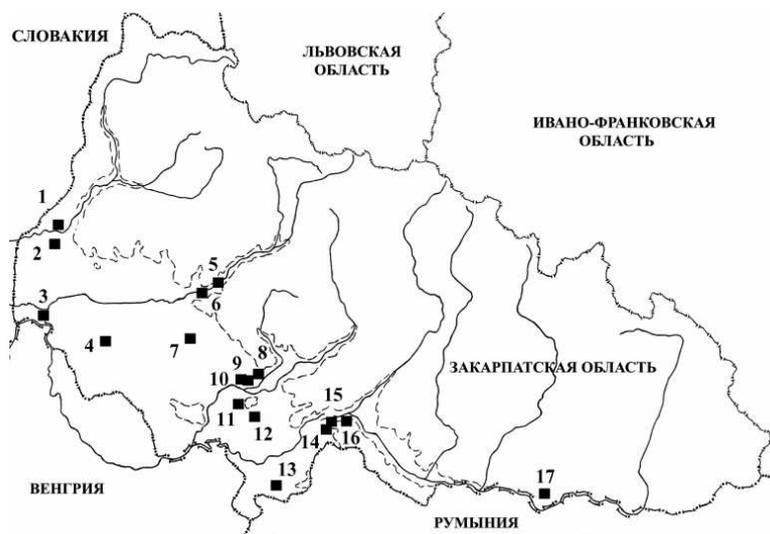


Рис. 2. Места сбора выборок *L. vulgaris* в Украинском Закарпатье.

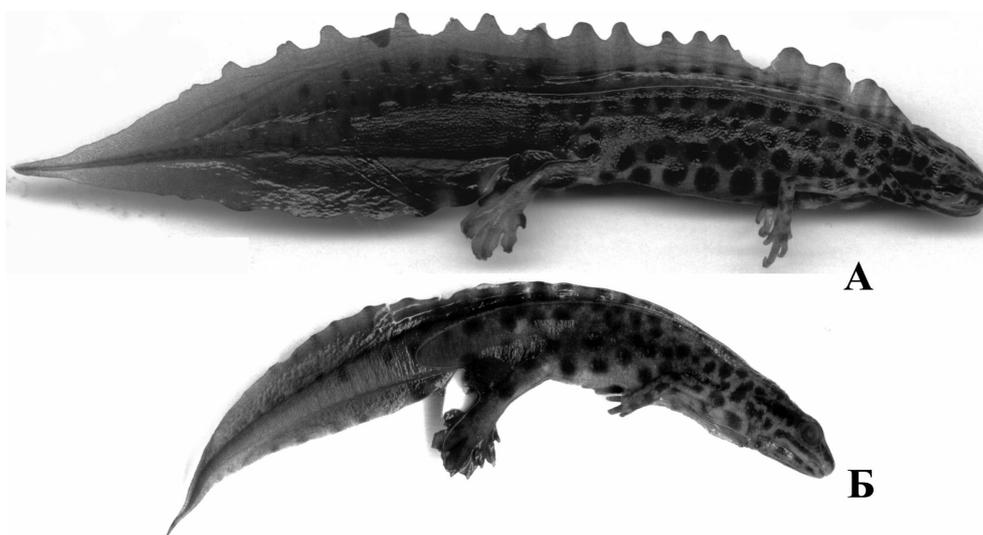


Рис. 3. Самцы *L. vulgaris* из Королёво в Украинском Закарпатье (А) и *L. v. ampelensis* из Регина в Румынии (Б).

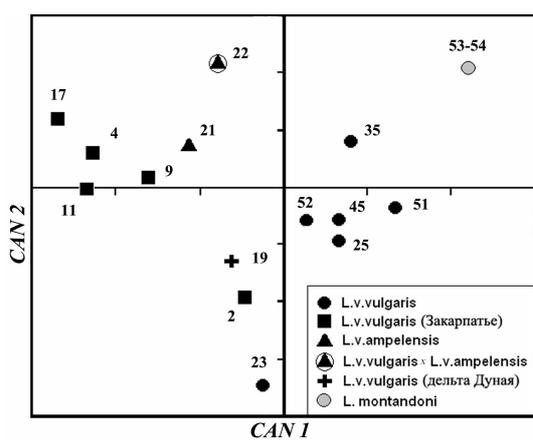


Рис. 4. Распределение центроидов, соответствующих выборкам *L. vulgaris* и *L. montandoni* (самцы) по двум каноническим функциям, вычисленным с помощью дискриминантного анализа.

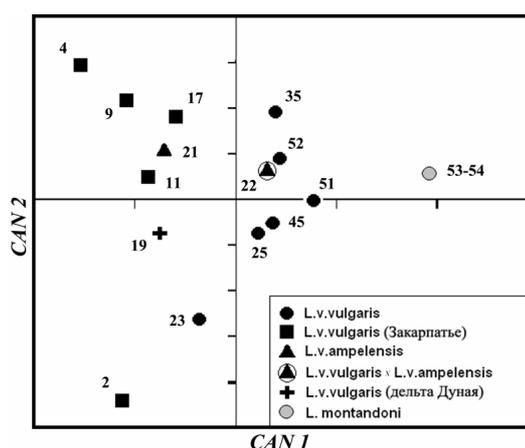


Рис. 5. Распределение центроидов, соответствующих выборкам *L. vulgaris* и *L. montandoni* (самки) по двум каноническим функциям, вычисленным с помощью дискриминантного анализа.

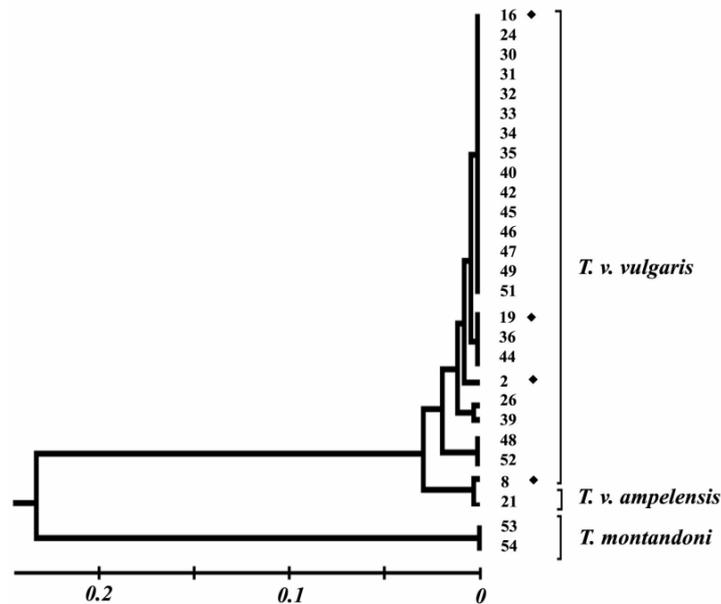


Рис. 6. UPGMA дендрограмма генетического сходства (Nei, 1978) между популяциями *L. vulgaris* и *L. montandoni*. Чёрными значками обозначены выборки *Lissotriton vulgaris* из Закарпатской и Одесской областей Украины.

В зонах контакта между *L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis* наблюдаются формы, имеющие внешние черты обоих подвидов [19, 23], что, видимо, говорит о наличии потока генов между этими подвидами. При исследовании аллозимной изменчивости *L. v. ampelensis*, *L. v. vulgaris* и особей из предполагаемой их зоны их интерградации выяснилось, что особи с внешними чертами обоих подвидов имеют промежуточные значения и по частотам аллелей [23].

Ранее неоднократно обсуждалась возможность обитания *L. v. ampelensis* на территории Украинского Закарпатья [7-8]. В ходе анализа морфологических особенностей *L. vulgaris*, обитающих на территории Украинских Карпат, были обнаружены достоверные различия только по половому диморфизму [7], а также отмечена широтная и высотная изменчивость [8]. Морфологических отличий между пред- и закарпатскими *L. vulgaris* не было обнаружено. Однако эти авторы предполагали, что в Солотвинской котловине Закарпатья (Рахово-Чивчинская область) могут быть найдены популяции обыкновенного тритона близкие к *L. v. ampelensis*.

Нами были изучены выборки *L. vulgaris* из различных участков Закарпатской равнины, включая Солотвинскую котловину. Анализ вторичных половых признаков у самцов показал, что и в Солотвино, и в других закарпатских и одесских выборках преобладали особи более похожие на *L. v. vulgaris*, чем на *L. v. ampelensis*. К подобным выводам нас привело и изучение размера генома. Однако анализ морфометрических признаков указал на наличие достоверных отличий у особей из некоторых закарпатских выборок от *L. v. vulgaris*. Чем могут быть вызваны такие различия? С нашей точки зрения они могли бы быть объяснены тремя причинами, а именно, гибридизацией в недавнем

прошлом между местными *L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis*, влиянием интрогрессии генов *L. montandoni* или проявлениями специфических особенностей у *L. v. vulgaris* из Закарпатья.

Ответы на эти вопросы могли бы быть получены при изучении генетической изменчивости аллозимов. К сожалению, нами не было найдено полиморфных локусов, позволяющих идентифицировать *L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis*. Это обстоятельство не позволило нам изучить вопрос о влиянии возможной гибридизации с *L. v. ampelensis* на морфологическую изменчивость обыкновенного тритона в Закарпатье. Однако в выборке *L. v. vulgaris* из Миная нами было отмечено значительное количество аллелей *L. montandoni*. Этот факт может говорить о существовании значительного обмена генами, происходившего между обыкновенным и карпатским тритоном в процессе их формирования. Важно отметить, что на данный исторический момент обмен генами между этими видами, по-видимому, резко ограничен, так как даже в синтопических популяциях гибриды первого поколения, как правило, встречаются крайне редко [11, 16, 17, 22].

Изучение митохондриальной ДНК у обыкновенных тритонов из Румынии и придунайских низменностей выявило их специфические особенности по сравнению с более северными выборками данного вида [10]. Вероятно, этим же обстоятельством обусловлена и находка фиксированных аллозимных различий между придунайскими и киевскими выборками [5-6]. Вероятно, специфические особенности популяций *L. v. vulgaris*, населяющих придунайские низменности, также могут объяснять морфологические различия между закарпатскими и более северными популяциями этого вида.

Благодарности. Мы искренне благодарны А. Г. Борисовскому (Ижевск), А. И. Зиненко (Харьков), Г. А. Ладе (Тамбов), Д. А. Мельникову (Санкт-Петербург), К. Д. Милто (Санкт-Петербург), М. В. Пестову (Нижегород), А. Ручину (Саранск), Б. И. Тимофееву (Москва), А.И. Файзулину (Тальянти), Д. А. Шабанову (Харьков), С. Шайтану (Львов) за предоставление выборок и помощь при сборе полевого материала. Эта работа частично поддержана грантами РФФИ (№ 05-04-48403), «Научная школа» и исследовательским центром «Материаловедение и высшие технологии».

1. Боркин Л. Я. Земноводные // Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. – Москва: ABF, 1998. – С. 65–69.
2. Дунаев Е. А. Разнообразие земноводных (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). – Москва: МГУ, 1999. – 304 с.
3. Загороднюк І. Види і надвидові групи нижчих тетрапод України // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. – Київ, 1999. – С. 73–92.
4. Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 1999. – 298 с.
5. Межжерін С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Піонтковская Е. А. Алозимна мілливність ендемічних видів амфібій Східних Карпат // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – Київ: Наукова думка, 1997. – С. 352–367.
6. Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Котенко Т. И., Пинтовская Е. А. Биохимическая генная дифференциация тритонов (Amphibia, Salamandridae, *Triturus*) фауны Украины // Доповіді Нац. АН України. – 1998. – № 1. – С. 193–197.
7. Осташко Н. Г. Морфометрические особенности популяций обыкновенного тритона Советских Карпат // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания. Сборник научных трудов. – Киев: Наукова думка, 1981. – С. 45–47.
8. Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. – Киев: Наукова думка, 1980. – 267 с.
9. Arntzen J. W., Sparreboom M.A. Phylogeny for the Old World newts genus *Triturus*: biochemical and behavioural data // J. Zool. Lond. – 1989. – V. 219. – P. 645–664.
10. Babik W., Branicki J., Crnobrnja-Isailović J., Cogălniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov A., García-París M., Arntzen J. W. Phylogeography of two European newt species – discordance between mtDNA and morphology // Mol. Ecol. – 2005. – V. 1–17.
11. Babik W., Szymura J. M., Rafinski J. Nuclear markers, mitochondrial DNA and male secondary sexual traits variation in a newt hybrid zone (*Triturus vulgaris* × *T. montandoni*) // Mol. Ecol. – 2003. – V. 12. – P. 1913–1930.
12. Borokin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia-Reptilia. – 2001. – V. 22, N. 4. – P. 387–396.
13. Cogălniceanu D. A preliminary report on the geographical distribution of amphibians in Romania // Rev. Roum. Biol. Anim., Bucarest. – 1991. – V. 36, N.1-2. – P. 39–50.
14. Fuhn I. E. Verbreitung und Verwandtschaftsbeziehungen von *Triturus vulgaris ampelensis* // Zool. Anz. – 1960. – Bd. 165, № 1/2. – S. 53–58.
15. García-París M., Montori A., Herrero P. Amphibia: Lissamphibia. Fauna Ibérica. Vol. 24. – Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2004. – 640 pp.
16. Kotlik P., Zavadil V. Natural hybrids between the newts *Triturus montandoni* and *T. vulgaris*: morphological and allozyme data evidence of recombination between parental genomes // Folia Zool. – 1999. – V. 48, N. 3. – P. 195–198.
17. Litvinchuk S. N., Borokin L. J., Rosanov J. M. On distribution of and hybridization between the newts *Triturus vulgaris* and *T. montandoni* in western Ukraine. Alytes. – 2003. – V. 20, N. 3-4. – P. 161–168.
18. Litvinchuk S. N., Borokin L. J., Rosanov J. M. Intra- and inter-specific genome size variation in hynobiid salamanders of Russia and Kazakhstan: determination by flow cytometry // Asiatic Herpetological Research. – 2004. – N. 10. – P. 282–294.
19. Litvinchuk S. N., Borokin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., Khalturin M. D., Mazanaeva L. F. 2005. Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology // Herpetologia Petropolitana, 2005. – P. 97–98.
20. Macgregor H. C., Sessions S. K., Arntzen J. W. An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions // J. Evol. Biol. – 1990. – V. 1. – P. 481–492.
21. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1978. – V. 70. – P. 3321–3323.
22. Poyarkov N. A. Hybridization between smooth and Carpathian newts (*Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) and *Triturus montandoni* (Boulenger, 1880); Salamandridae) in Ukrainian Transcarpathia: morphological and allozyme evidences // 13th Ordinary General Meeting SEH. Programme and abstracts. Bonn. – 2005. – P. 90.
23. Rafinski J., Cogălniceanu D., Babik W. Genetic differentiation of the two subspecies of the smooth newt inhabiting Romania, *Triturus vulgaris vulgaris* and *T. v. ampelensis* (Urodela, Salamandridae) as revealed by enzyme electrophoresis. Folia Biologica, Kraków. – 2001. – V. 49, N. 3-4. – P. 239–245.
24. Raxworthy C. J. Review: a review of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) subspecies, including an identification key // Herpetol. J. – 1990. – V. 1. – P. 481–492.

Отримано: 12 грудня 2006 р.

Прийнято до друку: 1 лютого 2007 р.