

УДК 597.94

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЕБЕНЧАТОГО ТРИТОНА *TRITURUS CRISTATUS* (LAURENTI, 1768) ИЗ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© М.К. Рыжов, А.О. Свинин

Ключевые слова: гребенчатый тритон; *Triturus cristatus*; морфология; Среднее Поволжье.

Проведено изучение морфологической структуры трех популяций гребенчатого тритона из Среднего Поволжья ($n = 113$). Половой диморфизм найден только по признакам TL и L (Мордовия, Марий Эл), Lcd (Марий Эл), WI и Ltc/L (Мордовия), Pa/Pp (Чувашия, Марий Эл). Половых отличий по встречаемости феноккомплексов и фенотипов не найдено, найдены географические отличия. В популяции из Мордовии преобладает фенотип *mozaica* (62 %), тогда как в Марий Эл – фенотип *maculata* (63 %). Из феноккомплексов в исследуемых популяциях наиболее часто встречались Mzhr (56 % в Мордовии и 21 % в Марий Эл) и M (37 % в Мордовии и 42 % в Марий Эл). Феноккомплекс hm не отмечен в популяции из Мордовии, а в популяции из Марий Эл встречался у самцов (13 %) и самок (28 %). Из аномалий отмечены полидактилия и симметричные кожные новообразования на голове.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение структуры популяций гребенчатого тритона позволило в 1990-х гг. выделить 4 генетически дискретные формы, которые сейчас рассматриваются как морфологически сходные, но самостоятельные виды [8]. Между некоторыми из них в природе возможна гибридизация, что еще больше затрудняет определение [8–9]. Поэтому важно изучить морфологию тритонов данной группы на всем ареале, особенно вне зоны их трансгрессии.

Из видов комплекса в Среднем Поволжье встречается только гребенчатый тритон *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768). Его морфологическое описание в регионе практически отсутствует [6, 10–11].

Цель работы – выявление морфологических особенностей популяций гребенчатого тритона из Среднего Поволжья. Задачи исследования: анализ морфометрических признаков отдельных популяций; выявление фенетических признаков и описание фенетической структуры популяций; определение уровня морфологических аномалий в популяциях. Часть полученных результатов опубликована нами ранее [11], данная работа является продолжением начатых исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В мае–июле 2009 г. и мае 2013 г. добыто 113 особей (55♀♀ и 58♂♂) из 3 популяций: 1) окрестности п. Бичурга-Баишево (Чувашия, национальный парк «Чаваш Вармане»; 2009 г. – 10♀♀ и 8♂♂); 2) окрестности п. Комсомольский (Мордовия, 2009 г. – 11♂♂ и 7♀♀; 2013 г. – 15♂♂ и 13♀♀); 3) окрестности пп. Лесной и Кугуван (Марий Эл, 2009 г. – 15♂♂ и 16♀♀, 2013 г. – 9♂♂ и 9♀♀). Популяции из Мордовии и Чувашии изучались М.К. Рыжовым (в Чувашии совместно с А.А. Яковлевым), из Марий Эл – А.О. Свининим.

Проводились стандартные промеры [1, 8]: L – длина тела от кончика морды до переднего края клоаки; Lcd – длина хвоста; TL – общая длина тела (L + Lcd);

Ltc – ширина головы; LiE – расстояние между конечностями (гленоацетабулярное расстояние); Pa – длина передней и Pp – длина задней конечностей. На их основе рассчитывались индексы [8]: L/Lcd, L/LiE, Pa/LiE (индекс Вольтерсторффа WI), Pa/Pp и Ltc/L.

При описании фенетической структуры популяции за основу взяты классические [14, 15] и современные [3–5] работы по фенетике популяций, руководство по изучению амфибий и рептилий [13] и главным образом специальные работы по фенетике земноводных [6, 8, 16].

Фенетическое исследование проведено только на выборках из Мордовии (18♂♂ и 23♀♀) и Марий Эл (23♂♂ и 25♀♀). Каждая особь фотографировалась, фенетический анализ проводился по фотографии. Особое внимание уделялось характеру пятнистости брюха.

Статистическая обработка проводилась с помощью программ Statistica 8.0 (StatSoft Inc.) и Resampling Procedures 1.3 (D. Howell ©). Сравнение средних значений морфометрических признаков проведено методом рандомизации, относящимся к процедуре численного ресамплинга [12]. Для сравнения использованы критерий Стьюдента (t) и однофакторный дисперсионный анализ; по каждому признаку проведено 5000 итераций [12]. Сравнение частот проводилось по χ^2 -критерию, для четырехпольных таблиц – с поправкой Йетса [7]. В качестве критического уровня значимости выбран $\alpha = 5\%$. При попарных сравнениях использована поправка Бонферрони для 5 % уровня значимости. Так как программа Resampling Procedures 1.3 выдает значения только с 3 знаками после запятой, нами использована запись $p < 0,01$ в случаях, когда значение вероятности $p = 0,000$. Использованы стандартные статистические показатели: \bar{x} – среднее арифметическое; σ – среднее квадратичное отклонение; min–max – минимальное и максимальное значения признака.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По литературным данным [8], самые крупные тритоны отмечены на севере и западе ареала. В изученных

Таблица 1

Изменчивость морфометрических признаков
Triturus cristatus из некоторых популяций
Среднего Поволжья

| Параметр | Пол | $x \pm \sigma$ (min-max) | | |
|----------|-----|-----------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| | | Чувашия | Мордовия | Марий Эл |
| TL | ♂♂ | 91,2 ± 8,50 (78,5–102,8) | 113,2 ± 15,47 (88,8–134,4) | 115,4 ± 12,95 (92,0–141,0) |
| | ♀♀ | 91,2 ± 8,10 (75,7–107,3) | 124,3 ± 14,63 (100,3–142,9) | 124,4 ± 9,79 (106,0–142,0) |
| L | ♂♂ | 50,4 ± 4,30 (44,1*–58,2) | 61,5 ± 9,72 (46,6–75,4) | 60,8 ± 6,28 (47,0–74,0) |
| | ♀♀ | 48,1 ± 3,28 (40,8–51,9) | 69,1 ± 7,83 (51,3–77,6) | 64,3 ± 5,46 (54,0–73,0) |
| Lcd | ♂♂ | 40,8 ± 5,45 (31,1–47,8) | 51,6 ± 6,51 (39,9–59,6) | 54,6 ± 7,96 (41,0–68,0) |
| | ♀♀ | 43,1 ± 6,07 (34,9–57,0) | 55,3 ± 8,34 (39,6–66,2) | 60,1 ± 6,80 (44,0–72,0) |
| LiE | ♂♂ | 33,0 ± 4,96 (29,2–44,4) | 40,3 ± 7,25 (29,8–53,7) | 37,6 ± 4,57 (27,0–47,0) |
| | ♀♀ | 32,5 ± 6,43 (22,9–42,4) | 44,0 ± 8,97 (30,5–54,7) | 38,8 ± 4,93 (29,0–49,0) |
| Pa | ♂♂ | 16,0 ± 1,41 (14,4–18,4) | 21,2 ± 2,80 (17,3–26,4) | 19,65 ± 2,56 (13,8–24,0) |
| | ♀♀ | 15,7 ± 1,69 (14,3–20,3) | 21,3 ± 2,31 (17,5–26,3) | 19,4 ± 1,87 (17,0–23,0) |
| Pp | ♂♂ | 16,7 ± 1,11 (15,4–18,5) | 23,0 ± 3,83 (17,2–28,7) | 20,5 ± 2,67 (14,2–25,0) |
| | ♀♀ | 17,6 ± 2,00 (15,8–22,9) | 22,4 ± 2,68 (18,2–26,7) | 20,6 ± 1,68 (18,0–24,0) |
| Ltc | ♂♂ | 7,6 ± 0,50 (6,9–8,5) | 11,2 ± 1,81 (7,5–14,2) | 10,47 ± 1,08 (8,0–12,0) |
| | ♀♀ | 8,0 ± 1,06 (6,2–9,5) | 11,2 ± 2,08 (7,4–16,4) | 10,7 ± 1,33 (8,4–13,9) |
| L/Lcd | ♂♂ | 1,25 ± 0,150 (1,05–1,53) | 1,19 ± 0,111 (0,97–1,36) | 1,13 ± 0,133 (0,93–1,41) |
| | ♀♀ | 1,13 ± 0,129 (0,88–1,34) | 1,27 ± 0,176 (1,02–1,73) | 1,08 ± 0,150 (0,86–1,48) |
| L/LiE | ♂♂ | 1,55 ± 0,173 (1,31–1,80) | 1,54 ± 0,127 (1,36–1,79) | 1,63 ± 0,135 (1,34–1,87) |
| | ♀♀ | 1,52 ± 0,240 (1,19–2,03) | 1,61 ± 0,239 (1,38–2,25) | 1,67 ± 0,152 (1,48–2,00) |
| WI | ♂♂ | 0,49 ± 0,053 (0,41–0,57) | 0,53 ± 0,052 (0,42–0,64) | 0,53 ± 0,069 (0,34–0,67) |
| | ♀♀ | 0,50 ± 0,084 (0,37–0,65) | 0,50 ± 0,071 (0,43–0,65) | 0,51 ± 0,061 (0,41–0,65) |
| Pa/Pp | ♂♂ | 0,96 ± 0,077 (0,85–1,07) | 0,93 ± 0,072 (0,81–1,08) | 0,96 ± 0,017 (0,92–0,98) |
| | ♀♀ | 0,90 ± 0,042 (0,83–0,98) | 0,96 ± 0,079 (0,87–1,12) | 0,94 ± 0,027 (0,90–1,00) |
| Ltc/L | ♂♂ | 0,15 ± 0,012 (0,14–0,18) | 0,18 ± 0,026 (0,12–0,24) | 0,17 ± 0,018 (0,15–0,21) |
| | ♀♀ | 0,17 ± 0,017 (0,15–0,20) | 0,16 ± 0,02 (0,13–0,24) | 0,17 ± 0,022 (0,13–0,21) |

Приложение: * – выделенные значения превышают указанные в литературе [8] лимиты.

популяциях (табл. 1) общая длина достигает 91,2 мм у самцов и самок в Чувашии, 113,2 мм у самцов и 124,3 мм у самок в Мордовии, 115,4 мм у самцов и 124,4 мм у самок в Марий Эл. Это сходно с показателями видовых популяций Поволжья и соседних регионов [8]. Большинство изученных показателей укладываются в известные для вида пределы, но по ряду признаков имеются незначительные отклонения [8, табл. 5, приложения III].

Половой диморфизм. В группе гребенчатых тритонов неоднократно отмечался половой диморфизм, проявляющийся в статистически значимых различиях средних значений морфометрических показателей [8].

При сравнении средних значений признаков самцов и самок из разных популяций (табл. 2) выявлены статистически значимые различия по TL и L (Мордовия, Марий Эл), Lcd (Марий Эл), WI и Ltc/L (Мордовия), Pa/Pp (Чувашия, Марий Эл). Таким образом, как и в предыдущем нашем исследовании [11], половой диморфизм у гребенчатого тритона по большинству признаков не найден. Это противоречит данным литературы [8, табл. 5, приложения III], где половой диморфизм у *Triturus cristatus* отмечен по всем параметрам и индексам.

По-видимому, наблюдаемое отсутствие различий может быть связано с небольшим объемом изучаемых выборок, что отчасти находит подтверждение в литературе: так, отсутствие различий по ряду признаков у *Triturus carnifex*, в отличие от других представителей рода, может быть вызвано недостаточно большим объемом выборки [8].

Межпопуляционные различия. Сравнение средних значений морфометрических признаков в разных популяциях показало, что существуют статистически значимые различия по всем линейным параметрам и индексам L/Lcd у самцов и самок, L/LiE и Ltc/L у самцов, Pa/Pp у самок. Единственный признак, по которому не различались популяции, – индекс Вольтерсторффа.

Более подробное сравнение признаков (табл. 4, 5) показало, что наименьшие различия наблюдаются между популяциями из Мордовии и Марий Эл как у самцов (8 признаков), так и у самок (6 признаков). При этом тритоны из Чувашии отличаются от таковых как из Марий Эл, так и из Мордовии по большому числу признаков (табл. 4, 5).

Фенетическая характеристика. Выраженность пятен на брюхе может быть различной. Так, в популяциях вида в Румынии данный признак представлен следующими вариантами [16]: 1) maculata (M) – удлиненные черные пятна на желто-оранжевом фоне брюшной стороны распределены равномерно; 2) hemimaculata (hm) – похоже на maculata, но число пятен значительно меньше; 3) mozaica (Mz) – неправильной формы («амебовидные») пятна расположены хаотично по всей поверхности брюха; 4) mozaica regulata (MzR) – «амебовидные» пятна с неровными краями представляют собой продолжение окраски боков и образуют два симметричных ряда, в то время как центральная область брюха лишена пятен; 5) mozaica hemiregulata (Mzhr) – похоже на MzR, но по всей центральной области (или ее части) между двумя боковыми рядами пятен расположено несколько (от 5 до 8) пятен различной формы и размеров.

В исследуемых популяциях окраска брюха представлена всеми перечисленными вариантами. На их основе выделено два фенотипа – maculata, включающий варианты (далее будем называть их фенотипическими комплексами [13]) M и hm, и mozaica, включающий фенотипические комплексы Mz, MzR и Mzhr. Фенотип maculata характеризуется круглыми или овальными пятнами с ровными краями, примерно равными по размеру и расположенными хаотично по всей области брюха, так и упорядоченно (в один ряд, два ряда или в один ряд, разбивающийся на два, рис. 1). Фенотип mozaica обычно представлен пятнами разного размера с неровными

краями («амебовидными»), иногда сочетающимися с круглыми ровными пятнами; на боках брюха расположены удлиненные пятна, тянущиеся с темноокрашенных боков (рис. 1).

Найдены статистически значимые различия по встречаемости фенотипов между популяциями в объединенных по полу выборках (χ^2 с поправкой Йетса 4,95;

$p = 0,026$): в Мордовии чаще встречается фенотип *mozaica* (63 %), тогда как в Марий Эл преобладает фенотип *maculata* (63 %). Половых различий в частотах фенотипов найдено не было как в Марий Эл (χ^2 с поправкой Йетса 1,56; $p = 0,211$), так и в Мордовии (χ^2 с поправкой Йетса 0,45; $p = 0,502$).

Таблица 2

Половой диморфизм по морфометрическим признакам у гребчатого тритона из популяций Среднего Поволжья

| Локалитет Признаки | Чувашия ($n = 18$) | | Мордовия ($n = 46$) | | Марий Эл ($n = 49$) | |
|-----------------------|----------------------|--------------|-----------------------|--------------|-----------------------|--------------|
| | <i>t</i> | <i>p</i> | <i>t</i> | <i>p</i> | <i>t</i> | <i>p</i> |
| TL | 0,005 | 0,996 | 2,481 | 0,017 | 2,749 | 0,008 |
| L | 1,284 | 0,225 | 2,827 | 0,009 | 2,102 | 0,039 |
| Lcd | 0,824 | 0,437 | 1,660 | 0,106 | 2,587 | 0,012 |
| LiE | 0,175 | 0,868 | 1,555 | 0,128 | 0,905 | 0,373 |
| Pa | 0,460 | 0,673 | 0,067 | 0,947 | 0,417 | 0,672 |
| Pp | 1,058 | 0,347 | 0,607 | 0,543 | 0,125 | 0,902 |
| Ltc | 0,981 | 0,335 | 0,045 | 0,962 | 0,661 | 0,517 |
| L/Lcd | 1,805 | 0,090 | 1,784 | 0,087 | 1,061 | 0,296 |
| L/LiE | 0,238 | 0,818 | 0,652 | 0,519 | 1,073 | 0,298 |
| WI | 0,128 | 0,899 | 2,052 | 0,044 | 1,215 | 0,233 |
| Pa/Pp | 2,293 | 0,036 | 1,089 | 0,280 | 2,758 | 0,005 |
| Ltc/L | 2,051 | 0,056 | 2,841 | 0,005 | 1,016 | 0,323 |

Примечание: при $p < 0,05$ значения выделены жирным шрифтом.

Таблица 3

Сравнение средних значений морфометрических признаков *Triturus cristatus* трех популяций Среднего Поволжья

| Локалитет Признаки | Самцы | | Самки | |
|-----------------------|----------|-----------------|----------|-----------------|
| | <i>F</i> | <i>p</i> | <i>F</i> | <i>p</i> |
| TL | 9,86 | <0,01 | 33,60 | <0,01 |
| L | 6,51 | <0,01 | 39,28 | <0,01 |
| Lcd | 11,55 | <0,01 | 19,39 | <0,01 |
| LiE | 4,73 | 0,012 | 9,48 | <0,01 |
| Pa | 12,78 | <0,01 | 25,79 | <0,01 |
| Pp | 12,92 | <0,01 | 16,78 | <0,01 |
| Ltc | 19,88 | <0,01 | 14,23 | <0,01 |
| L/Lcd | 3,42 | <0,01 | 7,82 | <0,01 |
| L/LiE | 2,90 | 0,040 | 2,02 | 0,142 |
| Ltc/L | 7,40 | <0,01 | 0,23 | 0,795 |
| Pa/Pp | 1,61 | 0,213 | 4,38 | 0,012 |
| WI | 1,60 | 0,207 | 0,11 | 0,900 |

Примечание: при $p < 0,05$ значения выделены жирным шрифтом.



Рис. 1. Внешний вид фенотипов *maculata* (фенокомплексы M, hm) и *mozaica* (фенокомплексы Mz, MzR, Mzhr)

Таблица 4

Попарное сравнение средних значений морфометрических признаков у самцов из исследуемых популяций

| Признаки | Марий Эл – Чувашия | | Мордовия – Марий Эл | | Чувашия – Мордовия | |
|----------|--------------------|-----------------|---------------------|--------------|--------------------|-----------------|
| | <i>t</i> | <i>p</i> | <i>t</i> | <i>p</i> | <i>t</i> | <i>p</i> |
| TL | 4,90 | <0,01 | 0,55 | 0,598 | 3,81 | <0,01 |
| L | 4,32 | <0,01 | 0,31 | 0,757 | 3,12 | 0,003 |
| Lcd | 4,53 | <0,01 | 1,44 | 0,160 | 4,26 | <0,01 |
| LiE | 2,40 | 0,023 | 1,56 | 0,125 | 2,64 | 0,014 |
| Pa | 3,80 | <0,01 | 2,08 | 0,047 | 5,02 | <0,01 |
| Pp | 3,88 | <0,01 | 2,61 | 0,011 | 4,52 | <0,01 |
| Ltc | 7,18 | <0,01 | 1,75 | 0,083 | 5,52 | <0,01 |
| L/Lcd | 2,21 | 0,037 | 1,88 | 0,060 | 1,20 | 0,235 |
| L/LiE | 1,39 | 0,170 | 2,42 | 0,018 | 0,13 | 0,886 |
| Ltc/L | 3,24 | 0,002 | 1,70 | 0,094 | 3,46 | <0,01 |

Примечание: при $p < 0,017$ (поправка Бонферрони) значения выделены жирным шрифтом.

Таблица 5

Попарное сравнение средних значений морфометрических признаков у самок из исследуемых популяций

| Признаки | Марий Эл – Чувашия | | Мордовия – Марий Эл | | Чувашия – Мордовия | |
|----------|--------------------|-----------------|---------------------|-----------------|--------------------|-----------------|
| | <i>t</i> | <i>p</i> | <i>t</i> | <i>p</i> | <i>t</i> | <i>p</i> |
| TL | 9,47 | <0,01 | 0,02 | 0,988 | 6,63 | <0,01 |
| L | 8,72 | <0,01 | 2,38 | 0,018 | 8,05 | <0,01 |
| Lcd | 6,87 | <0,01 | 2,12 | 0,039 | 4,09 | <0,01 |
| LiE | 3,12 | 0,003 | 2,47 | 0,018 | 3,60 | 0,003 |
| Pa | 5,44 | <0,01 | 3,05 | 0,004 | 6,78 | <0,01 |
| Pp | 4,59 | <0,01 | 2,71 | 0,010 | 5,01 | <0,01 |
| Ltc | 5,71 | <0,01 | 1,06 | 0,308 | 4,60 | <0,01 |
| L/Lcd | 0,89 | 0,399 | 3,78 | <0,01 | 2,16 | 0,038 |
| Pa/Pp | 3,88 | <0,01 | 0,92 | 0,365 | 2,29 | 0,025 |

Примечание: при $p < 0,017$ (поправка Бонферрони) значения выделены жирным шрифтом.

Таблица 6

Встречаемость фенокомплексов (в скобках указан %)

| Популяция | Пол | maculata | | mozaica | | |
|-----------|-------|----------|---------|---------|-------|---------|
| | | hm | M | Mz | MzR | Mzhr |
| Мордовия | Самцы | 0 (0) | 9 (50) | 0 (0) | 1 (6) | 8 (44) |
| | Самки | 0 (0) | 6 (27) | 1 (4) | 1 (4) | 15 (65) |
| | Все | 0 (0) | 15 (37) | 1 (2) | 2 (5) | 23 (56) |
| Марий Эл | Самцы | 3 (13) | 13 (57) | 1 (4) | 0 (0) | 6 (26) |
| | Самки | 7 (28) | 7 (28) | 6 (24) | 1 (4) | 4 (16) |
| | Все | 10 (21) | 20 (42) | 7 (14) | 1 (2) | 10 (21) |

Рис. 2. Варианты пятен (m_1 – m_4 , обозначения в тексте) между передними лапами у гребенчатого тритона

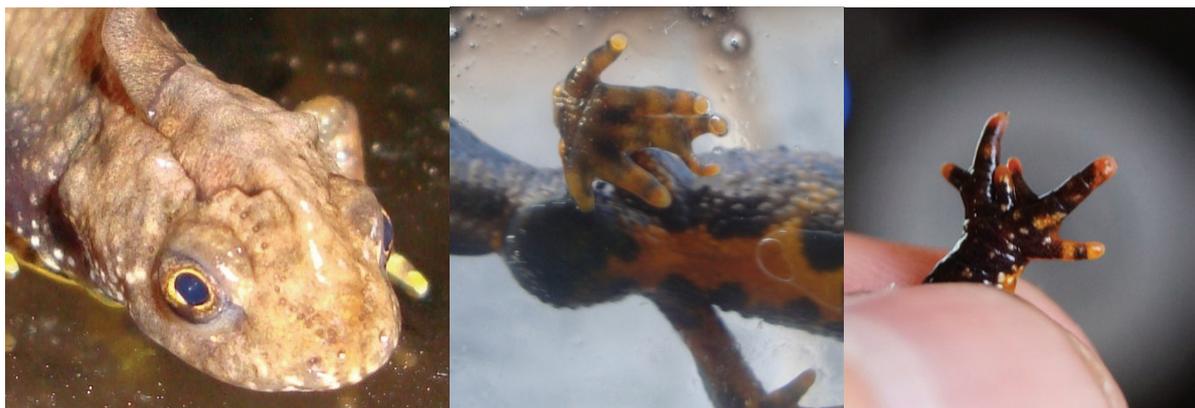


Рис. 3. Морфологические аномалии у гребенчатого тритона: новообразования на голове (слева) и полидактилия (в центре и справа)

Таблица 7

Встречаемость фенотипов в исследуемых популяциях

| Популяция | Пол | Фены | | | |
|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | m_1 | m_2 | m_3 | m_4 |
| Мордовия | самцы | 5 | 3 | 8 | 2 |
| | самки | 7 | 4 | 11 | 1 |
| Марий Эл | самцы | 3 | 10 | 8 | 0 |
| | самки | 5 | 10 | 11 | 0 |

В исследуемых популяциях наиболее часто встречались фенотипы Mzhr (56 % в Мордовии, 21 % в Марий Эл) и M (37 % в Мордовии, 42 % в Марий Эл) (табл. 6). Фенотип hm не отмечен в Мордовии, а в Марий Эл встречался у самцов (13 %) и самок (28 %). Наиболее редок фенотип MzR (отмечен не более чем у 6 % особей).

Сравнение частот фенотипов в табл. 3 показало, что статистически значимые различия по их встречаемости у самцов и самок тритонов отсутствуют как в Марий Эл ($\chi^2 = 8,30$; $df = 4$; $p > 0,05$), так и в Мордовии ($\chi^2 = 3,17$; $df = 4$; $p > 0,05$). Однако по этому признаку наблюдаются явные географические различия ($\chi^2 = 20,2$; $df = 4$; $p < 0,05$).

При анализе фенотипических особенностей выделено несколько вариантов (фенов) пятен между передними лапами (рис. 2): m_1 – овальное пятно (иногда образуются слившимся пятнами), располагающееся параллельно оси тела или под небольшим углом (по бокам этого пятна располагается еще по одному пятну разной формы); m_2 – круглое или похожее на треугольник крупное пятно, занимающее всю центральную часть между передними лапами, хотя оно может располагаться более каудально и/или латерально; m_3 – хаотично расположенные мелкие пятна; m_4 – пятно в виде буквы Y (иногда перевернутой).

Встречаемость этих морф дана в табл. 7. Фен m_1 чаще встречается у самок, чем у самцов. Фен m_3 с одинаковой частотой отмечен в обеих популяциях. Вариант m_2 преобладает в Марий Эл и практически отсутствует в Мордовии, тогда как с феном m_4 наблюдается обратная картина – он встречается редко и только в Мордовии.

Морфологические аномалии. В Марий Эл была обнаружена полидактилия на 3 пальце задней конечности

у одного самца и симметричные кожные новообразования на голове другого самца (рис. 3). В Мордовии найдена двойная полидактилия на 3 и 2 пальцах передней конечности у одной особи. Таким образом, встречаемость аномальных особей P_{as} [2]) в Марий Эл составила 4 %, в Мордовии – 2 %. Парциальная встречаемость аномалий A_p [2] для полидактилии в Марий Эл – 2 %, в Мордовии – 2 %; для новообразований – 2 %.

ЛИТЕРАТУРА

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
2. Боркин Л.Я., Безман-Мосейко О.С., Литвинчук С.Н. Оценка встречаемости морфологических аномалий в природных популяциях (на примере амфибий) // Труды Зоологического института РАН. 2012. Т. 316. № 4. С. 324-343.
3. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
4. Васильев А.Г., Васильева И.А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 511 с.
5. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. 278 с.
6. Воронов Л.Н., Владимирова Е.В., Владимирова Т.Г. Особенности морфометрии и фенетики обыкновенного и гребенчатого тритонов в Чувашской Республике // Актуальные проблемы естествознания: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Чебоксары, 2006. С. 79-81.
7. Лакш Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
8. Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: Изд-во «Европейский Дом», 2009. 592 с.
9. Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин С.В., Куртяк Ф.Ф. О гибридизации гребенчатого (*Triturus cristatus*) и дунайского (*Triturus dobrogicus*) тритонов в Закарпатье // Вестник зоологии. 2003. Т. 37. № 2. С. 88-91.
10. Ручин А.Б., Рыжов М.К. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2006. 160 с.
11. Рыжов М.К., Свишин А.О., Яковлев А.А. Морфологическая характеристика популяций гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Amphibia, Saurata) из Среднего Поволжья // Вестник Мордовского университета. Серия: биологические науки. 2010. № 1. С. 213-215.
12. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация, бутстреп и методы Монте-Карло: примеры статистического анализа данных по биологии и экологии. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН, 2012. 108 с.
13. Шляхтин Г.В., Голыкова В.Л. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. 78 с.

14. Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 132 с.
15. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк., 1985. 159 с.
16. Jalbă L. Particularitățile bioloģo-ecologice și comportamentul speciei *Triturus cristatus* Laur. (Amphibia, Caudata) în Codrii Centrali. Teză de doctor în științe biologice. Chișinău, 2008. 150 с.

БЛАГОДАРНОСТИ: Мы признательны А.А. Яковлеву (НП «Чаваш вармане», Чувашия) за помощь в сборе материала и С.Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН, г. Санкт-Петербург) за представление некоторых литературных источников.

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Ryzhov M.K., Svinin A.O. MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF SOME POPULATIONS OF GREAT CRESTED

NEWT *TRITURUS CRISTATUS* (LAURENTI, 1768) FROM MIDDLE VOLGA REGION

The study of morphological structure of three populations of great crested newt from the Middle Volga region ($n = 113$) was carried out. Sexual dimorphism was found only on characters TL and L (Mordovia, Mari-El), Lcd (Mari-El), WI and Ltc/L (Mordovia), Pa/Pp (Chuvashia, Mari-El). Sexual differences on occurrence of phenocomplexes and phenotypes are not found, but geographic differences were found. In Mordovian population the phenotype mozaica is predominated (62 %), while in Mari-El – phenotype maculata (63 %). From phenocomplexes Mzhr (56 % in Mordovia and 21 % in Mari-El) and M (37 % in Mordovia and 42 % in Mari-El) were found most often in studies populations. Phenocomplex hm was not registered in Mordovian population, and was found in males (13 %) and females (28 %) in Mari-El population. From abnormalities polydactyly and symmetric skin neoplasms on the head were registered.

Key words: great crested newt; *Triturus cristatus*; morphology; Middle Volga region.

УДК 597.213

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПРИРОДООХРАННЫЙ СТАТУС УКРАИНСКОЙ МИНОГИ *EUDONTOMYZON MARIAE* (BERG, 1931) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

© О.В. Сарычева, В.С. Сарычев

Ключевые слова: украинская минога; *Eudontomyzon mariae*; распространение; ареал; охрана.

Рассмотрено распространение и природоохранный статус украинской миноги в РФ. В настоящее время ее обитание установлено в 17 административных областях и краях. Выделено три основных района ее распространения, лежащих в бассейнах рек Днепр, Дон и Кубань. Также вид заселяет реки западного Кавказа, впадающие в Черное море. В бассейне Волги имеются локальные популяции на верхней Оке, в верховьях Суры и Мокши и в р. Чардым. В большинстве регионов украинская минога – редкий или исчезающий вид с сокращающейся численностью. Наиболее многочисленные и устойчивые популяционные группировки сохраняются лишь в верховьях Дона (Липецкая и частично Тульская области) и в притоках верхнего Днепра (Брянская область). Эти регионы являются важнейшими в России местами обитания и сохранения вида.

ВВЕДЕНИЕ

Украинская минога *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) – эндемик Черноморского зоогеографического округа, существенная часть ее ареала лежит в пределах европейской части РФ [1, 3–4, 33]. Вид относится к исчезающим и из-за своей редкости и уязвимости занесен в список рыбообразных и рыб Европы, находящихся в угрожаемом состоянии (Красный список Европы, 1992, Приложение III Бернской конвенции об охране дикой фауны и флоры и природных сред обитания в Европе). Тенденция устойчивого снижения численности вплоть до полного исчезновения наблюдается практически на всем ареале украинской миноги, что послужило причиной внесения ее в Красные книги различного ранга, в т. ч. в России, Украине, Молдове. Однако имеющиеся сведения о распространении, численности и современном состоянии вида для многих частей его ареала до сих пор немногочисленны и отрывочны, что отражается в т. ч. и на полноте данных, приводимых в различных сводках [3, 45 и др.] и в Красных книгах [42 и др.]. Цель данной работы – обобщение накопленной к настоящему времени ин-

формации о распространении и степени редкости украинской миноги, что необходимо для уточнения современного ареала этого вида и оптимизации мер его сохранения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Л.С. Берг, описавший украинскую миногу как самостоятельный вид, указал, что в бывшем СССР она населяет реки Прут, Днестр, Днепр, Дон и Кубань, а также реки западного Кавказа, впадающие в Черное море [4]. В более поздних сводках [3, 22, 34, 37 и др.] к этим речным системам были добавлены Дунай и Неман. Позднее украинская минога была обнаружена в ряде рек Волжского бассейна [7, 10, 22, 29, 32, 36, 44]. В западной части Восточно-европейской равнины вид указывается также в речной системе Вислы [45].

Однако в работах, содержащих карты распространения украинской миноги [3, 22, 34, 37, 45 и др.], есть существенные различия в границах ее ареала. Так, в ряде сводок [3, 34, 37 и др.] за пределами распространения вида оказывались обширные территории, в т. ч. верхние части бассейнов Дона и Днепра с их притока-