

На правах рукописи

СКОРИНОВ
Дмитрий Владимирович

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТРИТОНОВ
ВИДОВОЙ ГРУППЫ *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae)

Специальность 03.00.08. – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2009

Работа выполнена в Зоологическом институте РАН
и Институте цитологии РАН.

Научный руководитель:

кандидат биологических наук Лев Яковлевич Боркин

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор

Валентин Германович Борхвардт

кандидат биологических наук

Алексей Владимирович Абрамов

Ведущая организация:

Тамбовский Государственный
Университет им. Г. Р. Державина

Защита состоится « _____ » _____ 2009 года в 14 часов на заседании
диссертационного совета Д.002.223.02 при Зоологическом институте РАН по адресу:
199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 1.
факс (812) 328-29-41

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан « ____ » _____ 2009 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета, д. б. н.

В. Г. Сиделёва

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Благодаря своему обширному ареалу и многочисленности обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) представляется удобным объектом для изучения географической изменчивости. Уже начиная с XX века этот вид стал широко использоваться в качестве модельного в различного рода исследованиях. В конце XX века, с развитием современных молекулярных технологий у него были выявлены неожиданные особенности. Например, изучение размера генома показало, что все подвиды *L. vulgaris* хорошо различаются между собой (Литвинчук и др., 2001), тогда как считалось, что в норме все особи одного вида должны иметь одинаковое количество ядерной ДНК. Этот факт указывал на необходимость оценки таксономического статуса подвидов обыкновенного тритона, а также изучения зон контактов между ними и видами так называемой группы *Lissotriton vulgaris*. Стоит отметить, что ещё несколько лет назад обыкновенный тритон и родственные ему виды включались в род *Triturus sensu lato*.

В группу *L. vulgaris* принято объединять 3 вида. Это обыкновенный тритон *L. vulgaris*, нитеносный тритон *L. helveticus* (Razoumovsky, 1789) и карпатский тритон *L. montandoni* (Boulenger, 1880). Вопрос об эволюционных взаимоотношениях между видами группы *L. vulgaris* и подвидами *L. vulgaris* является одним из основных в систематике рода *Lissotriton*. Проблема точной идентификации таксонов группы *L. vulgaris* становится особо актуальной из-за широкого использования представителей группы в молекулярно-биохимических исследованиях. При отсутствии точных данных о таксономической принадлежности и степени родства изучаемых животных полученные авторами результаты могут быть неправильно интерпретированы. Установление видовой и подвидовой принадлежности может быть затруднено из-за отсутствия или неоднозначности информации о границах ареала. Исследование географической изменчивости морфологических, цитологических и биохимических признаков приведет к лучшему пониманию родственных взаимоотношений между таксонами группы *L. vulgaris* и поможет уточнить историю её возникновения.

Для разработки адекватных мер по охране тритонов группы *L. vulgaris* важно знать точные границы ареалов и закономерности их формирования. На территории бывшего СССР *L. montandoni* включён в Красную книгу Украины, а кавказский подвид обыкновенного тритона приводится в Красной книге России и большинства

регионов Кавказа. Однако периферические популяции номинативного подвида обыкновенного тритона должным образом не оценены с охранной точки зрения. Такое положение вещей может привести (и уже привело) к сокращению его ареала и даже исчезновению в некоторых регионах.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучение систематики и распространения представителей группы *L. vulgaris*.

Для её достижения ставились следующие задачи:

1. Анализ и выявление диагностических признаков у тритонов группы *L. vulgaris*;
2. Выявление особенностей распространения таксонов группы *L. vulgaris*.
3. Изучение зон контактов между подвидами *L. vulgaris*, а также между видами *L. vulgaris* и *L. montandoni*;
3. Выяснение филогенетических связей между представителями группы *L. vulgaris*;

Научная новизна. Впервые проведено детальное изучение морфологических, биохимических и цитологических признаков одновременно у всех представителей группы *L. vulgaris* (*L. helveticus*, *L. montandoni* и все семь подвидов *L. vulgaris*). Установлены таксономически важные признаки, оценена их половая и географическая изменчивость. Изучены зоны контакта на Украине, в Турции и странах бывшей Югославии. Предложена новая схема родственных взаимоотношений между таксонами группы *L. vulgaris*. Выдвинута новая гипотеза о путях и причинах возникновения видов и подвидов группы *L. vulgaris*. Впервые построены карты распространения *L. vulgaris* в Западной Сибири, по границам ареала в европейской части бывшего СССР и на Кавказе; составлен перечень всех находок вида (около 1500 пунктов). Предложены меры по охране обыкновенного тритона.

Теоретическое и практическое значение. Предложенная схема родственных взаимоотношений и методов диагностики тритонов группы *L. vulgaris* могут быть полезны для практического применения. Данные диссертации могут помочь при использовании тритонов в качестве лабораторных или модельных объектов, при реконструкции филогенетических связей между представителями бывшего рода *Triturus* и для сравнительного изучения проблем, связанных с видообразованием у животных.

Апробация работы. Основные положения работы представлены на I и III съездах Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-Москва, 2001, 2006), на

XII съезде Европейского герпетологического общества (Санкт-Петербург, 2003), на I, II и III межрегиональных совещаниях по изучению амфибий Волжского бассейна (Нижний Новгород, 2003; Саранск, 2004; Тамбов, 2005) и на международной конференции Герпетологического украинского общества (Ужгород, 2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, из списка, рекомендованного ВАК – 4.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из «Введения», 6-ти глав, «Выводов», «списка литературы» и четырёх «Приложений». Общий объём работы 277 страниц. Из них 158 страниц – текст и 119 страниц «Приложения». Библиографический список содержит 291 название, из них: 128 отечественных и 163 иностранных источников.

Благодарности. Я искренне признателен Л. Я. Боркину (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за многолетнее научное руководство, ценные замечания и помощь в написании диссертации. С. Н. Литвинчук (ИНЦ РАН, Санкт-Петербург) оказывал всестороннюю помощь на всех этапах проведения исследований. Благодаря Ю. М. Розанову (ИНЦ РАН) удалось использовать метод проточной ДНК-цитофотометрии. Я Благодарен А. В. Балускину, М. В. Назаркину и Б. А. Шейко (ЗИН РАН) за содействие в проведении рентгенологических исследований, Т. Кушке (ЗМУ, Киев) за помощь при обработке коллекций Национального Зоологического музея Украины, В. Н. Курановой (ТГУ, Томск) за помощь в сборе данных о распространении тритонов в Сибири, Ж. Раффаэлли (Париж) за предоставление выборки *L. helveticus*. Отделение герпетологии ЗИН РАН не только предоставило коллекции, но и поддерживало мой интерес к данной работе. В. И. Маландзия (АГУ, Абхазия), А. Аветисов (АГУ, Абхазия), С. В. Островских (КГУ, Краснодар) и С. А. Рябов (Тульский экзотариум) помогли при проведении полевых исследований. Н. Н. Балацкого (Новосибирский гос. краеведческий музей), С.Н. Гашева (ТГУ, Тюмень), С. В. Коняева (Новосибирск), Ф. П. Лисачёва (Новосибирск), К. Д. Мильто (ЗИН РАН), И. В. Черепанова (Санкт-Петербург), А. Воробей (Пермь), А. Б. Ручина (МГУ, Саранск), Г. А. Ладу (ТГУ, Тамбов), Д. Мельникова (ЗИН РАН) и Е. Р. Камелина я благодарю за сообщения о своих находках тритонов. Отдельное спасибо Ю. В. Скориновой (Санкт-Петербург) за бесконечное терпение и моральную поддержку во время написания диссертации, Е. И. Скориновой, С.Л. Гордиенко и В.И. Гордиенко (Санкт-Петербург) за понимание,

помощь и техническую поддержку. Работа была выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 02-04-49631, 2-04-63157, 04-04-63165, 06-04-63038, 08-04-01184).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Обосновывается необходимость проведения детальных исследований тритонов группы *L. vulgaris* в связи с большим количеством неясностей в их систематике и распространении.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились в 1998 – 2008 гг. В России посещены Ленинградская область, Карелия, Астраханская, Тульская и Ростовская области и Краснодарский край. Кроме того, материал собирался в Абхазии, Молдове, Румынии, Греции, Италии, Турции, Финляндии, Швеции, Хорватии, Боснии и Герцеговине, Черногории. Помимо этого, были обработаны коллекции Зоологического института РАН, Национального Зоологического музея Украины (Киев) и Шведского музея естественной истории (Стокгольм). В ходе исследований морфологии изучена 2061 особь, аллозимной изменчивости – 409 особей, размера генома – 835 особей, количества туловищных позвонков – 627 особей.

При измерении тритонов использовались стандартные морфометрические признаки и общепризнанные методы статистической обработки (Ивантер, Коросов, 1992). Всего было изучено 7 признаков тела, 7 признаков головы и 20 связанных с ними морфометрических индексов, наиболее информативных при исследовании тритонов. Подсчет количества туловищных позвонков проводился при помощи рентгенографического исследования на базе ЗИН РАН, а также на отпрепарированных скелетах и у высушенных животных.

Вертикальный полиакриламидный гель-электрофорез был проведён с использованием стандартных методик (Shaw, Prasad, 1970). Различия между выборками оценивались при помощи генетической дистанции (Nei, 1978). Для анализа матрицы генетических расстояний использовался не взвешенный парно-групповой метод кластерного анализа, UPGMA (Sneath, Sokal, 1973).

Размер генома (количество ядерной ДНК в диплоидном ядре) измерялся при помощи проточной цитофотометрии на базе ИНЦ РАН по стандартным методикам (см. Виноградов и др., 1990). Периферические клетки крови одной и той же особи иглистого тритона (*Pleurodeles waltl*) использовались во всех опытах в качестве стандарта (репера).

При создании карт распространения *L. vulgaris* были использованы собственные и литературные данные, музейные коллекции, и сведения, любезно предоставленные другими зоологами.

ГЛАВА 2. ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ ТРИТОНОВ ГРУППЫ *Lissotriton vulgaris*

2.1. Таксономическое положение тритонов группы *L. vulgaris*. Рассмотрены причины, подтвердившие необходимость разделения рода *Triturus sensu lato* на ряд отдельных родов, одним из которых является род *Lissotriton* Bell, 1839. Проанализированы литературные данные, доказывающие актуальность выделения в рамках рода *Lissotriton* группы *L. vulgaris*, которая включает 3 вида.

2.2. История изучения и внутривидовая систематика *L. vulgaris*. Рассмотрены основные этапы изучения тритонов группы *L. vulgaris* начиная с XVII века. Дан перечень 7 подвидов обыкновенного тритона, признанных валидными по итогам последней ревизии.

2.3. Распространение тритонов группы *L. vulgaris*. В разделе описаны географические ареалы всех таксонов группы *L. vulgaris*.

ГЛАВА 3. АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ

3.1. Анализ внешних морфологических признаков

3.1.1. Взаимная сопряжённость признаков. Анализ был произведён для всех 7 подвидов *L. vulgaris* и *L. montandoni*. У самок оказалось больше скоррелированных признаков, чем у самцов. Самая высокая корреляция ($R = 0,90$ и выше) у большинства подвидов *L. vulgaris* и самцов *L. montandoni* была обнаружена между длиной тела, хвоста и расстояния между передними и задними конечностями (TL , L , SVL , Lcd и LIE). Кроме того, у большинства подвидов отмечена высокая корреляция между длиной передних и задних конечностей (Pa и Pp , соответственно). Среди подвидов обыкновенного тритона наибольшее число скоррелированных признаков было

обнаружено у *L. v. lantzi*. У самцов этого подвида скоррелированными оказались все признаки, а у самок все, кроме *DiN* с *LiE*. В целом, у обыкновенного тритона выявлено больше скоррелированных признаков, чем у карпатского.

3.1.2. Достоверность различий по морфометрическим признакам. Наибольшее количество достоверных различий между полами, как по абсолютным показателям, так и по индексам, было отмечено у номинативного подвида. У *L. v. lantzi* половой диморфизм по морфометрическим признакам проявился чуть слабее. Остальные таксоны группы *L. vulgaris* показали относительно невысокий уровень достоверных различий. У *L. helveticus* и *L. montandoni* достоверные различия между полами были отмечены по признакам, связанным с показателями туловища (*L*, *LiE*, *Pa*, *Pp*). У номинативного и кавказского подвигов *L. vulgaris* половой диморфизм проявляется по показателям туловища и головы (*Ltc*, *Lsp*, *Din*, *LC/Ltc*, *LiSe/DiE*, *Ltc/DiE*, *Ltc/LiSe*, *Ltc/LM*, *Lcd/L*, *L/DiE* и *L/Din* у *L. v. lantzi* и большинство показателей у *L. v. vulgaris*).

Анализ различий между таксонами показал, что если у самцов наибольшее число таксонов отличалось как по параметрам туловища (*TL*) так и по параметрам головы (*Lm* и *Ltc*), то у самок различия выявлены только по параметрам туловища (*L*, *SVL*, *Pa* и *Pp*). Наименьшее число таксонов отличалось по признакам *Lc* и *DiN* у самцов, и по *LiE* и *DiN* у самок.

Отмечено отсутствие достоверных таксономических различий по всем индексам при сравнении пар *L. v. ampelensis* – *L. v. vulgaris* (только южные популяции), *L. v. meridionalis* – *L. v. graecus*, *L. v. meridionalis* – *L. v. lantzi* у самок. Между самками *L. v. ampelensis* и *L. v. lantzi* достоверные различия отмечены по 19 из 20 индексов. Среди самцов количество диагностических индексов, позволяющих достоверно различать изучаемые таксоны, колебалось от 1 до 14. У самок выявлено 8, а у самцов 7 индексов с максимальным количеством достоверных таксономических различий. Четыре из них, связанные с пропорциями головы, оказались одинаковыми для обоих полов: *L/Ltc*, *LC/Ltc*, *Ltc/LiSe*, *L/DiE*. Остальными у самок оказались *L/Pp*, *Pp/LiE*, *Ltc/LM*, *L/Din*, а у самцов *TL/L*, *Lcd/L*, *LiSe/DiE*. Наибольшее число достоверных различий по индексам у самцов и самок отмечено, в основном, для одних и тех же таксонов и групп: *L. v. ampelensis* и *L. montandoni*, *L. v. vulgaris* (юг) и *L. v. vulgaris* (север), *L. v. graecus*, *L. v. lantzi*, *L. montandoni*, *L. v. vulgaris* (север) и *L. montandoni*, а также *L. v. vulgaris* и *L. v. lantzi*, *L. montandoni*.

3.1.3. Половой диморфизм. Половые различия у *L. vulgaris* достигают своего максимального проявления только в период размножения. Они проявляются как в особенностях окраски, так и в элементах внешней морфологии. У самцов *L. montandoni*, *L. helveticus*, *L. v. ampelensis*, *L. v. meridionalis*, *L. v. graecus* и *L. v. kosswigi* в брачный период появляется спинно-боковая складка и хвостовая нить, у *L. v. vulgaris*, *L. v. lantzi* высокий и зубчатый спинной гребень. Половой диморфизм был обнаружен как по качественным, так и количественным признакам. Дискриминантный анализ морфометрических признаков туловища (*SVL*, *LiE*, *L*, *Pa*, *Pp*) и головы (*Lm*) позволяет с высокой долей вероятности отличать самцов от самок (85,2 %). По качественным признакам половые отличия наиболее ярко проявляются у обыкновенного тритона.

Половой диморфизм у неотенических особей выражен слабее, чем у прошедших метаморфоз. Тем не менее, на примере неотенических особей *L. v. vulgaris* из Хорватии показана возможность чёткого разделения на самцов и самок по морфометрическим признакам.

3.1.4. Пропорции тела. Из-за высокой скоррелированности большинства признаков с длиной тела (раздел 3.1.1.) были использованы в основном их отношения к длине тела или друг к другу. Изучение морфометрических признаков позволило выявить особенности в динамике роста разных частей тела (*TL*, *L*, *Lcd/L*, *L/LiE*, *L/Ltc*, *L/DiE*, *Lc/Ltc*, *L/Pp* и *L/Pa*) при сравнении *L. v. lantzi*, *L. v. vulgaris* (север) и *L. v. vulgaris* (юг). Помимо этого, отмечены различия между таксонами группы *L. vulgaris* по средним значениям признаков (*TL*, *L*, *Lcd*, *LiE*, *Ltc*, *DiE*, *Pa* и *Pp*).

3.1.4.1. Различия между представителями группы *L. vulgaris*. Дискриминантный анализ показал, что у самцов видовые различия по морфометрическим признакам проявляются сильнее, чем у самок. Обыкновенный тритон идентифицировался с наибольшей точностью (99.5 % у самцов и 98.7 % у самок), а карпатский тритон с наименьшей (61.9 % правильно определённых самцов и 42.9 % самок). Часть особей *L. montandoni* и *L. helveticus* оказались отнесены в основном к *L. vulgaris*, что возможно связано с широким спектром изменчивости морфометрических признаков у последнего вида.

3.1.4.2. Различия между подвидами *L. vulgaris*. При попарном дискриминантном анализе морфометрических признаков подвиды различаются лучше (до 100%

правильных определений), чем при одновременном анализе сразу нескольких подвидов (не больше 85-95% правильно определённых особей). Разница в результатах связана с тем, что одним и тем же диагностическим признакам придаётся разная степень значимости в зависимости от используемого метода. Однако состав наиболее важных при дискриминантном анализе признаков обычно не меняется. У самцов это – *SVL*, *LiE*, *DiE*, *L*, *LiSe*, *Ltc*, *DiN* и *Lsp* (4 признака головы и 4 тела). У самок – *SVL*, *LiE*, *L*, *DiE*, *Ltc* и *DiN* (3 признака головы и 3 тела).

Канонический анализ позволил обозначить у *L. vulgaris* наиболее близкие по морфометрическим признакам группы таксоны. У самцов подвидовые различия проявляются ярче, чем у самок. Выделены две явные группировки: *L. v. lantzi* – *graecus* – *meridionalis* и *ampelensis* – *L. v. vulgaris* (Закарпатье). *L. montandoni* и *L. helveticus* оказались ближе к первой из них. Наибольшую роль при таком разделении у самцов играли признаки головы (*Lm*, *DiE*, *DiN* и *Ltc*), а у самок – головы и туловища (*DiE*, *Pp* и *SVL*). Канонический анализ позволил довольно чётко разделить все 3 вида группы *L. vulgaris*, однако разделение подвидов *L. v. vulgaris* оказалось не столь точным из-за большего перекрытия признаков.

Наиболее значимыми для диагностики видов и подвидов группы *L. vulgaris* оказались признаки *L*, *SVL*, *Ltc*, *DiE* и индексы *L/Ltc*, *Lc/Ltc*, *L/DiE* у обоих полов, а также признак *DiN* и индекс *Lcd/L* у самцов и признак *Pp* с индексом *Ltc/LiSe* у самок.

3.1.4.3. Широтная и долготная изменчивость у *L. v. vulgaris*. Высокая корреляция (более 0,7) географической широты выявлена только с одним морфометрическим признаком (*DiN*) у самцов и тремя (*DiN*, *Pa*, *Pp* и *DiE*) у самок. По остальным признакам корреляция была средней (< 0,7) или слабой (< 0,3). Исключения составили (более 0,3) *Din*, *L/Pp*, *Lc/Din* и *LiSe/DiE* у самцов, и *Din*, *L/Pp*, *Pp/LiE*, *Ltc/DiE* и *Lc/Din* у самок. Длина туловища у *L. v. vulgaris* увеличивается с юга на север и с востока на запад. Похожая тенденция в изменениях остальных морфометрических признаков, видимо, является следствием изменения общих размеров тела, что совпадает с правилом Бергмана.

3.1.4.4. Высотная изменчивость у *L. v. lantzi*. Большинство достоверно коррелирующих абсолютных признаков (6 из 14 рассмотренных) у самцов относится к параметрам головы (5 из 6 коррелирующих), а у самок (2 из 14) к параметрам тела (оба признака). Также выявлено, что у самцов больше достоверно достоверно

коррелирующих с высотой относительных индексов (6 из 18), чем у самок (2 из 18). Сильная достоверная корреляция Pa , L/Pa и Pp/LiE с высотой выявлена у обоих полов. Однако у самцов наиболее сильная корреляция обнаружена по индексам связанным как с туловищем (Lcd/L , Pa/LiE), так и с головой (Lc/Din , Ltc/DiN), а у самок только с туловищем (Pp/LiE). У самцов с увеличением высоты относительная длина хвоста уменьшается. На бóльших высотах передние лапы у самцов относительно длиннее, чем у тритонов с малых высот. Наблюдалось в основном увеличение средних значений признаков при возрастании высоты обитания. У самок наиболее выражены изменения размеров туловища и конечностей, а у самцов ещё и размеров головы. Таким образом, подтвердилось наличие высотной изменчивости у кавказского подвида *L. vulgaris*, описанное ранее Б. С. Туниевым (Tuniev, 1994).

3.1.5. Анализ вторичных половых признаков у таксонов группы *L. vulgaris*

3.1.5.1. Сезонная изменчивость. Весной при переходе к водной фазе жизненного цикла у самцов появляется спинной гребень и лопастные оторочки на задних лапах, клоака становится еще более выпуклой и темной, а окраска, как тела, так и хвоста, более яркой. У ряда форм может также появляться спинно-боковая складка и хвостовая нить.

3.1.5.2. Различия по вторичным половым признакам. Вторичные половые признаки самцов *L. vulgaris* принято использовать при идентификации подвидов (Raxworthy, 1990). Проведённый мною сравнительный анализ качественных признаков (высота и зубчатость гребня, хвостовая нить и спинно-боковые складки) обыкновенного тритона выявил различия между разными подвидами обыкновенного тритона, что позволило разделить на две группы, отличающиеся по составу от выделенных ранее (Raxworthy, 1990). В первую группу попали *L. v. graecus*, *L. v. kosswigi*, *L. v. meridionalis* и *L. v. ampelensis* (тип -“*graecus*”), а во вторую *L. v. vulgaris*, *L. v. lantzi* и *L. v. schmidtlerorum* (тип -“*vulgaris*”). При таком делении *L. montandoni* и *L. helveticus* по своим качественным признакам оказались ближе к тритонам типа “*graecus*”.

Отличия *L. v. ampelensis* и *L. v. vulgaris* по качественным признакам позволяют хорошо различать эти два подвида. На территории Одесской и Закарпатской областей нам не удалось обнаружить тритонов с признаками *L. v. ampelensis*. Однако у

некоторых закарпатских выборок *L. v. vulgaris* было выявлено промежуточное состояние признаков, диагностических для этих подвигов.

3.1.6. Окраска и её различия между подвидами. Виды и подвиды тритонов группы *L. vulgaris* отличаются между собой по степени пятнистости брюха, в меньшей степени по характеру пятнистости на боках и спине. У *L. montandoni* пятна на брюхе, как правило, отсутствуют, но имеются на границе брюха и боков. У *L. helveticus* брюхо слабопятнистое. Наибольшая изменчивость окраски отмечена у обыкновенного тритона. У разных подвигов и популяций *L. vulgaris* пятнистость брюха и боков может сильно варьировать; также может отличаться форма пятен и их расположение. У самцов (но не у самок) всех подвигов можно выделить пять основных типов пятнистости брюха: крупные разреженные пятна, мелкие разреженные, мелкие уплотненные, крупные уплотненные и совсем без пятен. Обычно пятнышки на брюхе у самцов значительно крупнее, чем у самок. У самок разных подвигов также можно обнаружить билатеральную симметрию в расположении пятен на брюхе: у *L. v. vulgaris*, *L. v. ampelensis* и у *L. v. lantzi*, обитающих севернее Большого Кавказского хребта, часто имеются продольные полосы из сросшихся пятнышек вдоль границы живота с боками. В отличие от самцов, у самок можно наблюдать постепенный переход от не-пятнистого брюха через мелкую крапчатость к сильно пятнистому, вплоть до частичного срастания пятен.

Таким образом, по окраске можно чётко идентифицировать только виды, входящие в группу *L. vulgaris*. Точное определение подвигов *L. vulgaris* в большинстве случаев возможно лишь в комплексе с вторичными половыми признаками самцов.

3.2. Ключ для определения видов и подвигов группы *L. vulgaris*.

Разработан ключ, позволяющий идентифицировать самцов группы *L. v. vulgaris* в брачном наряде с точностью до подвида.

3.3. Поведение. Помимо морфологических различий, между видами и подвидами группы *L. vulgaris* существуют различия в исполнении некоторых

элементов полового поведения (Pecio and Rafiński, 1985; Raxworthy, 1988; Arntzen, Sparreboom, 1989).

3.3.1. Различия между видами. На основе литературных данных и собственных наблюдений анализируются элементы брачного поведения, позволяющие выделить в рамках рода *Lissotriton* группу *L. vulgaris*.

3.3.2. Различия между подвидами. На основании различий по относительной частоте и продолжительности выполнения диагностических элементов полового поведения нельзя строить предположения о степени родства видов или подвидов рода *Lissotriton*. Видимо, только наличие (или отсутствие) элемента в брачном поведении может указывать на степень родства изучаемых таксонов.

3.4. Неотения

Находки неотенических *L. vulgaris* известны во многих странах (Litvinchuk et al., 1996; Denoël, 2007; Скоринов и др., 2009). Существуют районы, где неотенические особи встречаются особенно часто. Для *L. vulgaris* такой зоной является территория бывшей Югославии (Kalezić and Džukić, 1986), откуда известна большая часть неотенических популяций вида. Еще одной территорией с повышенной встречаемостью пedomорфных *L. vulgaris* можно считать западный Кавказ (Скоринов и др., 2009).

При проведении полевых исследований в 2006 – 2008 гг. в Абхазии (*L. v. lantzi*) и Хорватии (*L. v. vulgaris*) были обнаружены неотенические особи, которые по своим качественным признакам резко отличались от особей, прошедших метаморфоз, и обладали личиночными чертами (наружные жабры, личиночный спинной плавник, бледная окраска, личиночная структура кожи). У *L. v. vulgaris* пedomорфные особи обоих полов крупнее, чем у *L. v. lantzi*. Неотенические особи из Хорватии оказались мельче по средним значениям признаков, чем нормальные особи *L. v. vulgaris*. Однако, в пределах изученных мной популяций неотеники, как правило, были крупнее прошедших метаморфоз особей.

На основе литературных и собственных данных выделено 2 основных фактора, способствующих пedomорфозу: 1) генетическое разнообразие (уровень гетерозиготности), определяемое степенью изолированности от других популяций своего вида; 2) биотические и абиотические особенности окружающей среды и их

стабильность (температура, влажность, pH воды, наличие корма и его состав на разных стадиях развития, возможность выхода из водоема и т. д.).

3.5. Osteологические признаки: число позвонков

Впервые изучено число туловищных позвонков у всех подвидов *L. vulgaris*. Хотя ранее указывалось, что обыкновенный тритон имеет 13 туловищных позвонков, согласно моим данным, у бóльшей части подвидов обыкновенного тритона в среднем 12, у номинативного 12.5 и лишь у *L. v. lantzi* 13 туловищных позвонков. У *L. v. vulgaris* обнаружена географическая изменчивость: к югу среднее число позвонков увеличивается с 12 (11-12) до 13 (13-14). Граница между 12- и 13-позвонковыми тритонами проходит между Тулой и Харьковом. На востоке преобладание 13 позвонковых особей отмечено до Удмуртии. У *L. v. vulgaris* выявлен слабо выраженный половой диморфизм по количеству позвонков: у самцов их число часто меньше.

3.6. Молекулярно-биохимические признаки

3.6.1. Размер генома. Ранее считалось, что размер генома (количество ядерной ДНК) является постоянной величиной для каждого вида. Однако в последние десятилетия это мнение было подвергнуто сомнению (Боркин и др., 2004; Litvinchuk et al., 2007).

В пределах рода *Lissotriton* обыкновенный тритон обладает наибольшим размахом изменчивости по размеру генома (среднее 57.70 ± 2.08 , размах 54.59–66.22 пг), намного превосходя нитеносного (57.05 ± 0.65 , 56.12–57.85 пг), карпатского (59.63 ± 0.65 , 58.19–60.77 пг), итальянского (60.21 ± 0.38 , 59.75–60.63 пг) и испанского тритонов (65.52 ± 1.03 , 64.79–66.26 пг). Таким образом, бóльшая часть изменчивости размера генома рода *Lissotriton* наблюдается в рамках одного наиболее полиморфного вида, *L. vulgaris*. В пределах этого вида по содержанию ядерной ДНК можно выделить несколько группировок (Litvinchuk et al., 2005; Скоринов и др., 2008). Первая содержит только номинативный подвид с наименьшим количеством ядерной ДНК (56.74 ± 0.65 , 54.51–59.37 пг). Вторую группировку образуют *L. v. ampelensis* (58.59 ± 0.59 , 57.13–60.12 пг), *L. v. meridionalis* (60.19 ± 0.69 , 58.98–61.13 пг) и *L. v. schmidlerorum* (60.06 ± 0.64 , 59.13–61.03 пг). Третья группировка состоит из трёх подвидов с наибольшими значениями размера генома: *L. v. kosswigi* (62.65 ± 0.40 , 62.02–63.05 пг), *L. v. lantzi* (62.98 ± 0.85 , 60.76–65.40 пг) и *L. v. graecus* (62.93 ± 1.22 ,

60.57–66.40 пг). Греческий подвид, таким образом, имеет самый большой геном в пределах вида *L. vulgaris*.

Из этих данных видно, что наименьшее количество ДНК обнаружено у наиболее северного, номинативного подвида (от 54.51 до 59.37 пг), а наибольшее – у южных подвидов *L. v. lantzi*, *L. v. graecus* и *L. v. kosswigi* (от 60.57 до 66.40 пг). Исключением является *L. v. schmidtlerorum*, обитающий на южной границе распространения вида, но имеющий относительно небольшой размер генома. Такое распределение в целом согласуется с обнаруженной связью между размером генома и географическим распространением (Litvinchuk et al., 2007).

Рассмотрение размера генома у спорных форм *L. vulgaris* с Балкан позволяет увидеть, что *Triton vulgaris graeca forma tomasinii* по размеру генома сильно перекрывается с *L. v. graecus*, *Molge vulgaris subsp. kapelana* находится между номинативным и итальянским подвидами, популяция из европейской части Стамбула находится между *L. v. kosswigi* и *L. v. vulgaris*, а *Triton vulgaris forma intermedia*, неотеническая популяция *L. v. vulgaris* из Хорватии и *Triton vulgaris forma schreiberi* имеют столько же ядерной ДНК, как и *L. v. vulgaris*. Размер генома *Molge vulgaris subsp. kapelana* может указывать на наличие гибридизации в прошлом или настоящем между *L. v. vulgaris* и *L. v. meridionalis*. Также в пользу гибридного происхождения говорит и размер генома у популяции из европейской части Стамбула. Вероятно, она является результатом гибридизации между *L. v. vulgaris* и *L. v. kosswigi*. *Triton vulgaris forma intermedia*, неотеническая популяция *L. v. vulgaris* из Хорватии и *Triton vulgaris forma schreiberi*, видимо, относятся к номинативному подвиду.

3.6.2. Аллозимная изменчивость. Из 17 изученных локусов 4 (Mdh-2, G-6-pdh-2, Xdh, Gtdhp-2) оказались инвариантными у всех таксонов группы *L. vulgaris*. *L. helveticus* отличается от других видов и подвидов по 5 локусам (ALB, G-6-pdh-1, Ldh-1, Hem, Ldh-2), а *L. italicus* по 6 (Est-2, Ldh-1, Hem, Ldh-2, Pgdh, Sod-1). *L. montandoni* отличается от *L. vulgaris* только по аллелям локуса Gtdh.

Подвидовые различия в большинстве случаев связаны с частотой встречаемости аллельного варианта в локусе, а не с его наличием или отсутствием. Из не-частотных отличий можно назвать только специфические аллели локусов EstD и Hem у *L. v. graecus* и Sod-2 у *L. v. lantzi*. У *L. v. ampelensis* только аллели ALB можно было бы расценивать как характерные для этого подвида, хотя они были обнаружены

у *L. v. vulgaris* из Закарпатья и Одесской области. *L. v. schmidtlerorum* отличается от всех подвидов, кроме *L. v. kosswigi*, по аллелям локуса Pgdh. *L. v. kosswigi*, помимо аллелей локуса Pgdh, отличается от других подвидов и по локусу Sod-2. У *L. v. meridionalis* не найдено ни одного диагностического локуса. Все подвиды *L. vulgaris* по одному из аллельных вариантов локуса ALB могут быть разделены на две группы. В первой группе (*L. v. lantzi*, *L. v. schmidtlerorum*, *L. v. kosswigi*, *L. v. graecus* и *L. v. meridionalis*) этот аллельный вариант имеется, а в другой (*L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis*) нет.

С. В. Межжерин с коллегами (1997, 1998) на основании аллозимного анализа отнесли популяции, обитающие в Закарпатской (Хуст) и Одесской (Вилково) областях к *L. v. ampelensis*, а самому подвиду придали статус вида. В качестве диагностического локуса для отделения *L. v. vulgaris* от выборок, которые они идентифицировали как *L. v. ampelensis*, авторы посчитали G6PDH (Gpd). Однако нами диагностических аллелей в этом локусе обнаружено не было ни при сравнении выборок, отнесенных указанными авторами к *L. v. ampelensis* (Крива и Вилково, Украина), с *L. v. vulgaris*, ни при сравнении *L. v. vulgaris* с *L. v. ampelensis* из Румынской Трансильвании (Дэж).

Генетические дистанции (по Nei, 1978) между подвидами и видами оказались выше, чем между популяциями. Исключение составила очень низкая ($D_{Nei}=0,029$) генетическая дистанция между *L. v. ampelensis* и *L. v. vulgaris*. Дистанция между *L. v. vulgaris* и *L. v. lantzi* ($D_{Nei}=0,15$) наоборот, оказалась близкой к дистанции между *L. v. vulgaris* и *L. montandoni* ($D_{Nei}=0,14$), что говорит о примерно одинаковой близости *L. v. vulgaris* как к *L. v. lantzi*, так и к *L. montandoni*. Следовательно, если признавать *L. montandoni* видом, в чём никто не сомневается, то и *L. v. lantzi* нужно признать видом. На основе генетического сходства в рамках *L. v. vulgaris* можно выделить две географические группы популяций. В одной группе находятся популяции *L. v. vulgaris* (север) и *L. v. vulgaris* (юг), а во второй – популяции *L. v. vulgaris* с Адриатического побережья Балканского полуострова.

Сравнение генетических дистанций с палеонтологическими данными дало возможность подсчитать, чему соответствует одна единица генетической дистанции (D_{Nei}) для рода *Lissotriton*. Она равна 51.1–53.3 млн. лет. Время дивергенции между *L. italicus* и видами группы *L. vulgaris* при такой оценке составляет 26.1–27.2 млн. лет,

23–24 млн. лет для ветви *L. helveticus* и 8.7–9.1 для *L. montandoni*. Однако время дивергенции *L. v. lantzi*, согласно аллозимным данным, немного больше, чем для *L. montandoni*, и составляет 9.2–9.6 млн. лет. Остальные подвиды *L. vulgaris* ответвились позже *L. montandoni*. Их возраст равен примерно 7.2–7.5 млн. лет для *L. v. graecus* и 4.6–4.8 млн. лет для группы *L. v. meridionalis* – *L. v. schmidtlerorum* – *L. v. kosswigi*.

Значения гетерозиготности у *L. vulgaris* ($H_{\text{exp}} = 0,043-0,170$) оказались выше, чем у *L. montandoni* ($H_{\text{exp}} = 0,063-0,085$), но ниже, чем у *L. helveticus* ($H_{\text{exp}} = 0,208$). Уровень полиморфности локусов во многих выборках *L. v. vulgaris* был низким ($P=17,6$). Это может являться следствием плейстоценовых оледенений (эффект бутылочного горлышка). Наиболее высокий уровень полиморфности локусов *L. vulgaris* в выборках с Карпат (*L. v. vulgaris*), Кавказа (*L. v. lantzi*) и Балкан (*L. v. graecus*) можно объяснить наличием там рефугиумов, где во времена оледенений популяции тритонов могли переживать неблагоприятные условия.

ГЛАВА 4. ЗОНЫ КОНТАКТОВ И ГИБРИДИЗАЦИЯ *Lissotriton vulgaris*

Изучение характера взаимодействия между видами, а также подвидами одного вида в зонах их контактов позволяет оценить уровень репродуктивной изоляции между ними и уточнить их таксономический статус.

4.1. Гибридикация *L. vulgaris* с *L. montandoni* и *L. helveticus*. Известны случаи природной гибридикации *L. vulgaris* с *L. montandoni* и *L. helveticus* (Macgregor et al., 1990), которые обитают синтопично. *L. helveticus* и *L. montandoni* в природе не гибридируют, поскольку имеют полностью аллопатрическое распространение. Гибриды *L. helveticus* и *L. vulgaris* встречаются крайне редко (Arntzen et al., 1998). Случаи гибридикации между *L. montandoni* и *L. vulgaris* отмечены чаще (Litvinchuk et al., 2003). Гибриды F_1 *L. montandoni* × *L. vulgaris* как и *L. helveticus* × *L. vulgaris*, имеют промежуточные для этих видов черты морфологии. В изученных мной выборках *L. montandoni* синтопических с *L. vulgaris* чужих аллелей по единственному диагностическому локусу (*Gtdh*) не выявлено. Следы гибридикации с *L. montandoni* обнаружены только в выборке *L. v. vulgaris* из Миная (Закарпатская область Украины).

4.2. Зоны контактов между подвидами *L. vulgaris*. Подвиды *L. vulgaris* контактируют между собой в нескольких участках ареала. Известно 4 зоны интерградации: две в бывшей Югославии – между *L. v. vulgaris* и *L. v. graecus*, а

также между *L. v. vulgaris* и *L. v. meridionalis* (Krizmanic et al., 1997), одна зона в Румынии – между *L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis* (Fuhn, 1960) и ещё одна зона в Турции – между *L. v. vulgaris* и *L. v. kosswigi* (Raxworthy, 1988). По нашим данным, тритоны из предполагаемой зоны интерградации (Кимпени, Румыния) имеют промежуточные состояния вторичных половых признаков у самцов между *L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis*. Это может указывать на гибридный статус данной популяции.

Ранее предполагалось (Щербак, Щербань, 1980; Осташко, 1981), что в Солотвинской котловине Закарпатья могут быть найдены популяции *L. vulgaris*, близкие к *L. v. ampelensis*. В связи с этим были изучены выборки *L. vulgaris* из различных участков Закарпатской равнины, включая Солотвинскую котловину (Скоринов и др. 2007). Анализ вторичных половых признаков у самцов показал, что и в Солотвино, и в других выборках из Закарпатья преобладали особи, больше похожие на *L. v. vulgaris*, чем на *L. v. ampelensis*. Значения размера генома у закарпатских популяций *L. vulgaris* также оказались ближе к *L. v. vulgaris*, чем к *L. v. ampelensis*. Различия между *L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis* по аллозимам были очень невелики. Слабые отличия по аллозимам при наличии значительных морфологических отличий некоторых закарпатских выборок от остальных *L. v. vulgaris* можно объяснить тремя причинами: 1) гибридизацией в недавнем прошлом между местными *L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis*; 2) влиянием интрогрессии генов *L. montandoni*; 3) проявлениями специфических особенностей.

Проведённые морфологические и биохимические исследования не подтвердили наличия в Каракашице (Хорватия) гибридной зоны между *L. v. vulgaris* и *L. v. graecus* (Schmidtler, Schmidtler, 1983). Однако отмечены возможные следы интрогрессии генов номинативного подвида в выборках *L. v. graecus* из Завалы (Босния и Герцеговина) и Радановичей (Черногория) по локусу G-6-pdh-1.

По локусу ALB (и, возможно, по Mdh-1) у *L. v. meridionalis* из Мркполя (Хорватия) была выявлена интрогрессия генов *L. v. vulgaris*. Здесь же был отмечен промежуточный между *L. v. meridionalis* и *L. v. vulgaris* размер генома. По окраске особи из этой выборки напоминают номинативный подвид. Все эти данные говорят о наличии в этом районе зоны гибридизации между *L. v. meridionalis* и *L. v. vulgaris*.

Особь из Лицкого Осика (Хорватия), отнесены по одним данным (Schmidtler, Schmidtler, 1983) к гибридам *L. v. vulgaris* и *L. v. meridionalis*, а по другим (Krizmanic et al., 1997) к *L. v. meridionalis*. Наши аллозимные, цитологические и морфологические данные не выявили следов интрогрессии *L. v. meridionalis* в этой популяции. Таким образом, тритоны из Лицкого Осика относятся к *L. v. vulgaris*. Особей из Мурвицы и Пальюва (Хорватия), описанных ранее как отдельный подвид *T. v. schreiberi* на основе полученных аллозимных, цитологических и морфологических данных также следует относить к номинативному подвиду.

Популяция из Халкали (Стамбул, европейская сторона Босфора) имела промежуточные между *L. v. kosswigi* и *L. v. vulgaris* морфологические черты и размер генома. Однако по результатам канонического анализа морфометрических признаков эта популяция оказалась ближе к *L. v. vulgaris*, чем к *L. v. kosswigi*.

ГЛАВА 5. ИСТОРИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ПОДВИДОВ *L. vulgaris* И ИХ АРЕАЛОВ

Ранее предполагалось, что центром возникновения рода *Lissotriton* является Балканский полуостров, а наиболее важной территорией, связанной с происхождением и дивергенцией подвидов *L. vulgaris* в плейстоцене – Югославия (Arntzen, Wijer, 1989; Cogalniceanu & Venczel, 1992). Согласно предложенному мной палеогеографическому сценарию, предок группы *L. vulgaris* обособился уже в олигоцене. Палеонтологические данные указывают на появление группы *L. vulgaris* (и, видимо, всего рода *Lissotriton*) в западной части Европы. Разделение общего предка тритонов группы *L. vulgaris* на виды происходило в течение миоцена. Дивергенция подвидов *L. vulgaris*, вероятно, происходила с конца миоцена до границы плиоцена – плейстоцена (10.0 – 1.5 млн. лет назад). Появление *L. v. lantzi*, скорее всего, связано с проникновением предков *L. vulgaris* на Кавказ на границе среднего и позднего миоцена, с последующей его длительной изоляцией. Примерно тогда же произошло обособление предка *L. montandoni* в районе Богемской возвышенности, чему, возможно, способствовала возрастающая в тот период общая аридизация климата. Затем в позднем миоцене *L. vulgaris* по появившемуся сухопутному мосту попал сначала в Малую Азию, а оттуда в южную Европу. Обособление остальных подвидов началось на границе миоцена и плиоцена из-за разрыва сухопутной связи между Малой Азией и южной Европой, интенсивного

горообразования на Балканах и исчезновения Периадриатического пролива. Позднее всего возник *L. v. ampelensis*. Его дивергенция, видимо, связана с изоляцией в горных рефугиумах Трансильвании группы популяций во время серии плейстоценовых оледенений. Оледенения не затронули большинство подвидов *L. vulgaris*, поскольку они населяли южные территории. Только ареал *L. v. vulgaris*, простирающийся на север, сильно менялся в связи с резкими колебаниями климата. В голоцене произошло очередное расселение *L. v. vulgaris* из южных рефугиумов, где он сохранился во время плейстоценовых оледенений.

ГЛАВА 6. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОХРАННЫЙ СТАТУС *L. vulgaris* НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Составлены карты, включающие около 300 мест находок *L. v. vulgaris* на территории бывшего СССР; из них около 100 в Зауралье. В европейской части бывшего СССР из-за равномерного распространения обыкновенного тритона составлены точечные карты только для областей, по которым проходит северная и южная границы его ареала. Также составлены точечные карты всех находок *L. v. lantzi* (около 200 пунктов).

6.1 Распространение и охрана *L. v. vulgaris*.

6.1.1 Европейская часть СССР. Границы ареала *L. v. vulgaris* на севере примерно совпадают с зоной южной тайги, а на юге с зоной лесостепей. В степь обыкновенный тритон проникает лишь по долинам крупных рек.

Численность *L. v. vulgaris* в европейской части бывшего СССР высока практически везде, кроме территорий на южной границе ареала. В Красной книге Ростовской области обыкновенный тритон имеет категорию 1 – редкий, вероятно исчезающий вид (Миноранский, 2004). Было бы целесообразным внести номинативный подвид обыкновенного тритона в природоохранные списки и Красные книги других регионов (в европейской части СССР) по которым проходит южная граница его обитания.

6.1.2 Западная Сибирь и Казахстан. Долгое время были известны только 4 находки *L. vulgaris* восточнее 60⁰ долготы (Уральские горы) (см. Банников и др., 1977). Однако сейчас их обнаружено около сотни (Skorinov et al., 2008). Северная граница ареала *L. vulgaris* в Сибири проходит по хвойным таёжным лесам Тюменской, Томской областей и Красноярского края. Большинство находок отмечено

на территории таёжной и лесо-степной зон в берёзово-осиновых и еловых лесах (Равкин, 2002; Равкин и др., 2002, 2003). Как правило, южная граница ареала вида совпадает с границей лесо-степной и степной зон: только несколько находок упоминается для степи (в облесённых долинах рек). На востоке Алтайского, Красноярского краёв и Кемеровской области ареал *L. vulgaris* ограничен Алтайским и Кузнецким горными хребтами.

На большей части территории Западной Сибири *L. vulgaris* широко распространён, но малочислен. Он включён в Красные книги большинства регионов Западной Сибири. Однако, несмотря на данные о редкости вида на территории Курганской области (Стариков, 2002), обыкновенный тритон не был включён в Красную книгу этого региона. В Красной Книге Республики Казахстан обыкновенный тритон также не упомянут, хотя он вероятно обитает там на северо-западе в Уральской области (см. Исакова, 1962).

6.2. Распространение и охрана *L. v. lantzi*. Этот подвид полностью изолирован от всех остальных. Его ареал сильно фрагментирован из-за биотопических предпочтений тритонов и особенностей горного ландшафта. Основным фактором, ограничивающим распространение *L. v. lantzi* на север является недостаток влажности. Ареалы *L. v. lantzi* и номинативного подвида обособлены степной полосой, проходящей через Краснодарский и Ставропольский края, а также Ростовскую область, Калмыкию и Дагестан. Южная граница распространения обусловлена, по всей видимости, горным барьером и, как и в северном направлении, сильно возрастающей аридностью климата. Общая численность *L. v. lantzi* невелика из-за ограниченного количества подходящих водоёмов, но местами плотность обитания подвида может быть высокой (Туниев, 2005). С относительно малым количеством подходящих водоёмов связано и спорадическое распространение кавказского подвида на всей территории его ареала. В целом по Кавказу, имеется тенденция уменьшения общей численности вида на восток и юго-запад (Кузьмин, 2000). Основным фактором, влияющим на сокращение численности *L. v. lantzi*, является разрушение местообитаний (уничтожение нерестовых водоёмов и сокращение площади лесов). *L. v. lantzi* включён в Красную книгу Российской Федерации и в Красные книги всех регионов Кавказа, кроме Карачаево-Черкессии. По списку МСОП это – таксон, «находящийся в состоянии близком к угрожаемому»

(Near Threatened) (<http://www.iucn.org>, 2009). Рекомендуется охрана мест размножения и обитания на территории всего ареала. Особое внимание следует уделить популяциям, расположенным на его границах. Для выработки адекватных охранных мер требуется детальное изучение особенностей распространения и плотности обитания на большей части ареала.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что наиболее важными морфологическими чертами для диагностики таксонов группы *L. vulgaris* являются пропорции головы, а для идентификации пола – пропорции туловища.
2. Установлено на основе морфологических и биохимических данных, что популяции из Закарпатской и Одесской областей Украины относятся к *L. v. vulgaris*, а не к *L. v. ampelensis*.
3. Доказано, что *Triton vulgaris forma schreiberi* и *Triton vulgaris forma intermedia* из Далмации не являются гибридными формами между *L. v. vulgaris* и *L. v. graecus* и относятся к номинативному подвиду *L. vulgaris*, а *Triton vulgaris graeca forma tomasinii* не является отдельным от *L. v. graecus* подвидом. Выявлен обмен генами (интрогрессия) между *L. v. vulgaris* и *L. v. meridionalis*. Установлено, что гибридизация между *L. montandoni* и *L. v. vulgaris* на территории Украины носит единичный характер.
4. Подвиды *L. vulgaris* различаются по биохимическим (аллозимы) и цитологическим (размер генома) признакам. Кавказский подвид (*L. v. lantzi*) имеет схожий с *L. montandoni* уровень дивергенции. Это позволяет рассматривать его как аллопатрический криптический вид.
5. Выявлено на основе биохимических данных существование изолированной группы популяций *L. v. vulgaris* на Адриатическом побережье Балкан.
6. Предложена гипотеза о более раннем формировании рода *Lissotriton*, а также группы *L. vulgaris*, и подвидов *L. vulgaris*. Центром происхождения *L. vulgaris*, вероятно, является Кавказ. Формирование подвидов связано с последующим расселением кавказских популяций и их географической изоляцией на территории Малой Азии, Балканского и Апеннинского полуостровов.
7. Предложены рекомендации для включения *L. v. vulgaris* и *L. v. lantzi* в региональные и государственные Красные книги и списки России и Украины.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // *Зоологический журнал*, Т. 83 (8): 936–960. Переведено на английский в *Entomological Review*, 84 (Suppl. 1): S75–S98
2. Litvinchuk S. N., Borkin, L. J., Rosanov, J. M., Skorinov, D. V. 2006. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii* from the Talysh Mountains // *Russ. J. Herpetol.* 13 (3): 183–206.
3. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Rosanov J. M. 2008. A new species of common toads from the Talysh mountains, south-eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidences // *Russ. J. Herpetol.* 15 (1): 157–165.
4. Skorinov D. V. Kuranova V. N., Borkin L. J., Litvinchuk S. N. 2008. Distribution and conservation status of the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) in Western Siberia and Kazakhstan // *Russ. J. Herpetol.* 15 (2): 157–165.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в других изданиях:

1. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н. 2001. Географическая изменчивость морфологических признаков у обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris*) // Вопросы герпетологии, Пушино-Москва: 263–264.
2. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., Khalturin M. D., Mazanaeva L. F. 2003. Geographic differentiation in tailed amphibians of eastern Europe: genome size, allozymes and morphology // 12th Ordinary General Meeting Socitas Europaea Herpetologica (SEH). Abstr., St. Petersburg: 97–98.
3. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., Khalturin M. D., Džukić G., Kalezić M. L., Mazanaeva L. F. 2005. Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology // *Herpetologia Petropolitana*, St. Petersburg: 57–60.
4. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я. 2007. Таксономический статус обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae, Amphibia), из Закарпатской и Одесской областей Украины // *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 21: 128–135.
5. Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В. 2008. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий

фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии, Пушино-на-Оке – Санкт-Петербург: 247–257.

6. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М. 2008. Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у тритонов группы *Lissotriton vulgaris* // Вопросы герпетологии, Пушино-на-Оке – Санкт-Петербург: 375–383.