

УДК 597.6 : 57.08

ФАУНА АМФИБИЙ УКРАИНЫ: ВОПРОСЫ РАЗНООБРАЗИЯ И ТАКСОНОМИИ СООБЩЕНИЕ 1. ХВОСТАТЫЕ АМФИБИИ (CAUDATA)

Е. М. Писанец

Национальний научно-природо-ведческий музей НАН Украины.
ул. Б. Хмельницького, 15, Киев, 01030 Украина

Получено 16 мая 2005

Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 1. Хвостатые амфибии (Caudata). Писанец Е. М. — В работе на примере земноводных приведено краткое описание современных представлений об основных эволюционно-таксономических единицах и подтверждено, что в фауне Украины они представлены видом и клептоном. Первый характеризует большинство таксонов земноводных, второй - гиногенетическую зеленую лягушку *Rana klepton esculenta* Linnaeus, 1758. Сделан обзор современных подходов в отношении применения в систематике этих животных таких генетических методов, как исследования электрофоретической подвижности белков, сравнение количества ядерной ДНК и анализ ее нуклеотидных последовательностей. Обосновывается, что фауна хвостатых амфибий Украины представлена такими видами, как пятнистая саламандра *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758), альпийский тритон *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768), гребенчатый тритон *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), дунайский тритон *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903), тритон Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1870), карпатский тритон *Triturus montandoni* (Boulenger, 1880) и обыкновенный тритон *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758).

Ключевые слова: земноводные, вид, клептон, хвостатые амфибии.

The Ukrainian Amphibian's Fauna: the Questions of Diversity and Taxonomy. Report 1. Amphibians Caudata (Caudata). Pisanets E. M. — The main evolution-taxonomy units are considered based on amphibians. The principal part of Ukrainian amphibians represented by well known unit «species» and by single unit — «klepton» (genogenetic green frog *Rana kl. esculenta* Linnaeus, 1758). The modern methods of amphibians investigation as allozymes, the amount of DNA per nucleus (genome size) and DNA consequence studies are reviewed. The Ukrainian caudata fauna are represented by *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758), *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768), *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903), *Triturus karelinii* (Strauch, 1870), *Triturus montandoni* (Boulenger, 1880) and *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758).

Key words: amphibia, species, klepton, Caudata.

Земноводные Украины являются составной частью европейской батрахофауны, и в силу этих обстоятельств они неоднократно становились объектом внимания региональных или обобщающих исследований, в которых рассматривались вопросы их систематики (Боркин, 1998; Кузьмин, 1999). Необходимо отметить то, что в последнее время появились принципиально новые точки зрения на эволюционно-таксономические единицы эволюции, специфику видообразования в отдельных группах, их таксономию и пр., что требует новых подходов к систематике этой группы наземных позвоночных. Данная работа предполагает решение некоторых из этих вопросов, и ее целью является краткое обобщение сведений по разнообразию (и изменчивости) земноводных Украины и составление их современного таксономического списка.

Материал и методы

Основным материалом данной работы послужили фондовые коллекции Зоологического музея Национального научно-природо-ведческого музея НАНУ. Большая часть материала автором просмотрена лично с целью установления его таксономической принадлежности или знакомства с изменчивостью внешнеморфологических признаков (в том числе все хвостатые амфибии, жабы,

жерлянки, чесночницы, частично бурые и зеленые лягушки, всего более 10 000 особей, относящихся к 20 таксонам). Диагностика животных осуществлялась до видового уровня на основании внешне-морфологических признаков или, в отдельных случаях (например при выяснении систематической принадлежности бурых лягушек Закарпатья) с привлечением признаков анатомии (наличие-отсутствие внутренних резонаторов).

Номенклатурные наименования приводятся с использованием таксономического списка амфибий мира в соответствии с Frost, Darrel R. 2004. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 3.0 (22 August, 2004). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>, American Museum of Natural History, New York, USA и некоторых других специальных изданиях.

Современные точки зрения об основных эволюционно-таксономических единицах

Анализ работ, связанных с изучением фауны амфибий, и в том числе частных вопросов систематики этой группы, показывает, что в целом ряде случаев существует разрыв между теоретическими разработками в области современной таксономии и практической систематикой, включая специфические случаи внутрigrупповых отношений (Писанец, 2001, 2002). Так, обычно исследователи молчаливо подразумевают, что они придерживаются биологической концепции вида, и в большинстве случаев составление таксономических списков и выяснение эволюционных взаимоотношений осуществляются в рамках род — вид — подвид (Банников и др., 1973; Боркин, 1998). Несмотря на более активное использование в последнее время в фаунистических, эволюционно-таксономических исследованиях таких дополнительных систематических формирований как надвид и видовая группа — видовой комплекс, авторы все же предполагают построение тех или иных систем, базирующихся на биологической концепции вида. Последняя стала широко известной благодаря работам Ф. Добжанского и Э. Майра, рассматривающих виды как генетические системы, разделенные изолирующими механизмами, т. е. в качестве групп природных популяций, которые скрещиваются между собой и репродуктивно изолированы от других таких групп (Майр, 1971). Вместе с тем в одном из последних определений биологического вида Э. Майр акцентирует внимание не только на генетической, но также уже и на экологической составляющей этого понятия: «A species is a reproductive community of populations (reproductive isolated from others) that occupies a specific niche in nature» (Mayr, 1982, p. 273; цитируется по Scoble, 1985, p. 33).

Нынешние исследования земноводных (и пресмыкающихся) показали, что в действительности в природе существуют естественные группировки организмов, которые не только формально не соответствуют понятию «биологический вид», но и характеризуются по отношению к нему принципиальными отличиями.

Вкратце можно напомнить, что почти до середины 60-х гг. XX ст. считалось, что зеленые лягушки представлены только двумя видами — *Rana ridibunda* Pallas, 1771 и *R. esculenta* Linnaeus, 1758, при этом предполагалось, что в состав последнего входят подвиды *R. e. esculenta* и *R. e. lessonae*. Однако, более детальное их изучение показало, что группа состоит из двух «обычных» видов и одного гибридогенетического таксона. Последний не является только результатом простого скрещивания первых двух видов, так как поддерживает свое существование за счет гибридизации с одним из родительских видов. При этом для него характерен специфический процесс образования половых клеток, в результате которого в гаметах избирательно сохраняется набор генов (геном) только одного из родительских видов, а геном второго — элиминируется. Вначале предполагалось, что эти амфибии могут обитать только в присутствии одного из родительских видов, однако были обнаружены регионы, где встречаются популяции только из таких гибридогенетических земноводных.

Для таких амфибий была предложена эволюционно-таксономическая категория «клептон», обоснование которой (табл. 1) было достаточно удачно представлено А. Дюбуа (Dubois, 1998)

Данные этой таблицы убедительно свидетельствуют о существовании земноводных (в том числе и в фауне Украины) в виде двух основных эволюционно-таксономических единиц — в форме «вид» и в форме «клептон». Первый термин приложим к большинству «обычных» видов украинских амфибий, второй к гиногенетическим представителям зеленых лягушек — съедобной лягушке *Rana kl. esculenta* Linnaeus, 1758

Использование в систематике земноводных генетических методов

В последнее время в эволюционно-таксономических исследованиях наряду с традиционными внешнеморфологическими данными все чаще используются материалы других наук. Среди таковых, в первую очередь, следует указать на методы генетики. В связи с тем, что специальная терминология часто вызывает трудности у зоологов, чья область интересов не всегда тесно связана с классической и популяционной генетикой, а также с тем, что в работах, как правило, представлены не собственно первичные данные, а их интерпретация, в статье приведены основные положения этих наук, которые имеют непосредственное отношение к исследованиям в области систематики.

Исследования электрофоретической подвижности белков. Известно, что наследственная информация у эукариот сосредоточена в молекулах дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), а основным результатом реализации этой информации воплощается в белках на всех уровнях организации живого. Огромное разнообразие белков обусловлено составом и разным сочетанием их компонентов, которые представлены 20 аминокислотами. Таким образом, отличия в белках, в виде разного состава и последовательности аминокислот у представителей разных популяций указывают на отличия в генах, которые определяют формирование этих аминокислот.

Изучение электрофоретической подвижности белков позволяет выяснить (рассчитать) целый ряд важных показателей и судить о генотипической изменчивости. Например, отличия в общей степени или уровне гетерозиготности

Таблица 1. Принципиальные генетические и репродуктивные отличия разных эволюционно-таксономических категорий (по Dubois, 1998 с изменениями)

Table 1. The principal genetic and reproductive differences of the different evolutionary taxonomic categories (according to Dubois, 1998, modified)

Признаки	Вид (<i>Rana temporaria</i>)	Клептон (<i>Rana kl. esculenta</i>)
Пол	есть оба пола	только самки, только самцы или оба пола
Свободное скрещивание	есть	нет
Размножение	половое	половое
Гаметогенез	нормальный мейоз (обычно с рекомбинацией)	"гибридогенез", модифицированный мейоз или амейоз
Оплодотворение	есть	есть
Необходимость спермы	есть	есть
Половой паразитизм	нет	есть
Независимость размножения	есть	нет
Способ наследования	неклональный (рекомбинация между родительскими геномами)	полуклональный (наследование одного из родительских геномов)

популяций одного и того же таксона (или разных таксонов) свидетельствуют о различиях в их генотипах.

Высокая гетерозиготность по отдельным локусам (синоним термину «ген») может также указывать на процессы гибридизации. Величина (уровень) гетерозиготности обозначается символом *H*.

Электрофорез белков является основой для оценки генетических различий популяций. О них судят по двум показателям: генетическом сходстве (*I*) и генетическом расстоянии или различии (*D*). Оба показателя впервые предложил М. Ней (Nei, 1973), и величина генетического расстояния обычно известна как «дистанция Ней».

Величина *I* варьирует от 0 до 1 — от отсутствия одинаковых аллелей до равной частоты их встречаемости в сравниваемых популяциях. Дистанция Ней (*D*) представляет собою отрицательный логарифм от *I* и изменяется от 0 и более (табл. 2).

Аналогичные расчеты для земноводных (саламандры), основанные на данных Ф. Айалы, показали, что для локальных популяций, подвидов, видов и близких родов эти показатели (*I* и *D*) соответственно равны около 0,984 и 0,017, 0,836 и 0,181, 0,520 и 0,742. Среди квакш восточно-азиатского региона дистанция Ней варьирует в пределах 0,012–0,201 между популяциями и 0,596–1,360 между видами (Nishioka et al., 1990, 1992; приводится по Боркин, 2001), у бурых лягушек 0,005–0,182 и 0,260–1,396, зеленых лягушек 0,029–0,177 и 0,293–0,838 на уровне популяций и видов соответственно. В группе гребенчатых тритонов эти же показатели изменяются в пределах 0,000–0,003 и 0,443–1,013 (Litvinchuk et al., 1994).

Исследование количества ядерной ДНК. Еще один метод, используемый в изучении земноводных, основывается на сравнении количества (= массы) ДНК у представителей разных популяций или таксонов. Обычно в этом направлении используется два подхода. Первый заключается в определении у исследуемых животных абсолютных показателей массы ДНК в единицах измерения пикограммах ($1 \text{ пг} = 10^{-12} \text{ г}$). Сущность другого состоит в сравнении объема ДНК животных изучаемого таксона с представителями реперного вида, объем ДНК которых был определен ранее и который принимается за 1 (100%).

В качестве первого примера можно указать на результаты сравнения размера генома в семействах саламандр и углозубов в абсолютных единицах. Оно показало, что среди 22 видов первого семейства объем варьирует от 50,7 пг до 98,0 пг (здесь и далее масса приводится на ядро одной клетки), а среди 3 видов в семействе углозубов от 54,3 пг до 109,4 пг. Было также установлено, что между видами одного и того же рода средние отличия составляют около 6,7%, между

Таблица 2. Показатели генетического сходства и величины различия для популяций дрозофил с разным уровнем эволюционной дивергенции (по Ф. Айала, 1984)

Table 2. The genetic similarity and differences of drosophila populations with the various evolution divergence levels

Уровни сравнения	<i>I</i> (генетическое сходство)	<i>D</i> (генетическое различие или дистанция Ней)
Локальные популяции	0,970	0,031
Подвиды	0,795	0,230
Виды в стадии становления	0,798	0,226
Виды-двойники	0,563	0,581
Морфологически различные виды	0,352	1,056

подвидами — 3,8%, между популяциями в пределах подвида — около 1% (Литвинчук и др., 2001). Вместе с тем отличия между подвидами в отдельных таксонах могут достигать несколько больших величин (например у обыкновенных тритонов, *T. vulgaris*, в среднем 4,3%, у саламандр, *S. salamandra*, около, 8%).

Изучение генома вторым способом, при котором в качестве репера брали клетки иглистого тритона (*Pleurodeles waltl*) показало, что у всех популяций гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*) размер генома колебался в среднем от 1,105 до 1,113, а тритона Карелина (*T. karelinii*) от 1,224 до 1,262 (Litvinchuk et al., 1999).

Анализ нуклеотидных последовательностей ДНК. Из двух типов ДНК (дезоксирибонуклеиновые кислоты физически находятся в двух клеточных структурах — ядре и митохондриях) изучение митохондриальной ДНК пользуется все большей популярностью в связи с ее уникальными характеристиками и в том числе материнским типом наследования.

Обычно при использовании ДНК для выяснения систематических взаимоотношений таксонов высокого ранга (выше родового уровня) сравнение осуществляется на относительно консервативных генах, т. е. генах, которые характеризуются невысокой изменчивостью (например гены цитохромоксидазы). Средне-консервативные гены (например гены цитохрома b, 12S, 16S рРНК) используются для решения филогенетических вопросов на видовом и родовом уровнях. Так, при выяснении систематических взаимоотношений зеленых лягушек с о. Кипр и соседних материковых участков южной Турции и западной Сирии для анализа использовались митохондриальные гены ND3 и 12S рРНК (Plotner et al., 2001). Было показано, что лягушки из двух регионов отличаются по 2,8–4, 1% проанализированных последовательностей нуклеотидов. Одно из преимуществ этого метода заключается в том, что полученные результаты легко использовать для дальнейшего статистического анализа, так как они не требуют субъективной оценки в виде взвешивания значимости признака.

Таксономический список земноводных Украины с комментариями

Отряд хвостатые земноводные, *Caudata* Oppel, 1871 Род Саламандры, *Salamandra* Laurenti, 1768

В настоящее время в пределах ареала различают 6 видов саламандр: *Salamandra algira*, *S. infraimmaculata*, *S. corsica*, *S. atra*, *S. lanzai* и *S. salamandra*. Последний обитает на большей части Западной Европы (Grossenbacher, 1997 a, b; Veith, 1997) и входит в состав фауны амфибий Украины. Из 16 подвигов этого вида в Европе встречаются *Salamandra s. salamandra* (Linnaeus, 1758); *S. s. almanzorisi* Muller & Hellmich, 1935; *S. s. bejarae* Wolterstorff, 1934; *S. s. bernardezi* Wolterstorff, 1928; *S. s. corsica* Savi, 1838; *S. s. crespoidi* Malkmus, 1983; *S. s. fastuosa* Schreiber, 1912; *S. s. gallaica* Seoane, 1884; *S. s. longirostris* Joger & Steinfartz, 1994; *S. s. morenicca* Joger & Steinfartz, 1994; *S. s. gigliolii* Eiselt & Lanza, 1956; *S. s. terrestris* Lacepede, 1788 (Veith, 1997); *S. s. wernerii* Sochurek, Gayda, 1941; *S. s. beschkovi* Obst, 1981 (таксономический статус двух последних нуждается в уточнении).

Некоторые авторы, базируясь на данных электрофоретического анализа белков, считают, что отличия саламандр о. Корсика достигают видового уровня, и здесь распространена корсиканская саламандра *Salamandra corsica* Savi, 1838 (Veith, 1997).

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) — Пятнистая саламандра

В пределах Украины обитают животные номинативного подвида — *S. s. salamandra* (L., 1758), и их распространение связано с Карпатами. Саламандра отмечена для территорий Закарпатской и ряда районов Львовской, Черновицкой и Ивано-Франковской областей. Сведения об отдельных находках этих животных в более восточных регионах Украины (Волинская, Житомирская, Киевская, Днепропетровские обл.) скорее всего касаются животных, выпущенных в неволю или убежавших из террариумов.

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков ограничиваются указаниями о некоторых отличиях между животными из Закарпатья и Прикарпатья (Щербак, Щербань, 1980), но они скорее всего связаны с межпопуляционной изменчивостью (самцы прикарпатской выборки отличались более узкой головой и паротидами, а также несколько более коротким хвостом).

Представители этого вида характеризуются одним из самых высоких уровней содержания ДНК в ядре — 68,5 пг (Lizana et al., 1993), но внутривидовая изменчивость содержания ДНК незначительна. Электрофоретический анализ 13 ферментов (было идентифицировано 24–28 локусов) саламандр из карпатского горного массива Малая Уголька показал очень низкую генетическую изменчивость, и средняя гетерозиготность составила 0,01 (Межжерін та ін., 1997). Для более западных популяций с территории Европы (Veith, 1992) отмечался несколько более высокий уровень гетерозиготности: 0,026–0,034. Следует также отметить, что сравнение генотипа пятнистой саламандры (данные по 34 белковым локусам) с другим европейским видом (*Salamandra lantzai*) показало, что генетическое расстояние (Dnei) между ними составляет 0,87 (Oliveri et al., 1990).

Хромосомный набор представлен 24 хромосомами ($2n = 24$), все хромосомы двуплечие (NF = 48).

Род Тритоны, *Triturus* Rafinesque, 1815

Считается, что на территории Европы этот род представлен 13 видами (Litvinchuk et al., 2004). В Украине встречаются альпийский тритон, *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768), карпатский тритон, *Triturus montandoni* (Boulenger, 1880), обыкновенный тритон, *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758), гребенчатый тритон, *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), дунайский тритон, *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903), тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870).

Род включает группу «мелких» тритонов и группу «крупных» (подроды *Palaeotriton* и *Triton*). К первым из видов фауны Украины относят карпатского — *T. montandoni* и обыкновенного — *Triturus vulgaris* тритонов; ко вторым — гребенчатого, *T. cristatus*, дунайского, *T. dobrogicus*, и тритона Карелина, *T. karelinii*. Альпийского тритона, *T. alpestris*, иногда на основании одних признаков сближают с группой «крупных» тритонов, в других — с группой «мелких».

На основании генетических методов (аллозимный анализ и секвенирование матричной ДНК) было предложено (Litvinchuk et al., 2004) разделить нынешний род *Triturus* на четыре рода:

1. ***Triturus*** Rafinesque, 1815 с видами *carnifex*, *cristatus*, *dobrogicus*, *karelinii*, *marmoratus*, *pigmaeus*;
2. ***Lophinus*** Rafinesque, 1815 (= *Palaeotriton* Bolckay, 1927) с видами *boscai*, *heleveticus*, *italicus*, *montandoni*, *vulgaris*;
3. ***Mesotriton*** Bolckay, 1927 с видом *alpestris*;
4. ***Ommatotriton*** Gray, 1850 с видами *vittatus* и *ophryticus*.

Следует подчеркнуть, что диагностика по внешнеморфологическим признакам «крупных» тритонов может вызывать определенные трудности. Иногда для этого используют так называемый индекс Вольтерсторфа — отношение длины передних конечностей к длине туловища между передними и задними конечностями, выраженное в процентах. Однако изучение специфики изменения этих признаков в процессе онтогенеза показало позитивную аллометрию первого и негативную — второго. Таким образом, есть мнение о том, что данный индекс является подходящим для его использования в таксономических заключениях только с учетом однородности размеров животных в сравниваемых выборках и данных об их возрасте.

В ряде работ приводятся также положительные результаты его использования как диагностического показателя. Таким образом, необходимы дополнительные исследования в этом направлении (Rehak, 1983).

Проведенное позже сопоставление специфики изменчивости ДНК с внешней морфологией позволило сделать определенные заключения для решения этой проблемы (Arntzen et al., 1999). Так, было установлено, что этот индекс Вольтерсторфа варьирует следующим образом:

T. dobrogicus < 54,0, *T. cristatus* 54,0–63,69, *T. karelinii* > 67,1 (самцы) и *T. dobrogicus* < 46,2, *T. cristatus* 46,2–53,89, *T. karelinii* > 59,2 (самки).

Представители этих таксонов также отличаются и по числу туловищных позвонков: *T. dobrogicus* $16,5 \pm 0,58$, *T. cristatus* $15,0 \pm 0,41$, *T. karelinii* $13,2 \pm 0,44$.

Triturus alpestris (Laurenti, 1768) — Альпийский тритон

Альпийский тритон, *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768), на территории Европы представлен 7 подвидами: *Triturus alpestris alpestris* распространен на большей части Центральной Европы, *T. a. veluchiensis* — в Центральной Греции, *T. a. apuanus* — в Северной Италии, *T. a. cyreni* — в Северной Испании, *T. a. inexpectatus* — в Южной Италии, *T. a. serdarus* и *T. a. montenegrius* — в Черногории (Macgregor et al., 1990; Zuiderwijk, 1997). Таксономический статус трех последних нуждается в уточнении.

На территории Украины обитают животные номинативного подвида *Triturus a. alpestris*. Северная граница распространения в Украине проходит по Львовской обл. (Пустомытовский р-н), южная доходит до г. Черновцы. Границы западной и восточной части ареала в Украинских Карпатах примерно совпадают с началом предгорий.

Исследования по изменчивости внешнеморфологических признаков альпийских тритонов в пределах Карпат на территории Украины (Щербак, Щербань, 1980) показали, что существует тенденция в увеличении размеров с высотой местности над уровнем моря (тритоны в высокогорье крупнее). Однако, сравнение представителей этого вида из Прикарпатья и Закарпатья не дало каких-либо существенных различий в основных морфометрических характеристиках. Изучение генетической изменчивости альпийского тритона с территории Восточных Карпат и ее сравнение с таковой из разных участков ареала (Межжерин та ін., 1997) показало их низкую гетерозиготность — 0,023 (для двух выборок 0,027), хотя этот показатель для альпийского тритона с территории Польши был 0,183, Югославии — 0,154, Пиренеев — 0,063, Балкан — 0,153, Татр — 0,183 (Kyriakoulou-Sklavounou et al., 1997).

Диплоидный набор состоит из 24 двуплечих ($2n = 24$, $NF = 48$) хромосом (Arago et al., 1991). Изучение поперечно-полосатой окраски хромосом показало, что для *T. a. alpestris* характерно развитие интерстациональных полос на 4-й, 6-й парах и дистальной полосы на 13 паре хромосом. Другие отличия касаются

половых хромосом и особенностей мейоза. Высказано предположение, что отличия в распределении С-полос при поперечно-полосатой окраске хромосом не могут быть причиной для генетической изоляции и видообразования, а скорее всего, являются ее следствием (Aragano et al., 1991).

Triturus cristatus (Laurenti, 1768) — Тритон гребенчатый

Распространение гребенчатого тритона в Украине связано с лесными и лесостепными участками. Его ареал включает территорию предгорий Закарпатья, Карпат, северный, центрально-западный и центрально-восточный регионы Украины, на юг доходит до Одесской, Николаевской (отмечен в долине р. Чичиклия бассейна р. Ю. Буг, примерно 47° с. ш.) областей, найден в окр. г. Александрия, Кировоградской обл. (Гончаренко, 2002), далее на восток граница идет по Харьковской и Луганской областям. Известны находки в Голопристанском р-не Херсонской обл. Гребенчатые тритоны могут подниматься до 1450 м (Карпаты), хотя на территории Западной Европы отмечены и его более высокие находки (до 3000 м н. у. м.).

До недавнего времени считалось, что гребенчатый тритон в пределах всего своего ареала представлен 4 подвидами (*Triturus cristatus cristatus*, *T. c. dobrogicus*, *T. c. karelinii* и *T. c. carnifex*). Исследования последних лет (включая цитогенетические, молекулярные и данные гибридизации) позволили сделать вывод о видовом уровне отличий этих таксонов (Bucci-Innicenti et al., 1983; Wallis, Artzen, 1989; Macgregor et al., 1990). Таким образом, все они сейчас рассматриваются в видовой группе «гребенчатые тритоны» (*Triturus cristatus* group), включающей надвид *Triturus cristatus* (superspecies), состав которого формируют 4 вида: *Triturus cristatus*, *Triturus dobrogicus*, *Triturus karelinii*, *Triturus carnifex*. Кроме этих 4 видов надвида *Triturus cristatus*, в группу «гребенчатых тритонов» входят *Triturus marmoratus* и *T. pygmaeus*. Канонический дискриминантный анализ внешнеморфологических признаков гребенчатого, дунайского и тритона Карелина позволил утверждать, что *Triturus cristatus* занимает промежуточное положение между двумя последними видами. По данным исследования митохондриальной ДНК, гребенчатый тритон образует общую ветвь с серым (*T. carnifex*) тритоном, а тритон Карелина — таковую с дунайским. Мраморный тритон (*T. marmoratus*) формирует отдельную ветвь.

Вместе с тем электрофоретический анализ белков и рассчитанная на его основе генетическая дистанция Нея позволяют утверждать, что гребенчатый тритон образует общий кластер с серым и дунайским тритонами (последние стоят друг к другу ближе, чем к *T. cristatus*), а тритон Карелина формирует отдельный от всех трех видов кластер. Наибольшие отличия от всех вышеперечисленных видов и в этом случае у мраморного тритона (Litvinchuk et al., 1994).

В другом исследовании, также выполненном на основании использования данных электрофоретической подвижности белков, но уже с привлечением других видов (кроме *T. cristatus* также и *T. alpestris*, *T. montandoni*, *T. v. vulgaris*, *T. v. ampelensis*, *T. c. karelinii*, *T. c. dobrogicus*), получены несколько иные результаты. Так, гребенчатый тритон наиболее близок к дунайскому тритону, а вместе с тритоном Карелина все они образуют единую ветвь (Межжерин и др., 1998).

Изменчивость гребенчатого тритона в пределах его ареала на территории Украины изучена слабо, за исключением популяций карпатского региона. Так, исследование, проведенное на основании внешнеморфологических признаков (Осташко, 1977), позволило утверждать, что в Закарпатье существует наряду с гибридными популяциями и «чистые» *Triturus cristatus dobrogicus* (= *Triturus dobrogicus*). При этом установлено, что в Прикарпатье распространен номинативный подвид *T. cristatus cristatus* (= *T. cristatus*). Вместе с тем в отдельных местах

(выборки из окр. с. Делятин и с. Трушевичи) гребенчатые тритоны номинативного подвида характеризуются некоторыми общими признаками с *T. (c.) dobrogicus* (Щербак, Щербань, 1980).

Биохимические исследования и таковые по изучению объема ДНК в клетке показали, что в Закарпатье гибридизация между обоими видами отсутствует, и их ареалы не перекрываются:

T. dobrogicus обитает в низменных районах, а *T. cristatus* — в предгорье и в горах (Litvinchuk et al., 1997). Вместе с тем естественное скрещивание между этими видами возможно, о чем свидетельствовала находка гибридной особи в окр. Ужгорода (Морозов-Леонов и др., 2003).

Средний размер генома гребенчатого тритона в разных выборках варьирует от 0,104 до 1,114 (в относительных единицах, стандарт *Pleurodeles waltl*) и несколько меньше такового у *T. dobrogicus*, хотя приводятся и несколько иные данные (Litvinchuk et al., 1997). Следует также отметить, что есть сведения о тенденции у гребенчатых тритонов уменьшения объема ДНК с увеличением высоты местности над уровнем моря (Litvinchuk et al., 1997).

Сравнение изменчивости гетерозиготности у гребенчатых тритонов из разных участков ареала на территории Украины показало небольшие отличия и в общем ее незначительный уровень в 0,03–0,032 (Киевская обл. и Карпаты соответственно). Генетическое расстояние между гребенчатым тритоном из Киевской обл. и дунайским тритоном из Карпат составляет 0,12, а с таковым из дельты Дуная — 0,07. Данные при сравнении *T. cristatus* из Карпат с этими же выборками (*T. dobrogicus* из Карпат и дельты Дуная): 0,13 и 0,06 соответственно (Межжерін та ін., 1997).

Среди этих животных зарегистрирован случай спонтанной триплоидии (Vorikin et al., 1996).

Диплоидный набор состоит из 24 двуплечих хромосом ($2n = 24$, $NF = 48$).

Triturus dobrogicus (Kiritzescu, 1903) — Дунайский тритон

Обитает в дельте Дуная, равнинном Закарпатье, известны находки в окр. г. Херсона, г. Голая Пристань и на юге Николаевской обл. (последнее нуждается в подтверждении). Ранее считалось, что является подвидом гребенчатого тритона. Последующие электрофоретические исследования белков и определение количества ДНК (Litvinchuk et al., 1994; Litvinchuk et al., 1995) позволили подтвердить вывод о самостоятельности их видового статуса (*Triturus dobrogicus*), сделанный ранее при изучении этих животных в других участках ареала. Для него свойственно большее число позвонков с ребрами: в среднем $17,5 \pm 0,58$, против $16,0 \pm 0,41$ у *T. cristatus* (Arntzen et al., 1999). Индекс Вольтершторфа (WI, отношение длины передней конечности к расстоянию между передними и задними конечностями) у дунайского тритона в среднем менее 54,0%, а у гребенчатого 54,0–63,7% (Arntzen et al., 1999). Окраска тела также в общем сходна, однако наиболее существенные отличия в рисунке на брюшной части. Так, у *T. dobrogicus* по сравнению с гребенчатым тритоном на ярком красно-оранжевом брюхе черные пятна более крупные, и они, часто сливаясь друг с другом, создают впечатление развития красно-оранжевой пятнистости на черном фоне.

Для дунайского тритона характерен большой объем ДНК (Litvinchuk et al., 1997) по сравнению с гребенчатым тритоном (в среднем 1,133 против 1,104–1,114 относительных единиц; в качестве стандарта — эритроциты *Pleurodeles waltl*).

Отдельно следует отметить, что изучение изменчивости объема ДНК у этих животных в разных участках ареала позволило обнаружить триплоидию у *T. dobrogicus* (Litvinchuk et al., 2001).

Исследование дунайского тритона показало, что эти животные из разных участков своего ареала на территории Украины (Закарпатье и дельта Дуная) отличаются как по внешним морфологическим признакам, так и по совместимости своих геномов. Так, в скрещивании самца из Одесской обл. с самкой из Закарпатья жизнеспособными оказались только 1,9% личинок. Гибридизация двух самок из Одессы с самцами с территории Сербии также показала низкую выживаемость личинок (13,3%). Вместе с тем аналогичные показатели контроля (скрещивали самку и самца из дельты Дуная) были существенно выше: 28,7–33,3%. Несмотря на то, что генетическая дистанция Нея по данным исследования электрофоретической изменчивости белков была довольно низкой или отсутствовала (0,00–0,09), авторы пришли к заключению, что дунайский тритон на территории Украины относится к двум разным подвидам.

Triturus dobrogicus dobrogicus (Kiritzescu, 1903). Для представителей этого номинативного подвида (эндемик дельты Дуная и Днепра) характерна яркая (почти красная) пятнистость брюшной части, отношение длины хвоста к длине тела (L_{tc}/L , в процентах), более 13,8 у самцов и 13,3 у самок, отношение длины передних конечностей к длине туловища между передними и задними конечностями (индекс Вольтерсторфа, Pa/LiE , в процентах) для самцов обычно более 54,0, количество туловищных позвонков с ребрами, как правило, равно 16.

Triturus dobrogicus macrosomus (Boulenger, 1908). От номинативного подвида отличается преобладанием не красных, а оранжевых цветов в брюшной пятнистости, меньшим значением отношения длины хвоста к длине тела (менее 13,8% у самцов и 13,3 у самок), отношение длины передних конечностей к длине туловища между передними и задними конечностями также меньше (для самцов обычно менее 54,0), туловищных позвонков с ребрами, как правило, 17. Населяет Панноническую и Венскую низменности, некоторые изолированные популяции встречаются вдоль нижнего течения Дуная на восток, достигая, вероятно, окр. г. Рени, Одесская обл. (Litvinchuk et al., 2001).

Triturus karelinii (Strauch, 1870) — тритон Карелина

Использование кариологических и биохимических методов исследования этих животных из разных участков их ареала, а также сравнение с другими родственными таксонами позволило сделать вывод об их существенных отличиях и придать им статус отдельного вида — *Triturus karelinii* (Macgregor et al., 1990; Межжерін та ін., 1999).

По последним сведениям вид представлен двумя подвидами — *Triturus karelinii karelinii* (Strauch, 1870) и *Triturus karelinii arntzeni* (Litvinchuk, et al., 1999). В Украине встречаются тритоны, относящиеся к номинативному подвиду (*Triturus k. karelinii*), и обитают они только на Крымском п-ове.

Предыдущими исследователями (Шербак, 1966) приведены данные по изменчивости внешнеморфологических признаков 32 особей тритона Карелина, где почти 72% выборки было представлено самцами. Так в соответствии с материалами этого автора средняя длина тела тритонов составляет $63,33 \pm 7,04$ мм, длина хвоста $58,73 \pm 7,97$ мм, длина передних конечностей $24,62 \pm 4,01$ мм, задних — $25,98 \pm 5,27$ мм (не исключено, что для этих показателей присуще «смещение» показателей в сторону самцов, за счет их большей численности).

Даже учитывая это обстоятельство, интересно указать на отличия в размерах между этими животными, которые были собраны в 60-х годах прошлого века, и тритонами, которых отлавливали в 2003 г. (15 самцов и 16 самок, Крым, Севастопольский горсовет, около 5 км к северу от с. Терновка). Так, длина тела последних (самцы и самки вместе) составляла $60,3 \pm 0,76$ мм, длина хвоста $48,7 \pm 0,82$, ширина головы $12,3 \pm 0,14$, длина передних конечностей $20,4 \pm 0,27$,

задних — $22,1 \pm 0,27$, расстояние между передними и задними конечностями $32,4 \pm 0,58$, индекс Вольтершторфа $63,2 \pm 0,98$.

Материалы изучения этих амфибий в Крыму показали, что уровень их гетерозиготности $H = 0,033$ (Межжерин и др., 1998). По другим данным отличия в среднем уровне гетерозиготности варьируют от $H = 0,117$ в югославских популяциях и $H = 0,018$ в крымских, до $H = 0,042$ в грузинских (Litvinchuk et al., 1994).

При определении объема ДНК тритона Карелина, который, как уже отмечалось, входит в состав видовой группы «гребенчатые тритоны», оказалось, что эти животные характеризуются ее наивысшим содержанием по сравнению с представителями других таксонов. Эта величина варьирует от 43,45 пг до 46,22 пг или (в относительных единицах, стандарт эритроциты *Pleurodeles waltli*) от 1,159 до 1,262 (Litvinchuk et al., 1999).

В диплоидном наборе присутствует 24 двуплечих хромосомы ($2n = 24$, $NF = 48$).

Triturus montandoni (Boulenger, 1880) — Карпатский тритон

Западная граница в Украинских Карпатах проходит чуть севернее Ужгорода, по Хустскому, Раховскому, Выжницкому районам, на севере и северо-западе — по Старосамборскому и Хыровскому районам, на востоке — по Калушскому р-ну, на юг доходит до окр. г. Черновцы. Вертикальное распространение связано с высотами 400–500 до 900 м н. у. м. (Полушина и др., 1989). По данным других авторов обитает на высотах с 150 — 250 м н. у. м., но предпочтение отдает таковым в 350–800 м н. у. м. (Щербак, Щербань, 1980).

Сравнение внешнеморфологических признаков карпатских тритонов из разных частей их ареала в пределах Украины (Прикарпатье и Закарпатье) не показало существенных различий, за исключением длины тела тритонов из выборок, собранных на разной высоте над уровнем моря (Щербак, Щербань и др, 1980). Так, представители этого вида, обитающие на больших высотах, характеризуются большими размерами тела по сравнению с таковыми из низкогорных (полонина Петрос, 1900 м н. у. м., самцы около 40 мм, самки 44 мм; окр. с. Лумшоры, 150–250 м н. у. м., самцы около 39 мм, самки 41 мм).

Исследование генетической изменчивости карпатского тритона показало, что для него присущ достаточно высокий уровень гетерозиготности по сравнению с другими тритонами из Карпат. Так, по материалам исследования, проведенным в Восточных Карпатах, для *T. montandoni* этот уровень был в пределах 0,113–0,117, а у гребенчатого, обыкновенного и альпийского тритонов от 0,00 до 0,109. Хотя *Triturus montandoni* морфологически и этологически близок к *Triturus helveticus*, однако расчет генетических дистанций, полученных на основании изучения 24 биохимических локусов, показал, что наибольшей близостью к карпатскому тритону характеризуется *T. vulgaris* (Rafinski, Artzen, 1987). Об этом также свидетельствовал анализ хромосом типа ламповых щеток обоих видов (Ragghianti, 1978; прив. по Peciо et al., 1985). Материалы генетического анализа подтверждаются не только положительными результатами лабораторных скрещиваний, но и неоднократными находками гибридных особей, сообщения о которых известны еще с начала прошлого столетия. Такие гибриды сочетают в себе внешнеморфологические признаки обоих видов, и для них характерно развитие небольшого гребня, более длинная (чем у самцов *T. montandoni*) хвостовая нить, развитие пятнистости сверху туловища и наличие (или отсутствие) пятен на брюхе (Щербак, Щербань, 1980).

Исследования последних лет в Украинских Карпатах (Litvinchuk et al., 2003) позволили утверждать, что зона контакта *T. montandoni* и *T. vulgaris* достаточна

узкая. Например, среди 567 проанализированных особей из Львовской обл. только одна самка имела внешнеморфологические признаки промежуточного характера между этими двумя видами. Анализ объема ее ДНК также указал на гибридное происхождение. Так, если у *T. montandoni* масса ДНК варьирует в среднем в пределах 1,176–1,182 (условные единицы по сравнению с *Pleurodeles waltl*), а у *T. vulgaris* 1,111–1,120, то у этой особи она равнялась 1,150.

Диплоидный набор состоит из 24 двуплечих хромосом ($2n = 24$, $NF = 48$).

***Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) — Обыкновенный тритон**

Различают 7–8 подвидов обыкновенных тритонов, 6–7 из которых встречаются в Европе: *T. vulgaris vulgaris*, *T. vulgaris ampelensis*, *T. vulgaris lantzi*, *T. vulgaris graecus*, *T. vulgaris meridionalis*, *T. v. schreiberi*, *B. v. kosswigi* (Schmidtler et al., 2004; Litvinchuk et al., 2005). Таксономический статус *T. v. schreiberi* нуждается в уточнении. Не исключено, что в пределах Украины кроме *T. vulgaris vulgaris*, который обитает на ее большей части, в Закарпатье и дельте Дуная встречается *T. vulgaris ampelensis*, что требует уточнения. Распространение *T. vulgaris* на территории Украины в общих чертах совпадает с таковым гребенчатого тритона, и он встречается в западных, центральных, северных и восточных ее областях. На юге его граница проходит по Одесской (Беляевский и Белгород-Днестровский р-ны), Николаевской (Врадиевский р-н), Херсонской областях, далее в восточном направлении она смещается несколько севернее и идет по Запорожской (о-в Хортица), Харьковской и Луганской (Станично-Луганский р-н) областям.

По результатам исследований тритонов этого вида с территории Украинских Карпат (Щербак, Щербань, 1980) половой диморфизм у этих амфибий проявляется в более крупных размерах самцов. Так, средняя длина тела вместе с хвостом у особей мужского пола в среднем варьирует в пределах 72,01–72,06 мм, а у самок от 70,52 до 72,01 мм. Эти отличия представляют особый интерес, так как они позволили высказать предположение о наличии на территории Закарпатья популяций, отличающихся по внешней морфологии от номинативного таксона, который обитает на большей части Украины (*T. v. vulgaris*) и указывают на более западный подвид *T. vulgaris ampelensis* (Щербак, Щербань, 1980). В последние годы были проведены биохимические исследования тритонов этого вида из трех участков их ареала: Закарпатье, окр. г. Хуст, дельта Дуная, Дунайский заповедник и окр. г. Киева (Межжерін та ін., 1997). Сравнение среднего уровня гетерозиготности выборок из окр. г. Киева с таковыми из Закарпатья и дельты Дуная показало существенные отличия. Так, уровень гетерозиготности тритонов из первой выборки был существенно выше и составлял 0,109 (для обыкновенного тритона из Закарпатья и дельты Дуная 0,089 и 0,052 соответственно). Отмечены также различия и в генетической дистанции Нея: между киевской и закарпатской популяциями — 0,12, киевской и дунайской — 0,11, между закарпатской и дунайской меньше — 0,08. Учитывая эти обстоятельства и, в первую очередь, то, что между тритонами из окр. Киева и тритонами из Закарпатья и дельты Дуная существуют фиксированные генетические отличия по локусу *Gpd* (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа), было высказано мнение об их репродуктивной изоляции и видовом ранге их отличий. Однако, для окончательного принятия такой точки зрения все же необходимы дополнительные исследования, включая анализ типовых экземпляров и изучение морфологической изменчивости обыкновенных тритонов на предполагаемой территории обитания обоих подвидов.

В связи с этим следует указать, что представители обоих подвидов отличаются друг от друга следующими внешними морфологическими признаками: тритоны

номинативного подвида характеризуются более высоким и с зазубринами спинным гребнем у самцов в сезон размножения (у *T. v. ampelensis* он низкий, до 2–4 мм высотой и гладкий), максимальной высоты хвостовой гребень у первых достигает в области клоаки, у вторых — примерно посередине спины, у *T. v. vulgaris* окончание хвоста заострено, у *T. vulgaris ampelensis* — нитевидно, у самок первого подвида брюхо пятнистое, у вторых — без пятен (приводится по Щербак, Щербань, 1980).

Современные биохимические исследования, выполненные на энзимных маркерах, указывают, что в местах совместного обитания обыкновенного тритона и *T. montandoni* в Западной Европе между ними часто осуществляется гибридизация, и численность таких гибридных особей может составлять до 60% популяции (Pecio et al., 1985). Среди украинских популяций Прикарпатья одна гибридная самка была обнаружена путем анализа объема ядерной ДНК в окр. г. Львов (Litvinchuk et al., 2003).

Следует также заметить, что не так давно среди популяций обыкновенного тритона европейской части был отмечен случай естественной триплоидии (Litvinchuk et al., 1997).

Диплоидный набор состоит из 24 двуплечих хромосом ($2n = 24$, $NF = 48$).

Автор выражает свою признательность С. В. Межжерину и С. Н. Литвинчуку за ценные советы и поддержку при подготовке данной статьи.

- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику: Пер. с англ. — М.: Мир, 1984. — 232 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. — М.: Просвещение, 1977. — 415 с.
- Боркин Л. Я. Класс Амфибии, или Земноводные // Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия России. — М.: АБФ, 1998. — 576 с.
- Боркин Л. Я. Видообразование, гибридизация и полиплоидия у земноводных Палеарктики // Вопр. герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4-7 дек. 2000 г.) / Под. ред. Н. Б. Ананьевой и др. — Пушино; Москва, 2001. — С. 46–48.
- Гончаренко Г. Е. Земноводні Побужжя: Монографія. — К.: Наук. світ, 2002. — 219 с.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я. и др. Размер генома и проблемы систематики хвостатых земноводных (на примере Salamandridae и Hynobiidae) // Вопр. герпетол. Материалы 1-го съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4-7 дек. 2000 г.) / Под. ред. Н. Б. Ананьевой и др. — Пушино; Москва, 2001. — С. 168–170.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Пиотковська О. А. Аллозімна мінливість ендемічних видів амфібій Східних Карпат // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника/ Під ред. Я. І. Мовчана, Ф. Д. Гамора, Ю. Р. Шеляга-Сосонко та ін. — К., 1997. — С. 352–367.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Котенко Т. И., Пиотковская Е. А. Биохимическая генная дифференциация тритонов (Amphibia, Salamandridae, Triturus) фауны Украины // Доп. Національної академії наук України. — 1998. — №1. — С. 193–197.
- Межжерин С. В., Котенко Т. И., Морозов-Леонов С. Ю. Генетична різноманітність земноводних та плазунів // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Під ред. Ю. Р. Шеляга-Сосонко. — К.: Наук. думка, 1999. — С. 217–226.
- Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Куртяк Ф. Ф. О гибридизации гребенчатого и дунайского тритонов в Закарпатье // Вестн. зоологии. — 2003. — 37. — № 2 — С. 88–91.
- Осташко Н. Г. О географической изменчивости гребенчатого тритона // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. (Ленинград, 1–3 февр., 1977г.) / Отв. ред. И. С. Даревский. — Л.: Наука, 1977. — С. 165.
- Писанец Е. М. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые практические вопросы систематики. Сообщ. 1 // Вестн. зоологии. — 2001. — 35 — №5. — С. 37–44.
- Писанец Е. М. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые практические вопросы систематики. Сообщ. 2 // Вестн. зоологии. — 2002. — 36 — №1. — С. 61–68.

- Полушина Н. А., Боднар Б. Н., Маткивская Л. И. Новые данные о распространении и численности земноводных Красной книги на западе Украины // *Вопр. герпетол. : Автореф. доклад. VII Всесоюз. герпетол. конф. (Киев, 26–29 сент. 1989) / Отв. ред. Н. Н. Щербак.* — К. : Наук. думка, 1989. — С. 199
- Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев : Наук. думка, 1966. — 239 с.
- Щербак Н. Н., Шербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Наук. думка, 1980. — 268 с.
- Arano B., Llorente G. A., Garcia N. Variability in *Rana perezi*: the R-RP hybridogenetic system in the Iberian Peninsula / Eds. Z. Korsos, I. Kiss Abstracts of the 6th Ordinary Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (Budapest, Hungary, 9–23 Aug. 1991). — Budapest, 1991. — P. 10
- Arntzen J. W., Wallis G. P. Geographic variation and taxonomy of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies): morphological and mitochondrial DNA data // *Contribution to Zoology, SPB Academic Publishing bv. The Hague.* — 1999. — 68 (3). — P. 181–203.
- Dubois A. List of European species of amphibians and reptiles: will we soon be reaching «stability»? // *Amphibia — Reptilia.* — 1998. — 19, № 1. — P. 1 – 28.
- Bucci-Innocenti S., Raghianti M., and Mankino G. Investigations of karyology and hybrids in *Triturus boscai* and *T. vittatus*, with a reinterpretation of the species group within *Triturus* (Caudata: Salamandridae) // *Copea.* — 1983. — P. 662 – 672.
- Frost Darrel R. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 3. 0 (22 August, 2004). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History — New York, USA. — 2004.
- Grossenbacher K. *Salamandra atra* Laurenti, 1768 // Jean-Pierre Gasc et. al., eds. Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris, 1997. — P. 64–65.
- Grossenbacher K. *Salamandra lanzai* Nascetti, Andreone, Capula, Bullini, 1988 // Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Eds Jean-Pierre Gasc et. al. — Paris, 1997. — P. 66–67.
- Kyriakopoulou-Sklavounou P., Karakousis Yi., Vasara E. Genetic variation in Greek populations in alpine newt *Triturus alpestris* // *Amphibia — Reptilia.* — 1997. — 18, № 3. — P. 303–307.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Timofeev B. I. Genome size variatin in the Salamandridae // Abstracts of the Third Word Congress of Herpetology, 2–10 Aug. 1977, Prague, Czech Republic. — Prague, 1977. — P. 129
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Džukic G. et al. Taxonomic status of *Triturus karelinii* on the Balkans, with some comments about other crested newt taxa // *Russian Journal of Herpetology.* — 1999. — 6. — № 2. — P. 153–163.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. On distribution of and hybridisation between the newts *Triturus vulgaris* and *T. montandoni* in western Ukraine // *Alytes.* — 2003. — 20 (3–4). — P. 161–168.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. et al Geographic differentiation in tailed amphibians of eastern Europe: genome size, allozymes and morphology. // *Herpetologia Petropolitana.* — St. Petersburg, 2005. — P. 51–55 (in press).
- Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalturin M. D. The species contact zones in amphibians of Ukrainian Transcarpatians // Abstracts of the 8th Ordinary General Meeting of Societas Europea Herpetologica (SEN), Bonn, Germany, 23–27 Aug, 1995. — Bonn, 1995. — P. 40
- Litvinchuk S. N., Sokolova T. M., Borkin L. J. Biochemical differentiation of the crested newt (*Triturus cristatus* group) in the territory of the former UUSR // *Abhandlungen und Berichte fur Naturkunde.* — 1994. — 17. — S. 67–74.
- Litvinchuk S. N., Zuiderwijk A., Borkin L. J., Rosanov J. M. Taxonomic status of *Triturus vittatus* (Amphibia: Salamandridae) in western Turkey: trunk vertebrae count, genome size and allozyme data // *Amphibia — Reptilia.* — 2004. — P. 1–19.
- Lizana M., Marquez R., Ciudad J. et al. Determination of the DNA content/cell of Spanish Amphibians as analyzed by flow cytometry // Abstr. of the 7-th Ordinary General Meeting Societas Europea Herpetologica, 15–19 Sept. 1993. — Barcelona, 1993. — P. 93.
- Mcgregor H. C., Sessions S. K., Arntzen J. W. An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Trit.* (family *Salamandridae*), using comparative biochemis., cytogen. and reprod. interaction. // *Journal of evolutionary biology.* — 1990. — 3 (3–4). — P. 329–373.
- Oliveri L., Nascetti G., Bullini L. Molecular and morphological phylogenies in the genus *Salamandra*. // 3rd Congr. E. S. E. B., Debrecen, Sept. 1–5, 1991: Abstr. — S. 1. — Debrecen, 1990. — P. 48.
- Pecio A., Rafinski J. Sexual behaviour of the Montandon's newt, *Triturus montandoni* (Boulenger) (Caudata: Salamandridae) // *Amphibia — Reptilia.* — 1985. — 6, №1. — P. 11–22.
- Plotner J., Ohst T. New hypotheses on the systematics on the western Palearctic water frog complex (*Anura, Ranidae*) // *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl. Zool. Reihe.* — 2001. — 1, 70. — P. 5–21.
- Rafinski J., Arntzen J. W. Biochemical systematics of the Old world newts, genus *Triturus*: allozyme data // *Herpetologica.* — 1987. — 43. — P. 446 – 457.
- Rehak I. Changes in body measures during the growth of the newts *Triturus vulgaris*, *T. alpestris* and *T. cristatus* (Amphibia: Urodela) // *Vest. es. Spolec. zool.* — 1983. — 47. — P. 51–67.

- Schmidtler J. F., Franzen M.* Triturus vulgaris (Linnaeus, 1758) — Teichmolch. // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 4/IIB / Eds. Thiesmeier B., Grossenbacher K. — Wiebelsheim: AULA-Verlag (Hrg.). — 2004. — P. 847–967.
- Scoble M. J.* The species in Systematics // Species and speciation / Ed. E. S. Vrba. Transvaal Museum Monograph. — 1985. — № 4. — P. 31–34.
- Thiesmeier B., Grossenbacher K.* Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) — Feuersalamander, // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas / Eds. Thiesmeier B., Grossenbacher K. — Bd. 4/IIB, AULA-Verlag, Wiebelsheim (Hrg.). — 2004. — P. 1059–1132.
- Veith M.* Genetic variation of Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758) in the eastern Pyrenees // Societas Eur. Herpet. : the 6th O. G. M., Aug. 19–23: Abstr. — Budapest, 1992. — P. 461–466.
- Wallis G. P., Artzen J. W.* Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species // Evolution. — 1989. — P. 88–104.