

УДК 595.6

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И ОХРАННЫЙ СТАТУС ДУНАЙСКОГО ТРИТОНА, *TRITURUS DOBROGICUS* (AMPHIBIA, SALAMANDRIDAE), НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ И МОЛДОВЫ

С. Н. Литвинчук^{1,2}, Л. Я. Боркин²

¹Институт цитологии РАН, Тихорецкий пр. 4, С.-Петербург, 194064 Россия

²Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, С.-Петербург, 199034 Россия

E-mail: slitvinchuk@yahoo.com

Получено 29 июня 2001

Распространение, экология и охранный статус дунайского тритона, *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Salamandridae), на территории Украины и Молдовы. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. — На территории Украины дунайский тритон, *Triturus dobrogicus* (Kirilzescu, 1903), встречается только в Закарпатской, Одесской и Херсонской обл.; в последней области (низовья Днепра) он отмечен впервые. В Закарпатье обитает паннонский подвид, *T. d. macrosomus* (Boulenger, 1908), а в Одесской и Херсонской обл. — номинативный подвид, *T. d. dobrogicus* (Kirilzescu, 1903). В Молдове дунайский тритон известен только в одном месте (Кагул), где представлен паннонским подвидом. Впервые приводятся сведения по экологии дунайского тритона и обсуждаются меры его охраны. Рекомендовано включить вид в «красные» списки Украины и Молдовы.

Ключевые слова: Amphibia, Salamandridae, *Triturus dobrogicus*, Украина, Молдова.

Distribution, Ecology and Conservation Status of the Danube Crested Newt *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Salamandridae) in Ukraine and Moldova. Litvinchuk S. N., Borkin L. J. — In Ukraine, the Danube crested newt *Triturus dobrogicus* (Kirilzescu, 1903) occurs in Kherson, Odessa and Transcarpathian Provinces only. For the first time, the species is recorded from the lower part of Dnieper River (Kherson Province). In Moldova, this newt species was found in Cahul (=Kagul). Some data on ecology of the species are given. The conservation status of the species is discussed. We recommend *T. dobrogicus* to be included in the Red Data Book of Ukraine and Moldova.

Key words: Amphibia, Salamandridae, *Triturus dobrogicus*, Ukraine, Moldova.

Введение

Впервые дунайский тритон был описан как одна из форм гребенчатого тритона («*Triton cristatus* var. *dobrogicus* Kirilzescu, 1903»), населяющая дельту реки Дунай. Длительное время он рассматривался как один из четырех подвидов гребенчатого тритона (Mertens, Wermuth, 1960). Однако недавние исследования показали, что все бывшие подвиды *T. cristatus* являются самостоятельными видами (Wallis, Arntzen, 1989; Macgregor et al., 1990; Litvinchuk et al., 1994), которых стали объединять в рамках надвидового комплекса *T. cristatus* (Arntzen, 1995). Дунайский тритон был недавно подразделен на 2 подвида — *Triturus d. dobrogicus* (Kirilzescu, 1903) и *T. d. macrosomus* (Boulenger, 1908), различающихся по пропорциям тела, окраске и строению осевого скелета (Litvinchuk, Borkin, 2000).

Дунайский тритон населяет долину реки Дунай с притоками, от австрийского города Кремс до самой дельты (Arntzen et al., 1997). Этот вид является эндемиком Центрально-Европейской провинции Европейской области Палеарктики (Borkin, 1999). На территории Украины и Молдовы, как и на остальной части ареала, распространение дунайского тритона изучено крайне недостаточно, что связано с его редкостью и высокой степенью морфологического сходства с другими видами комплекса *Triturus cristatus*, особенно в зонах контакта их ареалов (Литвинчук, 1998). В течение длительного времени этот тритон не указывался для территории бывшего СССР (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977), несмотря на то, что ранее он («*Triturus cristatus danubialis*») неоднократно включался в фауны Бессарабии (Călinescu, 1931) и Закарпатья (Štěpánek, 1939, 1949; Fejervary-Langh, 1943; Lác, 1957).

В своей диссертации В. Е. Тофан (1966) первым из отечественных исследователей обратил внимание на возможность существования дунайского тритона («*Triturus cristatus dobrogicus*») в южной части Бессарабии (почти вся территория Молдовы и частично Одесская и Черновицкая обл. Украи-

ны). Впоследствии на основании изучения внешнеморфологических признаков Н. Г. Осташко (1976, 1977) подтвердила эту точку зрения, указав *T. c. dobrogicus* для украинской части дельты Дунай (Одесская обл.). Кроме того, она полагала, что часть популяций гребенчатого тритона из Молдовы и Украинских Карпат имеет признаки дунайского подвида и рассматривала их в качестве переходной формы между *T. c. cristatus* и *T. c. dobrogicus*. Однако более детальный анализ (Щербак, Щербань, 1980) показал, что в Закарпатье обитают как гибридные особи, так и хорошо выраженные *T. c. dobrogicus*. Граница распространения дунайской формы, по мнению этих авторов, совпадает с границей «Закарпатской» равнины.

К сожалению, пропорции тела и окраска не всегда являются надежными признаками при изучении контактных зон. Только применение генетико-биохимических методов позволяет адекватно анализировать гибридные зоны и определять границы распространения гибридизирующих видов (Szimura, 1993; Arnold, 1997). Поэтому в последние годы были предприняты исследования по определению границ распространения *T. dobrogicus* на территории Украины и Молдовы с применением биохимических методик (Litvinchuk et al., 1994, 1997; Litvinchuk, Borkin, 1995; Межжерин и др., 1997, 1998).

Целью данной работы является изучение распространения и некоторых особенностей экологии, а также определение мер для охраны дунайского тритона на территории Украины и Молдовы.

Материал и методы

Изучение особенностей распространения и экологии *T. dobrogicus* проводилось с 1988 по 2000 гг. (12 полевых выездов в Закарпатье, по 2 — в Молдову, Одесскую и Херсонскую обл.). В природных условиях было изучено около 400 особей этого вида (всех возрастных групп) из окрестностей 14 населенных пунктов. Кроме того, дополнительная информация была получена при изучении коллекции Института зоологии НАНУ (Киев) и Зоологического музея Московского государственного университета, а также при проведении лабораторных исследований в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург) и Институте цитологии РАН (С.-Петербург). Видовая принадлежность тритонов определялась при помощи электрофореза белков и проточной ДНК-цитометрии (количество ядерной ДНК или размер генома), а также анализа окраски и морфологических признаков. В ходе работы были использованы следующие морфометрические признаки: длина тела (L), расстояние между конечностями (LiE), длина передних (Ra) и задних (Rp) конечностей, длина головы (Lm), измеренная от кончика морды до угла рта, и ширина головы (Ltc). Для подсчета туловищных позвонков (без атласа и крестца) были использованы анатомические препараты (сухие и окрашенные ализарином скелеты), а также их учет по количеству остистых отростков и числу внешних сегментов тела. Дискриминантный анализ был выполнен с использованием компьютерной программы «Statistica 5.5» (с предварительным натуральным логарифмированием).

Результаты и обсуждение

Распространение на территории Украины. Наши исследования показали, что ареал дунайского тритона состоит из 3 полностью изолированных друг от друга частей (рис. 1). На территории Украины этот вид также населяет 3 изолированных участка, где он представлен 2 подвидами (Litvinchuk, Borkin, 2000).

Паннонский подвид, *T. d. macrosomus* (Boulenger, 1908), встречается только в Закарпатской обл. Здесь он населяет практически всю равнинную часть (площадь ареала около 1,8 тыс. км²). В предгорьях и горах обитает только гребенчатый тритон, *T. cristatus* (Laurenti, 1768). Парапатрические ареалы дунайского и гребенчатого тритонов разделяет узкая зона шириной в 3–5 км, где не встречается ни один из этих видов (Litvinchuk et al., 1997, 1999; Литвинчук, 1998). Она проходит по высотам 120–125 м. По нашим данным, в Закарпатье *T. d. Macrosomus* достоверно обитает в Ужгородском (Шишловцы, Минай, Подгорб, Чоп и Малые Геевцы), Мукачевском (Дрисина и южная часть Мукачево), Береговском (Свобода, Батево, Гать и Доброселье) и Виноградовском (Шаланка, Черный Поток и Дьяково) р-нах.

Другой участок ареала этого вида находится на юге Одесской обл. (около 1,1 тыс. км²). Здесь номинативный подвид дунайского тритона, *T. d. dobrogicus* (Kiritzescu, 1903), встречается только на узкой прирусловой полосе шириной около 8–10 км, лежащей вдоль Дуная в Килийском (Вилково, Лески и острова дельты Дуная), Измаильском (Измаил) и Ренийском (Рени) р-нах (Litvinchuk et al., 1994; Котенко, 1999; Litvinchuk, Borkin, 2000).

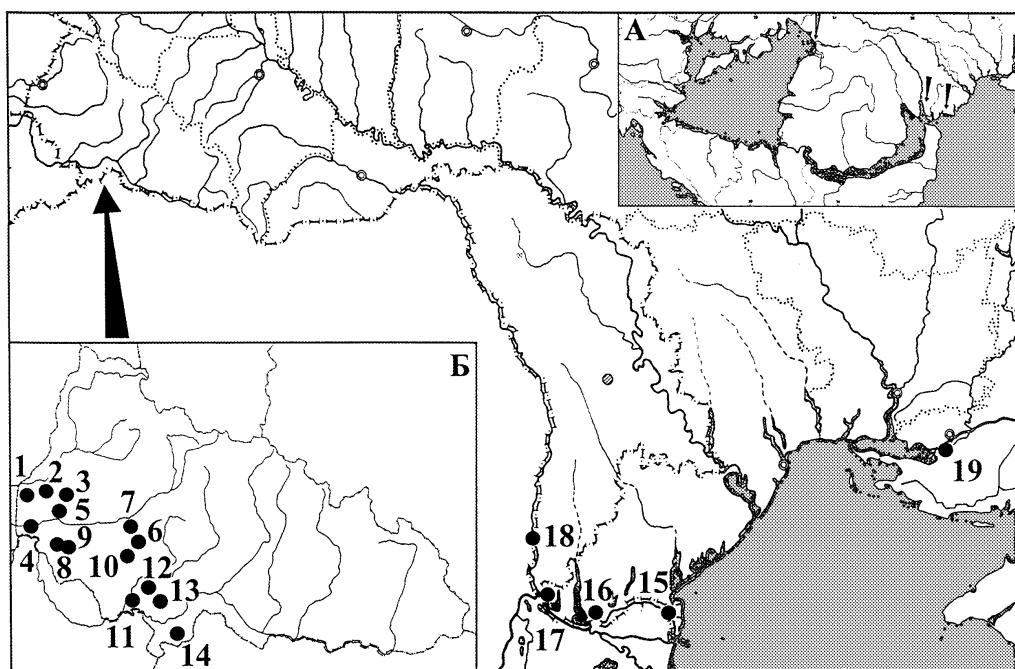


Рис. 1. Распространение *Triturus dobrogicus* на территории Украины и Молдовы: А — общее распространение вида (стрелками обозначены Закарпатская, Одесская, Херсонская обл. Украины и Молдова); Б — распространение в Закарпатской обл. (Украина); 1 — Шишловцы; 2 — Минай; 3 — Подгорб; 4 — Чоп; 5 — Малые Геевцы; 6 — Дрисина; 7 — Мукачево; 8 — Свобода; 9 — Батево; 10 — Гать; 11 — Доброселье; 12 — Шаланка; 13 — Черный Поток; 14 — Д'яково; 15 — Вилково; Лески и острова дельты Дуная; 16 — Измаил; 17 — Рени; 18 — Кагул и 19 — Херсон и Голая Пристань.

Fig. 1. Distribution of *Triturus dobrogicus* in Ukraine and Moldova: A — general species range (arrows show Transcarpathian, Odessa, Kherson Provinces of Ukraine, and Moldova); B — distribution of the Danube newt in the Transcarpathian Province (Ukraine); 1 — Shishlovtsy; 2 — Minai; 3 — Podgorb; 4 — Chop; 5 — Malye Geevtsi; 6 — Drisina; 7 — Mukachevo; 8 — Svoboda; 9 — Batevo; 10 — Gat'; 11 — Dobroselie; 12 — Shalanka; 13 — Chernyi Potok; 14 — D'yakovo; 15 — Vylkove; Leski and islands of Danube Delta; 16 — Izmail; 17 — Reni; 18 — Cahul and 19 — Kherson and Hola Prystan'.

Кроме того, в музейных коллекциях Института зоологии НАНУ нами была обнаружена одна молодая особь «гребенчатого» тритона (N 797), пойманная Т. И. Котенко в апреле 1975 г. в окр. г. Голая Пристань в Херсонской обл. Мы сопоставили морфологические признаки этого экземпляра с таковыми у молодых (переживших первую зимовку) особей *T. dobrogicus* и *T. cristatus* из зоны контакта между этими видами в Закарпатской обл. и *T. cristatus* из Ленинградской обл. По морфометрическим признакам был проведен дискриминантный анализ. Выяснилось, что молодые особи *T. dobrogicus* и *T. cristatus* хорошо отличаются друг от друга и могут быть идентифицированы со 100%-ной вероятностью. По результатам этого анализа особь из Голой Пристани должна быть отнесена к *T. dobrogicus* (вероятность идентификации 100%). К такому же выводу приводят и анализ важнейших морфометрических индексов (табл. 1). Некоторые особенности формы тела (закругленная, а не слегка заостренная голова), структуры кожи (почти гладкая, а не зернистая), окраски (почти полное отсутствие белых крапинок по бокам туловища) и количество позвонков (16, а не 17) четко указывает на то, что данная особь относится к номинативному подвиду, *T. d. dobrogicus*. Таким образом, эта находка свидетельствует о том, что в низовьях Днепра в окр. Херсона и Голой Пристани находится третий, небольшой участок ареала *T. dobrogicus* (около 0,4 тыс. км²). Ранее «гребенчатых» тритонов

Таблица 1. Изменчивость морфометрических признаков у молодых особей *Triturus dobrogicus* и *T. cristatus*

Table 1. Variation in morphometric characters of subadult specimens of *Triturus dobrogicus* and *T. cristatus*

Признак	<i>T. dobrogicus</i>					<i>T. cristatus</i>				
	Голая Пристань (n=1)	Закарпатская обл. ¹ (n=26)			Закарпатская обл. ² (n = 21)			Ленинградская обл. ³ (n = 36)		
		среднее	σ	min-max	среднее	σ	min-max	среднее	σ	min-max
L	42,8	44,5	3,6	40,4–53,8	43,4	4,1	32,4–48,1	41,6	3,3	35,4–48,9
Pa/LiE	0,52	0,53	0,05	0,43–0,63	0,64	0,05	0,56–0,76	0,65	0,05	0,57–0,80
Ltc/L	0,138	0,137	0,009	0,113–0,154	0,169	0,010	0,153–0,191	0,186	0,010	0,168–0,205

Примечание: ¹Минай, Мукачево, Батово; ²Ужгород, Каменское, Солотвино; ³Тайцы, Елизаветино.

здесь находили многие авторы (Браунер, 1903 — «*Molge cristata*»; Котенко, 1977 — «*Triturus cristatus*»; и др.). Однако их видовая принадлежность была неясна. Согласно С. А. Чернову (1950), эти тритоны могли проникнуть в степные районы Украины по долинам причерноморских рек, и в таком случае в низовьях Днепра должен был бы обитать собственно гребенчатый тритон, *T. cristatus*. Однако недавно было высказано предположение (Arntzen et al., 1997), что в низовьях Днепра, вероятнее всего, обитает дунайский, а не гребенчатый тритон.

В низовьях Днепра *T. dobrogicus* образует изолированную популяцию, не контактирующую с *T. cristatus*, граница распространения которого проходит севернее (р. Чичиклея и г. Александрия). Эта находка сдвигает границу ареала дунайского тритона на 245 км на восток и, что еще более важно, резко меняет представление о *T. d. dobrogicus* как об эндемике дельты Дуная. Теперь этот подвид следует рассматривать как эндемичного представителя сразу двух дельтовых систем: Дуная и Днепра.

Изоляция этой части ареала *T. dobrogicus*, по-видимому, сравнительно недавняя и может датироваться концом валдайского оледенения, так как около 10 тыс. лет назад уровень Черного моря был ниже современного на 105 м (Варущенко, 1982), и низовья Дуная, Днестра, Буга и Дона были объединены единой дельтовой системой. Возможно, что такие же изолированные популяции дунайского тритона могут быть найдены и в низовьях Днестра и Буга, тем более что «гребенчатые» тритоны здесь ранее отмечались неоднократно (Волянский, 1928; Чернов, 1940, 1950; Чепурнов и др., 1953; Пащенко, 1955, 1956; Таращук, 1999).

Распространение на территории Молдовы. Как мы уже упоминали, Н. Г. Осташко (1976) полагала, что молдавские «гребенчатые» тритоны относятся к гибридам между *T. c. cristatus* и *T. c. dobrogicus*. Нам не удалось выявить гибридных особей на территории этой республики (Литвинчук, 1998). По нашим данным, дунайский тритон в Молдове достоверно известен только из одного пункта в окр. г. Кагул (Litvinchuk, Borkin, 1995). Однако находки этого вида возможны и ниже по течению р. Прут в Вулканештском и Кантемировском р-нах (предполагаемая площадь ареала около 0,5 тыс. км²). Выше по течению этой реки (Кантемир, Чутешты, Вулканешты и др.) нами был отмечен только *T. cristatus* (Litvinchuk, Borkin, 1995; Литвинчук, 1998). На основании изучения имеющихся в нашем распоряжении 4 особей дунайских тритонов из окр. Кагула следует относить к паннонскому подвиду, *T. d. macrosomus* (Litvinchuk, Borkin, 2000).

Экологические сведения. Дунайский тритон — это вид, распространенный преимущественно в степной зоне. Как правило, он встречается на открытых ландшафтах в водоемах со стоячей водой, находящихся в поймах рек или среди сельскохозяйственных угодий. Иногда его можно встретить в пойменных лесах (Чоп) или опушечных биотопах (Шаланка). Обычные места размножения этого вида — болота («плавни»), канавы («ерики»), ямы, пруды, ста-

Таблица 2. Видовая структура батрахологических сообществ в местах обитания (водоемы и их окрестности) дунайского тритона, *Triturus dobrogicus*

Table 2. Species structure of amphibian associations in localities inhabited by the Danube newt (*Triturus dobrogicus*)

Место обитания	T. v	Bom	R. e	R. r	R. l	R. a	R. d	H. a	P. f	B. b	B. v
Минай	+	+	+		+		+	+	+		
Чоп	+	+	+	+		+		+			+
Мукачево	+	+	+	+				+		+	
Дрисина	+	+	+								
Свобода	+	+	+		+			+	+	+	
Батево	+	+	+		+			+		+	+
Доброселье	+	+	+					+	+	+	
Шаланка	+	+		+			+	+	+		
Черный Поток	+	+		+							
Дьяково	+	+	+					+	+		
Вилково	+	+	+	+	+			+	+		
Измаил	+	+		+				+			
Рени	+	+		+				+			+
Кагул	+	+		+							+

Примечание: T. v — *Triturus vulgaris*; Bom — *Bombina bombina*; R. e — *Rana esculenta*; R. r — *Rana ridibunda*; R. l — *Rana lessonae*; R. a — *Rana arvalis*; R. d — *Rana dalmatina*; H. a — *Hyla arborea*; P. f — *Pelobates fuscus*; B. b — *Bufo bufo* и B. v — *Bufo viridis*.

рицы и лужи. В Закарпатской обл. дунайский тритон был отмечен в водоемах совместно со всеми синтотипичными видами амфибий, которые встречаются на «Закарпатской» равнине. Однако встречаемость его и этих видов неодинакова (табл. 2). Так, он был отмечен в одних и тех же водоемах вместе с *Triturus vulgaris* и *Bombina bombina* в 100% случаев, с *Rana esculenta* и *Hyla arborea* — в 80%, *Pelobates fuscus* — в 60, *Rana ridibunda* — в 40, *R. lessonae* — в 30, *R. dalmatina*, *Bufo bufo* и *B. viridis* — в 20, *R. arvalis* — только в 10% случаев. В Одесской обл. *Triturus dobrogicus* также соседствует с этими же видами (за исключением *R. arvalis*, *R. dalmatina* и *B. bufo*). Однако по данным, представленным Т. И. Котенко (1999), дунайский тритон в дельте Дуная встречается на тех же территориях, что и *B. bufo*. В Молдове в окр. Кагула он был нами найден совместно с *Bombina bombina*, *Rana ridibunda* и *Bufo viridis*.

Обычно этот вид, как и другие тритоны, предпочитает водоемы, где отсутствует рыба. Тем не менее, в Вилково (Одесская обл.) дунайский тритон населяет водоемы совместно со следующими видами рыб: карасем (*Carassius carassius*), умброй (*Umbra krameri*), выюном (*Visgurnus fossilis*) и щиповкой (*Cobitis taenia*). В Закарпатской обл. он изредка встречается совместно с карасем. В последнее время в этой области стал интенсивно расселяться ротан-головешка (*Percottus glehni*). Это, несомненно, нанесет большой урон местным популяциям дунайского тритона, так как эта рыба может полностью выедать личинок тритонов (Reshetnikov, Manteifel, 1997). Так, по нашим наблюдениям, *T. dobrogicus* перестал встречаться в некоторых водоемах в окр. Чопа, Батево и Мукачево после появления в них этого вида рыбы (в 1996 г. ротана-головешки еще не было, а в 2000 г. он уже многочислен). По наблюдениям в Словакии (Lác, 1957), некоторый ущерб этому виду могут наносить щука (*Esox lucius*), водяной уж (*Natrix tessellata*), а также личинки стрекоз (*Odonata*) и жуков-плавунцов (*Dytiscidae*).

Болезни и паразиты у *T. dobrogicus* не изучены. Нами отмечались единичные особи с пораженными (побелевшими) глазами или зараженные паразитическими червями (крупные нематоды). В неволе тритоны могут болеть аэромонозом (возбудитель — бактерия *Aeromonas* sp.). Кроме того, их кожа может покрываться черным налетом (предполагаемый возбудитель — паразитическая инфузория).

Обычная пища дунайских тритонов — беспозвоночные: ракообразные, насекомые, черви и моллюски (Lác, 1957; собственные данные). В лабораторных условиях, при содержании в аквариумах личинки и взрослые особи этого вида прекрасно ориентируются по запаху. Они легко находят на дне куски мелко нарезанного мяса. Взрослые особи могут поедать как собственную икру, так и икру других видов тритонов. Крупные личинки нередко нападают на более мелких. Взрослые тритоны также могут поедать личинок и молодых особей. Быстрыми вращательными движениями вокруг собственного тела (подобно крокодилам) они могут отрывать друг от друга конечности или куски гребня.

В Закарпатской обл. после зимовки первые активные особи дунайского тритона появляются в водоемах в конце февраля–марте, когда еще обычныочные заморозки. Размножение начинается примерно через неделю. По наблюдениям в Словакии (Lác, 1957), в этот период численность самцов обычно несколько выше, чем самок. Пик размножения приходится на апрель–май. В марте–апреле субстратом для нереста, как правило, служат прошлогодние отмершие листья осоки и рогоза, а в мае–июне — молодые листья стрелолиста и других растущих в воде растений. Самки заворачивают каждую икринку в отдельный листок. Икринки белые с зеленоватым оттенком. В момент откладки их длина составляет около 3 мм, ширина — 2,4 мм. По мере развития размеры икринки увеличиваются, и перед вылуплением личинки она может достигать длины 9 мм, ширины — 6,2 мм. В лабораторных условиях самки продолжают нереститься около месяца и откладывают около 100–200 яиц. В Закарпатье нерест обычно заканчивается в июне. Взрослые особи начинают покидать водоемы в июле. Вместе со взрослыми животными весной в воду входят и неполовозрелые особи. В апреле–июне они обычно составляют около четверти всех находящихся в воде тритонов (без учета личинок).

В лабораторных условиях при температуре около 23°C эмбриональное развитие представителей обоих подвидов *T. dobrogicus* длится около 13 сут, личиночное (вместе с эмбриональным) — обычно 3 мес. Общая длина вышедших из икринок личинок составляет около 10 мм, начавших питаться — 12,3–12,5 мм. Эмбриональная смертность очень высокая; обычно она не ниже 70% (Litvinchuk, Borkin, 2000). Однако следует учитывать, что 50%-ная смертность у эмбрионов всех тритонов группы *T. cristatus* обусловлена генетическими причинами (Macgregor et al., 1990). Личиночная смертность, как и смертность во время метаморфоза, при благоприятных (лабораторных) условиях может быть минимальной. В естественных условиях она зависит от внешних факторов и может сильно меняться в разные годы (Thonke et al., 1994; Ellinger, Jehle, 1997; наши данные).

В Закарпатье большинство личинок проходит метаморфоз в августе, но некоторые из них могут оставаться в воде вплоть до октября. В природных условиях они после метаморфоза обычно покидают воду. В лабораторных условиях, как правило, личинки проходят метаморфоз, не выходя из воды. После метаморфоза длина их тела (голова+туловище) составляет в среднем около 45 мм (33–60 мм), а общая длина (тело+хвост) — около 80 мм (55–100 мм). Во время метаморфоза у большинства будущих самцов уже хорошо различимы признаки пола. Нередко в лабораторных условиях продолжительность метаморфоза сильно увеличивается. Одна самка, пойманная на стадии личинки в Рени (Одесская обл.), начала размножаться, когда ее жаберные щели еще не полностью заросли (Литвинчук, 1998). Кроме этого случая неотенические особи *T. dobrogicus* были отмечены дважды. Так, И. Е. Фун и Г. Е. Фрейтаг (Fuhn, Freytag, 1961) упоминают о находке в 1937 г. неотенической самки дунайского тритона (*T. d. dob-*

dobrogicus) в окрестностях населенного пункта Караорман в румынской части дельты Дуная. Кроме того, один неотенический экземпляр этого вида (без точной локализации, но, по-видимому, *T. d. macrosomus*) хранился в коллекциях В. Вольтерсторфа в Магдебургском музее (Scharlinski, 1939).

В природных условиях дунайские тритоны становятся половозрелыми и начинают размножаться в возрасте около 2 лет, в лаборатории — около года. При этом обычно длина их тела превышает 47 мм, а общая длина — 87 мм (Литвинчук, 1998). В естественных условиях (Закарпатье) максимальная длина тела самцов может достигать 74,5 мм, а у самок — 83,3 мм (Litvinchuk, Borkin, 2000; Litvinchuk et al., 2001). В лабораторных условиях эти животные могут вырастать до еще больших размеров. Так, самка, длительное время содержавшаяся в неволе и позднее описанная как типовой экземпляр *T. d. macrosomus*, имела длину тела 97 мм и общую длину 184 мм (Litvinchuk, Borkin, 2000). В окр. Вены (Австрия) средний возраст половозрелых особей составляет 3 года (Ellinger, Jehle, 1997). Максимальная продолжительность жизни в природе 10 лет (Zavadil, Piálek, 1997).

При наземном обитании дунайские тритоны нередко скапливаются в убежищах. Так, на сухих участках плавней Дунайского биосферного заповедника, где эти тритоны собираются на зимовку, Т. И. Котенко (1998) наблюдала до 4–20 особей на 1 м². Под поваленным деревом в окр. г. Херсон было отмечено до 70 особей этого вида (Браунер, 1923), а в одной яме в Словакии — более 500 (Lác, 1963). По наблюдениям в Австрии, осенью тритоны остаются активными до октября, иногда — до декабря (Thonke et al., 1994). Обычно они зимуют на суше, реже в воде (Lác, 1957; Zavadil, Piálek, 1997). В Закарпатье были отмечены тритоны, вмерзшие в лед (Щербак, Щербань, 1980).

В Одесской обл. максимальная численность этого вида может достигать 1,5 экз/м береговой линии, в Закарпатье — 0,6 экз/м (Таращук, 1999). По нашим наблюдениям, наибольшей численности этот вид достигает в небольших лужах глубиной около 20 см, расположенных рядом с крупными водоемами. Они преимущественно населены молодыми особями. Так, в мае 2000 г. в таком водоеме (площадь 20 м²) в окр. г. Измаил численность *T. dobrogicus* составляла 0,4 экз/м², в Минае (площадь водоема 30 м²) — 1,7 экз/м².

Охранный статус. Дунайский тритон внесен в Красную книгу МСОП (категория К) и приложение II Бернской конвенции (Arntzen et al., 1997; Oliveira et al., 1997). На территории Украины он обитает в Дунайском биосферном заповеднике, где местами весьма обычен (Котенко, 1999; Кузьмин, 1999; наши данные). В Закарпатской обл. появление и активное расселение ротанаголовешки создает угрозу быстрого и полного исчезновения этого вида. В низовьях Прута и Днепра *T. dobrogicus* уже практически полностью исчез из-за активных мероприятий по осушению пойменных болот (Borkin et al., 1997; собств. данные). Таким образом, очевидно, что на территории Украины и Молдовы дунайский тритон нуждается в безотлагательной охране. Поэтому он, несомненно, должен быть внесен в Красные книги Украины и Молдовы как редкий, исчезающий и находящийся на границе ареала вид.

Стратегия охраны дунайского тритона должна строиться на понимании того, что на территории Украины он представлен 2 подвидами, которые заселяют 3 изолированных участка разной величины. В отличие от номинативного подвида из дельты Дуная паннонский подвид в Закарпатье обитает вне заповедных территорий, на равнине, плотно заселенной человеком и почти полностью преобразованной под сельскохозяйственные угодья. Поэтому для сохранения

T. dobrogicus в Закарпатской обл. необходимо как можно быстрее создать охраняемые территории в тех местах, где этот тритон еще сохраняет высокую численность (Минай, Батево и Шаланка). Кроме того, необходимо принять меры по предотвращению дальнейшего расселения ротана-головешки.

Численность дунайского тритона в Херсонской обл. неизвестна. Однако, несомненно, она очень низка, так как в ходе исследований в июне 1999 и 2000 гг. этот вид здесь нами не был обнаружен. Общая площадь биотопов, пригодных для его обитания, очень невелика и быстро сокращается из-за осушения болот и промышленного загрязнения (особенно в Херсоне). Таким образом, для сохранения этого вида в Херсонской обл. необходимо выявить все водоемы, где этот вид еще сохранился, и создать на их месте заповедные территории.

Численность дунайского тритона в Молдове, по-видимому, очень низка. Поиски этого вида в Кантемировском (Готешты), Кагульском (Кагул) и Вулканештском (Вулканешты) районах показали практически полное отсутствие биотопов, пригодных для обитания этого вида. Почти везде болота («плавни») высушенны и на их месте находятся сельскохозяйственные угодья. Для сохранения *T. dobrogicus* в Молдове необходимо принять меры для охраны немногочисленных, оставшихся нетронутыми участков Кагульских плавней и других болот, находящихся в низовьях р. Прут.

Благодарности

На протяжении всей работы постоянную моральную поддержку нам оказывал ныне покойный Н. Н. Щербак (Киев). Его ценные советы и разрешение работать с коллекциями Института зоологии НАН Украины были очень важны для завершения этого исследования. Мы также благодарны Т. И. Котенко (Киев) за ценные консультации. Мы признательны А. А. Федорченко (Киев) за организацию работы в окр. Вилкова, И. М. Коцергинской (Киев) — за помощь в работе с коллекционными материалами, В. Ф. Орловой (Москва) — за предоставление коллекций Зоологического музея МГУ, а также Ю. М. Розанову и М. Д. Халтурину (С.-Петербург) — за содействие в идентификации особей с помощью проточной ДНК-цитометрии и белкового электрофореза. Конструктивные замечания двух анонимных рецензентов позволили нам улучшить содержание статьи. Работа выполнена при поддержке грантов Международного научного фонда (R60000, R60300) и ИНТАС (97-11909).

- Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М. : Просвещение, 1977. — 414 с.
- Браунер А. А. Предварительное сообщение о пресмыкающихся и гадах Бесарабии, Херсонской губернии, Крыма и северо-западного Кавказа между Новороссийском и Адлером // Зап. Новоросс. об-ва естест. (Одесса). — 1903. — 25, № 1. — С. 43–59.
- Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология. — Одесса : Гос. изд. Украины, 1923. — 436 с.
- Варущенко С. И. Водный баланс Черного моря в эпоху послевалдайского оледенения // Водные ресурсы. — 1982. — 3. — С. 136–138.
- Волянський Б. Земноводні та плазуни околиць міста Одеси. Етюди щодо ойкології та економічного значення // Зап. прир.-мат. сек. Одес. наук. тов-ва. Укр. АН — Одеса, 1928. — С. 75–109.
- Котенко Т. И. Герпетофауна Черноморского заповедника и прилегающих территорий // Вестн. зоологии. — 1977. — № 2. — С. 55–66.
- Котенко Т. И. Знайомі і такі незнані. Земноводні та плазуни в Придунав'ї // Жива Україна. — 1998. — 4–5. — С. 6.
- Котенко Т. И. Аннотований список земноводних і плазунів ДБЗ // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. — К. : Наук. думка, 1999. — С. 568–569.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М. : Товарищ. науч. Изд-во КМК, 1999. — 298 с.
- Литвинчук С. Н. Систематика и распространение тритонов комплекса *Triturus cristatus* (Salamandridae) в России и сопредельных странах : Дис. ... канд. биол. наук. — С.-Петербург : ЗИН РАН, 1998. — 346 с.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Пионтковська О. А. Алозимна мінливість ендемічних видів амфібій Східних Карпат // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. — К. : Інтеркоцентр, 1997. — С. 352–367.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Котенко Т. И., Пионтковская Е. А. Биохимическая генная дифференциация тритонов (Amphibia, Salamandridae, *Triturus*) фауны Украины // Доп. НАН України. — 1998. — 1. — С. 193–197.

- Осташко Н. Г.* К вопросу о географической изменчивости гребенчатого тритона // Материалы II Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». — Вильнюс, 1976. — С. 96—97.
- Осташко Н. Г.* О географической изменчивости гребенчатого тритона // Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Вопр. герпетологии. — Л. : Наука, 1977. — С. 165.
- Пашенко Ю. Й.* Визначник земноводних та плазунів. — К. : Рад. школа, 1955. — 148 с.
- Пашенко Ю. Й.* До вивчення батрахофауни України // Наук. зап. Київ. держ. ун-та. — 1956. — **15**, № 3. — С. 113—127.
- Таращук С.* Тритон дунайский — *Triturus dobrogicus* // I. B. Загороднюк (ред.) Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. — Київ, 1999. — С. 24—25.
- Терентьев П. В., Чернов С. А.* Определитель пресмыкающихся и земноводных. — М. : Сов. наука, 1949. — 340 с.
- Тофан В. Е.* Фауна земноводных и пресмыкающихся Молдавии : Дис. ... канд. биол. наук. — Л. : ЛГУ, 1966. — 350 с.
- Чепурнов В. С., Бурнашев М. С., Саенко Я. М., Долгий В. Н.* Материалы по фауне позвоночных животных низовьев Днестра, Прута и южных районов Молдавии // Уч. зап. Кишинев. ун-та, 1953. — **8**. — С. 359—369.
- Чернов С. А.* Земноводные и пресмыкающиеся // Жизнь пресных вод СССР; Т. 1. — М., 1940. — С. 33—43.
- Чернов С. А.* Земноводные — *Amphibia* // Животный мир СССР; Т. 3. — М. ; Л., 1950. — С. 153—161.
- Шербак Н. Н., Щербань М. И.* Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Нак. думка, 1980. — 268 с.
- Arnold M. L.* Natural Hybridization and Evolution. — New York : Oxford Univ. Press, 1997. — 344 p.
- Arntzen J. W.* European newts: a model system of evolutionary studies / Eds. G. A. Llorente, A. Monitori, X. Santos, M. A. Carretero // Scientia Herpetologica. — Barcelona : AGAL, 1995. — P. 26—32.
- Arntzen J. W., Bugter R. J. F., Cogălniceanu D., Wallis G. P.* The distribution and conservation status of the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus* // Amphibia-Reptilia. — 1997. — **18**. — P. 133—142.
- Borkin L. J.* Distribution of amphibians in North Africa, Europe, Western Asia, and the former Soviet Union / Ed. W. E. Duellman // Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective (Baltimore). — London : Johns Hopkins Univ. Press, 1999. — P. 329—420.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M.* Amphibians and reptiles of Moldavia: additions and corrections, with a list of species // Russ. J. Herpet. — 1997. — **4**, N 1. — P. 50—62.
- Călinescu R. L.* Contribuții sistematice și zoogeografice la studiul amfibiorilor și reptilelor din România // Acad. Romana Mem. (București), Sect. Științ., Ser. 3. — 1931. — **7**, N 7. — P. 119—291.
- Ellinger N., Jehle R.* Struktur und Dynamik einer Donaukammolch-Poulation (*Triturus dobrogicus* Kiritzescu 1903) am Endelteich bei Wien: Ein Überblick über neun Untersuchungsjahre // Hödl W., Jehle R., Gollmann G. (Hrsg.) Populationsbiologie von Amphibien: eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel. Staphia, **51**. — Linz, 1997. — P. 133—150.
- Fejervary-Langh A. M.* Beiträge und Berichtigungen zum Amphibien-Teil des Ungarischen Faunen Kata-loges // Fragm. Faun. Hung., Budapest. — 1943. — **6**, N 2. — P. 42—58.
- Fuhn I. E., Freytag G. E.* Taxonomische und ökologische Studien über *Triturus cristatus* in Rumänien // Zool. Anz. — 1961. — **166**. — P. 159—173.
- Lác J.* Príspevok k poznaniu geografických rás mlока vel'kého (*Triturus cristatus* Laur.) na Slovensku a poznámky k ich ekologii // Biologia, Bratislava. — 1957. — **12**. — P. 724—745.
- Lác J.* Oboživelnky Slovenska // Biol. práce, Bratislava. — 1963. — **9**, N 2. — P. 1—73.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J.* First record of the Danube newt, *Triturus dobrogicus*, in Moldavia // Russ. J. Herpet. — 1995. — **2**, N 2. — P. 176—177.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J.* Intraspecific taxonomy and nomenclature of the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus* // Amphibia-Reptilia. — 2000. — **19**, N 4. — P. 419—430.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Džukić G., Kalezić M. L., Khalturin M. D., Rosanov J. M.* Taxonomic status of *Triturus karelinii* on the Balkans, with some comments about other crested newt taxa // Russ. J. Herpet. — 1999. — **6**, N 2. — P. 153—163.
- Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J.* A contact zone between the newts *Triturus cristatus* and *Triturus dobrogicus* in the Ukrainian Transcarpathians: distribution and genome size variation / Eds. W. Böhme, W. Bischoff, T. Ziegler. // Herpetologia Bonnensis. — Bonn : Soc. Europ. Herpet., 1997. — P. 229—235.
- Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J.* Natural autotriploidy in the Danube newt, *Triturus dobrogicus* (Salamandridae) // Russ. J. Herpet. — 2001. — **8**, N 1. — P. 74—76.
- Litvinchuk S. N., Sokolova T. M., Borkin L. J.* Biochemical differentiation of the crested newt (*Triturus cristatus* group) in the territory of the former USSR // Abh. Ber. Naturk., Magdeburg. — 1994. — **17**, Sonderband. — P. 67—74.
- Macgregor H. C., Sessions S. K., Arntzen J. W.* An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions // J. Evol. Biol. — 1990. — **3**. — P. 329—373.

- Mertens R., Wermuth H. Die Amphibien und Reptilien Europas. — Frankfurt am Main : W. Kramer, 1960. — 264 p.
- Oliveira M. E., Daszkiewicz P., Gauvrit B. Summary of the conservation statuses and levels of threats in Europe // Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris : Soc. Europ. Herpet., Mus. Nat. Hist. Natur., 1997. — P. 408–412.
- Reshetnicov A. N., Mantefel Y. B. Newt-fish interactions in Moscow Province: a new predator fish colonizer, *Percottus glenii*, transforms metapopulations of newt, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus* // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union, Sofia-Moscow. — 1997. — 2. — P. 1–12.
- Scharlinski H. Nachtrag zum Katalog der Wolterstorff-Sammlung im Museum für Naturkunde und Vorgeschichte zu Magdeburg // Abh. Ber. Mus. Naturk. Vorgesch. Naturwiss. Ver., Magdeburg. — 1939. — 7, N 1. — P. 31–57.
- Štěpánek O. Obojživelnici (Amphibia) Čech, Moravy a Slezska. I. Moci — Salamandridae // Časopis národního muzea, odd. přírodroved., Praha. — 1939. — 113, N 2. — P. 54–63.
- Štěpánek O. Obojživelníci a plazi zemí českých se zřetelem k fauně střední Evropy // Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech, Praha. — 1949. — 1, N 1. — P. 1–122.
- Szymura J. M. Analysis of hybrid zones with *Bombina* // Hybrid Zones and the Evolutionary Process / Ed. R. G. Harrison. — New York : Oxford Univ. Press, 1993. — P. 261–289.
- Thonke A., Jehle R., Hödl W. Structure, dynamics and phenology of a population of the Danube warty newt (*Triturus dobrogicus*) on the Danube island near Vienna — a preliminary report // Abh. Ber. Naturk., Magdeburg. — 1994. — 17, Sonderband. — P. 67–74.
- Wallis G. P., Arntzen J. W. Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species // Evolution (USA). — 1989. — 43. — P. 88–104.
- Zavadil V., Piálek J. *Triturus dobrogicus* // Czech Recent and Fossil Amphibians and Reptiles. An Atlas and Field Guide / Eds. P. Nečas, D. Modrý, V. Zavadil. — Frankfurt am Main : Chimaira, 1997. — P. 42–43.