

УДК 597.94:591.4+591.176 (477.75)

**ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ
И ОСОБЕННОСТИ ОКРАСКИ ТРИТОНА КАРЕЛИНА
(AMPHIBIA, CAUDATA, SALAMANDRIDAE)
В ПОПУЛЯЦИИ ОЗЕРА БУРЧУ-ГОЛЬ**

О. В. Кукушкин^{1,4}, И. В. Довгаль², С. В. Леонов³, Н. Б. Кушан³

¹ Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Россия, 298188, Феодосия, пос. Курортное, Науки, 24

E-mail: viper_kuk@ukr.net

² Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН
Россия, 299011, Севастополь, просп. адмирала Нахимова, 2

³ Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского
Россия, 295007, Симферополь, просп. академика Вернадского, 4

⁴ Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

Поступила в редакцию 26.04.2016 г.

С использованием методов стандартной статистики и дискриминантного анализа изучена внутривидовая изменчивость 20 морфометрических признаков и 26 индексов пропорций тела тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870), в популяции озера Бурчу-Голь (Крым, Чатырдагский массив, 870 м н. у. м.). Изученные особи на 100% дискриминировались на две группы, соответствующие самцам и самкам. Наиболее скоррелированные параметры, по которым половой диморфизм проявляется в наибольшей степени, могут быть использованы при изучении изменчивости других популяций вида и в разработке дифференциальных диагнозов близкородственных видов комплекса *T. karelinii*, обитающих на Балканах и в Анатолии. Проанализировано соотношение длины тела и хвоста у взрослых особей обоих полов и сеголеток; по этим параметрам получены уравнения линейной регрессии. С применением подхода, позволяющего анализировать случаи аллометрического роста, установлено, что независимо от пола и возраста рост хвоста происходит пропорционально росту тела. Изучение окраски и рисунка тела позволило выделить специфичные для пола особенности, которые не всегда дискретны, что обуславливает их применение при идентификации пола в качестве вспомогательных признаков. Выявлены варианты окраски, характерные как для конкретной локальной популяции, так и уникальные для Крыма в целом. Появление последних логично связывать с длительным независимым развитием крымской популяции *T. karelinii*.

Ключевые слова: *Triturus karelinii*, морфология, половой диморфизм, морфометрические параметры, окраска тела, Крым.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-27-42

Светлой памяти
выдающегося украинского батрахолога
Евгения Максимовича Писанца
(22 августа 1949 – 15 октября 2016)
посвящается

ВВЕДЕНИЕ

Тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870), ранее считался подвидом *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), затем рассматривался в качестве самостоятельного вида в пределах группы видов *T. cristatus* (Щербак, 1966; Литвинчук, Боркин, 2009). В последние годы утвердилась точка зрения, согласно которой *T. karelinii* представляет собой комплекс из нескольких криптических видов, идентификация которых на данном этапе возможна лишь по молекулярно-генетическим данным (Wielstra et al., 2013 a, b, 2014; Wielstra, Arntzen, 2016). Поэтому в данной работе для популяций

балкано-анатолийской части ареала или для всего вида в его прежнем объеме мы используем название *T. karelinii* s. l. (sensu lato), а для крымско-кавказской части ареала вида – *T. karelinii* или *T. karelinii* s. str. (sensu stricto).

Область распространения *T. karelinii* s. str. ограничена преимущественно Кавказским экорегионом и западной частью Горного Крыма, сильно фрагментирована и полностью обособлена от ареалов близкородственных видов тритонов. Поскольку в Крыму ареал *T. karelinii* занимает сравнительно небольшую область на юго-западе полуострова, для которой характерны наиболее стабильные условиями увлажнения и, как правило,

выраженный осенне-зимний максимум осадков, здесь он может быть отнесен к узкоареальным стенопным видам (Кукушкин, 2015; Кукушкин, Кушан, 2015; Писанець, Кукушкин, 2016).

Ввиду слабой разработанности видовой систематики тритонов комплекса *T. karelinii* становится актуальной оценка изменчивости вида в разных частях ареала. У *T. karelinii* s. l. отмечена относительно невысокая изменчивость по комплексу морфологических признаков, на основании чего был сделан вывод о слабом влиянии фактора изоляции на его географическую изменчивость (Литвинчук, Боркин, 2009).

Для *T. karelinii* характерен выраженный половой диморфизм по большинству признаков, используемых в диагностике (Литвинчук, Боркин, 2009). При этом кардинальные (качественные) различия между полами проявляются в виде гребня на спине и хвосте у самцов, достигающего своего максимального развития в брачный период. После завершения периода размножения гребень самцов сильно деградирует, особенно на хвосте, еще в водную фазу жизни.

Что касается морфометрических параметров, по которым различаются особи разного пола, то фрагментарные данные о половом диморфизме у тритона Карелина с территории России известны для кавказской части ареала (Tuniev, 1994; Orlova, Mazanaeva, 1998).

Недавние данные по морфологической изменчивости и половому диморфизму *T. karelinii* s. l. (Olgun et al., 2001; Naumov, Tzankov, 2009; Öz et al., 2009; Çiçek et al., 2010; Wielstra et al., 2013 b) касаются популяций Анатолии и Балканского полуострова, относимых в настоящее время к видам *Triturus ivanbureschi* Arntzen & Wielstra, 2013 и *Triturus anatolicus* Arntzen & Wielstra, 2016. При этом в работе К. Olgun с соавторами (2001) основное внимание уделяется сравнению популяций из различных регионов Турции, а в публикации М. Öz с соавторами (2009) почти не интерпретируются представленные данные по морфометрии.

Отличительные морфологические особенности *T. ivanbureschi* и *T. anatolicus* до сих пор достоверно не известны (Wielstra, Arntzen, 2016), приводились лишь некоторые данные в пользу того, что тритоны из балкано-анатолийской части ареала *T. karelinii* s. l. характеризуются более крупными размерами тела (Литвинчук, Боркин, 2009; Olgun et al., 2001; Naumov, Tzankov, 2009; Öz et al., 2009; Çiçek et al., 2010). Остается неясным однако, связана ли эта особенность с условиями существования региональных популяций или же она является видоспецифическим признаком.

Что касается крымской части ареала *T. karelinii*, то изменчивость здесь относительно слабо

изучена. Литературные данные по морфологии крымских популяций немногочисленны и фрагментарны. Описания выполнены с использованием немногих морфометрических признаков, в большинстве случаев – по небольшим выборкам (Щербак, 1966; Литвинчук, Боркин, 2009; Писанець, 2012). В монографии С. Н. Литвинчука и Л. Я. Боркина (2009) отдельные морфологические параметры для крымских популяций (Кореиз на Южном берегу, гора Чучель в Крымском заповеднике, с. Лучистое близ массива Демерджи, а также Кутузовское озеро) приводятся преимущественно по результатам обработки сборов Н. Н. Щербака, относящихся к концу 1950-х гг. Высотная изменчивость морфологических параметров, по данным этих авторов, в Крыму не прослеживается. Работ, содержащих анализ полового диморфизма у *T. karelinii* в Крыму, по сей день нет.

Также отметим, что для составления основанных на данных внешней морфологии дифференциальных диагнозов близкородственных видов комплекса *T. karelinii*, выделяемых по молекулярно-генетическим данным (*T. ivanbureschi*, *T. anatolicus*), на наш взгляд, является актуальным получение сравнительного материала по наиболее западным популяциям *T. karelinii* s. str., обитающим на территории Крымского полуострова.

В связи с вышесказанными задачами данного исследования было установлено половое диморфизма по морфометрическим признакам и особенностям рисунка тела в изолированной популяции *T. karelinii* и выделение признаков, по которым половой диморфизм проявляется в наибольшей степени.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами изучены выборки *T. karelinii* из сравнительно благополучной популяции, обитающей в пределах Главной гряды Крымских гор на территории Алуштинского городского округа. Данная популяция, численность половозрелого контингента которой оценивалась нами в разные годы в 1 – 2 тысячи особей (Кукушкин, Кушан, 2015), использует для размножения озеро Бурчу-Голь, или Шуманы-Баснясы (известное также под названием Кутузовского озера), расположенное в буквом лесу в 2 км к Ю-ЮЗ от Ангарского перевала и в 1 км к Ю-ЮВ от подошвы восточного склона горного массива Чатырдаг (44°44'21.19"N, 34°20'09.76"E; 870 м н. у. м.).

Выборка взрослых особей ($n = 32$, в том числе 17 самцов и 15 самок) собрана в водную фазу жизни тритонов в период с мая по июль 2015 г. Сеголетки ($n = 55$) добывались на берегах и осохшем дне этого же водоёма на протяжении сентября 2015 г.

Размеры проанализированных нами выборок сопоставимы с объемами материалов, изученных другими исследователями (Щербак, 1966; Литвинчук, Боркин, 2009; Olgun et al., 2001; Naumov, Tzankov, 2009; Çiçek et al., 2010).

Отдельные детали (касающиеся преимущественно особенностей окраски тела в популяциях озера Бурчу-Голь и Адым-Чокракской долины близ границы территории г. Севастополь и Бахчисарайского района, 300 м н. у. м.) уточнялись при проведении экспедиционных исследований в Крыму в апреле 2016 г.

Промеры животных снимались штангенциркулем с точностью до 0.1 мм (первым автором статьи).

Ниже приводим список использованных промеров (по: Литвинчук, Боркин, 2009; Naumov, Tzankov, 2009; Çiçek et al., 2010, с некоторыми нашими модификациями): *TL* – общая длина (*L.* + *L.cd.*); *SVL* – длина тела от кончика морды до заднего края клоакальных губ; *L.* – длина тела от кончика морды до переднего края клоакальной щели; *L.cd.* – длина хвоста от переднего края клоакальной щели до кончика; *L.cd.1* – длина хвоста от заднего края клоаки до кончика; *D.i.p.* – расстояние между задним краем основания передней конечности и передним краем основания задней конечности; *L.pc.* – расстояние от кончика морды до переднего края основания передней конечности; *L.m.* – длина морды (расстояние от кончика рыла до заднего края межчелюстного сустава, хорошо прощупывающегося через покровы тела)¹; *L.c.* – длина головы (от кончика рыла до заднего края боковой «жаберной» складки); *Lt.c.* – ширина головы (расстояние между задними углами рта); *Alt.c.* – высота головы (в затылочной области, за глазами); *P.a.* – длина передней конечности; *P.p.* – длина задней конечности; *S.l.* – длина клоакальной щели; *D3* – длина третьего пальца задней конечности; *Sp.in.* – расстояние между ноздрями; *D.n.o.* – кратчайшее расстояние между глазом и ноздрей; *L.o.* – горизонтальная длина глазной щели; *Sp.ino1* – расстояние между передними краями глаз; *Sp.ino2* – расстояние между задними краями глаз.

Для характеристики пропорций тела были использованы 26 индексов. При расчете относительных длин частей тела использовали главным образом признак *L.* – как более стабильный пара-

метр (*SVL* несколько изменятся в зависимости от степени развития клоакальных губ у конкретных особей в различные сезоны года – особенно в период размножения) (Литвинчук, Боркин, 2009).

Регистрировались также особенности окраски и рисунка тела взрослых особей (детали уточнялись по фотографиям). Для определения цвета элементов рисунка использовалась шкала цветов А. С. Бондарцева (1954). При анализе полученных данных учтен опыт предшествующих исследователей (Рыжов, Свинин, 2013; Olgun et al., 2001).

Вычисления проведены с использованием пакетов программ Statistica 6.0 и Statistica 10, а также PAST 3.11 (Hammer et al., 2001).

Для каждого признака рассчитывали базовые статистические параметры. Достоверность разницы между средними оценивали с использованием критерия Стьюдента (*t*). Отличия считались достоверными при достижении порога вероятности 5% ($P < 0.05$).

Половой диморфизм по морфометрическим характеристикам оценивался также с помощью дискриминантного канонического анализа. При этом отдельно использовались перечисленные выше размерные характеристики и индексы на их основе.

Для анализа особенностей относительного роста тела и хвоста применяли регрессионный анализ, при этом для аппроксимации использовали уравнения линейной регрессии и аллометрии (Шебанін та ін., 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Половой диморфизм морфометрических параметров. Полученные нами размерные характеристики *T. karelinii* s. str. приведены в табл. 1, а вычисленные по ним индексы – в табл. 2.

По признакам, имеющим наибольшую диагностическую ценность (*P.a./D.i.p.* – индекс Вольтерсторффа; *Lt.c./L.* – относительная ширина головы; в меньшей степени *L./D.i.p.* и *L./L.cd.*) (см. табл. 2) размах варибельности в изученной популяции соответствует литературным данным, укладываясь в диапазон, характерный для *T. karelinii* s. l. (Литвинчук, Боркин, 2009).

Отличие материалов из данного локалитета, разделенных временным интервалом в несколько десятилетий, касается несколько более высокого значения индекса Вольтерсторффа в изученной нами выборке. По данным С. Н. Литвинчука и Л. Я. Боркина (2009), в среднем оно составило 0.70 у самцов и 0.61 у самок. Кроме того, значения индекса *P.a./P.p.* в изученной нами выборке оказались несколько ниже приведенных в монографии – у самцов даже меньше единицы (т. е. задние

¹ В монографии С. Н. Литвинчука и Л. Я. Боркина (2009) длина морды измерялась иначе: от кончика рыла до внутреннего угла межчелюстного сустава. Поэтому значение данного промера у этих авторов меньше, чем в нашем исследовании.

Таблица 1

Значения промеров и достоверность отличий самцов и самок *T. karelinii* в популяции озера Бурчу-Голь

Признак	Самцы, $n = 17$	Самки, $n = 15$	t	P
<i>TL</i>	<u>98.2–128.0</u> 112.2±2.79	<u>107.0–137.0</u> 122.9±2.49	2.86	< 0.01
<i>SVL</i>	<u>56.3–76.0</u> 66.2±1.55	<u>60.0–79.0</u> 69.0±1.57	1.27	> 0.05
<i>L.</i>	<u>51.7–68.0</u> 60.0±1.22	<u>56.2–73.0</u> 64.3±1.32	2.39	< 0.05
<i>L.cd.</i>	<u>42.0–64.0</u> 52.1±1.57	<u>47.9–68.3</u> 57.8±1.61	2.54	< 0.05
<i>L.cd.1</i>	<u>37.6–59.0</u> 46.2±1.45	<u>43.6–64.0</u> 52.8±1.43	3.24	< 0.01
<i>D.i.p.</i>	<u>27.0–40.0</u> 31.9±1.06	<u>29.5–45.0</u> 36.3±1.28	2.65	< 0.05
<i>L.pc.</i>	<u>16.6–25.0</u> 20.7±0.61	<u>18.4–27.0</u> 21.8±0.72	1.17	> 0.05
<i>L.m.</i>	<u>10.7–13.7</u> 11.8±0.19	<u>10.2–13.3</u> 11.7±0.23	0.34	> 0.05
<i>L.c.</i>	<u>13.5–18.3</u> 16.4±0.29	<u>13.1–21.3</u> 17.2±0.53	1.32	> 0.05
<i>Lt.c.</i>	<u>8.9–12.2</u> 10.4±0.23	<u>9.0–13.3</u> 11.0±0.32	1.52	> 0.05
<i>Alt.c.</i>	<u>3.8–6.3</u> 4.90±0.18	<u>3.5–6.8</u> 5.30±0.22	1.41	> 0.05
<i>P.a.</i>	<u>20.7–29.0</u> 24.5±0.58	<u>17.6–27</u> 23.1±0.67	1.58	> 0.05
<i>P.p.</i>	<u>20.1–32.0</u> 25.4±0.87	<u>20.0–30.3</u> 23.2±0.88	1.78	> 0.05
<i>C.l.</i>	<u>5.4–9.8</u> 7.10±0.29	<u>3.1–8.0</u> 5.10±0.38	4.18	< 0.001
<i>D3</i>	<u>6.8–11.7</u> 9.90±0.28	<u>5.0–8.4</u> 7.0±0.22	8.15	< 0.001
<i>Sp.in.</i>	<u>2.1–3.5</u> 2.80±0.10	<u>2.4–3.8</u> 2.80±0.12	0.0	-
<i>D.n.o.</i>	<u>3.4–6.0</u> 4.20±0.17	<u>3.0–4.7</u> 4.10±0.13	0.47	> 0.05
<i>L.o.</i>	<u>4.1–6.1</u> 4.90±0.14	<u>3.6–5.7</u> 4.80±0.13	0.52	> 0.05
<i>Sp.ino1</i>	<u>5.4–7.0</u> 6.10±0.11	<u>5.3–7.3</u> 6.20±0.16	0.52	> 0.05
<i>Sp.ino2</i>	<u>6.6–10.4</u> 8.40±0.28	<u>7.0–10.4</u> 8.60±0.29	0.50	> 0.05

Примечание. В числителе – *lim*; в знаменателе – $M \pm m$.

конечности в среднем незначительно длиннее передних). В этом отношении изученная популяция проявляет определенное сходство с популяциями Северо-Западного Кавказа (см.: Tuniev, 1994).

Общая длина тела (*TL*) крупнейшей особи в популяции озера Бурчу-Голь (см. табл. 1), по нашим данным, составила 137 мм (самка), что несколько больше, чем в Крыму в целом, по данным Н. Н. Щербака (1966) (около 133 – 134 мм у обоих полов), но заметно меньше, чем у особи (пол не указан) из Енисалы (современное с. Чайковское,

Симферопольский район), по данным А. М. Никольского (1891) – 155 мм (длина тела 83 мм, длина хвоста 72 мм)².

² 18.04.2016 г., после того как данная статья была подготовлена к печати, О. В. Кукушкин и Н. Б. Кушан добыли в озере Бурчу-Голь особей *T. karelinii* с размерами больше установленных в 2015 г.: самца общей длиной 135.2 мм (*SVL* = 77 мм, *L.cd.1* = 58.2 мм) и самку общей длиной 150 мм (*SVL* = 86 мм, *L.cd.1* = 64 мм) (данные прижизненных промеров).

Таблица 2

Значения индексов и достоверность отличий самцов и самок *T. karelinii* в популяции озера Бурчу-Голь

Индекс	Самцы, $n = 17$	Самки, $n = 15$	t	P
<i>L./L.cd.</i>	<u>0.99–1.33</u> 1.16±0.03	<u>1.03–1.23</u> 1.12±0.02	1.11	> 0.05
<i>L./D.i.p.</i>	<u>1.70–2.11</u> 1.90±0.03	<u>1.58–1.99</u> 1.79±0.03	2.59	< 0.05
<i>Pa./D.i.p.</i>	<u>0.70–0.90</u> 0.78±0.02	<u>0.54–0.76</u> 0.64±0.02	4.95	< 0.001
<i>Pp./D.i.p.</i>	<u>0.71–0.93</u> 0.80±0.02	<u>0.55–0.73</u> 0.64±0.02	5.66	< 0.001
<i>Pa./Pp.</i>	<u>0.88–1.10</u> 0.98±0.02	<u>0.83–1.18</u> 1.00±0.03	0.56	> 0.05
<i>Pa./L.</i>	<u>0.38–0.44</u> 0.41±0.01	<u>0.28–0.42</u> 0.36±0.01	5.30	< 0.001
<i>Pp./L.</i>	<u>0.37–0.47</u> 0.42±0.01	<u>0.30–0.43</u> 0.36±0.01	4.24	< 0.001
<i>L.m./Lt.c.</i>	<u>1.02–1.23</u> 1.13±0.02	<u>0.81–1.23</u> 1.07±0.04	1.34	> 0.05
<i>L.m./L.</i>	<u>0.18–0.21</u> 0.20±0.002	<u>0.14–0.21</u> 0.18±0.005	3.71	< 0.001
<i>Lt.c./L.</i>	<u>0.16–0.20</u> 0.18±0.002	<u>0.16–0.19</u> 0.17±0.003	2.78	< 0.01
<i>L.o./Lt.c.</i>	<u>0.39–0.60</u> 0.47±0.01	<u>0.37–0.52</u> 0.44±0.01	2.12	< 0.05
<i>SVL/L.cd.1</i>	<u>1.26–1.66</u> 1.43±0.03	<u>1.20–1.45</u> 1.31±0.02	3.33	< 0.01
<i>C.1./SVL</i>	<u>0.08–0.13</u> 0.11±0.003	<u>0.05–0.10</u> 0.07±0.004	8.00	< 0.001
<i>D3/L.</i>	<u>0.13–0.19</u> 0.17±0.003	<u>0.08–0.13</u> 0.11±0.004	12.00	< 0.001
<i>Sp.ino2/L.</i>	<u>0.12–0.16</u> 0.14±0.003	<u>0.12–0.15</u> 0.13±0.003	2.36	< 0.05
<i>SVL/TL</i>	<u>0.54–0.62</u> 0.59±0.01	<u>0.53–0.61</u> 0.57±0.01	2.33	< 0.05

Примечание. В числителе – *lim.*; в знаменателе – $M \pm m$.

При сравнении с данными, полученными при снятии промеров с особей, собранных в данном локалитете в период с 1985 по 2003 г. (преимущественно в начале 1990-х гг.) (Литвинчук, Боркин, 2009), самцы и самки в нашей выборке имели существенно меньшие величины параметра *L.*: соответственно 55.5 – 75 мм ($M = 66$ мм) и 52 – 68 мм ($M = 60$) у самцов, 66 – 79 ($M = 72$ мм) и 56 – 73 ($M = 64$ мм) у самок (см. табл. 1).

На некоторое снижение размеров тела тритонов из Крыма в сравнении с серединой XX в. обращали внимание и ранее (Писанець, 2012). Так, при сравнении выборки 2003 г. из окрестностей с. Терновка (г. Севастополь, Балаклавский район) ($n = 31$, без разделения по полу) с примерно равной по объему ($n = 32$) выборкой, собранной на всем протяжении ареала вида в Крыму (Щербак, 1966), оказалось, что в первой средняя длина тела (*L.*) на 3.3 мм меньше, чем во второй (60.3 и

63.33 мм соответственно), средняя длина хвоста (*L.cd.*) – на 10 мм меньше (48.7 и 58.73 мм, соответственно). Однако приведённая последним автором схема снятия промеров (Щербак, 1966, с. 228) позволяет предположить, что длина хвоста измерялась им иначе – не по вентральной, а по дорсальной стороне тела. Таким образом, сопоставимость данных о размерах тела крымских тритонов в конце 1950-х и начале 2000-х гг. вызывает сомнения.

Расчет базовых статистических показателей свидетельствует о том, что значения большинства признаков у самцов меньше, чем у самок (см. табл. 1). Исключение составляют длины передних (*Pa.*) и задних (*Pp.*) конечностей, которые у самцов длиннее, чем у самок (хотя эти отличия не достоверны), а также дистанция между глазом и ноздрей (*D.n.o.*), длина глазной щели (*L.o.*) и длина морды (*L.m.*), которые оказались незначительно большими у самцов.

Достоверные половые отличия выявлены по 7 признакам (35% использованных в анализе) и 13 индексам (50%) (см. табл. 1, 2). Установлено, что наиболее отчетливо половой диморфизм проявляется по следующим признакам и индексам; *C.l.*, *D3*, *P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *P.a./L.*, *P.p./L.*, *L.m./L.*, *C.l./SVL*, *D3/L* (отличия достоверны при $P < 0.001$).

Полностью тождественными самцы и самки оказались по 7 индексам (размах изменчивости указан общий для обоих полов совокупно: *L.c./Lt.c.* ($M = 1.57$; $lim. 1.38 - 1.76$); *Sp.in/Lt.c.* ($M = 0.26$; $lim. 0.16 - 0.34$); *L.c./L.* ($M = 0.27$; $lim. 0.23 - 0.30$); *Sp.ino1/L.* ($M = 0.10$; $lim. 0.08 - 0.11$); *Sp.ino1/Sp.ino2* ($M = 1.38$; $lim. 1.16 - 1.77$); *D.n.o./L.o.* ($M = 0.86$; $lim. 0.64 - 1.02$); *Sp.ino1/L.c.* ($M = 0.37$, $lim. 0.28 - 0.46$).

Очень близкие значения (при отсутствии достоверных отличий) были констатированы также по индексам *L.pc./L* (M (самцы) = 0.35, M (самки) = 0.34; $lim. 0.30 - 0.38$), *D.n.o./L.c.* (самцы – 0.26, самки – 0.24; $lim. 0.21 - 0.35$), *Sp.ino2/L.c.* (самцы – 0.51, самки – 0.50; $lim. 0.44 - 0.59$) (в таблице мы их не приводим в целях экономии места).

В то же время по литературным данным (Литвинчук, Боркин, 2009) для *T. karelinii* s. 1. наличие достоверных отличий установлено по большинству использованных нами признаков и индексов: *L.*, *L.cd.*, *D.i.p.*, *P.a.*, *P.p.*, *L.m.*, *L.c.*, *Lt.c.*, *L./L.cd.*, *L./D.i.p.*, *P.a./D.i.p.*, *L.m./L.*, *Lt.c./L.*

При сравнении особей разных полов из двух популяций Крыма (гора Чучель, 1150 м н.у.м.: 11 самцов, 7 самок; Кутузовское озеро: 33 самца, 14 самок) по одному признаку (*L.*) и 5 индексам (*L./L.cd.*, *L./D.i.p.*, *P.a./D.i.p.*, *P.a./P.p.*, *Lt.c./L.*) достоверные отличия не были обнаружены (коэффициент Стьюдента рассчитан нами по приводящимся С. Н. Литвинчуком и Л. Я. Боркиным (2009) данным).

Напомним, что в изученной нами выборке из числа перечисленных выше признаков и индексов отличия не выявлены лишь по *L./L.cd.* и *P.a./P.p.*

Изучение морфологической изменчивости *T. karelinii* в двух популяциях Западного Кавказа, удаленных друг от друга на 100 км, не выявило существенных отличий между ними (Tuniev, 1994). По данным этого исследователя, на северном склоне Главного Кавказского хребта (пос. Псебай, хребет Герпегем) половой диморфизм отмечен по единственному признаку (*L.*), а на южном (с. Сергей-Поле близ г. Сочи) – по двум параметрам (*L.* и *P.p.*) и двум сопряженным с ними индексам (*L.m.*³/*L.* и *P.a./P.p.*). Автор объясняет единообразие внешней морфологии изученных популяций вида «олиготопностью» *T. karelinii*, а также историей формирования его современного ареала на Кавказе, однако мы предполагаем, что на результатах

с высокой вероятностью сказались малые размеры выборок: 10 самцов и 6 самок с хребта Герпегем, 9 самцов и 10 самок из района г. Сочи. Здесь же отметим близость размерных характеристик *T. karelinii* в популяциях Крыма и Западного Кавказа.

В Болгарии половой диморфизм у *T. karelinii* s. 1. (*T. ivanbureschi*, в современном понимании) выражен по признакам *L.cd.1*, *C.l.*, *D3* (то же и в Крыму), а также по признакам *P.a.*, *P.p.* (по которым самцы и самки крымских тритонов не отличались) (Naumov, Tzankov, 2009). Индексы эти авторы для анализа изменчивости не применяли.

В горах северо-западной Анатолии значимые отличия между полами найдены по 5 признакам и 5 индексам (Çiçek et al., 2010). При сопоставлении с популяцией озера Бурчу-Голь выясняется, что по признакам *TL*, *L.cd.1* и *D.i.p.* половые отличия обнаружены и в Крыму, в то время как по признакам *L.c.* и *Lt.c.* диморфизм в Крыму не выявлен. По 4 индексам, использованным этими авторами (*P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *SVL/TL*, *SVL/L.cd.1*), диморфизм проявляется и в Крыму; еще один индекс, по которому в Турции были найдены отличия между полами (*L.cd.1/TL*), нами не использовался.

Таким образом, попарное сравнение размерных характеристик тритонов позволило выявить ряд признаков, по которым у тритонов проявляется половой диморфизм.

Однако представляет интерес комплексное сравнение различий между особями разного пола по набору признаков, которое было проведено с помощью дискриминантного анализа.

Была получена матрица классификаций по промерам тела. Все изученные 32 особи тритонов ясно дискриминировались на две группы, соответствующие самцам или самкам (100% правильных классификаций).

Как видно на рис. 1, а, особи разного пола различаются по второй канонической оси. При этом различия по первой канонической оси несущественны.

Анализ корреляций промеров со значениями канонических переменных (табл. 3) показывает, что дискриминацию особей разного пола наилучшим образом обеспечивают такие промеры, как *D3*, *C.l.*, *L.cd.1*, *D.i.p.*, *TL*, *L.*, *L.cd.* Дискриминацию по первой канонической оси обеспечивает только промер *L.m.*, в то время как вклад ос-

³ Признак «head length» (*L.c.*) в публикации Б. С. Туниева (Tuniev, 1994), судя по приводящимся абсолютным и относительным величинам этого промера, соответствует признаку «длина морды» (*L.m.*) в нашей работе.

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И ОСОБЕННОСТИ ОКРАСКИ

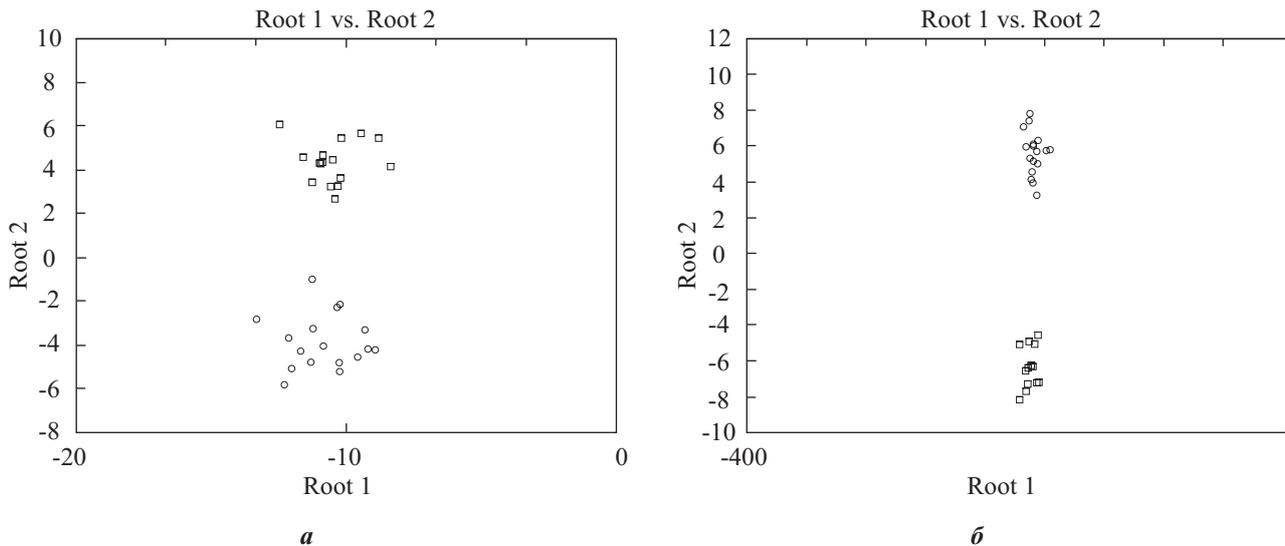


Рис. 1. Распределение самцов и самок *T. karelinii* в пространстве двух первых канонических переменных (○ – самцы; □ – самки): *а* – результаты дискриминантного анализа по абсолютным значениям промеров тела; *б* – результаты дискриминантного анализа по индексам промеров тела

Таблица 3

Корреляции между размерными характеристиками тритонов и координатами в пространстве двух первых канонических переменных

Признак	Root 1	Root 2
<i>TL</i>	-0.188202	0.494596
<i>SVL</i>	-0.225110	0.235971
<i>L.</i>	-0.212016	0.418039
<i>L.cd.</i>	-0.123767	0.433331
<i>L.cd.1</i>	-0.097048	0.526186
<i>D.i.p.</i>	-0.088981	0.454819
<i>L.pc.</i>	-0.159547	0.223221
<i>L.m.</i>	-0.364270	-0.057041
<i>L.c.</i>	-0.203285	0.260433
<i>Lt.c.</i>	-0.192506	0.258769
<i>Alt.c.</i>	-0.121206	0.210124
<i>Pa.</i>	-0.278791	-0.297943
<i>Pp.</i>	-0.218085	-0.306387
<i>C.l.</i>	-0.196431	-0.627775
<i>D3</i>	-0.261074	-0.851396
<i>Sp.in.</i>	-0.137083	0.105065
<i>D.n.o.</i>	-0.181201	-0.072747
<i>L.o.</i>	-0.234052	-0.058447
<i>D.ino1</i>	-0.258056	0.149970
<i>D.ino2</i>	-0.172874	0.091944

Примечание. Достоверные коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом.

тальных признаков в классификацию особей тритонов по полу несущественен.

Перечисленные выше признаки могут быть рекомендованы для изучения полового диморфизма у данного вида тритонов.

Сходная картина наблюдалась и при использовании индексов, характеризующих пропорции

тела. По этим показателям была получена аналогичная матрица классификации, отражающая стопроцентную дискриминацию особей тритонов на две группы, соответствующие полу.

Как видно на рис. 1, *б*, где изученные особи представлены в пространстве двух первых канонических переменных, они также разделяются на две четкие группы – «самцы» и «самки». При этом особи разного пола различаются по второй канонической оси и не различаются по первой.

Оценка корреляций между исходными признаками и координатами в пространстве канонических переменных (табл. 4) показала, что наблюдаемую дискриминацию обеспечивают такие индексы, как *L./D.i.p.*, *Pa./D.i.p.*, *Pp./D.i.p.*, *Pa./L.*, *Pp./L.*, *L.m./L.*, *SVL/L.cd.1*, *C.l./SVL*, *D3/L*, *SVL/TL*. Эти индексы также могут быть рекомендованы для изучения полового диморфизма и определения пола у тритонов данного вида.

Соотношение длины тела и длины хвоста. Промеры 55 сеголеток из популяции озера Бурчуголь дали следующие результаты: *TL* = 35 – 66 (47.1±0.93); *SVL* = 20 – 37 (27.1±0.49); *L.cd.1* = 13.5 – 30 (20.0±0.53); *SVL/ L.cd.1* = 1.04 – 2.61 (1.39±0.03) (Кукушкин, Куцан, 2015). Обращают на себя внимание, во-первых, значительный размах изменчивости последнего индекса (разница между максимальным и минимальным значениями – 2.5 раза) и, во-вторых, высокое значение коэффициента вариации у сеголеток (*CV* = 18.2%). У взрослых особей обоих полов, взятых совокупно (*n* = 32), значение индекса *SVL/ L.cd.1* равно 1.20 – 1.66 (разница минимального и максимального значения – 1.4 раза), в то время как среднее значение индекса практически не отличается от

Таблица 4

Корреляции между индексами тела тритонов и координатами в пространстве двух первых канонических переменных

Индекс	Root 1	Root 2
<i>L./L.cd.</i>	0.075410	0.265834
<i>L./D.i.p.</i>	0.120657	0.403938
<i>P.a./D.i.p.</i>	0.237275	0.745769
<i>P.p./D.i.p.</i>	0.257813	0.807897
<i>P.a./P.p.</i>	-0.057922	-0.148043
<i>P.a./L.</i>	0.221625	0.706324
<i>P.p./L.</i>	0.216514	0.684353
<i>L.m./Lt.c.</i>	0.086635	0.292514
<i>L.m./L.</i>	0.156054	0.509987
<i>Lt.c./L.</i>	0.070707	0.260165
<i>L.pc./L.</i>	0.030831	0.133078
<i>L.c./Lt.c.</i>	-0.002746	0.031870
<i>Sp.in./Lt.c.</i>	-0.007321	-0.007466
<i>L.o./Lt.c.</i>	0.085869	0.285749
<i>L.c./L.</i>	0.065265	0.250344
<i>D.n.o/L.c.</i>	0.107231	0.346657
<i>SVL/L.cd.1</i>	0.160862	0.522232
<i>C.l./SVL</i>	0.251283	0.779628
<i>D3/L.</i>	0.294128	0.911320
<i>Sp.ino1/L.</i>	0.072791	0.255267
<i>Sp.ino2/L.</i>	0.080809	0.278979
<i>Sp.ino2/Sp.ino1</i>	-0.012330	-0.011080
<i>SVL/TL</i>	0.144897	0.499801
<i>D.n.o./L.o.</i>	-0.004071	0.012427
<i>Sp.ino1/L.c.</i>	0.026875	0.106587
<i>Sp.ino2/L.c.</i>	0.025770	0.109084

Примечание. Достоверные коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом.

такового у сеголеток (1.38 ± 0.02) ($t = 0.28$; $P > 0.05$) при величине коэффициента вариации, меньшей в 2.1 раза ($CV = 8.7\%$). Можно предположить, что вектор отбора в данной популяции направлен на усреднение данного показателя, и особи, сильно выбивающиеся по пропорциям тела, элиминируются в постнатальный период.

Другим возможным объяснением такого положения вещей может быть выравнивание (усреднение) показателя вследствие неравномерного роста хвоста и тела.

С. Н. Литвинчук и Л. Я. Боркин (2009) проанализировали регрессионную зависимость отношения длины тела к длине хвоста от длины тела для разных размерных групп у тритонов. По их данным, у личинок *T. karelinii* длина хвоста значительно превышает длину тела. Во время метаморфоза хвост существенно укорачивается, в результате чего длина тела оказывается больше длины хвоста. У ювенильных особей *T. karelinii* темп роста хвоста превышает темп роста тела, а после

наступления половой зрелости, наоборот, рост тела превышает рост хвоста. Причем у самок эта тенденция выражена в большей степени, чем у самцов.

Кроме того, указанные выше авторы получили уравнения линейной регрессии развития хвоста относительно длины тела отдельно для самцов и самок. Для самцов $y = 7.6 + 0.75x$, для самок $y = -0.4 + 0.91x$, где $y = L.cd.$, $x = L$. Действительно, значение углового коэффициента в уравнении, полученном для самок (0.91) превышает таковое у самцов (0.75), что свидетельствует об относительно более высоком темпе увеличения длины тела.

Для особей изученной нами популяции были получены следующие зависимости: для самцов $y = -8.6 + 0.91x$, для самок $y = -9.7 + 0.97x$. Таким образом, в одной локальной популяции в выборке, собранной в один сезон, относительные темпы роста тела и хвоста у особей разного пола практически не отличались.

Также нами было проанализировано относительное развитие таких параметров, как длина тела от кончика морды до заднего края клоакальных губ (*SVL*) и длина хвоста от заднего края клоаки до кончика (*L.cd.1*) у сеголеток и взрослых особей разного пола.

По этим параметрам были получены уравнения линейной регрессии: $y = 0.32 + 0.73x$ (сеголетки), $y = 0.22 + 0.69x$ (взрослые самцы), для самок $y = -1.85 + 0.79x$ (взрослые самки).

На основании вышеизложенного можно сделать вывод, что линейные зависимости не во всех местообитаниях отражают отмеченный С. Н. Литвинчуком и Л. Я. Боркиным тренд, а различия в относительном росте тела и хвоста у особей разного пола подвержены изменениям, которые связаны, по-видимому, с неучтенными факторами.

Ситуация может быть объяснена также и тем, что уравнения линейной регрессии отражают пропорциональную зависимость между параметрами, тогда как изменение одних частей организма по отношению к другим частям или к целому организму часто происходит в разном темпе, т. е. имеет место аллометрический рост.

При анализе аллометрии используются нелинейные зависимости. Подобное исследование для тритонов группы *T. cristatus* проводили и С. Н. Литвинчук с Л. Я. Боркиным (2009). Однако эти авторы не приводят уравнение нелинейной регрессии, по которому они аппроксимировали свои данные.

В то же время для оценки аллометрии чаще используется степенная функция $Y = bX^c$, где Y –

размеры данной части организма, X – размеры организма или другой его части, a и b – константы (Шебанін та ін., 2008). При этом наиболее показательным считается коэффициент a (константа аллометрии). Так, если $a > 1$, то Y увеличивается в размерах быстрее, чем X , если $a < 1$, то наоборот, а если $a = 1$, то отдельные части организма растут пропорционально. Последний случай называется изометрией (Шебанін та ін., 2008).

С помощью этого подхода нами было проанализировано относительное развитие длины тела ($X = SVL$) и длины хвоста ($Y = L.cd.1$). В рамках задач данного исследования интерес представляет отдельный анализ аллометрии у особей разного пола. Для самцов была получена следующая зависимость: $Y = 0.76 * X^{1.01 \pm 0.23}$. Сходная зависимость была получена для самок: $Y = 0.65 * X^{1.04 \pm 0.16}$, для которых a также практически равно 1. В свою очередь аллометрия ювенильных особей описывается зависимостью $Y = 0.75 * X^{0.99 \pm 0.15}$.

Значения константы аллометрии во всех трех случаях соответствует изометрическому росту, так как их отклонения от единицы находятся в пределах ошибки. Это свидетельствует о том, что у *T. karelinii* имеет место пропорциональный рост тела и хвоста. При этом среднее отношение длины тела к длине хвоста ($SVL/L.cd.1$) составляло у сеголеток 1.39, у самцов 1.43, у самок 1.31, причем разница между средними была недостоверна между сеголетками и взрослыми ($t = -0.61$ для сеголеток и взрослых самцов, $t = 1.23$ для сеголеток и самок) и достоверна между самцами и самками ($t = 3.33$).

Таким образом, по нашим данным, у *T. karelinii* развитие хвоста происходит пропорционально росту тела, причем независимо от пола и возрастной группы. В результате сохраняется сложившееся после метаморфоза соотношение, при котором длина тела у *T. karelinii* несколько превышает длину хвоста. Причем по этому параметру также наблюдается половой диморфизм. Соответственно у самок хвост относительно длиннее, чем у самцов.

Особенности окраски тела самцов и самок. По литературным данным, у *T. karelinii* s. l. нижняя поверхность горла обычно окрашена в желтый цвет с черными пятнами (Литвинчук, Боркин, 2009). При этом число и размер пятен могут отличаться в разных частях ареала. Различий в окраске горла у особей разного пола не наблюдается. Имеет место возрастная изменчивость – пятна начинают появляться у личинок незадолго до метаморфоза. До этого окраска горла равномерная, светло-желтая, без пятен.

На спинной стороне тритона Карелина, которая имеет темно-серую фоновую окраску, рас-

положены голубовато-серые пятна (Щербак, 1966; Литвинчук, Боркин, 2009; Писанец, 2012). Следует отметить также, что из всех авторов только Е. М. Писанец (2012) обращал внимание на присутствие желтоватых тонов в окраске дорсальной поверхности тела *T. karelinii*.

Для того чтобы избежать обычных разночтений в трактовках того или иного оттенка, считаем необходимым уточнить дефиниции с использованием шкалы цветов А. С. Бондарцева (1954).

Окраска дорсальной поверхности тела трионов из Кутузовского озера в основных чертах соответствует описаниям в литературе.

Общий фон окраски спины у самцов (рис. 2, а) темно-серый (*atratus*), серовато-фиолетовый (*griseolo-violaceus*), изабелловый, буланый (*isabellinus*) или желтовато-буроватый (*flavido-fuscatus*) с более яркими участками на верхней поверхности морды – бледно-рыжими (*rufescens*, *fulvus*) или терракотовыми (*taestaceus*). Более темные (свинцово-серые – *plumbeus*) пятна, разбросанные по этому фону, имеют отчетливый голубоватый (*caeruleus*), синевато-серый (*cyaneo-griseus*) или зеленоватый оттенок, причем в ряде случаев их окраска может быть охарактеризована как зелено-малахитовая (*malachiticus*) или зеленая, как плющ (*hederae-viridis*).

Фон спины самок (рис. 2, б) определяется как желтовато-буроватый, изабелловый, темно-инкарнатный (*intense incarnatus*), бледно-терракотовый (*pallido-testaceus*), на паратидах, верхней поверхности морды и конечностях – до терракотового.

Пятна на спине и боках самок занимают большую площадь, чем у самцов, и имеют свинцово-серую, мышино-серую (*murinis*) или зелено-серую (*viridi-griseus*) окраску, причем очерчены они не столь четко, как у самцов, и по краям могут сливаться с основным фоном.

У молодых и некоторой части взрослых самок может быть выражена тонкая (иногда прерывистая) коричневая (значительно реже желтая) полоска в желобке по центру спины и вдоль гребня хвоста (рис. 2, в). Но в целом у особей изученной популяции она, как правило, едва различима или вовсе не выражена. При ознакомлении с фотоматериалами, приведёнными рядом авторов (Боркин, Литвинчук, 2009, вклейка, рис. 21; Jablonski, Valej, 2014, p. 303, fig. 1, B), складывается впечатление, что у балкано-малоазиатских представителей комплекса *T. karelinii* светлая полоса вдоль хребта выражена значительно лучше, чем у крымских *T. karelinii* s. str.

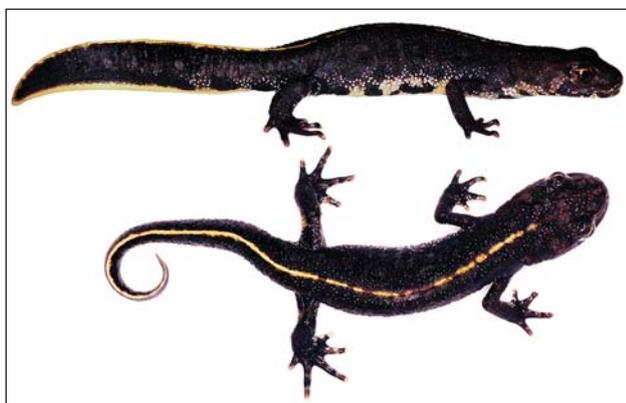
Характерный для самцов яркий желтоватый узор на верхней поверхности морды у самок почти



a



б



в

Рис. 2. Общий вид *T. karelinii* популяции озера Бурчу-Голь: *a* – взрослый самец в брачном наряде; *б* – взрослая самка; *в* – молодая самка

не выражен. Нижняя кромка хвоста у самок яркая оранжевая (у некоторых особей вплоть до карминовой (*carminatus*) и киноварно-красной (*cinnabarinus*)) на всем своем протяжении, а у самцов – только на небольшом участке (обычно не более 1/4 длины хвоста) сразу за клоакой. Кроме того, самцы и самки хорошо дифференцируются по окраске клоакальной области (рис. 3, *a*, *б*). У первых клоакальные губы полностью скрыты темным (почти черным) округлым пятном, в то время как у вторых они в подавляющем большинстве случаев

желтовато-беловатые, и относительно слабая (рассеянная) пигментация бывает выражена только в их каудальной части. Поэтому у самок яркий фон вентральной поверхности тела в области клоаки не прерывается и может быть прослежен вплоть до кончика хвоста. Отклонения от данной картины встречаются весьма редко: у отдельных самок с усугубленной пигментацией нижней стороны тела (рис. 3, *в*).



a



б



в

з

Рис. 3. Расцветка нижней стороны тела *T. karelinii* озера Бурчу-Голь: *a* – взрослый самец; *б*, *в* – взрослые самки; *з* – молодые

У самцов по бокам хвоста проходит широкая голубовато-пепельная (*caerulescenti-cinereus*, *caesius*) полоса (в задней половине хвоста ее оттенок скорее желтоватый – темно-кремовый (*atrocremeus*) или бледно-песочный (*pallido-arenicolor*)), отчетливо заметная и после выхода тритонов на сушу. На нижней челюсти (а в водную фазу –

также на задне-боковой поверхности головы и вокруг глаз) хорошо заметны беловатые или бледно-желтые пятна.

Мелкие белые крапины на боках тела и горле, отчетливые и часто весьма многочисленные у сеголетов и молодых (см. рис. 2, *в*), слабо выражены или совершенно отсутствуют у большинства взрослых тритонов, хотя примерно у 1/4 особей они сохраняются и во взрослом состоянии, причем лучше выражены (а не лучше заметны!) у экземпляров с наиболее развитой черной пигментацией вентральных поверхностей (см. рис. 3, *в*). У единичных особей белые крапины на горле могут достигать степени выраженности, характерной для *T. cristatus* (см.: Tzankov, Stoyanov, 2008, p. 155, fig. 3, G). Ранее отмечалось наличие небольшого количества белых крапин у тритонов из Западной Анатолии (*T. karelinii* s. l.) и с Западного Кавказа (*T. karelinii* s. str.) (Литвинчук, Боркин, 2009).

У одной молодой особи с общей длиной тела 86 мм (*SVL* = 46.5 мм; *L.cd.1* = 39.5 мм), добытой на суше 18.04.2016 г., обнаружен оригинальный тип окраски дорсальной поверхности тела, характеризующийся наличием многочисленных мелких белых пятен – в том числе на верхней поверхности головы. Подобная окраска не отмечалась нами ни у взрослых, ни у молодых в возрасте до одного года.

Пальцы и кисти конечностей желтые с темными пятнами и/или поперечными полосами у самцов и, как правило, серые с желтыми кончиками у самок.

Различные исследователи обращали внимание на существенные межпопуляционные отличия у *T. karelinii* s. l. по оттенкам фона брюха (Литвинчук, Боркин, 2009; Olgun et al., 2001). Окраска брюха в крымских популяциях обычно характеризуется как оранжевая (Щербак, 1966) или желтая (Литвинчук, Боркин, 2009), однако в последнем источнике оговаривается, что в популяции Кутузовского озера отмечены особи с ярко-оранжевым фоном брюха. Межпопуляционные отличия фона окраски последние авторы связывают не только с генетическими причинами, но также и с преобладающим составом кормов в конкретных локалитетах, хотя последнее заключение носит скорее умозрительный характер. Наши данные в целом подтверждают это наблюдение: брюхо у самцов и самок изученной популяции окрашено в яркие хромово-оранжевые (*augantiacus*), темно-оранжевые (*atro-augantiacus*), желто-оранжевые (*flavo-augantiacus*) или шафранно-желтые тона (*croceus*) (см. рис. 3, *а – в*), хотя интенсивность окраски очень существенно варьирует даже у особей одного пола, добытых в один день в одном убежище. В

то же время среди 14 изученных нами тритонов из Адым-Чокракской долины в предгорье особи с ярким красноватым оттенком вентральной стороны тела не встречались вовсе, и брюшные поверхности всех особей были окрашены в золотисто-желтые (*aureus*) или яично-желтые (*vitellinus*) тона. Впрочем, одна самка из популяции озера Бурчу-Голь имела еще более светлое брюшко: от бледно-лимонно-желтого (*pallido-citrinus*) до медово-желтого (*mellinus*).

Важным таксономическим признаком в группе *T. cristatus* является окраска горла, существенно различающаяся у родственных видов тритонов. По литературным данным, в пределах большей части ареала *T. karelinii* s. str. (в Крыму, на Северном Кавказе, в Западной Грузии, Дагестане, юго-восточном Азербайджане и Северном Иране) характерны особи с немногочисленными средних размеров темными пятнами на желтом фоне горла; в Восточной Грузии преобладают особи с многочисленными мелкими пятнами (Литвинчук, Боркин, 2009). Н. Н. Щербак (1966, с. 14) охарактеризовал горло у тритонов из Крыма как «густо покращенное». На наличие мелких или среднего размера угловатых пятен на горле, иногда сливающихся, указывают и публикации по балкано-анатолийской части ареала *T. karelinii* s. l. (Olgun et al., 2001; Öz et al., 2009; Çiçek et al., 2010; Wielstra, 2013 *b*).

В изученной нами выборке ($n = 32$) ситуация оказалась более сложной. Так, нами зарегистрированы особи обоих полов вовсе без пятен на горле или с очень малым количеством мелких крапин в периферийной части горла, причем доля их в популяции оказалась сравнительно высокой – 9.4% (у двух из 17 самцов (11.8%) и у одной из 15 самок (6.7%)) (см. рис. 3, *а – в*; рис. 4). Подчеркнем, что наличие особей без пятен на горле не является уникальной чертой популяции озера Бурчу-Голь, поскольку особи с подобным типом окраски встречались нам и в других районах Крыма: в частности, в Адым-Чокракской долине – у 21.4% особей ($n = 14$).

Другие типы окраски горла, характеризующиеся наличием хорошо выраженного пятнистого рисунка, но отличающиеся формой, расположением и размерами пятен, связаны трудноразличимыми переходами и перетекают один в другой. Часто встречаются те или иные формы слияния пятен: с образованием крупных элементов сложной конфигурации либо размытого штрихового или «мраморного» рисунка (см. рис. 3, *б, в*).

Особи *T. karelinii* s. l. из локалитета в горах Рила (Болгария) с немногочисленными мелкими точками на горле были описаны как *Trituris crista-*



Рис. 4. Варианты расцветки горла *T. karelinii* озера Бурчу-Голь: *a* – горло без пятен (самец); *б–д* – различные типы пятнистого рисунка (*б, в* – самцы; *г, д* – самки)

tus karelinii forma *rilaiica* Buresch et Zankov, 1941. Впоследствии сами авторы описания рассматривали ее как экологическую форму, у которой наблюдается задержка развития по ряду признаков вследствие обитания в высокогорье (Литвинчук, Боркин, 2009). Таким образом, отсутствие пятен на горле в этом смысле может рассматриваться как «ювенильный» признак. Действительно, как уже отмечалось, пятнистый рисунок на нижней поверхности тела начинает развиваться у личинок *T. karelinii* перед метаморфозом, причем на горле пятна появляются, как правило, в последнюю очередь.

Изучение по данному признаку выборки *T. karelinii* s. str. из Закавказья (центральная Грузия, юго-восточный Азербайджан) не выявило особей с горлом, лишенным пятен (Pysanets et al., 2014).

Предполагается, что колонизация *T. karelinii* территории нынешнего Крымского полуострова может быть соотнесена с одной из предшествующих межледниковых эпох – вероятнее всего, с микулинским (рисс-вюрмским) интерстадиалом (Wielsta et al., 2013 a). Можно допустить, что определенные местные особенности могли возникнуть вследствие достаточно длительного независимого развития крымской популяции, изолированной от основного ареала вида на Кавказском перешейке, по крайней мере, со времени окончания последнего оледенения (Кукушкин, 2013). Периода относительно обособленного существования крымской популяции длительностью около 100 тыс. лет, безусловно, было достаточно для возникновения специфических особенностей внешней морфологии.

Нуждается в проверке и другая гипотеза. По нашему мнению, наличие в популяциях особей с лишенным пятен горлом может быть следствием ускоренного прохождения метаморфоза личинками в быстро пересыхающих водоёмах в аридных условиях Крыма (Кукушкин, Кушан, 2015), в результате чего часть сеголеток покидает воду, сохраняя «личиночный» тип окраски.

У подавляющего большинства особей *T. karelinii* s. l. брюхо равномерно покрыто округлыми пятнами средней величины, иногда занимающими большую часть его поверхности (Литвинчук, Боркин, 2009; Olgun et al., 2001; Çiçek et al., 2010; Wielstra et al., 2013 b). Выделение хорошо различимых фенокомплексов окраски вентральных поверхностей, как это было показано в работе для *T. cristatus* (Рыжов, Свинин, 2013), в нашем случае

оказалось проблематичным – возможно, по причине недостаточного объема нашей выборки. Поэтому мы обращаем здесь внимание лишь на те особенности окраски, которые считаем наиболее значимыми.

Во-первых, у части особей в изученной выборке (6% самцов, 27% самок) распределение пятен на брюхе не было равномерным, и наиболее крупные из них группировались по бокам тела, сливаясь с темным фоном спины с образованием желто-оранжевых окошек (см. рис. 3, б, в). Во-вторых, ясной взаимосвязи между количеством и размером пятен на горле и брюхе, как это было продемонстрировано в публикации по антолийским популяциям *T. karelinii* s. l. (Olgun et al., 2001, p. 59, fig. 1), в нашей выборке не отмечено. Напротив, пятнистый рисунок у разных особей нередко выражен на горле и на брюхе в различной степени, причем варианты окраски того и другого комбинируются достаточно произвольным образом. Встречаются особи с хорошо развитым крупнопятнистым рисунком на брюхе и редуцированным пятнистым рисунком горла; с крупными пятнами на брюхе и сливающимся штриховым или мелкопятнистым рисунком горла; с многочисленными крупными сливающимися (или же, наоборот, относительно мелкими и редко расположенными пятнами) как на брюхе, так и на горле (рис. 3, 5).

Явных отличий между полами по частотам сочетаний на нашем материале выявить не удалось. Однако среди самцов выше доля особей с относительно крупными пятнами на горле (41% против 27% у самок), причем для элементов рисунка горла самцов характерна более сильно проявляющаяся тенденция к слиянию (53% против 27% у самок). Крупно- и умеренно пятнистый рисунок на брюхе встречается у 88% самцов и 87% самок, сильная тенденция к слиянию брюшных пятен отмечена как у самцов, так и у самок (по 47%). В целом в изученной популяции наиболее характерны самцы и самки с мелкими пятнами на горле (56%), в той или иной степени проявляющими тенденцию к слиянию между собой (78%), и

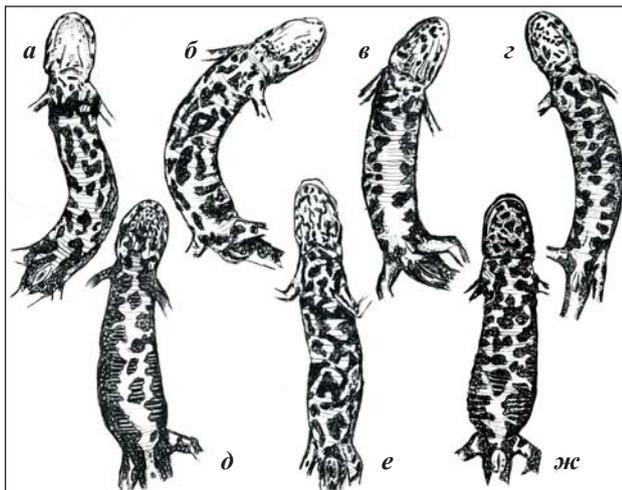


Рис. 5. Варианты пятнистого рисунка вентральных поверхностей *T. karelinii* озера Бурчу-Голь: *a* – комбинация умеренно пятнистого рисунка брюха и лишённого пятен горла (самка); *б* – комбинация крупнопятнистого рисунка брюха и почти лишённого пятен горла (самец); *в* – комбинация мелко- и редкопятнистого рисунка брюха и редкопятнистого рисунка горла (самец); *г* – комбинация умеренно пятнистого рисунка брюха и мелкопятнистого рисунка горла без слияния элементов (самка); *д* – комбинация крупно- и редкопятнистого рисунка брюха и мелкопятнистого рисунка горла с сильным слиянием элементов (самка); *е* – комбинация крупно- и многопятнистого рисунка брюха и мелкопятнистого рисунка горла с сильным слиянием элементов (самец); *ж* – комбинация крупнопятнистого рисунка брюха и крупнопятнистого рисунка горла со слабым слиянием элементов (самка)

средней или крупной величины пятнами на брюхе (87.5%), сливающимися между собой в той или иной степени у подавляющего большинства особей (97%). Только у трети особей в выборке (34%) пятна на горле были крупными (иногда сопоставимыми по величине с брюшными); у 12.5% особей все мелкие пятна и крапины на горле располагались обособленно друг от друга, и такова же доля особей, обладающих мелкими пятнами на брюхе; и, наконец, лишь у 3% особей брюшные пятна вообще не проявляли тенденции к объединению в более крупные элементы.

Не исключено, что при дальнейших исследованиях будут выявлены слабые половые отличия по признаку ориентации пятен в центральной части брюха относительно продольной оси тела. Так, у 59% самцов ($n = 17$) пятна были ориентированы преимущественно вдоль брюха (иногда с образованием элементов, сопоставимых по длине с длиной конечностей), у 18% – поперек брюха; еще у 23% ни одна из тенденций не возобладала, либо имелись мелкие округлые пятна. Среди самок ($n = 15$), напротив, преобладали особи с пят-

нами, ориентированными поперечно оси тела (иногда с образованием одной или нескольких сплошных перемычек сложной конфигурации, пересекающих брюхо) или вдоль нее (соответственно 47 и 40%), в то время как доля особей без определенной тенденции составила лишь 13%.

Нижняя сторона тела особей *T. karelinii* в возрасте около одного года ($TL = 60 - 78$ мм, $SVL = 37 - 41$ мм) при жизни окрашена в более бледные, чем у взрослых, желтоватые тона, а пятна на брюхе и горле редко расположены и имеют примерно равную величину (см. рис. 3, *д*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По нашим данным, в популяции озера Бурчу-Голь достоверные отличия между самцами и самками выявлены по 7 промерам (35% использованных в анализе) и 13 индексам (50%). Половой диморфизм проявляется наиболее резко по признакам *C.l.*, *D3*, *P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *P.a./L.*, *P.p./L.*, *L.m./L.*, *C.l./SVL*, *D3/L* (отличия между полами высоко достоверны).

По результатам дискриминантного анализа все изученные особи тритонов на 100% дискриминировались на две группы, соответствующие мужскому или женскому полу.

Дискриминацию особей разного пола наилучшим образом обеспечивают такие промеры, как *D3*, *C.l.*, *L.cd.1*, *D.i.p.*, *TL*, *L.*, *L.cd.* и индексы *L./D.i.p.*, *P.a./D.i.p.*, *P.p./D.i.p.*, *P.a./L.*, *P.p./L.*, *L.m./L.*, *SVL/L.cd.1*, *C.l./SVL*, *D3/L.*, *SVL/TL*.

Промеры и индексы, которые по результатам дискриминантного анализа в наибольшей степени обеспечивают дискриминацию самцов и самок, могут быть рекомендованы для идентификации пола взрослых особей и изучения полового диморфизма в других крымских популяциях *T. karelinii*.

Развитие хвоста у *T. karelinii* происходит пропорционально росту тела, причем независимо от пола и возрастной группы. В результате сохраняется соотношение, при котором длина тела несколько превышает длину хвоста. Причем по этому параметру ($SVL/L.cd.1$) также наблюдается половой диморфизм: у самок хвост относительно длиннее, чем у самцов.

Окраска тритонов обоих полов демонстрирует высокий уровень внутривидовой изменчивости. Изучение окраски вентральной поверхности тела позволило выделить наиболее характерные для конкретной популяции варианты сочетания типов рисунка брюха и горла. Однако для снижения субъективности при оценке типов окраски необходимо ее изучение на более репрезентативном материале, включающем особей разного возраста.

Примерно у 9% взрослых особей изученной популяции обнаружен новый – возможно, уникальный для Крыма в целом – вариант окраски горла, характеризующийся отсутствием типичного для *T. karelinii* рисунка из черных пятен.

Выявлены специфичные для пола особенности окраски и рисунка. Самцы сверху в целом окрашены светлее, чем самки. В частности, характерный для самцов яркий желтоватый узор на верхней поверхности морды у самок слабо выражен, а пятна на дорсальной поверхности тела занимают большую площадь и имеют более размытые очертания, чем у самцов. Нижняя кромка хвоста у самок яркая оранжевая на всем своем протяжении, а у самцов – только на небольшом участке; у самцов клоакальные губы полностью скрыты темным округлым пятном, в то время как у самок они желтовато-беловатые. Однако перечисленные особенности окраски не всегда дискретны и могут использоваться при определении пола особи лишь в качестве вспомогательных признаков.

Обитание *T. karelinii* в горных долинах и тяготение популяций к немногим нерестовым водоёмам с подходящими для размножения условиями способствуют изоляции его локальных популяций (Литвинчук, Боркин, 2009; Кукушкин, Кушан, 2015), что теоретически может приводить к микроэволюционным процессам в них, а это, в свою очередь, может проявляться в виде изменений в биологии, физиологии и морфологии животных на наиболее обособленных участках ареала.

Изменчивость морфометрических параметров тритонов в популяции озера Бурчу-Голь укладывается в диапазон изменчивости *T. karelinii* s. str. Предварительное сравнение выявляет некоторое ее сходство по размерным характеристикам с популяциями Северо-Западного Кавказа (Тупіев, 1994), однако имеющихся на сегодняшний день данных по морфологии вида в Крыму и на близлежащих территориях явно недостаточно для проведения полноценного сравнения.

В заключение необходимо отметить, что до изучения по сходной схеме *T. karelinii* из других местообитаний выводы нашего исследования не могут быть экстраполированы на другие популяции Крыма. Поэтому для выяснения закономерностей изменчивости вида на полуострове необходимо привлечение более обширного материала со всего крымского участка ареала.

Благодарности

Авторы выражают признательность С. Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург), Н. Б. Ананьевой, И. В. Доронину (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) и Е. М. Писанцу (Зоологический музей ННПМ НАН Украины, Киев) за предоставление ряда литературных источников и оказание консультаций по теме исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцев А. С. 1954. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М. ; Л. : Изд-во АН СССР. 28 с.

Кукушкин О. В. 2013. Генезис герпетофауны Крыма : новое видение проблемы // Юбилейные зоологические чтения. Симферополь : Изд-во Таврический нац. ун-та. С. 22 – 25.

Кукушкин О. В. 2015. Тритон Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) // Красная книга Республики Крым. Животные. Симферополь : ИТ «Ариал». С. 286.

Кукушкин О. В., Кушан Н. Б. 2015. Материалы к изучению тритона Карелина (*Amphibia*, *Caudata*, *Salamandridae*) в Крыму // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Т. 2. Сочи : Природный орнитол. парк в Имеретинской низменности. Сочи : Дониздат. С. 141 – 151.

Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Европейский Дом. 592 с.

Никольский А. М. 1891. Позвоночные животные Крыма // Зап. Императ. Акад. наук. СПб. Т. 68 (Приложение), № 4. 484 с.

Писанець Є. 2012. Земноводні Східної Європи. Частина 1. Ряд Хвостаті / Зоол. музей ННПМ НАН України. Київ. 208 с.

Писанець Є., Кукушкін О. 2016. Земноводні Криму / Національний науково-природничий музей НАН України. Київ, 2016. 320 с.

Рыжов М. К., Свинин А. Щ. 2013. Морфологическая структура некоторых популяций гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) из Среднего Поволжья // Вестн. Томск. гос. ун-та. Т. 18, вып. 6. С. 3071 – 3076.

Шебанін В. С., Мельник С. І., Крамаренко С. С., Ганганов В. М. 2008. Аналіз структури популяцій. Миколаїв : Вид-во Миколаїв. держ. аграрн. ун-ту. 240 с.

Щербак Н. Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (= Herpetologia Taurica). Киев : Наук. думка. 239 с.

Çiçek K., Ayaz D., Mutlu H. S. 2010. Data on morphology of Southern Crested Newt, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) (Caudata : Salamandridae) in Uludağ (Bursa, Turkey) // Biharean Biologist. Vol. 4, № 2. P. 103 – 107.

- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST : Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologica Electronica*. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.
- Jablonski D., Balej P. 2014. *Triturus ivanbureschi* (Buresch's Crested Newt). Defensive behavior // *Herpetological Review*. Vol. 45, № 2. P. 302 – 303.
- Naumov B., Tzankov N. 2009. Sexual Size Dimorphism in Genus *Triturus* Rafinesque, 1815 (Amphibia : Salamandridae) in Bulgaria – Preliminary Results // *Biotechnology and Biotechnological Equipment*. Vol. 23, suppl. 1. P. 85 – 88.
- Olgun K., Baran I., Tok C. V. 2001. Comparative morphology of *Triturus karelinii* populations from western and central Turkey (Amphibia: Urodela) // *Zoology in the Middle East*. Vol. 22, № 1. P. 57 – 65.
- Orlova V. F., Mazanaeva L. F. 1998. Morphological and ecological data on southern crested newt (*Triturus karelinii*) from Daghestan // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. Sofia ; Moscow : Pensoft Publishers. Vol. 3. P. 179 – 184.
- Öz M., Yavuz M., Tunç R., Erdoğan A. 2009. A new locality of the Southern Crested Newt, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) (Urodela : Salamandridae), from Afyon Province in Turkey // *Russ. J. Herpetol.* Vol. 16, № 2. P. 131 – 133.
- Pysanets E., Kukushkin O., Manuilova O. N. 2014. A preliminary comparison of cranial and external morphological variability of Southern Crested Newt (*Triturus karelinii*) from the Crimea and the Caucasus // *Збірник праць Зоологічного музею / Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)*. № 45. P. 46 – 56.
- Tuniev B. S. 1994. Peculiarities of variation of the Spotted Newt *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., Crested Newt *T. cristatus karelinii* Str., and the Blanded Newt *T. vittatus ophryticus* Bert. in the Western Caucasus // *Russ. J. Herpetol.* Vol. 1, № 2. P. 143 – 160.
- Tzankov N., Stoyanov A. 2008. *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) : a new species for Bulgaria from its southernmost known localities // *Salamandra*. Vol. 44, № 3. P. 153 – 161.
- Wielstra B., Crnobrnja-Isailović J., Litvinchuk S. N., Reijnen B. T., Skidmore A. K., Sotiropoulos K., Toxopeus A. G., Tzankov N., Vukov T., Arntzen J. W. 2013 a. Tracing glacial refugia of *Triturus* newts based on mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modeling // *Frontiers in Zoology*. Vol. 10, № 1. P. 1 – 13.
- Wielstra B., Litvinchuk S. N., Naumov B., Tzankov N., Arntzen J. W. 2013 b. A revised taxonomy of crested newts in the *Triturus karelinii* group (Amphibia : Caudata : Salamandridae), with the description of a new species // *Zootaxa*. Vol. 3682, № 3. P. 441 – 453.
- Wielstra B., Sillero N., Vörös J., Arntzen J. W. 2014. The distribution of the crested and marbled newt species (Amphibia, Salamandridae: *Triturus*) – an addition to the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 35. P. 376 – 381.
- Wielstra B., Arntzen J. W. 2016. Description of a new species of crested newt, previously subsumed in *Triturus ivanbureschi* (Amphibia : Caudata : Salamandridae) // *Zootaxa*. Vol. 4109, № 1. P. 73 – 80.

SEXUAL DIMORPHISM OF THE MORPHOMETRIC PARAMETERS AND PECULIARITIES OF THE COLOR PATTERN OF KARELIN'S NEWT (AMPHIBIA: CAUDATA: SALAMANDRIDAE) FROM THE POPULATION IN THE BURCHU-GOL' LAKE

O. V. Kukushkin^{1,4}, I. V. Dovgal², S. V. Leonov³, and N. B. Kuschan³

¹ T. I. Vyazemsky Karadagh Scientific Station – Nature Reserve, Russian Academy of Sciences
24 Nauki Str., stm. Kurortnoe, Theodosia 298188, Russia
E-mail: vipera_kuk@ukr.net

² A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences
2 Admiral Nakhimov Avenue, Sevastopol 299011, Russia
E-mail: dovgal-1954@mail.ru

³ V. I. Vernadsky Crimean Federal University
4 Academician Vernadsky Avenue, Simferopol 295007, Russia
E-mail: leo-zoology@list.ru

⁴ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., St. Petersburg 199034, Russia

The intrapopulation variability of 20 morphometric characteristics and 26 indices of the body proportions of Karelin's newt *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) in the Burchu-Gol' Lake (the Crimea, Chatyrdagh massif, 870 m a. s. l.) was estimated by employing standard statistical methods and discriminant analysis.

The studied specimens demonstrated absolute discrimination into two groups, males and females, respectively. The most correlated parameters by which sexual dimorphism manifested itself to the greatest extent could be used to study the variability of other Karelin's newt populations to develop differential diagnostics of closely related species of the *T. karelinii* complex inhabiting the Balkans and Anatolia. The body-to-tail length ratio of mature males, females and yearlings was analyzed; linear regression equations were obtained for these parameters. By applying an approach for analyzing allometric growth cases it has been revealed that the newt's tail grows proportionally in respect to the body regardless its age and gender. A study of the body coloration and pattern helped us to establish gender-specific characteristics which were not always discrete. So, they are supposed to be auxiliary for *T. karelinii* sex identification. Color variations specific for this particular local population and unique for the Crimea in the whole were revealed. Their appearance is probably due to the long-term independent evolution of *T. karelinii* in the Peninsula.

Key words: *Triturus karelinii*, Crimea, morphology, sexual dimorphism, morphometric parameters, color pattern.