

**Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ – МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА»**

На правах рукописи

Альберт

ИВОЛГА РОМАН АЛЕКСАНДРОВИЧ

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ И
ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У КВАКШ (AMPHIBIA,
ANURA, NYLIDAE) СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ В ГРАДИЕНТЕ
ФАКТОРОВ СРЕДЫ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор Кидов Артем Александрович

Москва – 2026

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Характеристика района и объектов исследования	11
1.1 Северная Евразия: границы района исследования	11
1.2 Характеристика объектов исследования	12
1.2.1 Дальневосточная квакша, <i>Dryophytes japonicus</i> (Günther, 1859)	12
1.2.2 Восточная квакша, <i>Hyla orientalis</i> Bedriaga, 1890	19
1.2.3 Малоазиатская квакша, <i>Hyla savignyi</i> Audouin, 1827: характеристика объекта исследования	27
Глава 2. Материал и методы	30
2.1 Схема исследований и объем исследованного материала	30
2.2 Измерение морфометрических признаков	35
2.3 Определение индивидуального возраста особей	36
2.4 Изучение плодовитости и размеров зародышей	39
2.5 Анализ данных	40
Глава 3. Результаты	47
3.1 Морфометрическая изменчивость	47
3.2 Продолжительность жизни	77
3.3 Плодовитость и размеры зародышей	102
Глава 4. Обсуждение	107
4.1 Морфометрическая изменчивость	107
4.2 Продолжительность жизни	109
4.3 Плодовитость и размеры зародышей	116
Заключение	120
Список литературы	122
Приложения	159

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. Земноводные являются важным элементом функционирования наземных и пресноводных природных экосистем (Tyler et al., 2007; Pankaj, Nath, 2023). Представители этого класса выступают в качестве регулятора численности беспозвоночных-фитофагов (Beard et al., 2003; Salvidio, 2022) и гематофагов – переносчиков трансмиссивных заболеваний (Springborn et al., 2022), служат основным источником пищи для хищных животных (Burton, Likens, 1975; Semlitsch et al., 2014) и дополнительным источником пищи для человека (в промышленных масштабах международной торговли (Ribeiro, Toledo, 2022) и в локальном питании (Flores et al., 2022)), являются незаменимыми участниками круговорота веществ (Whiles et al., 2013; Alonso et al., 2024), а также опылителями растений (de-Oliveira-Nogueira et al., 2023).

В связи с высокими темпами изучения этой группы, число описанных таксонов амфибий быстро растет и в 2026 г. преодолело отметку в 9000 рецентных видов (Button et al., 2026; Frost, 2026). При этом, среди современных позвоночных именно земноводные являются наиболее уязвимыми перед лицом возрастающего антропогенного воздействия (на основе Red List Index; Luedtke et al., 2023). Это обусловлено повышенными требованиями к ресурсам чистой пресной воды, в которой происходит размножение и ранний онтогенез большинства видов (Wilbur, 1980). К настоящему времени кризис охватил не только узкоареальные виды амфибий, но и широко распространенные, в прошлом массовые (Fog, 1995; Baker, 1997; Beebe, 1976; Barbieri et al., 2004; Beebe et al., 2012). При этом, наряду с воздействием на популяции антропогенных факторов (Cañuela et al., 2022), все большее значение приобретает глобальное изменение климата (Collins, Storer, 2003; Luedtke et al., 2023).

Квакши, или древесницы семейства Hylidae Rafinesque, 1815 являются одной из самых многочисленных групп земноводных, объединяющей 763 вида из 45 родов (Frost, 2026). На всем протяжении ареала семейства они играют

важнейшую роль в трофических цепях большинства сухопутных экосистем (Белова, Костенко, 1972; Шкатулова и др., 1978; Филипчук, 1993; Ананьева и др., 1998; Писанец, 2007; Кузьмин, Маслова, 2005; Кузьмин, 2012; Кузьмин и др., 2017) и принадлежат к числу наиболее динамично изучаемых групп животных (Li et al., 2015; Duellman et al., 2016; Dufresnes et al., 2016c; Dufresnes, Litvinchuk, 2022). На территории Северной Евразии квакши известны с западной и южной частей Русской равнины, Кавказа и юга Дальнего Востока, где в подавляющем большинстве случаев являются наиболее массовыми амфибиями (Кузьмин, Маслова, 2005; Кузьмин, 2012). Представления о таксономическом составе квакш в последние годы претерпели существенные изменения. Так, европейских квакш теперь относят к западно-палеарктическому роду *Hyla*, а дальневосточных – к американо-азиатскому *Dryophytes* (Duellman et al., 2016). Причем, по современным данным молекулярно-генетических исследований, Дальний Восток населяют не менее двух хорошо обособленных группировок (материковые и островные) (Li et al., 2015; Dufresnes et al., 2016c; Dufresnes, Litvinchuk, 2022; Borzee et al., 2025).

Размеры тела, возраст достижения полового созревания, продолжительность жизни, темпы роста, плодовитость и размеры зародышей являются важными адаптивными характеристиками земноводных, позволяющими им существовать в разнообразных местообитаниях, данные характеристики претерпевают изменения на протяжении всего ареала и являются основными показателями при оценке состояния популяции (Ляпков, 2003; 2024; Sinsch, 2015). Для эффективной организации природоохранных мер с целью сохранения и поддержания численности популяций земноводных Северной Евразии ввиду обеспечения стабильности экосистем необходимо четкое понимание закономерностей изменения данных морфометрических и демографических показателей.

Несмотря на высокое биоценотическое значение и сложную таксономическую структуру квакш Северной Евразии, по этой группе до

настоящего времени не было проведено ни одной специальной монографической работы. Таким образом, исследования, направленные на характеристику демографии квакш Северной Евразии, а также определение закономерностей изменчивости демографических и морфометрических признаков на протяжении всего ареала у представителей данного семейства являются перспективными.

Цель работы. Оценка влияния факторов среды на морфометрические и демографические показатели квакш (Hylidae) Северной Евразии.

Задачи исследований.

1. Проанализировать географическую изменчивость морфометрических признаков у взрослых особей в градиенте факторов среды и определить возможность прижизненной идентификации таксонов с помощью морфометрических признаков.

2. Определить возраст первого размножения и продолжительность жизни квакш.

3. Охарактеризовать изменчивость продолжительности жизни в зависимости от условий среды.

4. Оценить плодовитость квакш и размеры зародышей и определить влияющие на эти показатели факторы среды.

Защищаемые положения.

1. Изменчивость морфометрических признаков квакш Северной Евразии связана с изменениями длины тела и длины задних конечностей в градиенте факторов среды ($r = -0,44-0,58$), при этом видоспецифической чертой дальневосточной квакши является клинальное увеличение длины тела с уменьшением среднегодовой температуры (для самок $r = -0,71$ и для самцов $r = -0,57$). Математический анализ позволяет с высокой надежностью прижизненно идентифицировать по морфометрическим признакам материковую и островную клады дальневосточной квакши (92,2% и 91,4% достоверной классификации для самок и самцов соответственно), а также восточную квакшу и малоазиатскую квакшу (89,6% и 95,3% достоверной

классификации для самок и самцов соответственно), но не подвиды восточной квакши (63,4% и 59,8% достоверной классификации для самок и самцов соответственно).

2. Малоазиатская и восточная квакши могут приступать к размножению уже после первой зимовки, в то время как дальневосточные квакши обычно размножаются только после второй зимовки. Продолжительность жизни 95% особей составляет 5 лет для самок и самцов дальневосточной квакши; 4 и 3 года для самок и самцов восточной квакши; 2 года для самцов малоазиатской квакши.

3. Биоклиматические параметры среды позволяют с высокой надежностью прогнозировать продолжительность жизни квакш Северной Евразии (скорректированный коэффициент детерминации в отдельных случаях превышает значение 0,75). Основным предиктором является среднегодовая температура (может объяснять до 70% дисперсии), при увеличении которой продолжительность жизни особей сокращается.

4. Плодовитость самок не различается у разных видов квакш Северной Евразии, но имеет прямую зависимость от локальной неоднородности рельефа и максимальных значений температуры самого влажного сезона ($r = 0,44$ и $r = -0,32$ соответственно), которые напрямую связаны с продолжительностью существования нерестовых водоемов. Размеры зародышей у разных видов квакш различаются, уменьшаясь с сокращением количества осадков в самом жарком квартале ($r = 0,54$), что отражается на продолжительности существования нерестовых водоемов, а также с увеличением проективного покрытия культивируемой растительности вблизи нерестового водоема ($r = -0,36$), которое зачастую связано с увеличением концентрации загрязняющих веществ в окружающей среде.

Научная новизна и теоретическая значимость. Материалы работы освещают малоизвестные до настоящего времени аспекты демографии широко распространенных и многочисленных видов земноводных Северной Евразии. Впервые была изучена географическая изменчивость

морфометрических признаков взрослых особей квакш Северной Евразии, а также определены биоклиматические факторы, влияющие на нее. С помощью математического анализа впервые были определены диагностические морфометрические признаки, позволяющие прижизненно идентифицировать материковую и островную клады дальневосточной квакши, а также восточную квакшу и малоазиатскую квакшу. Впервые были охарактеризованы возраст первого размножения и продолжительность жизни квакш Северной Евразии. Была выявлена связь продолжительности жизни с биоклиматическими переменными и определены основные предикторы, влияющие на нее. Впервые была охарактеризована изменчивость плодовитости и размеров зародышей, а также выявлены влияющие на эти показатели предикторы среды. Были запатентованы две базы данных с информацией о продолжительности жизни и размерах тела земноводных Северной Евразии.

Практическая значимость. Тема диссертационного исследования соответствует приоритетам Стратегии научно-технологического развития Российской Федерации «Объективная оценка выбросов и поглощения климатически активных веществ, снижение их негативного воздействия на окружающую среду и климат, повышение возможности качественной адаптации экосистем, населения и отраслей экономики к климатическим изменениям» (утверждены Указом Президента Российской Федерации от 28.02.2024 № 145). Изученная связь географической изменчивости морфометрических признаков с биоклиматическими переменными среды могут помочь в понимании микроэволюционных процессов в ходе видообразования, а выявленные диагностические морфометрические признаки позволят прижизненно идентифицировать таксоны, обитающие в симпатрии. Полученные в результате осуществления диссертационного исследования данные о плодовитости и возрасте могут быть использованы для оценки состояния популяций, эффективной организации природоохранных мер с целью сохранения и поддержания численности популяций квакш Северной Евразии ввиду обеспечения стабильности экосистем.

Личный вклад автора. Автором самостоятельно проведены все этапы научного исследования, включая планирование, подготовку и проведение экспедиций, а также анализ, визуализация и патентование полученных результатов.

Степень достоверности результатов исследования. Достоверность полученных результатов исследования подтверждается применением современных общепринятых методов, достаточным массивом данных и их статистической обработкой с визуализацией в таблицах, рисунках и приложениях. Выводы, сформулированные в диссертации, подкреплены фактическими данными, представленными в приведенных в работе таблицах, рисунках и приложениях.

Апробация работы. Основные результаты работы доложены и обсуждены на коллоквиумах и заседаниях кафедры зоологии и института зоотехнии и биологии РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева, на Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2023» (Россия, г. Москва, 10–21 апреля 2023 г.); XXXI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2024» (Россия, г. Москва, 12–26 апреля 2024 г.); IX Съезде Герпетологического общества имени А.М. Никольского при Российской академии наук (Россия, г. Калуга, 7–12 октября 2024 г.); Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2023» (Россия, г. Москва, 11–25 апреля 2025 г.); Международной научной конференции молодых ученых и специалистов, посвященной 160-летию Тимирязевской академии (Россия, г. Москва, 2–4 июня 2025 г.), а также на Международной научной конференции «Охрана, воспроизводство и рациональное использование ресурсов животного мира», посвященной 160-летию со дня основания кафедры зоологии и сравнительной анатомии в Тимирязевской академии (5–7 ноября 2025 г.).

Соответствие паспорту научной специальности. Содержание работы соответствует паспорту специальности 1.5.15 – «Экология», направлениям исследований: п. 1. «Закономерности влияния абиотических и биотических

факторов на организмы. Экофизиология (факториальная экология). Адаптации организмов к различным факторам среды. Жизненные формы и адаптивные типы. Изменение организмами среды обитания»; п. 2. «Биотические факторы и взаимодействия популяций (конкуренция, мутуализм, трофические отношения, паразитизм, комменсализм и др.)»; п. 3 «Популяционная экология – структура, динамика и механизмы регуляции популяций. Демография. Пространственная структура популяций. Этологическая и социальная структура. Популяционные стратегии организмов»; п. 4. «Экология сообществ, биоценология. Состав, структура, динамика, факторы формирования и регуляции сообществ. Экологические ниши»; п. 9 «Эволюционная экология – роль экологических факторов в эволюционном процессе».

Публикации. По теме исследования опубликовано 9 работ: 3 статьи в журналах, индексируемых в Scopus и Web of Science, 1 статья из списка журналов, входящих в базу данных RSCI, 2 статьи РИНЦ в журнале, 1 статья РИНЦ в сборнике трудов международной конференции. Опубликованы 2 базы данных. В работах, опубликованных в соавторстве, основополагающий вклад принадлежит соискателю.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 170 страницах, состоит из введения, основной части, содержащей 34 рисунка, 40 таблиц, заключения, списка литературы (включает 289 наименований, в том числе 200 – на иностранном языке) и 5 приложений.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Программы развития РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства "Приоритет-2030", фонда молодых ученых имени Геннадия Комиссарова, некоммерческого благотворительного фонда "Поддержка биологических исследований "БИОМ" (проект № 6/2025-гр от 31 марта 2025 года). Часть исследований были реализованы в рамках выполнения НИОКР (Геоботанические и зоологические исследования территории ООПТ "Озеро Пресное". Регистрационный номер: 322091300002-

б).

Благодарности. Настоящая работа была бы невозможна без помощи многих коллег. Александров Н.А., Аракелян М.С., Аскендеров А.Д., Галоян Э.А., Грода О.С., Гуридова Д.В., Ерашкин В.О., Зубаков Е.В., Зудилина А.А., Иванов А.А., Кидова Е.А., Кондратова Т.Э., Кописки Е.Д., Мазанаева Л.Ф., Мальнов Д.А., Маслова И.В., Назаров Р.А., Петровский А.Б., Подольский И.А., Свинин А.О. и Шахина Ю.Е. содействовали в сборе материала в полевых условиях, отработке методик исследований, обсуждении результатов, подготовке рукописей. Всем выражаю мою искреннюю признательность.

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1 Северная Евразия: границы района исследования

Традиционно континент Евразия делят поровну примерно на две равные части: северную и южную. Граница между ними обусловлена природно-климатическими, хозяйственными и культурными факторами. В географическом смысле она начинается со Средиземного и Черного Морея, проходит по горам Южного Кавказа, южному Каспию, старым имперским и советским рубежам в Центральной Азии, границам России и Монголии с Китаем. В культурно-историческом контексте северную часть Евразии следует разграничить на Западную Европу и остальную часть Евразии по Балто-Черноморскому междуморью. В рамках настоящего диссертационного исследования под Северной Евразией подразумевается территория стран, входивших в Советский Союз, а также Монголия. Эта точка зрения фигурирует во многих биологических (ботанических и зоологических (Железнова, 2015; Равкин и др., 2015а, б; 2018), ихтиологических (Равкин и др., 2016), герпетологических (Ананьева и др., 2004)) и географических (Вопросы географии, 2023) исследованиях.

Районирование Северной Евразии по фауне пресноводных и наземных позвоночных животных, как дифференцированно по отдельным классам и группам, так и суммарно по всем видам вместе, не совпадают. Причина различий в неодинаковой толерантности видов животных к условиям среды, в первую очередь, к неоднородности тепло- и влагообеспеченности как в пространственном, так и сезонном аспектах (Равкин и др., 2015б). Для земноводных принято выделять четыре фаунистических региона: Северный, Северо-Восточный, Северо-Западный и Юго-Западный регионы. К Северному региону относятся территории полярных островов и большая часть арктических и субарктических тундр, где эта группа позвоночных не встречена. К Северо-Западному региону относятся часть европейско-западносибирских субарктических тундр, часть европейских предтундровых

редколесий, лесов, лесостепей и степей и тех же западносибирских территорий к юго-востоку, вплоть до Алтая и Тувы включительно. Северо-Восточный фаунистический регион включает большую часть сибирских, казахстанских и дальневосточных редколесий, лесов и степей, а Юго-Западный – причерноморско-прикаспийскую и казахстанско-среднеазиатскую части территории. В основном это леса Кавказа, степи, полупустыни и пустыни (Равкин и др., 2015б).

1.2 Характеристика объектов исследования

1.2.1 Дальневосточная квакша, *Dryophytes japonicus* (Günther, 1859).

Дальневосточная квакша, *Dryophytes japonicus* (Günther, 1859) широко распространенный вид, встречается на Дальнем Востоке России от озера Байкал на западе до островов Курильской гряды (Кунашир и Шикотан (Сундуков, Сундукова, 2019)) на востоке, в северной Монголии, северо-восточном и центральном Китае, на Корейском полуострове и Японском архипелаге (Кузьмин, Маслова, 2005; наши данные). На Сахалине встречается на очень ограниченной территории юго-западной части острова с относительно мягким климатом (Кузьмин, Маслова, 2005; наши данные).

Последние филогеографические исследования (Li et al., 2015; Dufresnes et al., 2016c; Borzee et al., 2025; Dufresnes, Litvinchuk, 2022) утверждают, что *D. japonicus* представляет собой видовой комплекс с двумя глубоко расходящимисякладами: материковая (*D. japonicus*), населяющий материк и южную часть японских островов и островная (*D. cf. japonicus*), населяющий центральную и северную части Японского архипелага, а также Южные Курильские острова и Сахалин. Анализ мтДНК указывает на дивергенцию клад около 6 млн лет назад (Dufresnes et al. 2016c), что обычно приводит к геномной несовместимости и соответствующей продвинутой постзиготической репродуктивной изоляции, которая оправдывает видовой статус (Dufresnes et al. 2021). Однако, поскольку «призрачные» митохондриальные линии широко распространены среди бесхвостых земноводных (Dufresnes, Jablonski 2022), включая *Hyla* (Dufresnes et al. 2019),

авторы последней филогеографической работы (Vorzee et al., 2025) не рекомендуют преждевременно разделять *D. japonicus* и *D. cf. japonicus* только на основании близкородственной вариации мтДНК. В рамках диссертационного исследования мы будем применять термины *D. japonicus* (материковая клада) для первых и *D. japonicus* (островная клада) для вторых (рис. 1).

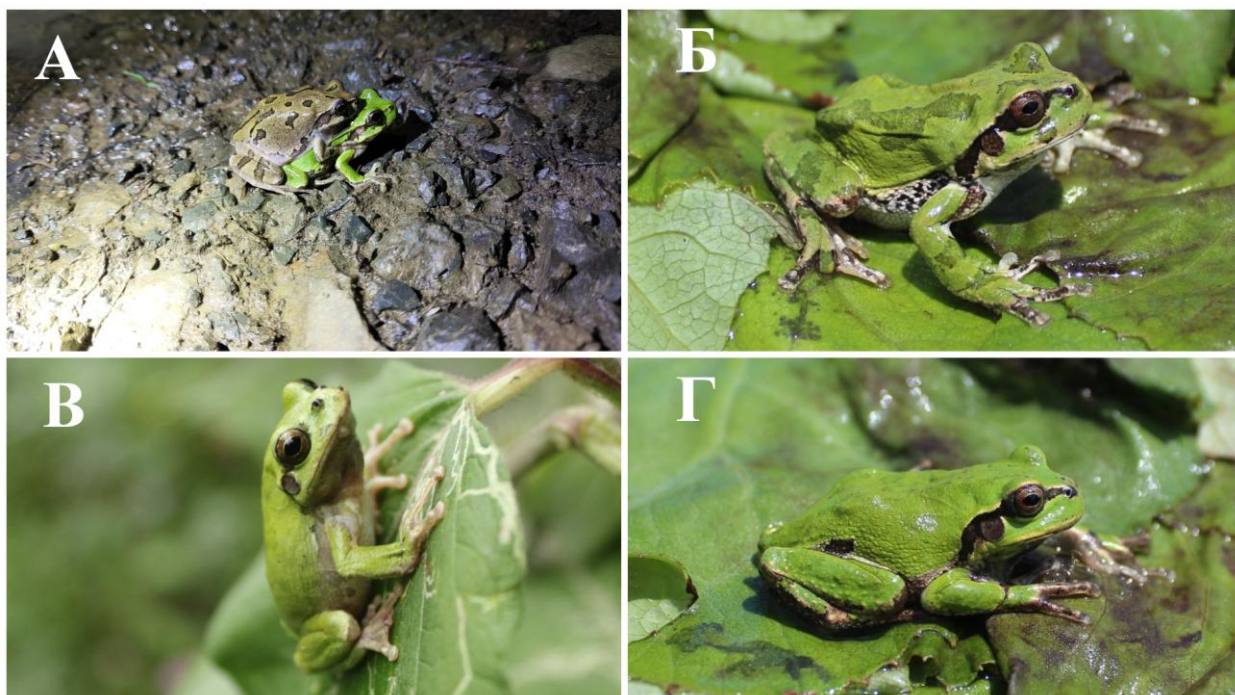


Рисунок 1 – (А, В) дальневосточная квакша, *Dryophytes japonicus* (материковая клада), (Б, Г) дальневосточная квакша, *Dryophytes japonicus* (островная клада). (А, Б) самки дальневосточной квакши, (В, Г) самцы дальневосточной квакши

Среда обитания квакш крайне разнообразна: особи встречаются на материке и островах в естественных ландшафтах, сельскохозяйственных угодьях и даже в городских районах, на равнинной и холмистой местностях (Litvinchuk et al. 2014; Кузьмин, Маслова, 2005; Кузьмин и др., 2017; Vorzee, 2024; наши данные). Квакши на Сахалине населяют только узкую прибрежную полосу разнотравных лугов с редкой древесной растительностью из *Betula ermanii*, *Salix sp.*, *Sorbus commixta*, *Quercus mongolica*) (наши данные). На Кунашире *D. japonicus* встречаются во всех сухопутных биотопах от хвойных

и смешанных лесов (с преобладанием *Abies sachalinensis*, *Picea glehnii*, *Alnus maximowiczii*) до сплошных бамбучников (*Sasa kurilensis*) и высокотравных лугов из *Filipendula camtschatica*, *Petasites japonicus* и *Reynoutria sachalinensis*. Во многих местах обитания синтопична с дальневосточной жерлянкой, *Bombina orientalis* (Boulenger, 1890) (наши данные) (рис. 2).



Рисунок 2 – Биотопы дальневосточной квакши, *Dryophytes japonicus*. (А) Россия, Амурская область, г. Благовещенск, июль 2024 г., (Б) Россия, Хабаровский край, с. Тополево, май 2025 г., (В) Россия, Хабаровский край, г. Комсомольск-на-Амуре, май 2025 г., (Г) Россия, Сахалинская область, о. Кунашир, июль 2023 г.

Для размножения вид использует эфемерные или крупные безрыбные водоемы, заливные луга, рисовые поля, отдельные особи способны размножаться в медленно текущих ручьях, а также в фонтанах городских парков (Кузьмин, Маслова, 2005; Litvinchuk et al. 2014; Кузьмин и др., 2017; Borzee et al., 2019; Borzee, 2024; наши данные) (рис. 3). Популяция на островах Чеджу особенно тем, что особи способны размножаются в базальтовых

образованиях, сформировавшихся в результате вулканической деятельности и в местах с солоноватой водой (Нео et al., 2019).

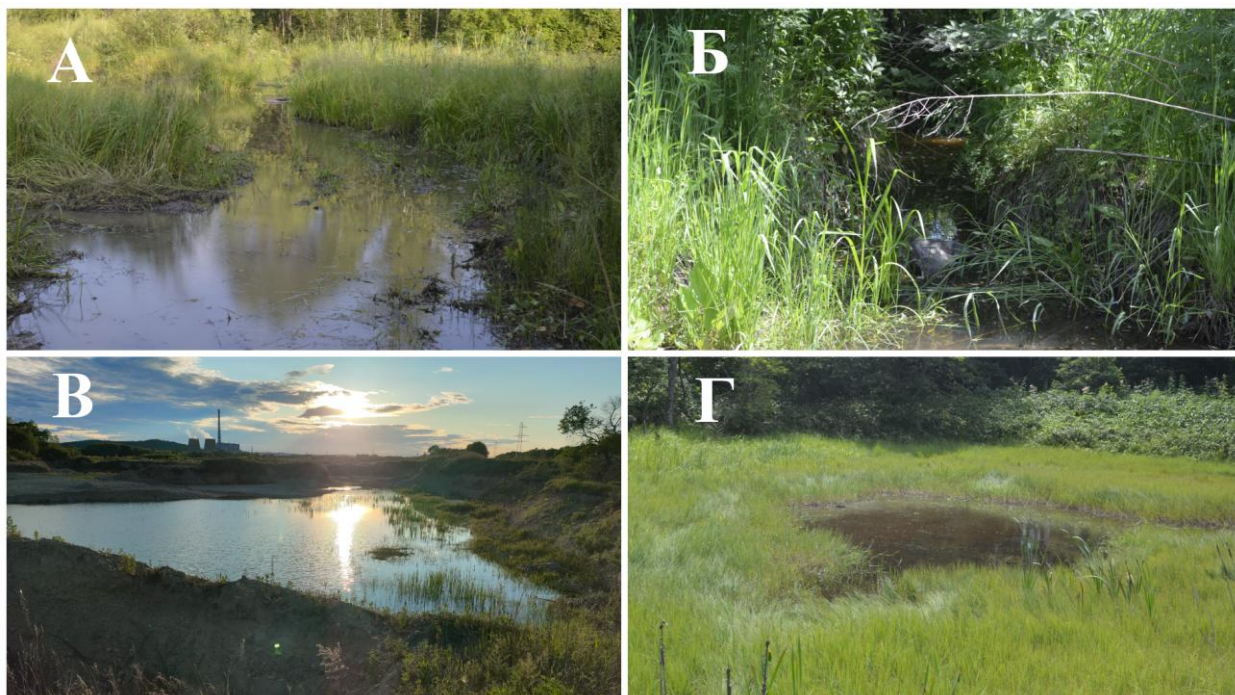


Рисунок 3 – Нерестовые водоемы дальневосточной квакши, *Dryophytes japonicus*. (А) Россия, Амурская область, г. Благовещенск, июль 2024 г., (Б) Россия, Хабаровский край, с. Тополево, май 2025 г., (В) Россия, Хабаровский край, г. Комсомольск-на-Амуре, май 2025 г., (Г) Россия, Сахалинская область, о. Кунашир, июль 2023 г.

Личинки дальневосточной квакши и дальневосточной жерлянки в местах совпадения ареалов развиваются в одних и тех же водоемах (Белова, 1972; 1973; Белова, Костенко, 1972; Коротков, 1975; 1979, Ляпков, Северцов, 1981; Кузьмин, 2012), обладая при этом сходной фенологией развития и питанием (Филипчук, 1992; 1993). При этом существуют наблюдения (Ляпков, Северцов, 1981), что личинки *D. japonicus* угнетают *B. orientalis*, влияя на длительность их развития и выживаемость. Эти сведения многократно цитировались в литературе (Кузьмин, 1999; 2012; Кузьмин, Маслова, 2005) как наглядный пример межвидовой конкуренции у синтопических амфибий на ранних этапах онтогенеза. Однако, по данным других исследователей

(Филипчук, 1993) и собственным наблюдениям автора диссертационного исследования, в большинстве известных случаев совместного обитания этих видов (например, на юге Приморского края) личиночное развитие *B. orientalis* и *D. japonicus* отмечается в эфемерных водоемах при высокой плотности на всех стадиях и, по-видимому, не отражается на численности молоди, доживающей до метаморфоза. Эти наблюдения показывают, что в случае с дальневосточной жерлянкой и дальневосточной квакшей не происходит элиминации одного из видов при совпадении экологических ниш, как это подразумевает принцип конкурентного исключения (закон Гаузе) (Hardin, 1960). Исключения из данного правила многочисленны, и были продемонстрированы не только на примере “парадокса планктона” (Hutchinson, 1961). Например, с помощью математических моделей было показано, что в случае пространственно-неоднородного распределения особей разных видов их успешное сосуществование возможно (Гиричева, Абакумов, 2017; Hening, Nguyen, 2020). Наличие противоречий в представлении о межвидовой конкуренции личинок *D. japonicus* и *B. orientalis* и побудило нас к проведению специальных исследований (Кидов, **Иволга** и др., 2024д; Kidov, **Ivolga** et al., 2024b).

Для природных водоемов Ляпков и Северцов (1981) указывали на то, что между личинками *D. japonicus* и *B. orientalis* и, схожих по экологии (Филипчук, 1993), возникала межвидовая конкуренция, которая проявлялась в увеличении длительности личиночного развития и повышенной смертности первых. При этом в лабораторных условиях, в сравнении с природными, межвидовая конкуренция личинок амфибий проявляется гораздо сильнее (Skelly, Kiesecker, 2001). Однако при совместном выращивании личинок изучаемых нами видов с увеличением доли одного из них не наблюдалось негативного воздействия на выживаемость, развитие и рост другого. Напротив, с увеличением числа личинок *B. orientalis* в контейнере за счет уменьшения количества личинок *D. japonicus* происходило угнетение развития и роста первых, и наоборот. Таким образом, в лабораторных

условиях нами не отмечено заметной межвидовой конкуренции между личинками дальневосточной жерлянки и дальневосточной квакши (Кидов, **Иволга** и др., 2024д; Kidov, **Ivolga** et al., 2024b). Вероятно, это обусловлено различным использованием пространства водоема, что наблюдается и в природе (Кузьмин, 2012). Так, по наблюдениям Ляпкова и Северцова (1981), бóльшая часть личинок *D. japonicus* (90.1–98.1%) в естественных водоемах держится у прибрежных зарослей, а 51.2–65.5% личинок *B. orientalis* располагается на открытых участках или в зарослях в центре водоема. При этом пространственное расхождение личинок двух видов в ограниченном объеме воды (например, в одном экспериментальном контейнере) не позволило бы избежать взаимного влияния экзометаболитов, если бы оно имело место. Вероятно, этот фактор не является значимым для развития и роста изученных видов. Напротив, согласно результатам наших исследований (Кидов, **Иволга** и др., 2024д; Kidov, **Ivolga** et al., 2024b), аналогично результатам других исследований по моделированию возрастающей плотности посадки (Martínez et al., 1996; Godome et al., 2018; Немыко и др., 2019; Кидов и др., 2020; 2022; 2024а; Dier et al., 2022), в результате значимой внутривидовой конкуренции неясной природы личинки каждого из видов ингибировали развитие и размеры выходящих на сушу конспецификов. Вероятно, наблюдаемое явление вписывается в представление о том, что сосуществование двух экологически схожих видов возможно лишь в том случае, когда именно внутривидовая конкуренция каждого из этих видов оказывает большее влияние на выживаемость особей (Chesson, 2000).

Сведения о продолжительности жизни особей в литературе практически отсутствуют. До проведения специальных исследований автора диссертационной работы (Кидов, **Иволга** и др., 2024в, г; Kidov, **Ivolga** et al., 2024а) возраст особей дальневосточной квакши устанавливали только дважды – в Сихотэ-Алинском государственном природном биосферном заповеднике имени К. Г. Абрамова (Ляпков, Северцов, 1981) и Комсомольском государственном природном заповеднике (Лазарева, 2000). С. М. Ляпков и А.

С. Северцов (1981) указывали, что основную массу размножающихся животных составляют трех-четырёхлетние особи, а самые старые квакши были шестилетними. По наблюдениям О. Г. Лазаревой (2000), половая зрелость у *D. japonicus* наступает на третий – четвертый год жизни, а максимальная продолжительность жизни составляет 11 лет для самок и 10 лет для самцов. Проведенное нами изучение возраста дальневосточной квакши на юге Приморского края показало, что она характеризуется очень быстрым ростом и уже после первой зимовки и самцы, и самки могут достигать половой зрелости. При этом для животных в изученной популяции характерна низкая продолжительность жизни (до четырех, редко – до пяти лет) (Кидов, **Иволга** и др., 2024в; Kidov, **Ivolga** et al., 2024a). Другое наше исследование (Кидов, **Иволга** и др., 2024г) показало, что часть самцов *D. japonicus* на Сахалине и Кунашире достигают половой зрелости уже после первой зимовки, а самки – после второй. При этом максимальная продолжительность жизни дальневосточной квакши на Кунашире составляет у самок 6 лет, а у самцов – 8 лет. Продолжительность жизни особей дальневосточной квакши обсуждается ниже (см. результаты и обсуждение).

Статус в Красном списке МСОП – LC (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023a). Популяции на территории Северной Евразии подвергаются угрозе из-за утрат мест обитания и размножения по причине вырубki лесов и засух, вызванных глобальными изменениями климата (Duan et al., 2016; Кузьмин и др., 2017; Kim et al., 2021). Популяции в Монголии сокращаются из-за совокупного воздействия угроз, включая загрязнение воды бытовыми, сельскохозяйственными и горнодобывающими объектами (Terbish et al., 2006; Кузьмин и др., 2017; Vorzee et al., 2021). Вид включен в красную книгу Монголии и список редких животных Монголии (Кузьмин и др., 2017). На территории России дальневосточная квакша включена в региональные красные книги: Иркутской области (постановление правительства Иркутской области № 370-пп, 2020), Республики Бурятия (Щепина, 2023) и Забайкальского края (Баженов, 2012).

1.2.2 Восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890: характеристика объекта исследования

Восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890 – широко распространенный вид, обитающий на востоке Польши, юге Литвы, западе Беларуси, юго-западе России, в Украине, Молдове, Румынии, южной части Сербии, Болгарии, Южных Спорадах (острова Кос и Родос), Турции, Грузии, Армении, Азербайджане и в гирканских лесах северного Ирана (провинции Гилан, Мазандаран и Голестан) (Stöck et al., 2012; Dufresnes et al., 2016b, 2016a; Cattaneo et al., 2024), где в подавляющем большинстве случаев является наиболее массовым среди земноводных (Кузьмин, 2012).

Раннее вид относили к обыкновенной квакше, *Hyla arborea* (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999) из-за значительных сходств в окрасе и морфометрии (Писанец, Матвеев, 2012). Лишь в 2012 году после ревизии комплекса *H. arborea* group на основе молекулярно-генетических данных (Stöck et al., 2012) *H. orientalis* признали самостоятельным видом. Дальнейшие исследования указали на наличие не менее 10 независимых митохондриальных линий (Dufresnes et al., 2016b), среди которых принято выделять 3 подвида, разошедшихся 0,4–1,2 млн лет назад: *H. orientalis orientalis*, *H. orientalis shelkownikowi* и *H. orientalis gumilevskii* (рис. 4). Номинативный подвид *H. orientalis orientalis* распространен в Европе, Республике Крым и Анатолии, *H. orientalis shelkownikowi* встречается на Кавказе, а изолированно от основного видового ареала вдоль южного побережья Каспия обитает подвид *H. orientalis gumilevskii* Litvinchuk, Borkin, Rosanov et Skorinov, 2006 (Litvinchuk et al., 2006; Dufresnes et al., 2016b).

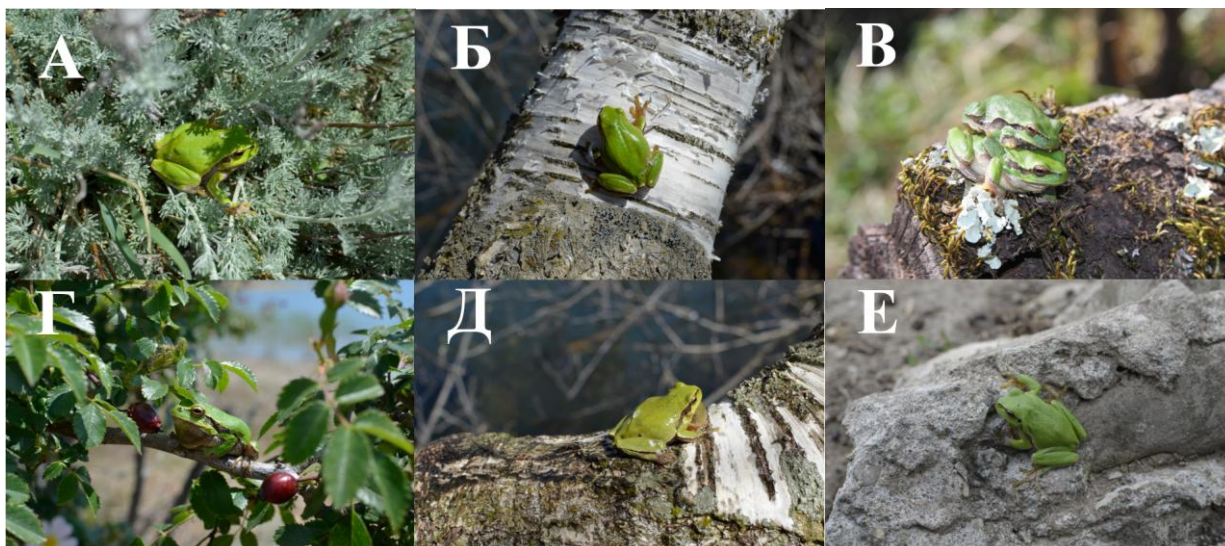


Рисунок 4 – (А, Г) Номинативный подвид восточной квакши (*Hyla orientalis orientalis*), (Б, Д) восточная квакша Шелковникова (*Hyla orientalis shelkownikowi*), (В, Е) восточная квакша Гумилевского (*Hyla orientalis gumilevskii*). (А, Б, В) самки восточной квакши (Г, Д, Е), самцы восточной квакши

Экологически пластичный вид, встречается в разнообразных биотопах (рис. 5). Населяет хорошо освещенные широколиственные и смешанные леса, кустарниковые заросли, встречается на лугах с обширной травянистой растительностью, в садах и на берегах крупных озер с низкорослой прибрежной растительностью в горно-лесных ландшафтах, обычно состоящих из живых изгородей (заросли ежевики или тростника), встречается в том числе и в антропогенных ландшафтах: садах, парках (например, в Сукко, Аше, Сочи, Адлере (Туниев, 2008; Кузьмин, 2012; наши данные)). Днем сидит в кустарниках или в кронах деревьев, а ночью спускается для охоты и восполнения потери влаги (Кузьмин, 2012; Петровский А.Б., личное сообщение; наши данные). Во многих местах обитания синтопична с краснобрюхой жерлянкой, *Vombina bombina* (Linnaeus, 1761) (наши данные).



Рисунок 5 – Биотопы восточной квакши, *Hyla orientalis*. (А) Россия, Республика Крым, с. Солнечная Долина, май 2024 г., (Б) Россия, Республика Кабардино-Балкария, г. Майский, апрель 2025 г., (В) Южная Осетия, Дзауский район, с. Цадыкау, май 2024 г., (Г) Грузия, Край Мцхета-Мтианетия, с. Цодорети, май 2025 г.

В качестве мест размножения предпочитает открытые солнцу, хорошо заросшие эфемерные и свободные от рыбы крупные водоемы (Туниев, 2008; Кузьмин, 2012; наши данные). На размножение приходят с апреля по октябрь в южной части ареала, и с конца мая по август на северной периферии ареала (Туниев, 2008; Кузьмин, 2012; наши данные) (рис. 6).

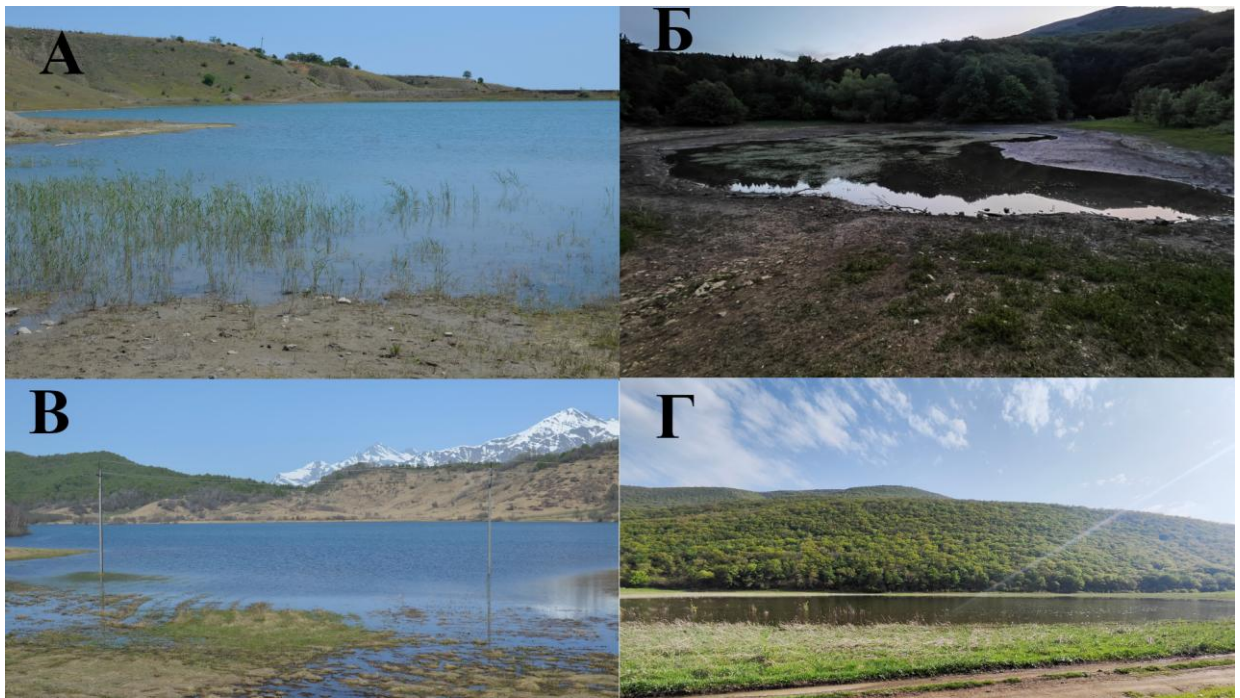


Рисунок 6 – Нерестовые водоемы восточной квакши, *Hyla orientalis*. (А) Россия, Республика Крым, с. Солнечная Долина, май 2024 г., (Б) Россия, Республика Крым, Ангарский перевал, май 2024 г., (В) Южная Осетия, Дзауский район, с. Цадыкау, май 2024 г., (Г) Грузия, Край Мцхета-Мтианетия, с. Цодорети, май 2025 г.

Продолжительность жизни особей нуждается в дополнительной дискуссии ввиду существенной разрозненности данных. Традиционно вид считается долгоживущим (до 12 лет в природе (Gokhelaşvili, Tarkhnişvili, 1994) и до 36 лет в условиях террариума (Кудрявцев и др., 1991)), однако исследования последних лет показывают, что в большинстве изученных популяций максимальный возраст животных значительно ниже – 4–9 лет при средних значениях 2–5 лет (Özdemir et al., 2012; Altunişik, Özdemir, 2013; Кидов, **Иволга** и др., 2023б; Burraco et al., 2024; Kidov, **Ivolga** et al., 2025). При этом минимальный возраст достижения половой зрелости самцами в низинных популяциях балтийского (Калининградская область, Россия) (Kidov, **Ivolga** et al., 2025), черноморского (провинция Ризе, Турция) (Özdemir et al., 2012; Altunişik, Özdemir, 2013) и каспийского (Республика Дагестан, Россия) (Кидов, **Иволга** и др., 2023б) побережий может составлять всего один год.

Самкам обычно для созревания требуется на одну зимовку больше, чем самцам.

Статус в Красном списке МСОП – LC (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2022). В недавнем прошлом вид имел высокую численность на большей части ареала (Кузьмин, 2012). Однако, уже к концу XX в. *H. orientalis* начала исчезать во многих местообитаниях, особенно заметно на восточной периферии своего распространения. Так, вид с конца 1980-х гг. перестали отмечать для Белгородской области (Лада и др., 2011), его находки стали крайне редки в Орловской и Курской областях (Кузьмин, 2012; Дегтярев, 2021; Лада, 2012) и значительно сократились в Крыму (Кукушкин, 2023). В качестве главной угрозы для вида традиционно указывают преобразование естественной среды обитания под влиянием сельскохозяйственной деятельности и урбанизации (Litvinchuk, Üzüм, 2024). При этом восточная квакша исчезает и на особо охраняемых природных территориях, что нельзя объяснить влиянием данного процесса, но, вероятно, является следствием аридизации климата (Кузьмин, 2012; Лада, 2012; Кукушкин, 2023). На сегодня вид формально охраняется на региональном уровне в Ставропольском крае, Орловской, Курской и Белгородской областях, а также в Республике Крым (Кузьмин, 2012; Лада, 2019; Арабаджи, 2021; Доронин, 2013; Жердева, 2017; Кукушкин, 2025). По всей видимости, для сохранения периферийных популяций требуется комплексное применение биотехнических мероприятий (реставрация среды обитания) и работ по реинтродукции на основе современных репродуктивных технологий по аналогии с другими исчезающими видами (Uteshev et al., 2023; Amphibian conservation action plan, 2024).

Удачный опыт восстановления *H. orientalis* к настоящему времени накоплен в Латвии (Звиргзс, Вилнитис, 1990; Duncе, Zvirgzds, 2005; Zvirgzds et al., 1995). Так, более 4 тыс. сеголеток этого вида, полученные от лабораторного размножения природных особей с территории Белоруссии, в период с 1988 по 1992 гг. были выпущены в Эмбутской волости (Южно-

Курземский край). В результате этих работ, к 2004 г. квакши расселились на площади 800–900 км² и образовали воспроизводящуюся популяцию. По всей видимости, этот опыт целесообразно распространять и на другие регионы с угасающими популяциями *H. orientalis*.

Для получения необходимого количества и качества посадочного материала амфибий необходима разработка методик их лабораторного содержания и размножения (Uteshev et al., 2023). Поиск оптимальных условий выращивания молоди является необходимым условием для создания технологии их культивирования. Одними из наиболее значимых факторов, обуславливающих выживаемость, темпы роста и развития земноводных на личиночных стадиях, являются температура среды, фотопериод и плотность посадки (Wilbur, 1977; Semlitsch, Caldwell, 1982; Berven, Chandra, 1988; Murray, 1990; Altwegg, 2003; Африн и др., 2020а, б; Иванова, 1975; Кидов и др., 2020; Кидов, **Иволга** и др., 2022; 2024а; 2024б; Кидов, Кондратова, **Иволга** и др., 2023а; Пястолова и др., 1982; Ruchin, 2019а; 2020). В 2024 г. автором диссертационного исследования было проведено изучение влияния этих показателей среды на личинок восточной квакши в искусственной среде обитания (Кидов, **Иволга** и др., 2026).

Температура среды и начальная плотность генерации принадлежат к числу факторов, влияющих на жизненный цикл земноводных, их распространение, распределение и численность (Rivers-Moore, Karssing, 2013; Vonesh, De la Cruz, 2002; Weber et al., 2024). Другими исследователями было экспериментально установлено (Dananay, Benard, 2018; Ruchin, 2019а; 2020), что значимым для показателей личиночного развития может являться и фотопериод. В результате проведенной нами работы на личинках восточной квакши было показано, что каждый из перечисленных факторов среды оказывал значимое влияние на такие важные параметры, как длительность развития, длину и массу молоди после окончания метаморфоза. Известно, что размерно-весовые показатели сеголеток при выходе на сушу обуславливают их дальнейшие темпы роста (Thompson, Popescu, 2021), элиминацию в период

первой зимовки (Berven, Gill, 1983; Fitzpatrick et al., 2020), возраст достижения половой зрелости (Smith, 1987; Semlitsch et al., 1988), а также репродуктивный потенциал (Berven, 1990; Степанкова и др., 2024). В связи с этим, для разработки технологии культивирования восточной квакши в искусственной среде обитания необходимо определить те значения факторов среды, которые будут являться оптимальными для получения крупной молоди за кратчайшие сроки с высокой выживаемостью (Кидов, **Иволга** и др., 2026).

Данные многих исследователей показывают (Dash, Hota, 1980; Derakhshan, Nokhbatolfoghahai, 2015; Кидов и др., 2020; Кидов, **Иволга** и др., 2022; 2024а; 2024б; Кидов, Кондратова, **Иволга** и др., 2023а; Diep et al., 2022; Godome et al., 2018; Martínez et al., 1996; Munguia-Fragozo et al., 2015; Sheun et al., 2024; Tejedo, Reques, 1992; Zuo, 2012), что с увеличением начальной плотности посадки и отклонением температуры воды от температурного преферендума вида развитие и рост личинок земноводных часто замедляются. В первом случае эффект обусловлен возрастающей конкуренцией за пищевые ресурсы (Faragher, Jaeger, 1998; Altig et al., 2007; Arribas et al., 2015; Caut et al., 2013), каннибализмом (Polis et al., 1989) и увеличением концентрации тормозящих рост экзометаболитов (Роус, Роус, 1964; Light, 1967; Шварц, Пястолова, 1970; Beebe, 1991; Wong et al., 1994; Baker et al., 1999; Bókonyi et al., 2018). Во втором – медленными темпами роста вследствие относительно низкого метаболизма при пониженных температурах воды (Quéméneur et al., 2022), либо повышенным физиологическим уровнем стресса личинок при высоких температурах (Sheun et al., 2024). Автором диссертационного исследования было показано (Кидов, **Иволга** и др., 2026), что молодь *H. orientalis* при низкой плотности посадки на единицу объема воды (0,5–1 экз./л) и площади дна (45,8–82,4 экз./м²), а также при температуре воды 26 °С в среднем заканчивала метаморфоз раньше животных из других опытных групп, а при устранении влияния длительности личиночного развития имела наибольшие значения размерно-весовых показателей.

Интересно, что личинки квакши демонстрировали толерантность по отношению к фотопериоду, что является большой редкостью для земноводных (Африн и др., 2020a; Ruchin, 2019b). Только полное отсутствие освещения негативно сказывалось на длительности личиночного развития и размерно-весовых показателях молоди *H. orientalis*. Вероятно, это связано с увеличенной секрецией мелатонина в темноте (Aubin et al., 2017), в ответ на который метаболизм организма замедляется (Gillette, Tischkau, 1999). Ранее было показано, что этот гормон ингибирует развитие и рост некоторых видов рыб (например, *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) и *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (Falcón et al., 2010; De pedro et al., 2008) и личинок земноводных (например, *Lithobates pipiens* (Schreber, 1782) и *Xenopus laevis* Daudin, 1802 (Delgado et al., 1987; Edwards, Pivorun, 1991; Wright, 2002).

На основании проведенного исследования можно было заключить, что для выращивания личинок *H. orientalis* оптимальной плотностью посадки может считаться 1 экз./л и 82,4 экз./м² с шестичасовым периодом освещения и температурой воды 26 °С. При отклонении факторов среды от указанных значений наиболее чувствительной оказалась длительность личиночного развития – пролонгирование развития, вероятно, связано с физиологическим стрессом и/или энергетическими издержками на увеличение длины и массы тела молоди до конкурентоспособных размеров. Представленное соотношение плотности посадки, фотопериода и температуры воды позволяет при наименьших временных затратах получать молодь восточной квакши наибольшего размера и с высокой выживаемостью. Применение указанных значений факторов среды при выращивании личинок восточной квакши может стать основой при разработке технологии культивирования вида в искусственной среде обитания для последующей реинтродукции в угасающие популяции. Дальнейшие исследования должны быть направлены на повышение фертильности производителей и усовершенствование методик сохранности кладок в период эмбриогенеза до перехода личинок к экзогенному питанию (Кидов, **Иволга** и др., 2026).

1.2.3 Малоазиатская квакша, *Hyla savignyi* Audouin, 1827: характеристика объекта исследования

Малоазиатская квакша, *Hyla savignyi* Audouin, 1827 (рис. 7) распространена от крайнего северо-запада Синая (Египет), Израиля, Ливана, северо-запада Иордании, изолированных субпопуляций в Сирии и южной и восточной Турции до западной части Ирана, северного, северо-восточного и юго-восточного Ирака в провинции Курдистан (Reed, Marx, 1959; Lahony et al., 2013; Al-Jabry, Karamiani, 2018), а также известна из Армении, южной Грузии и Азербайджана (Gvoždík et al., 2010; Gül et al., 2012; Salman et al., 2014; Кидов, 2023). Несколько особей малоазиатской квакши были найдены на территории Абхазии (Туниев, 2017).

Подвиды не распознаются, изменчивость почти не изучена. Молекулярно-генетический анализ выявил наличие двух монофилетических субклад, каждая из которых, по мнению авторов, заслуживает статуса отдельного вида (Stöck et al., 2008).



Рисунок 7 – Самка (А) и самец (Б) малоазиатской квакши, *Hyla savignyi*.
Армения, Арагацотнская область, с. Ошакан, май 2025 г.

Вероятно, это самый теплоустойчивый вид квакш фауны Северной Евразии: его ареал лежит в аридных районах, где летние температуры воздуха превышают +30–40°C. Вид обитает в гораздо более засушливых ландшафтах, чем *H. orientalis* или *D. japonicus*: населяет открытые степные, полупустынные

и пустынные местности. Встречается в садах, кустарниковых зарослях, на опушках горных лесов, в открытых дубовых и можжевельниковых лесах, а также в местах с постоянными или пересыхающими источниками воды с большим количеством водной и околоводной растительностью (Гумилевский, 1939; Алекперов, 1978; Папанян, 1986; Кузьмин, 2012; IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023; наши данные) (рис. 8).



Рисунок 8 – Биотопы (А, Б) и нерестовые водоемы (В, Г) малоазиатской квакши, *Hyla savignyi*. (А, В) Армения, Араратская область, с. Веди, май 2024 г., (Б, Г) Армения, Араратская область, с. Ошакан, май 2025 г.

Сведения о продолжительности жизни особей в литературе ограничены двумя работами и нуждаются в дополнительных обсуждениях. По сведениям R. Alaei с соавторами (Alaei et al., 2021) продолжительность жизни 95% особей для самок и самцов составляет 6 лет, самцы приступают к размножению после второй зимовки, а самки только после третьей зимы. Для малоазиатских квакш из Турции были получены схожие результаты: самцы достигали половой зрелости после второй зимовки, а их продолжительность жизни составила 5 лет (Kalayci et al., 2015).

Статус в Красном списке МСОП – LC (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023b). К основным угрозам относят засухи и чрезмерный выпас скота, которые могут привести к изменению и утрате среды обитания, что может способствовать локальному сокращению популяций (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023b). В Иране основными угрозами являются изменение среды обитания и вырубка лесов, особенно в районе гор Загрос, а также сброс городских и сельских сточных вод непосредственно в реку (Safaei-Mahroo, Ghaffari, 2020).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Схема исследований и объем исследованного материала

Исследования осуществляли на базе кафедры зоологии и аквакультуры РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева в период с 2022 по 2026 гг. Собственные экспедиции охватывали Республику Беларусь (Гродненская и Брестская области), Калининградскую область, Курскую область, Севастополь, Республику Крым, Северный Кавказ (Краснодарский край, Ставропольский край, Республика Кабардино-Балкария, Республика Северная Осетия-Алания), Закавказье (Южная Осетия, Грузия, Армения, Азербайджан) Дальний Восток России (Республика Бурятия, Забайкальский край, Амурская область, Хабаровский край, Приморский край, Сахалинская область). Во время полевых исследований прижизненно измерены морфометрические показатели у 1099 взрослых особей и определен индивидуальный возраст у 1093 взрослых особей. В природе было получено 49 кладок, для каждой было определено количество икры и измерены размеры 404 зародышей (табл. 1).

Таблица 1 – Собственные места сбора и объем исследованного материала

Страна	Регион	Локалитет	Год	Северная широта	Восточная долгота	Высота над уровнем моря	Половая принадлежность	Количество исследованных особей			
								определение возраста	морфометрия	плодовитость	размеры зародышей
<i>Dryophytes japonicus</i> (материковая клада)											
Россия	Республика Бурятия	Гарам	2024	52°35'53"	111°23'53"	958	самцы	1	1		
	Забайкальский край	Чита	2025	52°00'11"	113°37'37"	691	самцы	20	22		
		Нерчинск	2024	51°58'52"	116°32'24"	472	самки	1	1		
	Амурская область	Благовещенск	2024	50°18'15"	127°28'06"	157	самки	3	3		
							самцы	5	5		
	Хабаровский край	Тополево	2025	48°31'26"	135°12'11"	64	самки	15	15		
							самцы	32	32		
		Князе-Волконское	2025	48°27'54"	135°27'54"	42	самки	6	6		
							самцы	21	21		
		Благодатное	2025	48°25'12"	135°28'06"	32	самки	1	1		
							самцы	34	35		
	Комсомольск-на-Амуре	2025	50°36'50"	136°58'53"	61	самки	22	23		9	
						самцы	72	72			
	Приморский край	Дунай	2022	42°53'53"	132°18'45"	10	самки	5	5	4	40
							самцы	24	24		
Фокино		2022	42°57'42"	132°24'11"	8	самки	3	3	8	80	
	Терней	2025	45°02'53"	136°37'06"	3	самцы	23	23			
						самки	1	1			
						самцы	12	12			
<i>Dryophytes japonicus</i> (островная клада)											
Россия	Сахалинская область	Пионеры	2023	47°16'07"	142°00'52"	6	самки	1	1		
							самцы	17	17		
		Южно-Курильск	2023	44°02'30"	145°47'53"	30	самки	6	5	2	
							самцы	40	39		
<i>Hyla orientalis orientalis</i>											
Россия	Калининградская область	Большаковское	2023–2024	54°26'11"	20°39'11"	46	самцы	27	27		

Продолжение таблицы 1

Страна	Регион	Локалитет	Год	Северная широта	Восточная долгота	Высота над уровнем моря	Половая принадлежность	Количество исследованных особей			
								определение возраста	морфометрия	плодовитость	размеры зародышей
Беларусь	Гродненская область	Струбница	2025	53°18'58"	24°35'43"	134	самцы	17	18		
	Брестская область	Заслучно, Мухавец	2025	52°00'40"	23°48'24"	141	самцы	17	17		
		Медно, Знаменский сельсовет	2025	51°51'39"	23°45'40"	148	самки	1	1		
		Осовцы, Дрогичин	2025	52°05'14"	25°14'21"	146	самцы	13	14		
Россия	Курская область	Веретенино	2023	52°16'07"	35°22'30"	203	самцы	2	2		
	Севастополь	Орлиное	2024	44°26'23"	33°45'59"	267	самцы	1	1		
	Республика Крым	перевал Ангарский	2024	44°44'20"	34°20'10"	869	самцы	4	5		
			самки	1	1		1	8			
		Лаванда	2024	44°44'59"	34°23'02"	500	самцы	3	3		
		Изобильное	2024	44°41'58"	34°22'13"	147	самцы	4	4		
		Солнечная Долина	2024	44°52'30"	35°07'22"	69	самцы	4	4		
самки	1	1									
самцы	19	19									
<i>Hyla orientalis shelkownikowi</i>											
Россия	Краснодарский край	Сукко	2024	44°47'47"	37°27'30"	45	самки	7	7		
			самцы	5	5						
		Аше	2022	43°57'38"	39°16'04"	2	самки	15	15	8	78
							самцы	31	31		
		Адлер	2023	43°25'02"	39°55'52"	9	самки	7	7	2	11
							самцы	11	11		
		Сириус	2024	43°24'03"	39°58'20"	1	самки	1	1		
							самцы	1	1		
		Кропоткин	2024	45°24'03"	40°35'16"	73	самки	1	1	1	9
							самцы	19	19		
	Ставропольский край	Новокакатериновская	2023–2024	44°46'44"	42°01'58"	683	самки	1	1		
самцы							13	13			
Бекешевская		2023	44°02'47"	42°21'12"	813	самцы	1	1			
Георгиевск	2024	44°07'06"	43°29'32"	277	самки	1	1	1	10		

Продолжение таблицы 1

Страна	Регион	Локалитет	Год	Северная широта	Восточная долгота	Высота над уровнем моря	Половая принадлежность	Количество исследованных особей			
								определение возраста	морфометрия	плодовитость	размеры зародышей
Россия	Республика Кабардино-Балкария	Майский	2025	43°37'02"	44°04'50"	213	самцы	23	23		
		Плановское	2025	43°21'44"	44°11'05"	298	самцы	12	12		
	Республика Северная Осетия-Алания	Тарское	2023	42°57'48"	44°43'21"	809	самки	5	5	2	
							самцы	42	44		
	Республика Дагестан	Аджидада	2024	43°17'05"	47°04'46"	-12	самки	11	11	3	
							самцы	23	23		
		Хустиль	2024	42°00'07"	47°55'38"	846	самки	5	5		
							самцы	17	18		
	Приморский	2023	41°50'39"	48°34'47"	-11	самки	8	8	1		
						самцы	13	13			
Южная Осетия	Дзауский район	Цадыкау	2023–2024	42°28'05"	43°45'18"	1722	самки	7	7	4	29
							самцы	55	56		
Грузия	Край Самцхе-Джавахетия	Вардгинети	2025	41°52'10"	43°25'26"	812	самцы	1	1		
	Край Мцхета-Мтианетия	Цодорети	2025	41°45'56"	44°37'50"	953	самки	9	8		
							самцы	54	52		
Армения	Тавушская область	Дилижан	2024	40°44'45"	44°50'22"	1375	самки	2	2	2	23
							самцы	20	20		
Азербайджан	Шемахинский район	Мейсари	2025	40°39'37"	48°36'02"	833	самцы	54	54		
<i>Hyla orientalis gumilevskii</i>											
Азербайджан	Астаринский район	Ловайн 2023	2023	38°31'39"	48°47'09"	3	самки	3	3	1	10
							самцы	31	31		
	Ловайн 2025	2025	38°31'43"	48°46'51"	13	самки	8	8	6	59	
						самцы	30	30			
	Ленкоранский район	Истису	2023	38°47'00"	48°44'44"	26	самки	1	1		
Масаллинский район	Мешакянры	2025	39°04'32"	48°37'46"	1	самцы	14	14			
						самцы	1	1			
<i>Hyla savignyi</i>											
Армения	Арагацотнская область	Ошакан	2025	40°15'36"	44°19'43"	1021	самцы	5	5		

Продолжение таблицы 1

Страна	Регион	Локалитет	Год	Северная широта	Восточная долгота	Высота над уровнем моря	Половая принадлежность	Количество исследованных особей			
								определение возраста	морфометрия	плодовитость	размеры зародышей
Армения	Армавирская область	Грибоедов	2025	40°06'42"	44°14'52"	841	самки	2	2	2	18
							самцы	21	21		
	Араратская область	Веди	2023	39°55'13"	44°46'48"	984	самки	1	1	1	20
							самцы	22	22		

2.2 Измерение морфометрических признаков

У отловленных во время полевых экспедиций животных в тот же день прижизненно измеряли абсолютные величины тела при помощи электронного штангенциркуля (погрешность 0,1 мм) по стандартной методике для бесхвостых земноводных (Банников и др., 1977). Перечень измеряемых морфометрических показателей: L – расстояние от кончика морды до центра клоакального отверстия, или длина тела; Ltc – ширина нижней челюсти; Spcg – расстояние между передними краями глазных щелей, или расстояние между глазами; Drg – расстояние от переднего края глаза до кончика морды; Dno – расстояние от переднего края глаза до ноздри; Lo – ширина глазной щели; Sprn – расстояние между ноздрями; Ltym – диаметр барабанной перепонки; F – длина бедра от клоакального отверстия до наружного края сочленения (на согнутой конечности); T – длина голени (на согнутой конечности); Dr – длина первого внутреннего пальца задней конечности от проксимального основания пяточного бугра до конца пальца; Cint – длина внутреннего пяточного бугра в его основании (рис. 9). После измерения морфометрических промеров и ампутации третьей фаланги четвертого пальца правой задней конечности для определения индивидуального возраста всех животных выпускали в месте поимки в течение суток. Во избежание погрешностей при морфометрическом анализе, которые могут возникнуть при измерении животных разными людьми или приборами (Мина и др., 2005), все операции были осуществлены исключительно автором диссертационного исследования и одним электронным штангенциркулем без привлечения данных от других авторов. Также к анализу не были привлечены данные музейных экземпляров из-за искажения их размеров в результате усыхания при фиксации в спирте (Grant, Archdeacon, 2021; Maayan et al., 2022).

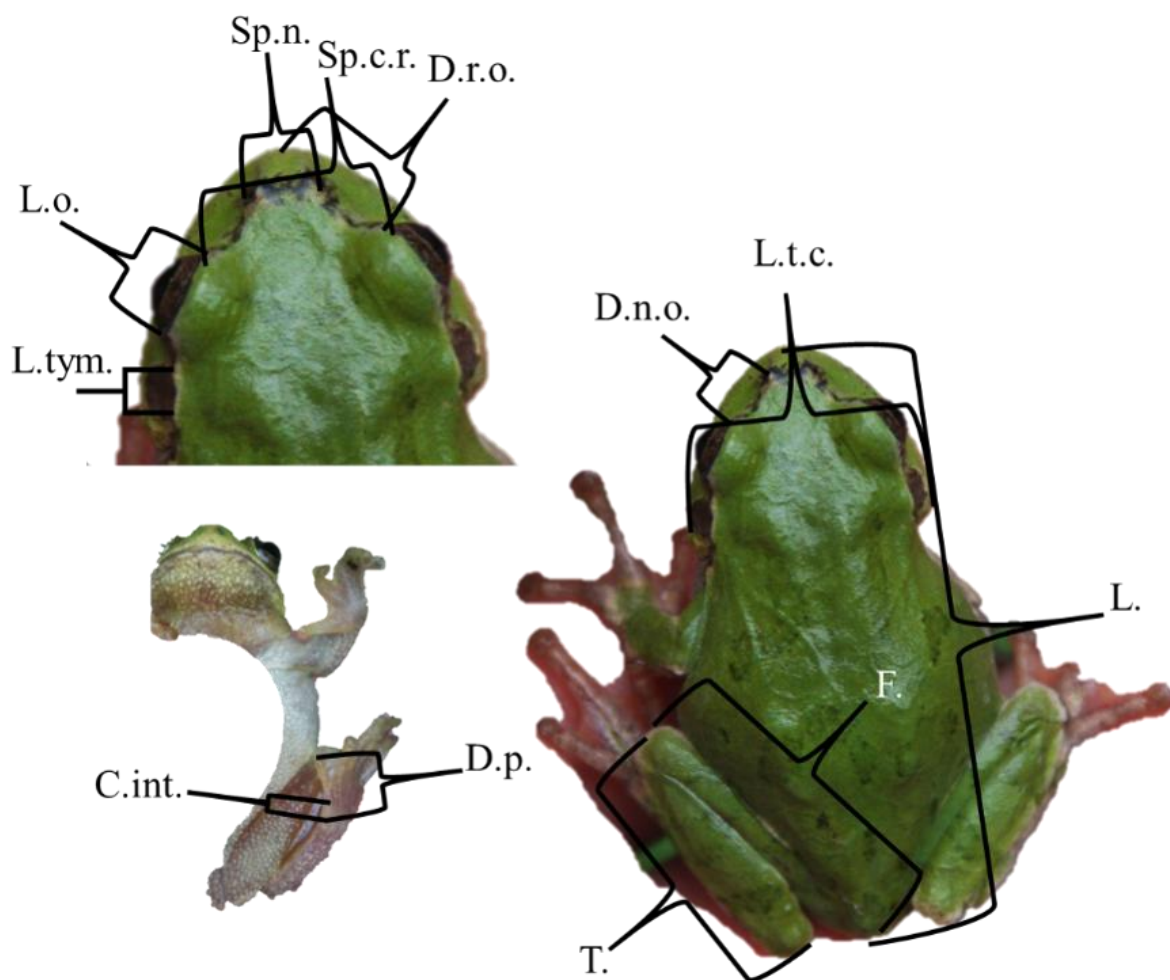


Рисунок 9 – Схема измерения морфометрических показателей у самца *Dryophytes japonicus* (материковая клада)

Всего морфометрические признаки были измерены у 1099 взрослых особей (161 самки и 938 самцов) из 50 локалитетов: 305 особей *D. japonicus* (материковая клада) (58 самок и 247 самцов) из 11 локалитетов, 62 особи *D. japonicus* (островная клада) (6 самок и 56 самцов) из 2 локалитетов, 88 особей *H. orientalis gumilevskii* (12 самок и 76 самцов) из 4 локалитетов, 117 особей *H. orientalis orientalis* (3 самок и 114 самцов) из 11 локалитетов, 476 особей *H. orientalis shelkownikowi* (79 самок и 397 самцов) из 19 локалитетов, 51 особи *H. savignyi* (3 самок и 48 самцов) из 3 локалитетов.

2.3 Определение индивидуального возраста особей

Индивидуальную оценку возраста особей осуществляли по стандартной процедуре методом скелетохронологии (Смирин, 1989; Smirina, 1994).

Хранящиеся в спирте кости очищали от окружающих их остатков мягкой ткани, промывали под проточной холодной водой не менее 4 часов, декальцинировали в 5-% растворе азотной кислоты в течение 1,5–4 минуты (в среднем 2 минуты) в зависимости от толщины костной ткани, затем повторно промывали не менее 4 часов. После перечисленных процедур с помощью санного микротомы МС-2, снабженного замораживающим столиком ОЛ-3СО 30 изготавливали поперечные срезы толщиной 15 мкм и окрашивали их гематоксилином Эрлиха в течение 35 минут. Далее производили проводку окрашенных срезов в водном растворе глицерина возрастающей концентрации – 25%, 50%, 75%, 100%. После фиксации препаратов под покровным стеклом индивидуальный возраст особей определяли путем подсчета линий остановки роста на окрашенных срезах с помощью цифрового микроскопа Levenhuk MED D30T при 100–400-кратном увеличении. Определение индивидуального возраста особей на всех препаратах осуществлялось двумя операторами (Иволга Р.А. и Кондратова Т.Э.) минимум два раза: первый раз контрольный, второй – повторная проверка контроля, третий еще через два месяца после второго – в случаях, когда были разночтения при первой и второй сериях определения индивидуального возраста. Установлено, что амфибии после купирования пальца встречаются в учетах через год и более (Кидов, 2012), а данный метод взятия проб не влияет на выживаемость и продолжительность жизни особей в долгосрочной перспективе (Ginnan et al., 2014), локомоторные качества, дальность прыжков и скорость бега сразу после ампутации (Zamora-Samacho, 2018; Zamora-Samacho et al., 2023), что позволяет считать процедуру относительно щадящей.

Эндостальная резорбция зачастую влияет на подсчет линий склеивания, поэтому мы анализировали только срезы середины диафиза кости, т.е. участок, где диаметр внутренней полости кости минимален (Rozenblut, Ogielska, 2005), а также использовали метод обратного расчисления для определения количества резорбированных линий склеивания (Hemelaar, 1985). Данный метод заключается в измерении минимального и максимального диаметров

первой и второй видимых линий склеивания каждой особи и дальнейшем анализе площади перекрытия полученных значений. В случае, если значения диаметров первой видимой линии были меньше усредненных значений диаметров второй линии, значит резорбции не происходило. Напротив, если значения диаметров первой видимой линии были равны или больше усредненных значений диаметров второй линии, значит первая линия была резорбирована.

Все микрофотографии препаратов выполнены при 100-кратном увеличении цифровой камерой Levenhuk M500 BASE, установленной на тринокулярный микроскоп Levenhuk MED 35T. Всего возраст был установлен для 1093 взрослых особей (162 самок и 931 самцов) из 50 мест сбора (локалитетов): 301 особи *D. japonicus* (материковая кладка) (57 самок и 244 самцов) из 11 локалитетов, 64 особи *D. japonicus* (островная кладка) (7 самок и 57 самцов) из 2 локалитетов, 88 особей *H. orientalis gumilevskii* (12 самок и 76 самцов) из 4 локалитетов, 114 особей *H. orientalis orientalis* (3 самок и 111 самцов) из 11 локалитетов, 475 особей *H. orientalis shelkownikowi* (80 самок и 395 самцов) из 19 локалитетов, 51 особи *H. savignyi* (3 самок и 48 самцов) из 3 локалитетов.

2.4 Изучение плодовитости и размеров зародышей

Кладки получали во время полевых экспедиций. Взрослых животных отлавливали непосредственно в нерестовых водоемах и попарно перемещали в наполненные той же водой пластмассовые контейнеры (рис. 10). После получения кладок, квакш выпускали в местах отлова, а кладки перемещали обратно в водоем. Всего в природе было изучено 49 кладок яиц: 14 от *D. japonicus* из 3 локалитетов, 32 от *H. orientalis* из 12 локалитетов и 3 от *H. savignyi* из 2 локалитетов. Для каждой кладки было определено количество яиц и при помощи электронного штангенциркуля (погрешность 0.1 мм) измерены размеры зародышей ($n = 404$): для *D. japonicus* – 129 измерений из 3 локалитетов, для *H. orientalis* – 237 измерений из 8 локалитетов, для *H. savignyi* – 38 измерений из 2 локалитетов (табл. 1).

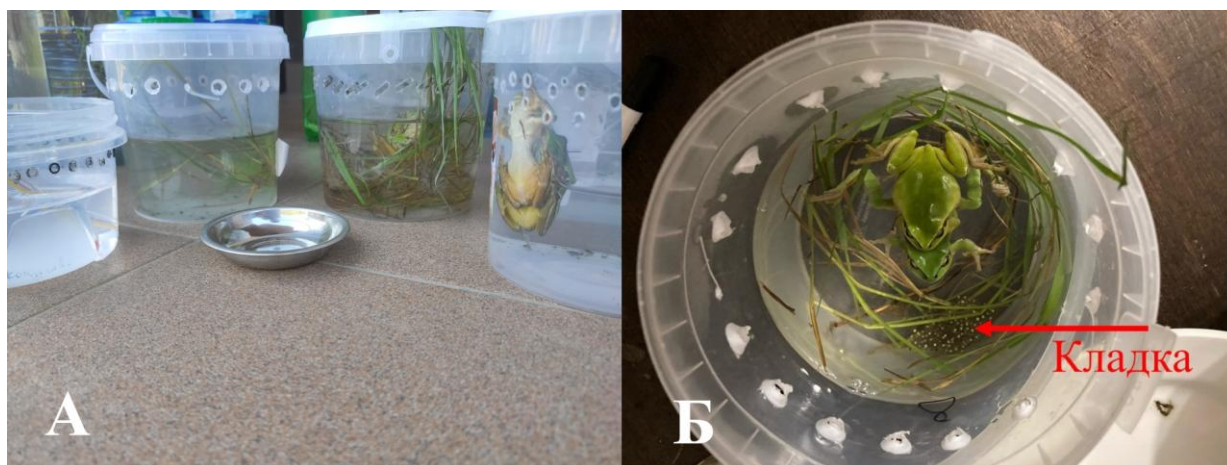


Рисунок 10 – (А) Рассадка взрослых особей *Hyla orientalis shelkownikowi* в нерестовые емкости с целью получения кладок яиц. (Б) Полученная кладка *Hyla orientalis shelkownikowi*

2.5 Анализ данных

Для каждого вида, подвида, локалитета и пола мы рассчитывали среднее арифметическое (M), стандартное отклонение (SD) и размах (min–max) каждого морфометрического показателя квакш. Для уменьшения эффекта мультиколлинеарности переменных и изучения соотношения формы тела мы разделили каждое морфометрическое измерение на геометрическое среднее размеров тела особи (SIZE: рассчитывается как 12-ая степень произведения 12 морфометрических признаков) и получили SIZE-скорректированные значения размеров тела (Mosimann, 1970; Butler, Losos, 2002; Galoyan et al., 2020). После чего преобразовали полученные SIZE-скорректированные значения в логарифмическую форму для повышения гомогенности и нормальности распределения выборки. Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли критериями Лиллиефорса и Левена.

Для всех анализов использовали только SIZE-скорректированные и log-трансформированные размеры тела. Для оценки географической изменчивости морфометрических признаков использовали анализ главных компонент (disregard PCA), основанный на корреляционной матрице. Пошаговый вперед дискриминантный анализ (forward stepwise LDA) использовали для определения морфометрических признаков, которые могли

бы позволить прижизненно идентифицировать: 1. *D. japonicus* (материковая клада) и *D. japonicus* (островная клада); 2. *H. orientalis orientalis*, *H. orientalis shelkownikowi* и *H. orientalis gumilevskii*; 3. *H. orientalis* и *H. savignyi*. Статистический анализ и визуализацию данных осуществляли в программе Past (ver. 4.03).

Мы оценивали распределение квакш в пространстве главных компонент (PC) и дискриминантных корней (DA) в градиенте биоклиматических переменных. Для этого мы использовали NextGIS QGIS (v 24.11.0) для извлечения усредненных в радиусе 1 км от мест сбора материала значений 19 биоклиматических переменных, доступных в базе данных WorldClim 2.0 (Fick, Hijmans, 2017), индекса аридизации (Zomer et al., 2022), почвенно-растительного покрова (база данных Tuanmu, Jetz, 2014, 2015) и рельефа местности (база данных EarthEnv, Amatulli et al., 2018) с разрешением 30 арксекунд. Далее мы использовали Python (библиотека «numpy») для устранения из анализа мультиколлинеарных предикторов. Полученные значения предикторов были проверены на эффект мультиколлинеарности ($|r| > 0,75$) с помощью ранговой корреляции Пирсона. Предикторы с наибольшим количеством мультиколлинеарных и/или сильных связей с остальными были исключены из анализа. В итоге для анализа влияния биоклиматических переменных на распределение квакш в пространстве главных компонент и дискриминантных корней для *D. japonicus* были отобраны: среднегодовая температура (bio1), изотермичность (bio3), максимальная температура самого теплого месяца (bio5), Количество осадков в самый влажный месяц (bio13), вечнозеленые и/или листопадных лесов (EE1), смешанные/остальные леса (EE4), культивируемая растительность (EE7), городские постройки (EE9), бесплодные земли (EE11), крутизна местности (slope), однородность среды (homogeneity); для *H. orientalis* были отобраны: среднегодовая температура (bio1), среднесуточный диапазон температур (bio2), изотермичность (bio3), сезонность температуры (bio4), годовое количество осадков (bio12), сезонность осадков (bio15), количество осадков в

самом теплом квартале (bio18), листопадные широколиственные леса (EE3), смешанные/остальные леса (EE4), культивируемая растительность (EE7), крутизна местности (slope), однородность среды (homogeneity); для *H. savignyi* были отобраны те же предикторы, что и для *H. orientalis* (табл. 2).

Таблица 2 – Отобранные предикторы для оценки взаимосвязи биоклиматических переменных и распределения квакш Северной Евразии в пространстве главных компонент (РС), дискриминантных корней (ДА), продолжительности жизни 95% особей в локалитете, плодовитости и размеров зародышей

Сокращенное название предиктора	Название предиктора	База данных	Источник	<i>Dryophytes japonicus</i>	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Hyla savignyi</i>	Плодовитость и размеры зародышей		
bio1	Среднегодовая температура	WorldC lim 2.1	Fick, Hijmans, 2017	+	+	+	+		
bio2	Среднесуточный диапазон температур			+	+	+	+		
bio3	Изотермичность			+	+	+	+		
bio4	Сезонность температуры				+	+	+		
bio5	Максимальная температура самого теплого месяца								
bio6	Минимальная температура самого холодного месяца								
bio7	Среднегодовой диапазон температур								
bio8	Средняя температура самого влажного квартала						+	+	
bio9	Средняя температура самого засушливого сезона							+	
bio10	Средняя температура самого теплого сезона								
bio11	Средняя температура самого холодного сезона								
bio12	Годовое количество осадков						+	+	+
bio13	Количество осадков в самый влажный месяц					+			
bio14	Количество осадков в самый засушливый месяц								
bio15	Сезонность осадков						+	+	+
bio16	Количество осадков в самом влажном квартале								
bio17	Осадки в самом засушливом квартале								
bio18	Количество осадков в самом теплом квартале						+	+	+
bio19	Количество осадков в самом холодном сезоне								
AI	Индекс аридизации		Zomer et al., 2022						
EE1	Вечнозеленые и/или листопадные хвойные леса	EarthEn v	Tuanmu, Jetz, 2014, 2015	+					
EE2	Вечнозеленые широколиственные леса								

Продолжение таблицы 2

Сокращенное название предиктора	Название предиктора	База данных	Источник	<i>Dryophytes japonicus</i>	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Hyla savignyi</i>	Плодовитость и размеры зародышей
EE3	Листопадные широколиственные леса	EarthEnv	Tuanmu, Jetz, 2014, 2015		+	+	+
EE4	Смешанные/остальные леса			+	+	+	+
EE5	Кустарники						
EE6	Травянистая растительность						
EE7	Культурная растительность			+	+	+	+
EE8	Регулярно затопляемая растительность						
EE9	Городские постройки			+			
EE11	Бесплодные земли (скалы, песчаные массивы)			+			
slope	Крутизна местности (скорость изменения высоты)		+	+	+	+	
homogeneity	Однородность среды		+	+	+	+	
roughness	Шероховатость среды (неровности поверхности)						
			Amatulli et al., 2018				

Примечание. + обозначение, что предиктор был отобран для анализа и не является мультиколлинеарным по отношению к другим отобраным предикторам.

В каждом месте сбора материала (локалитете) для самок и самцов определяли возраст первого размножения (самая молодая особь в нерестовом водоеме), средний возраст и его стандартное отклонение, а также продолжительность жизни 95% особей. Для характеристики географической изменчивости продолжительности жизни *D. japonicus* и *H. orientalis* в градиенте факторов среды (предикторы были теми же, которые использовали при оценке географической изменчивости морфометрических признаков особей) использовали GAM-моделирование и GLM-моделирование. Для каждой модели допускали не более трех наиболее значимых предикторов. Предикторы для GAM-моделирования отбирали на основе информационного критерия Акаике (AIC) в R 4.5.2 (пакет «mgcv»). Предикторы для GLM-моделирования отбирали с помощью пошагового анализа вперед в Statistica 14.0 ($p_{in} < 0,05$, $p_{out} < 0,1$). Полученные GAM и GLM модели сравнивали и отбирали наилучшую на основе скорректированного коэффициента детерминации ($adj. R^2$) и количества статистически значимых предикторов. Далее в NextGIS QGIS (v 24.11.0) с помощью модуля «Load GBIF occurrences» загружали все известные находки *D. japonicus* или *H. orientalis* на карту и обрезали их по маске ареала вида, опубликованного на IUCN (для *D. japonicus* (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023a), для *H. orientalis* (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2022)). На полученный слой накладывали отобранные модели для характеристики географической изменчивости продолжительности жизни 95% особей в локалитете. В случае если была отобрана GAM модель, то новый растровый слой с закодированной информацией о продолжительности жизни 95% особей в локалитете на основе GAM-моделирования создавали в R 4.5.2 (пакет «terra»). В случае если была отобрана GLM модель, то новый растровый слой с закодированной информацией о продолжительности жизни 95% особей в локалитете на основе GLM-моделирования создавали в NextGIS QGIS (v 24.11.0) с помощью модуля «калькулятор растров». Визуализацию географической изменчивости продолжительности жизни 95% особей в локалитете на карте для наглядности

осуществляли с радиусом в 20 км, но с поправкой на минимальные и максимальные значения, полученные для вида в радиусе 1 км.

При сравнении среднего количества яиц в кладке использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а также анализ ковариации (ANCOVA; длина тела самки в качестве ковариаты). Зависимость количества яиц в кладках от длины тела самок, а также от биоклиматических переменных оценивали с помощью линейной корреляции Пирсона (r).

При сравнении средних размеров зародышей также использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а также анализ ковариации (ANCOVA; плодовитость и длина тела самки в качестве ковариаты). Зависимость размеров зародышей от плодовитости и длины тела самок, а также от биоклиматических переменных оценивали также с помощью линейной корреляции Пирсона (r).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 Морфометрическая изменчивость

Географическая изменчивость морфометрических признаков дальневосточной квакши, *Dryophytes japonicus*. Самки *D. japonicus* из разных локалитетов различались по log-трансформированному SIZE ($F_{6, 53} = 2,536$, $p = 0,031$) и шести SIZE-скорректированным и log-трансформированным морфометрическим признакам: длине тела (L; $F_{6, 53} = 37,747$, $p < 0,001$), ширине нижней челюсти (Ltc; $F_{6, 53} = 3,634$, $p = 0,004$), расстоянию между ноздрями (Spn; $F_{6, 53} = 3,074$, $p = 0,012$), диаметру барабанной перепонки (Ltym; $F_{6, 53} = 6,884$, $p < 0,001$), длине пальца задней конечности (Dp; $F_{6, 53} = 2,979$, $p = 0,014$) и длине внутреннего пяточного бугра (Cint; $F_{6, 53} = 3,407$, $p = 0,006$) (приложение А). В отличие от самок самцы из разных локалитетов различались как по log-трансформированному SIZE ($F_{10, 291} = 12,404$, $p < 0,001$), так и по всем SIZE-скорректированным и log-трансформированным морфометрическим признакам: длине тела (L; $F_{10, 291} = 33,933$, $p < 0,001$), ширине нижней челюсти (Ltc; $F_{10, 291} = 12,622$, $p < 0,001$), расстоянию между глазами (Spgr; $F_{10, 291} = 15,870$, $p < 0,001$), расстоянию от переднего края глаза до кончика морды (Dro; $F_{10, 291} = 10,401$, $p < 0,001$), расстоянию от переднего края глаза до ноздри (Dno; $F_{10, 291} = 3,734$, $p < 0,001$), ширине глазной щели (Lo; $F_{10, 291} = 5,489$, $p < 0,001$), расстоянию между ноздрями (Spn; $F_{10, 291} = 22,760$, $p < 0,001$), диаметру барабанной перепонки (Ltym; $F_{10, 291} = 14,166$, $p < 0,001$), длине беда (F; $F_{10, 291} = 13,575$, $p < 0,001$), длине голени (T; $F_{10, 291} = 17,748$, $p < 0,001$), длине пальца задней конечности (Dp; $F_{10, 291} = 13,315$, $p = 0,003$), длине внутреннего пяточного бугра (Cint; $F_{10, 291} = 2,722$, $p = 0,003$) (приложение Б).

Анализ главных компонент, основанный на корреляционной матрице, определил две значимые компоненты, объясняющие 40,04% дисперсии самок и две значимые компоненты, объясняющие 41,69% дисперсии самцов *D. japonicus* по скорректированным морфометрическим признакам. Кластеры самок и самцов *D. japonicus* (материковая клада) и *D. japonicus* (островная

клада) значительно перекрывались, а географическая изменчивость морфометрических признаков *D. japonicus* в основном была объяснена первой компонентой (рис. 11). Как у самок, так и у самцов первая главная компонента (PC1) была связана с длиной тела (L), диаметром барабанной перепонки (Ltym), длиной бедра (F) и голени (T). Вторая главная компонента (PC2) была связана с размерами глаз (Spr, Dno), ноздрей (Dno), ширины головы (Ltc), барабанной перепонки (Ltym) и пальцами задних конечностей (Dp, Cint) (табл. 3).

Таблица 3 – Вклад морфометрических признаков в морфометрическую изменчивость самок и самцов дальневосточной квакши, *Dryophytes japonicus* на основе анализа главных компонент

Признак	Самки		Самцы	
	PC1	PC2	PC1	PC2
L	0,63	0,32	0,59	-0,17
Ltc	0,53	0,52	0,38	-0,18
Spr	0,07	-0,33	0,10	0,64
Dro	-0,12	0,46	-0,48	0,25
Dno	-0,22	-0,48	-0,06	0,64
Lo	-0,26	0,26	0,22	-0,15
Spn	-0,47	0,25	-0,60	0,03
Ltym	-0,51	0,51	-0,69	-0,16
F	0,72	0,05	0,79	0,25
T	0,84	0,10	0,83	0,25
Dp	0,49	-0,52	0,63	-0,39
Cint	-0,12	-0,67	-0,07	-0,62
Eigenvalue	2,77	2,04	3,34	1,66
объяснено дисперсии, %	23,06	16,98	27,87	13,82
p-value	< 0,05	< 0,05	< 0,05	< 0,05

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения с наибольшим вкладом ($r > 0,5$) в морфометрическую изменчивость особей.

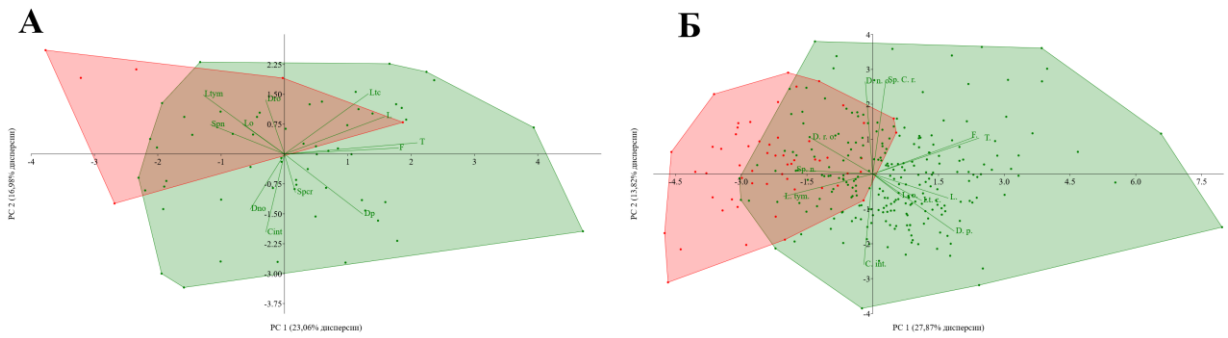


Рисунок 11 – Изменчивость морфометрических признаков у самок (А) и самцов (Б) *Dryophytes japonicus* в пространстве первых двух главных компонент. *Dryophytes japonicus* (материковая клада) обозначены зеленым цветом, *Dryophytes japonicus* (островная клада) обозначены красным цветом

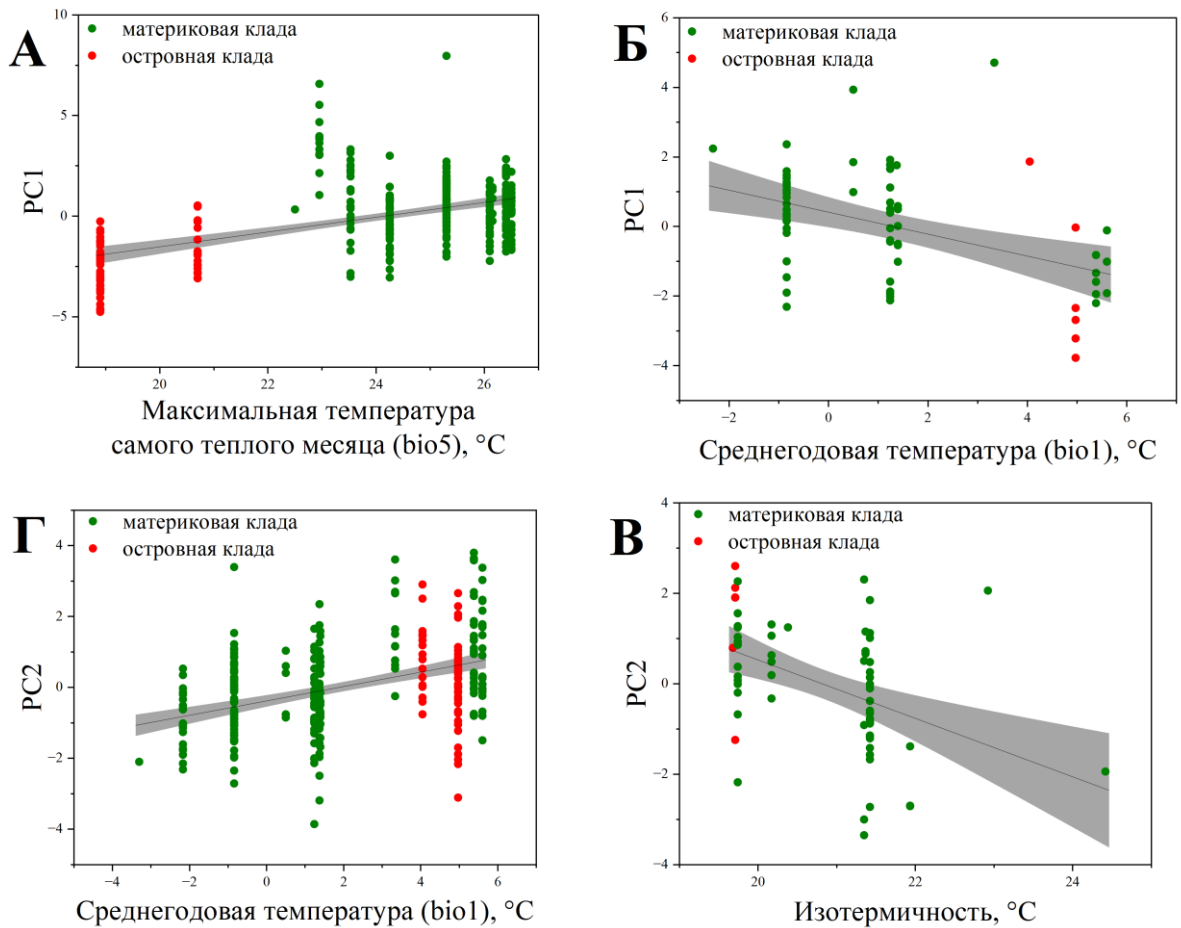


Рисунок 12 – Взаимосвязь PC1 (А, Б) и PC2 (В, Г) морфометрических признаков самцов (А, В) и самок (Б, Г) *Dryophytes japonicus* и биоклиматических переменных с самыми высокими значениями г

Географическая изменчивость морфометрических признаков самок и самцов была связана с биоклиматическими переменными по-разному (табл. 8, 9). У самок значения PC1 уменьшались от *D. japonicus* (материковая клада) к *D. japonicus* (островная клада) с увеличением среднегодовой температуры (bio1; $R^2 = 0,1937$, $r = -0,44$, $p < 0,001$), а значения PC2 уменьшались от *D. japonicus* (островная клада) к *D. japonicus* (материковая клада) с увеличением изотермичности (bio3; $R^2 = 0,1932$, $r = -0,44$, $p < 0,001$). У самцов значения PC1 увеличивались от *D. japonicus* (островная клада) к *D. japonicus* (материковая клада) с увеличением максимальной температуры самого теплого месяца (bio5; $R^2 = 0,2456$, $r = 0,50$, $p < 0,001$), а значения PC2 увеличивались с увеличением среднегодовой температуры (bio1; $R^2 = 0,1678$, $r = 0,41$, $p < 0,001$) (рис. 12). Также для самок и самцов была выявлена зависимость уменьшения длины тела (L) с повышением среднегодовой температуры (bio1; $r = -0,73$, $p < 0,05$ и $r = -0,57$, $p < 0,05$ соответственно) (табл. 8, 9).

Морфометрические признаки для идентификации *Dryophytes japonicus* (материковая клада) и *Dryophytes japonicus* (островная клада). Самки *D. japonicus* (материковая клада) и *D. japonicus* (островная клада) статистически значимо не различались по log-трансформированному SIZE ($F_{1,62} = 0,031$, $p = 0,861$). При этом *D. japonicus* (материковая клада) превосходили *D. japonicus* (островная клада) по SIZE-скорректированным и log-трансформированным длине тела (L; $F_{1,62} = 6,543$, $p = 0,013$), расстоянию от переднего края глаза до ноздри (Dno; $F_{1,62} = 4,075$, $p = 0,048$) и длине первого внутреннего пальца задней конечности от дистального основания пяточного бугра до конца пальца (Dp; $F_{1,62} = 15,721$, $p < 0,001$), но уступали им по расстоянию между ноздрями (Spr; $F_{1,62} = 8,990$, $p = 0,004$) и диаметру барабанной перепонки (Ltm; $F_{1,62} = 11,373$, $p = 0,001$) (табл. 4).

Таблица 4 – Морфометрическая характеристика самок *Dryophytes japonicus* (материковая клада) (n = 58) и *Dryophytes japonicus* (островная клада) (n = 6)

Признак	<i>Dryophytes japonicus</i> (материковая клада)	<i>Dryophytes japonicus</i> (островная клада)	ANOVA		
			F	df	p
L	$\frac{44,73 \pm 2,549}{38,82-49,79}$	$\frac{42,31 \pm 1,795}{39,81-45,18}$	6,543	1, 62	0,013
log(L/SIZE)	$\frac{0,80 \pm 0,020}{0,74-0,83}$	$\frac{0,77 \pm 0,016}{0,75-0,79}$			
Ltc	$\frac{15,06 \pm 0,924}{12,77-17,32}$	$\frac{15,01 \pm 0,705}{14,11-15,77}$	0,025	1, 62	0,876
log(Ltc/SIZE)	$\frac{0,32 \pm 0,014}{0,28-0,35}$	$\frac{0,32 \pm 0,017}{0,30-0,35}$			
Spcr	$\frac{7,49 \pm 0,568}{6,32-9,34}$	$\frac{7,33 \pm 0,284}{6,94-7,75}$	0,453	1, 62	0,504
log(Spcr/SIZE))	$\frac{0,02 \pm 0,022}{-0,04-0,07}$	$\frac{0,01 \pm 0,023}{-0,02-0,4}$			
Dro	$\frac{6,08 \pm 0,381}{5,30-7,21}$	$\frac{6,27 \pm 0,507}{5,44-7,03}$	2,610	1, 62	0,111
log(Dro/SIZE)	$\frac{-0,07 \pm 0,021}{-0,11 - -0,03}$	$\frac{-0,06 \pm 0,029}{-0,09 - -0,01}$			
Dno	$\frac{3,18 \pm 0,296}{2,64-3,94}$	$\frac{2,97 \pm 0,194}{2,80-3,26}$	4,075	1, 62	0,048
log(Dno/SIZE)	$\frac{-0,35 \pm 0,032}{-0,43 - -0,29}$	$\frac{-0,38 \pm 0,028}{-0,42 - -0,34}$			
Lo	$\frac{4,00 \pm 0,344}{3,44-5,02}$	$\frac{3,93 \pm 0,289}{3,58-4,40}$	0,221	1, 62	0,640
log(Lo/SIZE)	$\frac{-0,25 \pm 0,027}{-0,31 - -0,16}$	$\frac{-0,26 \pm 0,021}{-0,28 - -0,23}$			
Spn	$\frac{3,02 \pm 0,286}{2,27-4,01}$	$\frac{3,30 \pm 0,451}{2,70-3,75}$	8,990	1, 62	0,004
log(Spn/SIZE)	$\frac{-0,37 \pm 0,029}{-0,45 - -0,30}$	$\frac{-0,34 \pm 0,046}{-0,40 - -0,29}$			
Ltym	$\frac{2,62 \pm 0,262}{2,04-3,21}$	$\frac{2,91 \pm 0,302}{2,58-3,27}$	11,173	1, 62	0,001
log(Ltym/SIZE)	$\frac{-0,44 \pm 0,033}{-0,53 - -0,36}$	$\frac{-0,39 \pm 0,029}{-0,43 - -0,35}$			
F	$\frac{19,71 \pm 1,174}{17,14-22,20}$	$\frac{19,54 \pm 0,681}{18,86-20,85}$	0,051	1, 62	0,823
log(F/SIZE)	$\frac{0,44 \pm 0,014}{0,41-0,48}$	$\frac{0,44 \pm 0,018}{0,42-0,46}$			
T	$\frac{17,97 \pm 1,032}{15,53-20,50}$	$\frac{17,51 \pm 0,448}{16,94-18,19}$	2,320	1, 62	0,133
log(T/SIZE)	$\frac{0,40 \pm 0,013}{0,37-0,43}$	$\frac{0,39 \pm 0,017}{0,37-0,41}$			
Dp	$\frac{7,52 \pm 0,647}{6,17-9,31}$	$\frac{6,92 \pm 0,298}{6,44-7,20}$	15,721	1, 62	<0,001
log(Dp/SIZE)	$\frac{0,02 \pm 0,020}{-0,05-0,07}$	$\frac{-0,01 \pm 0,015}{-0,03-0,01}$			
Cint	$\frac{2,30 \pm 0,295}{1,74-2,98}$	$\frac{2,28 \pm 0,163}{2,07-2,55}$	0,013	1, 62	0,910
log(Cint/SIZE)	$\frac{-0,50 \pm 0,040}{-0,58 - -0,42}$	$\frac{-0,50 \pm 0,021}{-0,52 - -0,47}$			
SIZE	$\frac{0,85 \pm 0,026}{0,80-0,91}$	$\frac{0,85 \pm 0,019}{0,83-0,88}$	0,031	1, 62	0,861

Согласно результатам дискриминантного анализа, четыре SIZE-скорректированные и log-трансформированные морфометрические признака

вносили статистически значимый вклад для идентификации самок *D. japonicus* (материковая клада) и *D. japonicus* (островная клада): длина пальца задней конечности (Dp; $F = 21,562$; $p < 0,001$), расстояние от переднего края глаза до ноздри (Dno; $F = 15,550$; $p < 0,001$), длина тела (L; $F = 12,735$; $p = 0,001$), ширина глазной щели (Lo; $F = 4,125$; $p = 0,047$) (табл. 5) – с уровнем достоверной классификации 92,2% (метод складного ножа): 5 особей *D. japonicus* (материковая клада) были отнесены к *D. japonicus* (островная клада) (рис. 13А). Дивергенция самок в пространстве дискриминантной функции была сильно связана со среднегодовой температурой (bio1; $R^2 = 2418$, $r = -0,49$, $p < 0,05$) и с максимальной температурой самого теплого месяца (bio5; $R^2 = 0,4122$, $r = 0,64$, $p < 0,05$) (табл. 8; рис. 13Б, В).

Таблица 5 – Отбор морфометрических признаков для дифференции самок *D. japonicus* (материковая клада) были отнесены к *D. japonicus* (островная клада) (дискриминантный анализ: метод пошаговый вперед)

Признак	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
L	12,735	0,001		
Ltc			0,677	0,414
Spcr			2,778	0,101
Dro			0,174	0,678
Dno	15,550	<0,001		
Lo	4,125	0,047		
Spn			0,285	0,595
Ltym			0,366	0,548
F			<0,001	0,985
T			0,077	0,783
Dp	21,562	<0,001		
Cint			0,028	0,868

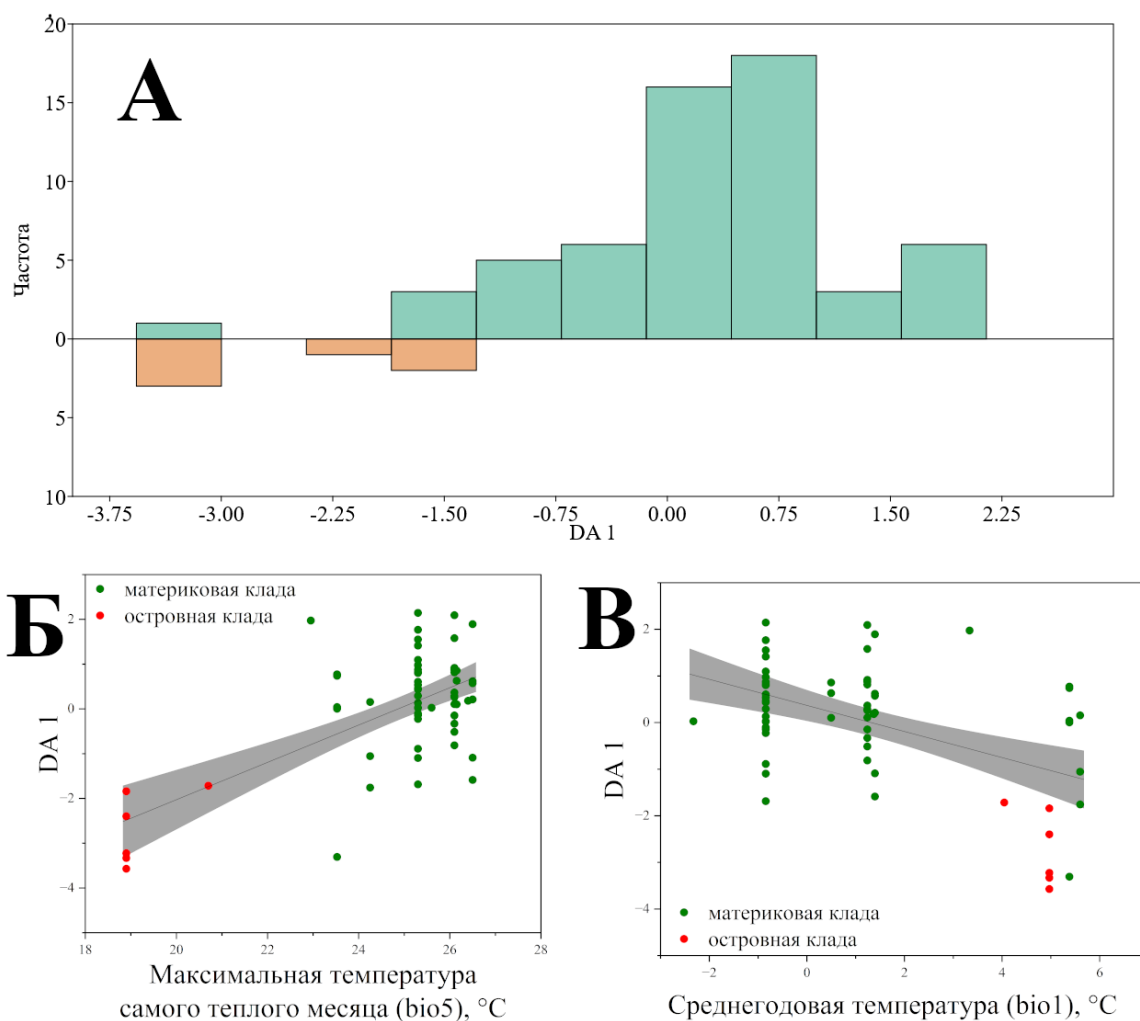


Рисунок 13 – Распределение самок *Dryophytes japonicus* (материковая клада) (обозначены зеленым цветом) и *Dryophytes japonicus* (островная клада) (обозначены оранжевым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве дискриминантной функции (DA) (A) и взаимосвязь между распределением самок в пространстве дискриминантного корня (DA) и предикторами с самыми высокими значениями r : максимальная температуры самого теплого месяца (bio5) (Б) и среднегодовая температура (bio1) (В)

Самцы *D. japonicus* (материковая клада) уступали по \log -трансформированному SIZE самцам *D. japonicus* (островная клада) ($F_{1, 301} = 4,701$, $p = 0,031$). Кроме того первые превосходили вторых по SIZE-скорректированным и \log -трансформированным длине тела (L; $F_{1, 301} = 45,447$, $p < 0,001$), размеру глаза (Lo; $F_{1, 301} = 26,658$, $p < 0,001$), и размерам задних конечностей (для F; $F_{1, 301} = 34,279$, $p < 0,001$; для T; $F_{1, 301} = 59,455$, $p < 0,001$;

для Dp; $F_{1, 301} = 101,908$, $p < 0,001$), но уступали им по расстоянию от переднего края глаза до кончика морды (Dro; $F_{1, 301} = 47,701$, $p < 0,001$), расстоянию между ноздрями (Spn; $F_{1, 301} = 98,616$, $p < 0,001$) и размерам барабанной перепонки (Ltym; $F_{1, 301} = 57,369$, $p = 0,001$) (табл. 6).

Таблица 6 – Морфометрическая характеристика самцов *Dryophytes japonicus* (материковая клада) ($n = 247$) и *Dryophytes japonicus* (островная клада) ($n = 56$)

Признак	<i>Dryophytes japonicus</i> (материковая клада)	<i>Dryophytes japonicus</i> (островная клада)	ANOVA		
			F	df	p
L	$\frac{40,00 \pm 2,491}{34,04 - 46,84}$	$\frac{39,14 \pm 1,989}{35,17 - 43,13}$	45,447	1, 301	<0,001
log(L/SIZE)	$\frac{0,79 \pm 0,018}{0,71 - 0,83}$	$\frac{0,77 \pm 0,014}{0,74 - 0,80}$			
Ltc	$\frac{13,83 \pm 0,884}{11,57 - 16,53}$	$\frac{13,98 \pm 0,785}{12,55 - 16,42}$	2,170	1, 301	0,142
log(Ltc/SIZE)	$\frac{0,33 \pm 0,018}{0,26 - 0,41}$	$\frac{0,32 \pm 0,014}{0,30 - 0,37}$			
Spcr	$\frac{6,79 \pm 0,507}{5,47 - 8,20}$	$\frac{6,87 \pm 0,425}{6,07 - 8,02}$	0,788	1, 301	0,375
log(Spcr/SIZE)	$\frac{0,02 \pm 0,025}{-0,05 - 0,09}$	$\frac{0,01 \pm 0,027}{-0,06 - 0,06}$			
Dro	$\frac{5,61 \pm 0,431}{4,07 - 7,01}$	$\frac{6,03 \pm 0,377}{5,00 - 6,75}$	47,701	1, 301	<0,001
log(Dro/SIZE)	$\frac{-0,07 \pm 0,023}{-0,18 - -0,01}$	$\frac{-0,04 \pm 0,019}{-0,09 - -0,01}$			
Dno	$\frac{2,89 \pm 0,286}{2,08 - 3,80}$	$\frac{2,95 \pm 0,274}{2,37 - 3,75}$	0,007	1, 301	0,936
log(Dno/SIZE)	$\frac{-0,35 \pm 0,035}{-0,44 - -0,23}$	$\frac{-0,35 \pm 0,032}{-0,45 - -0,29}$			
Lo	$\frac{3,81 \pm 0,338}{2,89 - 4,65}$	$\frac{3,69 \pm 0,338}{3,07 - 4,54}$	26,658	1, 301	<0,001
log(Lo/SIZE)	$\frac{-0,24 \pm 0,028}{-0,34 - -0,17}$	$\frac{-0,26 \pm 0,031}{-0,32 - -0,18}$			
Spn	$\frac{2,78 \pm 0,276}{1,99 - 3,68}$	$\frac{3,16 \pm 0,322}{2,61 - 3,76}$	98,616	1, 301	<0,001
log(Spn/SIZE)	$\frac{-0,38 \pm 0,033}{-0,48 - -0,29}$	$\frac{-0,33 \pm 0,029}{-0,39 - -0,28}$			
Ltym	$\frac{2,42 \pm 0,295}{1,40 - 3,36}$	$\frac{2,76 \pm 0,432}{2,01 - 4,12}$	57,369	1, 301	<0,001
log(Ltym/SIZE)	$\frac{-0,43 \pm 0,040}{-0,62 - -0,32}$	$\frac{-0,39 \pm 0,047}{-0,49 - -0,26}$			
F	$\frac{17,89 \pm 1,048}{14,71 - 20,74}$	$\frac{17,64 \pm 0,862}{15,93 - 19,20}$	34,279	1, 301	<0,001
log(F/SIZE)	$\frac{0,44 \pm 0,017}{0,40 - 0,49}$	$\frac{0,42 \pm 0,015}{0,40 - 0,46}$			
T	$\frac{16,19 \pm 0,981}{13,32 - 18,79}$	$\frac{15,81 \pm 0,732}{14,29 - 17,64}$	59,455	1, 301	<0,001
log(T/SIZE)	$\frac{0,39 \pm 0,016}{0,35 - 0,47}$	$\frac{0,38 \pm 0,014}{0,35 - 0,41}$			
Dp	$\frac{6,66 \pm 0,522}{4,88 - 8,11}$	$\frac{6,33 \pm 0,484}{5,21 - 7,51}$	101,907	1, 301	<0,001
log(Dp/SIZE)	$\frac{0,01 \pm 0,026}{-0,06 - 0,07}$	$\frac{-0,02 \pm 0,020}{-0,08 - 0,01}$			

Продолжение таблицы 6

Признак	<i>Dryophytes japonicus</i> (материковая клада)	<i>Dryophytes japonicus</i> (островная клада)	ANOVA		
			F	df	p
Cint	$\frac{2,04 \pm 0,262}{1,17-2,81}$	$\frac{2,04 \pm 0,250}{1,62-2,96}$	1,374	1, 301	0,242
log(Cint/SIZE)	$\frac{-0,51 \pm 0,044}{-0,68 - -0,38}$	$\frac{-0,52 \pm 0,039}{-0,57 - -0,40}$			
SIZE	$\frac{0,81 \pm 0,027}{0,74-0,89}$	$\frac{0,82 \pm 0,025}{0,78-0,87}$	4,701	1, 301	0,031

Согласно результатам дискриминантного анализа, семь SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признака вносили статистически значимый вклад для идентификации самцов *D. japonicus* (материковая клада) и *D. japonicus* (островная клада): расстояние между ноздрями (Spn; $F = 35,186$; $p < 0,001$), длина тела (L; $F = 18,305$; $p < 0,001$), длина пальца задней конечности (Dp; $F = 12,847$; $p < 0,001$), расстояние от переднего края глаза до кончика морды (Dro; $F = 11,660$; $p = 0,001$), ширина глазной щели (Lo; $F = 10,773$; $p = 0,001$), диаметр барабанной перепонки (Ltym; $F = 9,981$; $p = 0,002$), ширина нижней челюсти (Ltc; $F = 7,843$; $p = 0,005$) (табл. 7) – с уровнем достоверной классификации 91,4% (метод складного ножа): 21 особь *D. japonicus* (материковая клада) была отнесена к *D. japonicus* (островная клада) и 5 *D. japonicus* (островная клада) особей были отнесены к *D. japonicus* (материковая клада) (рис. 14А). Как и у самок, дивергенция самцов в пространстве дискриминантной функции была сильно связана со среднегодовой температурой (bio1; $R^2 = 1358$, $r = -0,37$, $p < 0,05$) и с максимальной температурой самого теплого месяца (bio5; $R^2 = 0,3663$, $r = 0,61$, $p < 0,05$) (табл. 9; рис. 14Б, В).

Таблица 7 – Отбор морфометрических признаков для дифференции самцов *D. japonicus* (материковая клада) были отнесены к *D. japonicus* (островная клада) (дискриминантный анализ: метод пошаговый вперед)

Признак	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
L	18,305	<0,001		
Ltc	7,843	0,005		
Spnr			0,308	0,579

Продолжение таблицы 7

Признак	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
Dro	11,660	0,001		
Dno			0,678	0,411
Lo	10,773	0,001		
Spn	35,186	<0,001		
Ltym	9,981	0,002		
F			0,932	0,335
T			0,036	0,850
Dp	12,847	<0,001		
Cint			0,253	0,616

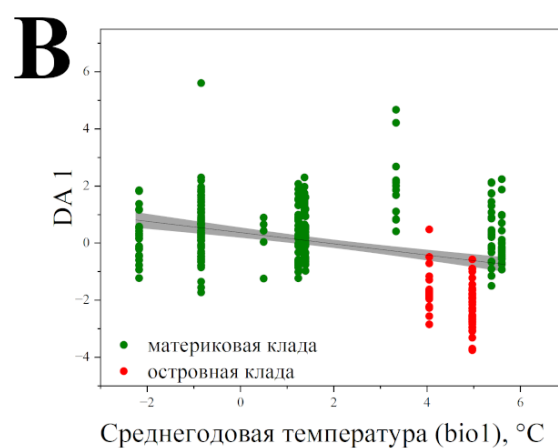
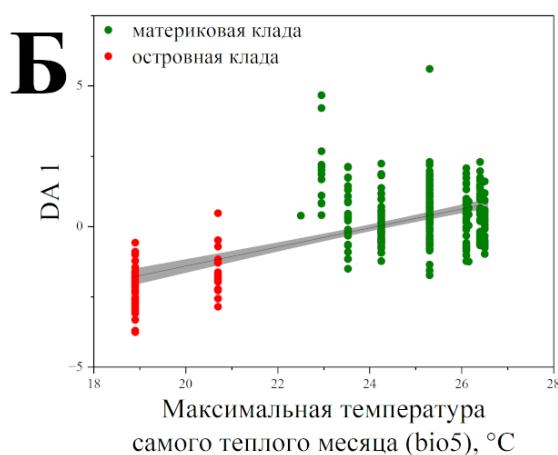
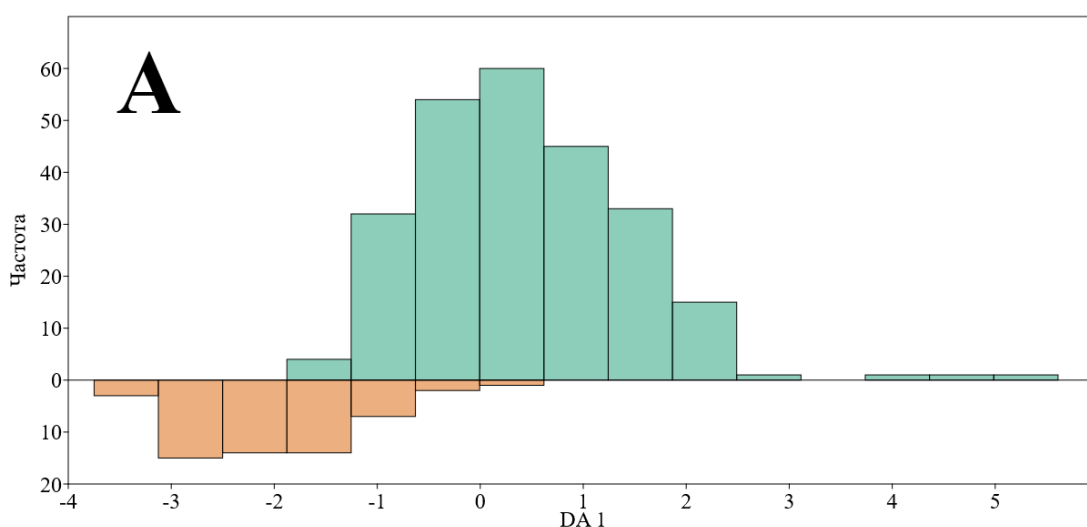


Рисунок 14 – Распределение самцов *Dryophytes japonicus* (материковая клада) (обозначены зеленым цветом) и *Dryophytes japonicus* (островная клада) (обозначены оранжевым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве дискриминантной функции (DA) (A) и взаимосвязь между распределением самцов в пространстве дискриминантного корня (DA) и предикторами с самыми высокими значениями r : максимальная температуры самого теплого месяца (bio5) (Б) и среднегодовая температура (bio1) (В)

Таблица 8 – Зависимость SIZE, SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаков, главных компонент (PC1 и PC2) и дискриминантного коря (DA1) от факторов среды у самок *Dryophytes japonicus*

Признак	bio1	bio3	bio5	bio13	EE1	EE4	EE7	EE9	EE11	slope	homogeneity
L	-0,713	-0,084	0,537	-0,133	0,136	-0,172	0,337	0,171	-0,322	-0,557	0,117
Ltc	-0,324	-0,062	0,162	-0,164	0,170	0,099	0,071	0,044	-0,241	-0,298	0,035
Spcr	0,224	0,227	-0,038	0,084	-0,167	0,046	-0,050	-0,107	0,187	0,369	-0,250
Dro	0,116	-0,183	-0,136	0,186	0,074	0,299	-0,014	-0,186	-0,115	-0,019	0,295
Dno	0,058	0,128	0,102	-0,113	-0,034	-0,048	-0,133	0,125	0,180	0,153	0,010
Lp	0,038	-0,202	0,105	0,206	-0,207	-0,157	0,234	-0,119	0,166	-0,074	0,008
Spn	0,027	-0,320	-0,261	0,099	0,136	-0,056	-0,032	0,008	-0,140	-0,231	0,173
Ltym	0,500	-0,358	-0,389	0,433	-0,326	0,056	0,226	-0,469	0,133	0,150	0,126
F	0,018	0,414	-0,036	-0,152	0,007	0,170	-0,107	-0,044	-0,088	0,287	-0,280
T	-0,266	0,255	0,202	-0,228	0,078	0,035	0,002	0,093	-0,155	-0,013	-0,131
Dp	-0,208	0,408	0,355	-0,225	-0,027	0,034	-0,084	0,113	0,100	0,195	-0,087
Cint	-0,047	0,204	-0,089	-0,295	0,265	-0,091	-0,322	0,388	-0,021	-0,025	-0,179
PC1	-0,440	0,361	0,375	-0,311	0,125	0,050	0,013	0,160	-0,192	-0,061	-0,160
PC2	-0,030	-0,440	-0,091	0,278	-0,051	0,084	0,314	-0,300	-0,202	-0,299	0,254
DA1	-0,492	0,257	0,642	-0,237	-0,029	-0,149	0,117	0,214	0,056	-0,098	0,012
SIZE	0,088	0,168	-0,146	-0,187	0,154	-0,096	-0,351	0,272	0,052	0,146	-0,090

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения со статистически значимым уровнем надежности ($p < 0,05$).

Таблица 9 – Зависимость SIZE, SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаков, главных компонент (PC1 и PC2) и дискриминантного коря (DA1) от факторов среды у самцов *Dryophytes japonicus*

Признак	bio1	bio3	bio5	bio13	EE1	EE4	EE7	EE9	EE11	slope	homogeneity
L	-0,568	-0,009	0,521	-0,195	0,073	-0,331	0,305	0,274	-0,249	-0,385	-0,165
Ltc	-0,370	0,108	0,179	-0,096	0,036	-0,148	0,256	-0,045	-0,239	-0,231	-0,281
Spcr	0,382	0,040	-0,053	0,196	-0,389	0,071	0,044	-0,247	0,294	0,457	-0,175
Dro	0,276	-0,213	-0,306	0,153	0,015	0,237	0,016	-0,238	-0,052	-0,086	0,064
Dno	0,141	0,145	-0,102	-0,076	-0,032	0,008	-0,183	0,060	0,156	0,248	-0,066
Lp	-0,064	0,049	0,287	-0,013	-0,197	-0,083	0,106	-0,011	0,247	0,012	0,018
Spn	0,140	-0,461	-0,360	0,044	0,218	-0,054	-0,072	0,062	-0,168	-0,352	0,292
Ltym	0,217	-0,301	-0,310	0,152	0,060	0,092	0,048	-0,174	-0,085	-0,238	0,164
F	-0,152	0,369	0,194	-0,169	-0,016	0,002	-0,126	0,121	0,049	0,318	-0,232
T	-0,102	0,263	0,273	-0,086	-0,063	-0,049	-0,114	0,203	0,099	0,334	-0,092
Dp	-0,253	0,253	0,413	-0,004	-0,016	0,042	0,003	0,144	0,011	0,172	0,032
Cint	-0,158	0,226	0,004	-0,101	0,130	0,027	-0,095	0,059	-0,067	0,029	-0,015
PC1	-0,353	0,384	0,496	-0,160	-0,087	-0,126	0,040	0,198	0,047	0,231	-0,231
PC2	0,410	-0,005	-0,209	0,088	-0,213	0,086	-0,126	-0,120	0,245	0,386	-0,099
DA1	-0,369	0,371	0,605	-0,137	-0,140	-0,136	0,088	0,205	0,125	0,196	-0,162
SIZE	0,022	-0,010	-0,168	-0,072	0,237	0,027	-0,321	0,209	0,081	-0,034	0,321

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения со статистически значимым уровнем надежности ($p < 0,05$).

Географическая изменчивость морфометрических признаков восточной квакши, *Hyla orientalis*. Самки *H. orientalis* из разных локалитетов различались по log-трансформированному SIZE ($F_{11, 73} = 10,691$, $p < 0,001$) и SIZE-скорректированным и log-трансформированным длине тела (L; $F_{11, 73} = 2,935$, $p = 0,003$), расстоянию между глазами (Spr; $F_{11, 73} = 7,172$, $p < 0,001$), расстоянию от переднего края глаза до кончика морды (Dro; $F_{11, 73} = 3,111$, $p = 0,001$), ширине глазной щели (Lo; $F_{11, 73} = 2,696$, $p = 0,006$), расстоянию между ноздрями (Spr; $F_{11, 73} = 4,707$, $p < 0,001$), диаметру барабанной перепонки (Ltum; $F_{11, 73} = 10,703$, $p < 0,001$), длине бедра (F; $F_{11, 73} = 4,205$, $p < 0,001$), длине голени (T; $F_{11, 73} = 8,225$, $p < 0,001$), длине пальца задней конечности (Dp; $F_{11, 73} = 2,283$, $p = 0,018$) и длине внутреннего пяточного бугра (Cint; $F_{11, 73} = 2,005$, $p = 0,040$) (приложение В). В отличие от самок самцы *H. orientalis* из разных локалитетов различались как по log-трансформированному SIZE ($F_{27, 556} = 23,894$, $p < 0,001$), так и по всем SIZE-скорректированным и log-трансформированным морфометрическим признакам: длине тела (L; $F_{27, 556} = 16,239$, $p < 0,001$), ширине нижней челюсти (Ltc; $F_{27, 556} = 8,033$, $p < 0,001$), расстоянию между глазами (Spr; $F_{27, 556} = 16,216$, $p < 0,001$), расстоянию от переднего края глаза до кончика морды (Dro; $F_{27, 556} = 19,614$, $p < 0,001$), расстоянию от переднего края глаза до ноздри (Dno; $F_{27, 556} = 5,833$, $p < 0,001$), ширине глазной щели (Lo; $F_{27, 556} = 6,125$, $p < 0,001$), расстоянию между ноздрями (Spr; $F_{27, 556} = 13,856$, $p < 0,001$), диаметру барабанной перепонки (Ltum; $F_{27, 556} = 11,440$, $p < 0,001$), длине бедра (F; $F_{27, 556} = 11,199$, $p < 0,001$), длине голени (T; $F_{27, 556} = 20,375$, $p < 0,001$), длине пальца задней конечности (Dp; $F_{27, 556} = 6,435$, $p < 0,001$) и длине внутреннего пяточного бугра (Cint; $F_{27, 556} = 8,592$, $p = 0,003$) (приложение Г).

Анализ главных компонент, основанный на корреляционной матрице, определил две значимые компоненты, объясняющие 43,40% дисперсии самок по скорректированным морфометрическим признакам и две значимые компоненты, объясняющие 39,12% дисперсии самцов *H. orientalis* по скорректированным морфометрическим признакам. Кластеры самок и самцов

H. orientalis orientalis и *H. orientalis gumilevskii* перекрывались и находились внутри кластера *H. orientalis shelkownikowi*. Географическая изменчивость морфометрических признаков особей в основном была объяснена первой компонентой (рис. 15). Первая главная компонента (PC1) в большей степени была связана с длиной задних конечностей (F и T) как у самок, так и у самцов. Вторая главная компонента (PC2) была связана с размерами глаз (Spcr, Dro, Lo), ноздрей (Dno), длины челюсти (Dro) и пальцами задних конечностей (Dp, Cint) (табл. 10).

Таблица 10 – Вклад морфометрических признаков в морфометрическую изменчивость самок и самцов восточной квакши, *Hyla orientalis* на основе анализа главных компонент

Признак	Самки		Самцы	
	PC1	PC2	PC1	PC2
L	0,450	0,326	0,531	0,319
Ltc	0,413	0,341	0,575	0,060
Spcr	0,630	-0,502	0,352	-0,633
Dro	0,404	-0,574	0,280	-0,573
Dno	0,011	-0,026	-0,085	-0,550
Lo	0,112	-0,518	0,145	0,087
Spn	-0,380	-0,111	-0,367	-0,319
Ltym	-0,708	-0,032	-0,606	0,299
F	0,768	0,410	0,692	0,226
T	0,826	0,238	0,813	0,192
Dp	0,103	0,616	0,108	0,615
Cint	-0,585	0,549	-0,469	0,417
Eigenvalue	3,22	1,99	2,72	1,98
объяснено дисперсии, %	26,80	16,60	22,65	16,47
p-value	< 0,05	< 0,05	< 0,05	< 0,05

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения с наибольшим вкладом ($r > 0,5$) в морфометрическую изменчивость особей.

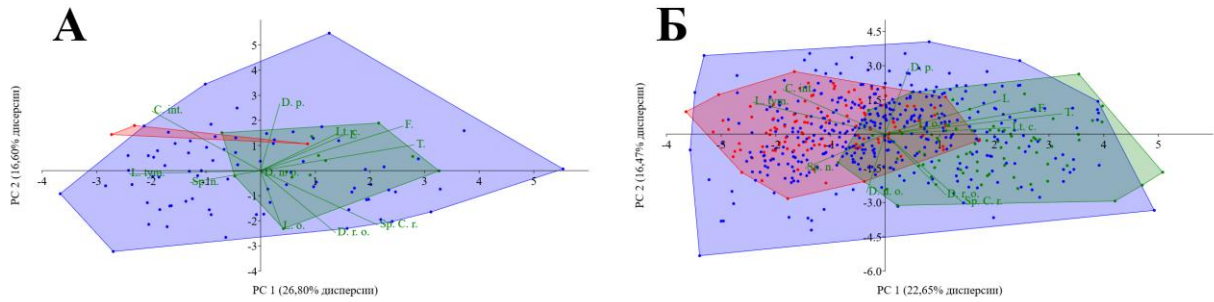


Рисунок 15 – Изменчивость морфометрических признаков у самок (А) и самцов (Б) *Hyla orientalis* в пространстве первых двух главных компонент. *Hyla orientalis orientalis* обозначены красным цветом, *Hyla orientalis shelkownikowi* обозначены синим цветом, *Hyla orientalis gumilevskii* обозначены зеленым цветом

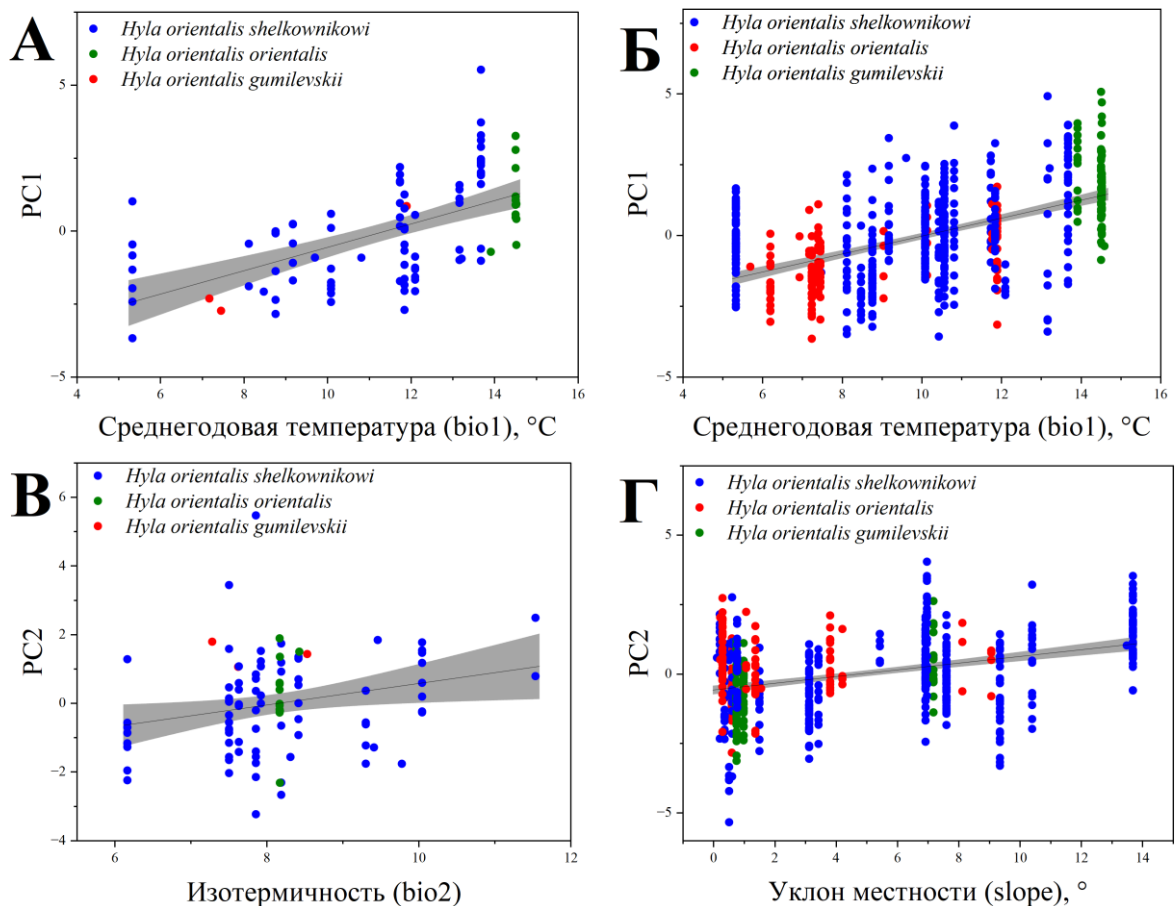


Рисунок 16 – Взаимосвязь PC1 (А, Б) и PC2 (В, Г) морфометрических признаков самок (А, В) и самцов (Б, Г) *Hyla orientalis* и биоклиматических переменных с самыми высокими значениями r

Географическая изменчивость морфометрических признаков самок и самцов *H. orientalis* была связана с биоклиматическими переменными (табл. 15, 16). Наибольшее влияние на первую компоненту (наибольшая изменчивость) оказывала среднегодовая температура (bio1; $R^2 = 0,3343$, $r = 0,58$, $p < 0,001$ и $R^2 = 0,2790$, $r = 0,53$, $p < 0,001$ соответственно), а на вторую компоненту изменчивости самок среднесуточный диапазон температур (bio1; $R^2 = 0,3343$, $r = 0,58$, $p < 0,001$), изменчивости самцов – уклон местности (slope; $R^2 = 0,1344$, $r = 0,37$, $p < 0,001$) (рис. 16). Только SIZE-скорректированные и log-трансформированные длина голени (T) у самок и самцов и диаметр барабанной перепонки (Ltyum) у самок имели сильную корреляцию ($r > 0,5$) с факторами среды (табл. 15, 16).

Морфометрические признаки для идентификации *Hyla orientalis orientalis*, *Hyla orientalis shelkownikowi* и *Hyla orientalis gumilevskii*. Подвиды самок *H. orientalis* статистически значимо различались по log-трансформированному SIZE ($F_{2, 90} = 4,017$, $p = 0,021$) и трем SIZE-скорректированным и log-трансформированным признакам: расстоянию между глазами (Sprcg; $F_{2, 90} = 3,932$, $p = 0,023$), диаметру барабанной перепонки (Ltyum; $F_{2, 90} = 7,410$, $p = 0,001$) и длине голени (T; $F_{2, 90} = 5,382$, $p = 0,006$) (табл. 11).

Таблица 11 – Морфометрическая характеристика самок *Hyla orientalis orientalis* (n = 3), *Hyla orientalis shelkownikowi* (n = 78) и *Hyla orientalis gumilevskii* (n = 12).

Признак	<i>Hyla orientalis gumilevski</i> ^a	<i>Hyla orientalis orientalis</i> ^б	<i>Hyla orientalis shelkownikowi</i> ^в	ANOVA			
				F	df	p	Апостериорное сравнение
L	$\frac{43,18 \pm 3,393}{38,06-51,62}$	$\frac{50,94 \pm 2,340}{48,74-53,40}$	$\frac{44,94 \pm 4,897}{34,89-54,52}$	2,204	2, 90	0,116	-
log(L/SIZE)	$\frac{0,79 \pm 0,016}{0,76-0,81}$	$\frac{0,79 \pm 0,015}{0,78-0,80}$	$\frac{0,78 \pm 0,016}{0,74-0,81}$				
Ltc	$\frac{13,77 \pm 1,055}{11,78-15,95}$	$\frac{16,35 \pm 0,859}{15,36-16,89}$	$\frac{14,61 \pm 1,563}{11,40-17,32}$	0,116	2, 90	0,891	-
log(Ltc/SIZE)	$\frac{0,30 \pm 0,013}{0,27-0,31}$	$\frac{0,29 \pm 0,011}{0,28-0,30}$	$\frac{0,29 \pm 0,013}{0,26-0,33}$				

Продолжение таблицы 11

Признак	<i>Hyla orientalis gumilevski</i> ^a	<i>Hyla orientalis orientalis</i> ^b	<i>Hyla orientalis shelkownikowi</i> ^c	ANOVA			
				F	df	p	Апостериорное сравнение
Spcr	<u>7,69±0,705</u> 6,77–8,60	<u>8,14±0,748</u> 7,29–8,71	<u>8,09±0,678</u> 6,43–9,43	3,932	2, 90	0,023	б<а=в
log(Spcr/SIZE)	<u>0,04±0,025</u> -0,01–0,08	<u>-0,01±0,019</u> -0,02–0,01	<u>0,04±0,031</u> -0,03–0,10				
Dro	<u>6,07±0,497</u> 5,25–6,83	<u>6,87±0,203</u> 6,64–7,01	<u>6,58±0,591</u> 5,47–7,77	0,811	2, 90	0,448	-
log(Dro/SIZE)	<u>-0,06±0,027</u> -0,11 – -0,03	<u>-0,08±0,037</u> -0,11 – -0,04	<u>-0,05±0,029</u> -0,13–0,02				
Dno	<u>3,19±0,299</u> 2,76–3,70	<u>3,49±0,312</u> 3,29–3,85	<u>3,34±0,388</u> 2,42–4,29	1,248	2, 90	0,292	-
log(Dno/SIZE)	<u>-0,34±0,028</u> -0,38 – -0,29	<u>-0,38±0,029</u> -0,41 – -0,36	<u>-0,34±0,032</u> -0,42 – -0,27				
Lo	<u>4,03±0,340</u> 3,37–4,64	<u>4,89±0,374</u> 4,55–5,29	<u>4,31±0,557</u> 2,25–5,86	0,048	2, 90	0,953	-
log(Lo/SIZE)	<u>-0,24±0,023</u> -0,28 – -0,19	<u>-0,23±0,036</u> -0,27 – -0,20	<u>-0,24±0,050</u> -0,45 – -0,14				
Spn	<u>3,04±0,296</u> 2,54–3,46	<u>3,52±0,410</u> 3,10–3,92	<u>3,20±0,476</u> 1,98–4,61	0,243	2, 90	0,785	-
log(Spn/SIZE)	<u>-0,36±0,028</u> -0,40 – -0,32	<u>-0,38±0,020</u> -0,39 – -0,35	<u>-0,37±0,049</u> -0,49 – -0,18				
Ltym	<u>2,13±0,321</u> 1,34–2,50	<u>3,09±0,695</u> 2,47–3,84	<u>2,61±0,504</u> 1,74–3,52	7,410	2, 90	0,001	а<б=в
log(Ltym/SIZE)	<u>-0,52±0,053</u> -0,64 – -0,45	<u>-0,44±0,081</u> -0,49 – -0,34	<u>-0,46±0,050</u> -0,58 – -0,38				
F	<u>21,18±1,745</u> 17,91–24,62	<u>24,91±0,779</u> 24,05–25,57	<u>22,17±2,441</u> 17,46–26,29	0,909	2, 90	0,406	-
log(F/SIZE)	<u>0,48±0,011</u> 0,47–0,51	<u>0,48±0,019</u> 0,46–0,50	<u>0,47±0,020</u> 0,43–0,53				
T	<u>20,33±1,732</u> 17,33–24,01	<u>22,89±1,105</u> 21,98–24,12	<u>20,71±2,092</u> 16,76–24,60	5,382	2, 90	0,006	б=а>в=б
log(T/SIZE)	<u>0,47±0,011</u> 0,45–0,48	<u>0,44±0,017</u> 0,42–0,46	<u>0,45±0,020</u> 0,40–0,50				
Dp	<u>6,85±0,736</u> 5,58–8,16	<u>8,60±1,077</u> 7,56–9,71	<u>7,45±0,998</u> 5,49–9,13	0,853	2, 90	0,430	-
log(Dp/SIZE)	<u>-0,01±0,026</u> -0,06–0,04	<u>0,01±0,024</u> -0,01–0,04	<u>0,00±0,027</u> -0,08–0,06				
Cint	<u>1,94±0,267</u> 1,52–2,47	<u>2,69±0,480</u> 2,15–3,06	<u>2,04±0,411</u> 1,38–2,96	2,688	2, 90	0,073	-
log(Cint/SIZE)	<u>-0,56±0,042</u> -0,65 – -0,50	<u>-0,49±0,05</u> -0,55 – -0,46	<u>-0,57±0,056</u> -0,69 – -0,39				
SIZE	<u>0,84±0,035</u> 0,77–0,90	<u>0,92±0,032</u> 0,88–0,95	<u>0,87±0,047</u> 0,77–0,95	4,017	2, 90	0,021	в=а<б=в

Согласно результатам дискриминантного анализа, два SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признака вносили статистически значимый вклад для идентификации самок *H. orientalis orientalis*, *H. orientalis shelkownikowi* и *H. orientalis gumilevskii*: диаметр барабанной перепонки Ltym (F = 7,493; p = 0,001) и расстояние между глазами Spcr (F = 4,042; p = 0,021) (табл. 12) – с уровнем достоверной классификации

63,4% (метод складного ножа): *H. orientalis gumilevskii* были отнесены к *H. orientalis orientalis* (1 особь) и *H. orientalis shelkownikowi* (2 особи); 1 особь *H. orientalis orientalis* была отнесена к *H. orientalis shelkownikowi*; *H. orientalis shelkownikowi* были отнесены к *H. orientalis gumilevskii* (15 особей) и *H. orientalis orientalis* (15 особей) (рис. 17А). Дивергенция самок в пространстве первой дискриминантной функции (DA1) была сильно связана со среднегодовой температурой (bio1; $R^2 = 0,2763$, $r = 0,53$, $p < 0,001$), дивергенция в пространстве второй дискриминантной функции (DA2) была связана с годовым количеством осадков (bio12; $R^2 = 0,1503$, $r = -0,39$, $p < 0,001$) (табл. 15, рис. 17Б, В).

Таблица 12 – Отбор морфометрических признаков для дифференции самок *Hyla orientalis orientalis*, *Hyla orientalis shelkownikowi* и *Hyla orientalis gumilevskii* (дискриминантный анализ: метод пошаговый вперед)

Признак	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
L			0,759	0,471
Ltc			0,011	0,989
Spcr	4,042	0,021		
Dro			1,249	0,292
Dno			1,207	0,304
Lo			0,228	0,797
Spn			0,545	0,582
Ltym	7,493	0,001		
F			0,182	0,834
T			0,890	0,414
Dp			2,593	0,081
Cint			0,468	0,628

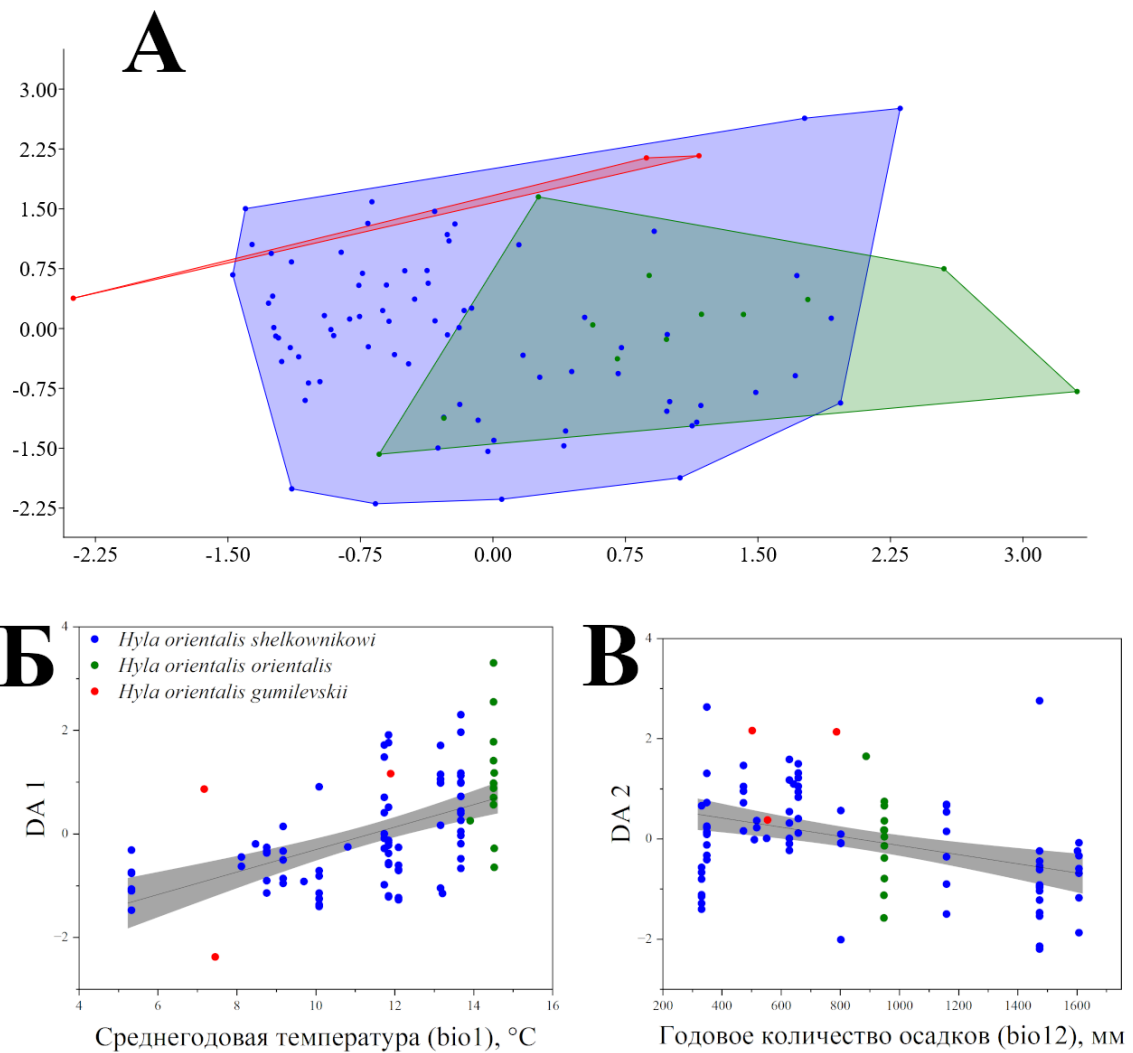


Рисунок 17 – (А) Распределение самок *Hyla orientalis orientalis* (обозначены красным цветом), *Hyla orientalis shelkownikowi* (обозначены синим цветом) и *Hyla orientalis gumilevskii* (обозначены зеленым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве дискриминантных функций (DA). (Б) Взаимосвязь между распределением самок в пространстве первого корня (DA1) и предиктором с самым высоким значения r (среднегодовая температура, bio1). (В) Взаимосвязь между распределением самок в пространстве второго корня (DA2) и вторым по значимости предиктором (годовое количество осадков, bio12)

Подвиды самцов *H. orientalis* статистически значимо различались по log-трансформированному SIZE ($F_{2, 586} = 88,245$, $p < 0,001$) и 10 морфометрическим признакам: длине тела (L; $F_{2, 586} = 4,126$, $p = 0,017$), ширине головы (Ltc; $F_{2, 586}$

= 18,534, $p < 0,001$), расстоянию между глазами (Spcr; $F_{2, 586} = 47,097$, $p < 0,001$), длине от края глаза до кончика морды (Dro; $F_{2, 586} = 8,470$, $p < 0,001$), длине глазной щели (Lo; $F_{2, 586} = 8,159$, $p < 0,001$), расстоянию между ноздрями (Spn; $F_{2, 586} = 10,933$, $p < 0,001$), диаметру барабанной перепонки (Ltym; $F_{2, 586} = 69,391$, $p < 0,001$), длине бедра (F; $F_{2, 586} = 34,538$, $p < 0,001$), длине голени (Т; $F_{2, 586} = 81,206$, $p < 0,001$), длине пяточного бугра (Cint; $F_{2, 586} = 12,390$, $p < 0,001$), но не по расстоянию от края глаза до ноздри (Dno; $F_{2, 586} = 0,600$, $p = 0,549$) и длине пальца задней конечности (Dp; $F_{2, 586} = 2,467$, $p = 0,086$) (табл. 13).

Таблица 13 – Морфометрическая характеристика самцов *Hyla orientalis orientalis* (n = 115), *Hyla orientalis shelkownikowi* (n = 397) и *Hyla orientalis gumilevskii* (n = 77).

Признак	<i>Hyla orientalis gumilevskii</i> ^a	<i>Hyla orientalis orientalis</i> ^b	<i>Hyla orientalis shelkownikowi</i> ^b	ANOVA			
				F	df	p	Апостериорное сравнение
L	<u>38,78±2,756</u> 32,00–44,31	<u>44,84±3,444</u> 36,71–53,78	<u>42,87±3,801</u> 31,40–52,77	6,099	2, 586	0,002	б=а>в=б
log(L/SIZE)	<u>0,78±0,016</u> 0,74–0,81	<u>0,78±0,011</u> 0,74–0,81	<u>0,77±0,019</u> 0,71–0,82				
Ltc	<u>12,92±0,914</u> 10,60–14,32	<u>14,72±1,057</u> 11,52–16,80	<u>14,41±1,140</u> 11,02–17,01	18,193	2, 586	<0,001	а=в>б
log(Ltc/SIZE)	<u>0,30±0,014</u> 0,27–0,34	<u>0,29±0,012</u> 0,26–0,32	<u>0,30±0,014</u> 0,26–0,34				
Spcr	<u>7,12±0,575</u> 5,92–8,70	<u>7,65±0,605</u> 6,42–9,19	<u>7,60±0,610</u> 5,73–9,32	48,039	2, 586	<0,001	б<в<а
log(Spcr/SIZE)	<u>0,05±0,024</u> -0,01–0,11	<u>0,01±0,019</u> -0,04–0,05	<u>0,02±0,027</u> -0,07–0,10				
Dro	<u>5,75±0,428</u> 4,60–6,70	<u>6,46±0,518</u> 5,21–7,87	<u>6,24±0,496</u> 4,19–7,31	11,828	2, 586	<0,001	а>б=в
log(Dro/SIZE)	<u>-0,05±0,020</u> -0,10 – -0,01	<u>-0,06±0,024</u> -0,12–0,00	<u>-0,06±0,028</u> -0,18–0,02				
Dno	<u>2,82±0,323</u> 2,20–3,80	<u>3,30±0,314</u> 2,64–4,24	<u>3,17±0,323</u> 2,37–4,29	0,057	2, 586	0,944	-
log(Dno/SIZE)	<u>-0,36±0,040</u> -0,49 – -0,27	<u>-0,36±0,034</u> -0,44 – -0,27	<u>-0,36±0,036</u> -0,44 – -0,22				
Lo	<u>3,75±0,435</u> 2,40–4,79	<u>4,28±0,472</u> 2,91–5,22	<u>4,29±0,516</u> 2,63–6,30	9,699	2, 586	<0,001	а=б>в=а
log(Lo/SIZE)	<u>-0,23±0,040</u> -0,37 – -0,14	<u>-0,25±0,039</u> -0,38 – -0,16	<u>-0,23±0,039</u> -0,38 – -0,06				
Spn	<u>2,85±0,248</u> 2,30–3,40	<u>3,48±0,280</u> 2,84–4,14	<u>3,23±0,404</u> 1,63–4,90	9,538	2, 586	<0,001	б<а=в
log(Spn/SIZE)	<u>-0,35±0,032</u> -0,47 – -0,29	<u>-0,33±0,025</u> -0,39 – -0,23	<u>-0,35±0,044</u> -0,53 – -0,16				
Ltym	<u>2,05±0,323</u> 1,33–2,80	<u>2,82±0,334</u> 2,01–3,84	<u>2,62±0,393</u> 1,44–3,77	69,027	2, 586	<0,001	б<в<а
log(Ltym/SIZE)	<u>-0,50±0,047</u> -0,62 – -0,39	<u>-0,43±0,041</u> -0,54 – -0,32	<u>-0,44±0,045</u> -0,65 – -0,31				

Продолжение таблицы 13

Признак	<i>Hyla orientalis gumilevskii</i> ^a	<i>Hyla orientalis orientalis</i> ^b	<i>Hyla orientalis shelkownikowi</i> ^b	ANOVA			
				F	df	p	Апостериорное сравнение
F	$\frac{19,28 \pm 1,526}{15,26-22,10}$	$\frac{21,57 \pm 1,855}{16,39-25,95}$	$\frac{20,93 \pm 1,839}{15,40-24,93}$	37,979	2, 586	<0,001	б<в<а
log(F/SIZE)	$\frac{0,48 \pm 0,014}{0,44-0,51}$	$\frac{0,46 \pm 0,014}{0,42-0,49}$	$\frac{0,46 \pm 0,016}{0,42-0,51}$				
T	$\frac{18,47 \pm 1,463}{15,01-21,20}$	$\frac{20,06 \pm 1,785}{15,63-24,76}$	$\frac{19,75 \pm 1,702}{14,48-23,78}$	87,667	2, 586	<0,001	б<в<а
log(T/SIZE)	$\frac{0,46 \pm 0,013}{0,42-0,48}$	$\frac{0,43 \pm 0,017}{0,39-0,47}$	$\frac{0,44 \pm 0,017}{0,39-0,49}$				
Dp	$\frac{6,21 \pm 0,587}{4,80-7,58}$	$\frac{7,33 \pm 0,693}{5,79-8,73}$	$\frac{7,08 \pm 0,747}{4,87-9,13}$	2,467	2, 586	0,086	-
log(Dp/SIZE)	$\frac{-0,01 \pm 0,022}{-0,07-0,04}$	$\frac{-0,01 \pm 0,018}{-0,07-0,03}$	$\frac{-0,01 \pm 0,024}{-0,09-0,06}$				
Cint	$\frac{1,77 \pm 0,218}{1,20-2,24}$	$\frac{2,22 \pm 0,269}{1,62-2,90}$	$\frac{2,04 \pm 0,304}{0,96-3,02}$	12,665	2, 586	<0,001	б>а=в
log(Cint/SIZE)	$\frac{-0,56 \pm 0,040}{-0,70- -0,48}$	$\frac{-0,53 \pm 0,037}{-0,62- -0,43}$	$\frac{-0,55 \pm 0,048}{-0,78- -0,39}$				
SIZE	$\frac{0,81 \pm 0,032}{0,71-0,86}$	$\frac{0,87 \pm 0,031}{0,79-0,94}$	$\frac{0,86 \pm 0,036}{0,74-0,92}$	92,424	2, 586	<0,001	а<в<б

Согласно результатам дискриминантного анализа, восемь SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признака вносили статистически значимый вклад для идентификации самцов *H. orientalis orientalis*, *H. orientalis shelkownikowi* и *H. orientalis gumilevskii*: длина голени (T; F = 54,691; p < 0,001), диаметр барабанной перепонки (Ltym; F = 22,532; p < 0,001), расстояние между глазами (Sprcr; F = 14,206; p < 0,001), ширина нижней челюсти (Ltc; F = 13,724; p < 0,001), ширина глазной щели (Lo; F = 13,693; p < 0,001), длина пальца задней конечности (Dp; F = 9,748; p < 0,001), длина тела (L; F = 7,047; p = 0,001), расстояние от переднего края глаза до ноздри (Dno; F = 4,660; p = 0,010) (табл. 14) – с уровнем достоверной классификации 59,8% (метод складного ножа): 9 особей *H. orientalis gumilevskii* были отнесены к *H. orientalis shelkownikowi*; *H. orientalis orientalis* были отнесены к *H. orientalis gumilevskii* (6 особей) и *H. orientalis shelkownikowi* (28 особей); *H. orientalis shelkownikowi* были отнесены к *H. orientalis gumilevskii* (72 особи) и *H. orientalis orientalis* (122 особи) (рис. 18А). Дивергенция самцов в пространстве первой дискриминантной функции (DA1) была сильно связана со среднегодовой температурой (bio1; R² = 0,4135, r = 0,64, p < 0,001), дивергенция в пространстве второй дискриминантной

функции (DA2) была связана с однородностью среды (homogeneity; $R^2 = 0,0505$, $r = 0,22$, $p < 0,001$) (табл. 16, рис. 18Б, В).

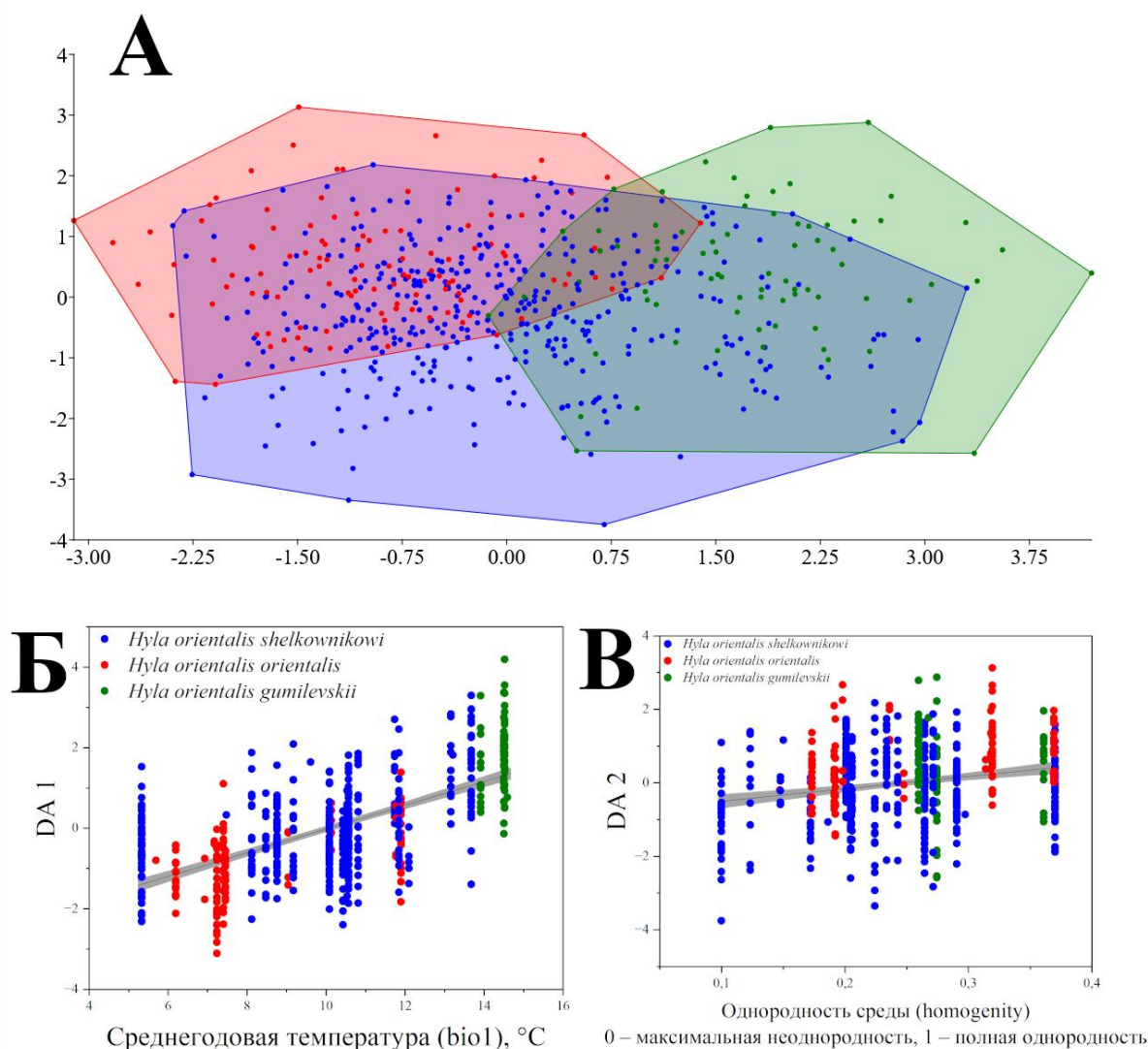


Рисунок 18 – (А) Распределение самцов *Hyla orientalis orientalis* (обозначены красным цветом), *Hyla orientalis shelkownikowi* (обозначены синим цветом) и *Hyla orientalis gumilevskii* (обозначены зеленым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве дискриминантной функции (DA). (Б) Взаимосвязь между распределением самцов в пространстве первого корня (DA1) и предиктором с самым высоким значения r (среднегодовая температура, bio1). (В) Взаимосвязь между распределением самцов в пространстве второго корня (DA2) и вторым по значимости предиктором (однородность среды, homogeneity)

Таблица 14 – Отбор морфометрических признаков для дифференции самцов *Hyla orientalis orientalis*, *Hyla orientalis shelkownikowi* и *Hyla orientalis gumilevskii* (дискриминантный анализ: метод пошаговый вперед).

Признак	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
L	7,047	0,001		
Ltc	13,724	<0,001		
Spcr	14,206	<0,001		
Dro			0,986	0,374
Dno	4,660	0,010		
Lo	13,693	<0,001		
Spn			2,473	0,085
Ltym	22,532	<0,001		
F			2,931	0,054
T	54,691	<0,001		
Dp	9,748	<0,001		
Cint			1,393	0,249

Таблица 15 – Зависимость SIZE, SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаков, главных компонент (PC1 и PC2) и дискриминантных корней (DA1 и DA2) от факторов среды у самок *Hyla orientalis*

Признак	bio1	bio2	bio3	bio4	EE8	bio12	bio15	bio18	EE3	EE4	EE7	slope	homogeneity
L	0,163	-0,014	-0,091	0,117	0,170	-0,193	0,155	-0,332	-0,146	0,077	0,152	0,028	0,099
Ltc	0,004	0,113	0,139	-0,084	-0,022	0,129	0,034	0,077	-0,233	-0,144	0,089	-0,001	-0,021
Spcr	0,343	-0,346	-0,074	-0,321	-0,093	0,429	0,034	0,226	-0,376	-0,140	-0,262	-0,207	-0,413
Dro	0,304	-0,325	-0,150	-0,204	-0,181	0,231	-0,061	0,069	-0,292	-0,184	-0,124	-0,059	-0,392
Dno	0,174	-0,104	-0,110	0,047	0,005	0,007	0,018	-0,072	-0,123	-0,076	0,029	-0,176	-0,052
Lo	0,114	-0,239	-0,187	0,028	0,090	-0,093	0,035	-0,104	0,082	0,248	-0,250	0,028	0,069
Spn	-0,057	0,210	0,007	0,274	0,033	-0,098	-0,081	-0,058	-0,002	-0,265	0,332	-0,329	0,139
Ltym	-0,572	0,388	0,149	0,264	0,041	-0,342	-0,166	0,039	0,411	0,139	0,214	0,264	0,302
F	0,343	-0,181	0,121	-0,415	-0,213	0,392	0,027	0,155	-0,250	-0,103	-0,114	0,184	-0,365
T	0,648	-0,347	-0,054	-0,332	-0,034	0,323	0,189	-0,052	-0,263	0,054	-0,219	0,011	-0,334
Dp	-0,100	-0,047	0,127	-0,305	-0,239	0,175	-0,072	0,161	0,064	0,127	-0,283	0,290	-0,166
Cint	-0,367	0,325	0,136	0,176	0,184	-0,221	0,112	-0,059	0,281	0,098	0,128	0,054	0,372
PC1	0,578	-0,408	-0,075	-0,398	-0,131	0,409	0,105	0,050	-0,425	-0,074	-0,245	-0,017	-0,446
PC2	-0,150	0,240	0,213	-0,054	0,003	-0,036	0,075	-0,028	0,103	0,077	0,083	0,227	0,136
DA1	0,526	-0,321	-0,141	-0,191	-0,017	0,245	0,173	-0,114	-0,337	-0,110	-0,155	-0,227	-0,205
DA2	-0,243	0,287	0,047	0,289	0,091	-0,388	<0,001	-0,254	0,316	0,120	0,236	0,165	0,380
SIZE	-0,527	0,357	0,325	-0,080	-0,108	-0,136	-0,055	0,117	0,454	0,253	0,007	0,511	0,253

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения со статистически значимым уровнем надежности ($p < 0,05$).

Таблица 16 – Зависимость SIZE, SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаков, главных компонент (PC1 и PC2) и дискриминантных корней (DA1 и DA2) от факторов среды у самцов *Hyla orientalis*

Признак	bio1	bio2	bio3	bio4	EE8	bio12	bio15	bio18	EE3	EE4	EE7	slope	homogeneity
L	0,132	-0,004	-0,100	0,148	0,038	-0,212	-0,017	-0,336	-0,138	0,098	0,140	0,164	0,005
Ltc	0,163	-0,001	0,033	-0,067	-0,074	0,221	-0,039	-0,020	-0,129	0,051	-0,104	0,152	-0,118
Spcr	0,329	-0,241	-0,142	-0,086	0,106	0,326	0,190	0,020	-0,060	0,013	-0,141	-0,249	-0,185
Dro	0,283	-0,489	-0,429	0,037	-0,098	0,167	-0,190	-0,093	-0,092	-0,029	-0,146	-0,119	-0,027
Dno	0,026	-0,082	-0,063	-0,052	-0,024	0,069	-0,040	0,019	-0,010	-0,145	0,049	-0,135	-0,053
Lo	0,109	0,111	0,007	0,158	0,205	-0,140	0,145	-0,094	0,150	0,199	-0,043	0,021	-0,134
Spn	-0,100	-0,079	-0,029	<0,001	-0,027	0,066	-0,021	0,184	-0,075	-0,241	0,111	-0,235	0,102
Ltym	-0,408	0,203	0,145	0,099	0,035	-0,219	-0,151	0,241	0,204	0,028	-0,028	0,066	0,092
F	0,289	-0,027	0,135	-0,296	-0,130	0,216	0,222	-0,127	-0,097	0,078	-0,097	0,096	0,037
T	0,561	-0,090	0,031	-0,246	-0,165	0,189	0,288	-0,326	-0,103	0,186	-0,161	0,183	-0,055
Dp	-0,163	0,068	0,105	-0,078	-0,085	0,020	-0,101	0,031	-0,070	0,095	-0,005	0,287	-0,082
Cint	-0,300	0,261	0,163	0,035	-0,012	-0,196	-0,042	-0,012	0,018	-0,072	0,181	0,079	0,176
PC1	0,528	-0,185	-0,081	-0,162	-0,081	0,241	0,185	-0,288	-0,160	0,162	-0,145	0,119	-0,131
PC2	-0,236	0,354	0,285	<0,001	-0,036	-0,241	0,002	-0,076	0,033	0,155	0,079	0,367	0,081
DA1	0,643	-0,215	-0,081	-0,220	-0,070	0,331	0,330	-0,268	-0,138	0,108	-0,164	-0,036	-0,120
DA2	0,026	-0,122	-0,153	0,061	-0,041	-0,169	-0,012	-0,203	-0,126	-0,156	0,221	-0,129	0,225
SIZE	-0,404	0,263	0,275	-0,019	-0,060	-0,253	-0,116	0,208	0,287	0,190	-0,074	0,312	0,174

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения со статистически значимым уровнем надежности ($p < 0,05$).

Морфометрические признаки для идентификации восточной квакши, *Hyla orientalis* и малоазиатской квакши, *Hyla savignyi*. Самки *H. savignyi* превосходили *H. orientalis* по SIZE-скорректированным и log-трансформированным длине тела (L) и расстоянию от края глаза до кончика морды (Dno) (табл. 17).

Таблица 17 – Морфометрическая характеристика самок *Hyla orientalis* (n = 93) и *Hyla savignyi* (n = 3)

Признак	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Hyla savignyi</i>	ANOVA		
			F	df	p
L	$\frac{44,91 \pm 4,811}{34,89-54,52}$	$\frac{47,55 \pm 6,168}{40,81-52,91}$	6,968	1, 94	0,010
log(L/SIZE)	$\frac{0,78 \pm 0,016}{0,74-0,81}$	$\frac{0,81 \pm 0,004}{0,80-0,81}$			
Ltc	$\frac{14,56 \pm 1,543}{11,40-17,32}$	$\frac{14,25 \pm 1,662}{12,38-15,56}$	1,443	1, 94	0,233
log(Ltc/SIZE)	$\frac{0,29 \pm 0,013}{0,26-0,33}$	$\frac{0,28 \pm 0,009}{0,28-0,29}$			
Spcr	$\frac{8,04 \pm 0,689}{6,43-9,43}$	$\frac{8,32 \pm 1,151}{7,19-9,49}$	0,524	1, 94	0,471
log(Spcr/SIZE)	$\frac{0,04 \pm 0,031}{-0,03-0,10}$	$\frac{0,05 \pm 0,016}{0,03-0,06}$			
Dro	$\frac{6,52 \pm 0,596}{5,25-7,77}$	$\frac{6,51 \pm 1,086}{5,31-7,19}$	0,035	1, 94	0,852
log(Dro/SIZE)	$\frac{-0,05 \pm 0,029}{-0,13-0,02}$	$\frac{-0,06 \pm 0,017}{-0,07-0,04}$			
Dno	$\frac{3,33 \pm 0,377}{2,42-4,29}$	$\frac{3,74 \pm 0,268}{3,52-4,04}$	7,612	1, 94	0,007
log(Dno/SIZE)	$\frac{-0,35 \pm 0,032}{-0,42-0,27}$	$\frac{-0,30 \pm 0,054}{-0,34-0,23}$			
Lo	$\frac{4,29 \pm 0,545}{2,25-5,86}$	$\frac{4,39 \pm 0,498}{3,85-4,83}$	0,182	1, 94	0,670
log(Lo/SIZE)	$\frac{-0,24 \pm 0,047}{-0,45-0,14}$	$\frac{-0,23 \pm 0,033}{-0,26-0,20}$			
Spn	$\frac{3,19 \pm 0,459}{1,98-4,61}$	$\frac{3,06 \pm 0,186}{2,91-3,27}$	0,254	1, 94	0,615
log(Spn/SIZE)	$\frac{-0,37 \pm 0,046}{-0,49-0,18}$	$\frac{-0,38 \pm 0,041}{-0,41-0,33}$			
Ltym	$\frac{2,57 \pm 0,520}{1,34-3,84}$	$\frac{2,33 \pm 0,505}{1,82-2,83}$	1,631	1, 94	0,205
log(Ltym/SIZE)	$\frac{-0,47 \pm 0,054}{-0,64-0,34}$	$\frac{-0,51 \pm 0,038}{-0,54-0,46}$			
F	$\frac{22,13 \pm 2,395}{17,46-26,29}$	$\frac{21,66 \pm 2,786}{18,63-24,11}$	0,744	1, 94	0,391
log(F/SIZE)	$\frac{0,48 \pm 0,019}{0,43-0,53}$	$\frac{0,47 \pm 0,005}{0,46-0,47}$			
T	$\frac{20,73 \pm 2,055}{16,76-24,60}$	$\frac{20,66 \pm 3,004}{17,38-23,28}$	0,064	1, 94	0,800
log(T/SIZE)	$\frac{0,45 \pm 0,020}{0,40-0,50}$	$\frac{0,44 \pm 0,005}{0,44-0,45}$			

Продолжение таблицы 17

Признак	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Hyla savignyi</i>	ANOVA		
			F	df	p
Dp	$\frac{7,41 \pm 1,006}{5,49-9,71}$	$\frac{7,30 \pm 1,627}{5,42-8,31}$	0,462	1, 94	0,498
log(Dp/SIZE)	$\frac{0,00 \pm 0,027}{-0,08-0,06}$	$\frac{-0,01 \pm 0,047}{-0,06-0,03}$			
Cint	$\frac{2,05 \pm 0,412}{1,38-3,06}$	$\frac{1,99 \pm 0,413}{1,51-2,24}$	0,153	1, 94	0,696
log(Cint/SIZE)	$\frac{-0,56 \pm 0,055}{-0,69-0,39}$	$\frac{-0,58 \pm 0,040}{-0,62-0,54}$			
SIZE	$\frac{0,87 \pm 0,046}{0,77-0,95}$	$\frac{0,87 \pm 0,061}{0,80-0,92}$	<0,001	1, 94	0,992

Согласно результатам дискриминантного анализа, два SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признака вносили статистически значимый вклад для видовой идентификации самок *H. orientalis* и *H. savignyi*: расстояние от переднего края глаза до ноздри (Dno; $F = 13,440$; $p < 0,001$) и длина тела (L; $F = 12,764$; $p = 0,001$) (табл. 18) – с уровнем достоверной классификации 89,6% (метод складного ножа): 9 особей *H. orientalis* были отнесены к *H. savignyi* и 1 особь *H. savignyi* была отнесена к *H. orientalis* (рис. 19А). Дивергенция самок в пространстве дискриминантной функции (DA1) была связана с количеством осадков в самом жарком квартале (bio18; $R^2 = 0,1209$, $r = -0,35$, $p = 0,001$) и среднегодовой температурой (bio1; $R^2 = 0,0715$, $r = 0,27$, $p = 0,009$) (табл. 21, рис. 19Б, В).

Таблица 18 – Отбор морфометрических признаков для дифференции самок *Hyla orientalis* и *Hyla savignyi* (дискриминантный анализ: метод пошаговый вперед)

Признак	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
L	12,764	0,001		
Ltc			2,530	0,115
Spcr			0,002	0,969
Dro			0,472	0,494
Dno	13,440	<0,001		
Lo			0,003	0,956
Spn			0,032	0,858
Ltym			0,327	0,569
F			1,351	0,248

Продолжение таблицы 18

Признак	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
T			1,486	0,226
Dp			0,128	0,722
Cint			0,459	0,500

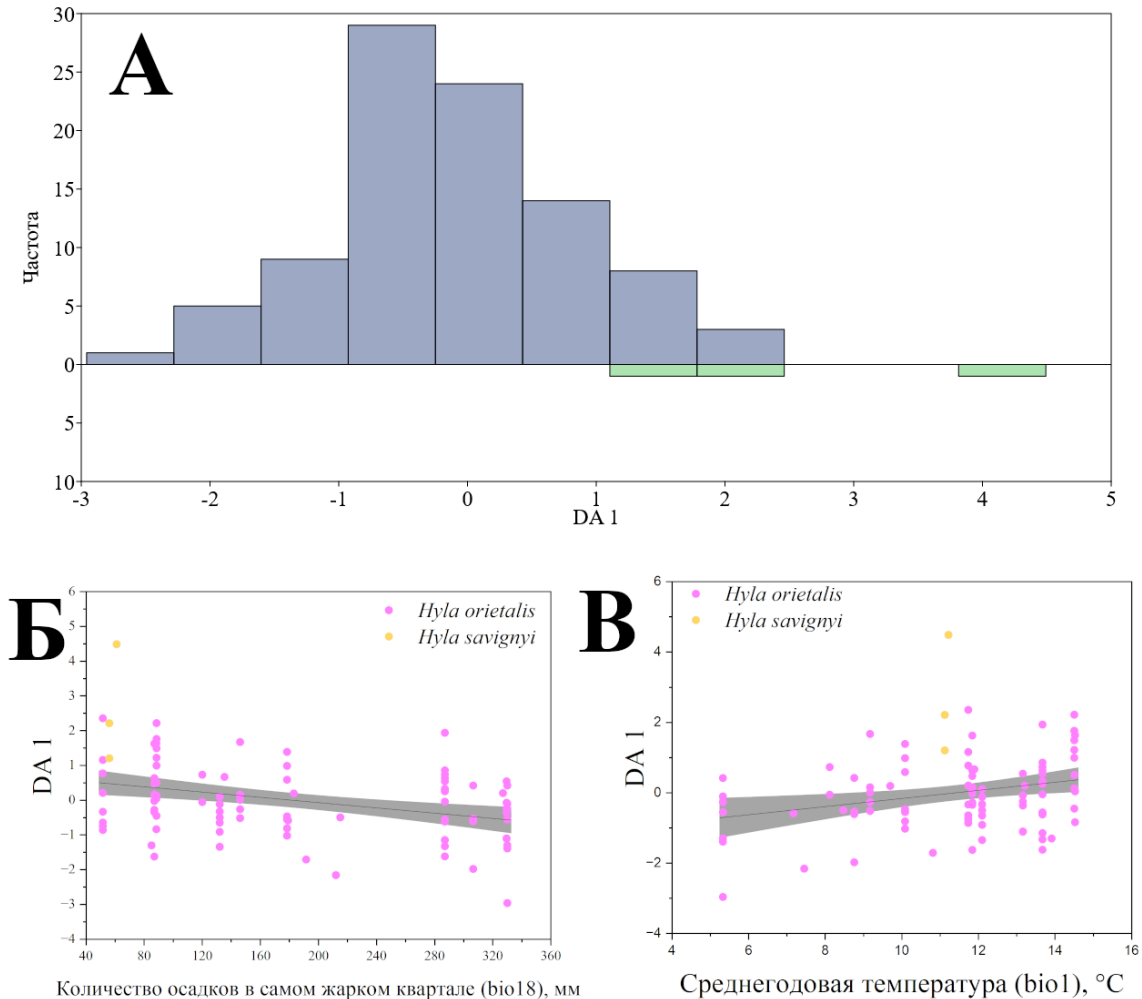


Рисунок 19 – (А) Распределение самок восточной квакши, *Hyla orientalis* (обозначены синим цветом) и малоазиатской квакши, *Hyla savignyi* (обозначены зеленым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве дискриминантной функции (DA1). (Б) Взаимосвязь между распределением самок в пространстве дискриминантного корня (DA1) и предиктором с самым высоким значения r (количество осадков в самом жарком квартале, bio18). (В) Взаимосвязь между распределением самок в пространстве дискриминантного корня (DA1) и вторым по значимости предиктором (однородность среды, homogeneity)

Самцы *H. savignyi* статистически значимо превосходили *H. orientalis* по SIZE-скорректированным и log-трансформированным длине тела (L), расстоянию между глазами (Spcr), расстоянию от края глаза до ноздри (Dno) и уступали им по ширине головы (Ltc), диаметру барабанной перепонки (Ltym), длине бедра (F) длине пальца на задней конечности (Dp) и длине пяточного бугра (Cint) (табл. 19).

Таблица 19 – Морфометрическая характеристика самцов *Hyla orientalis* (n = 589) и *Hyla savignyi* (n = 48)

Признак	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Hyla savignyi</i>	ANOVA		
			F	df	p
L	$\frac{42,72 \pm 3,992}{31,40-53,78}$	$\frac{44,25 \pm 5,283}{31,40-50,77}$	37,953	1, 635	<0,001
log(L/SIZE)	$\frac{0,78 \pm 0,018}{0,71-0,82}$	$\frac{0,79 \pm 0,013}{0,76-0,82}$			
Ltc	$\frac{14,27 \pm 1,220}{10,60-17,01}$	$\frac{13,84 \pm 1,562}{10,31-16,05}$	34,364	1, 635	<0,001
log(Ltc/SIZE)	$\frac{0,30 \pm 0,014}{0,26-0,34}$	$\frac{0,29 \pm 0,013}{0,26-0,32}$			
Spcr	$\frac{7,55 \pm 0,627}{5,73-9,32}$	$\frac{7,91 \pm 0,788}{6,08-9,07}$	30,397	1, 635	<0,001
log(Spcr/SIZE)	$\frac{0,02 \pm 0,027}{-0,07-0,11}$	$\frac{0,05 \pm 0,017}{0,01-0,08}$			
Dro	$\frac{6,22 \pm 0,531}{4,19-7,87}$	$\frac{6,12 \pm 0,635}{4,49-7,25}$	2,151	1, 635	0,143
log(Dro/SIZE)	$\frac{-0,06 \pm 0,003}{-0,18-0,02}$	$\frac{-0,07 \pm 0,021}{-0,11-0,03}$			
Dno	$\frac{3,15 \pm 0,349}{2,20-4,79}$	$\frac{3,77 \pm 0,354}{3,08-4,46}$	208,446	1, 635	<0,001
log(Dno/SIZE)	$\frac{-0,36 \pm 0,036}{-0,49-0,21}$	$\frac{-0,28 \pm 0,052}{-0,37-0,18}$			
Lo	$\frac{4,22 \pm 0,529}{2,40-6,30}$	$\frac{4,10 \pm 0,477}{2,86-5,14}$	2,726	1, 635	0,099
log(Lo/SIZE)	$\frac{-0,23 \pm 0,040}{-0,38-0,06}$	$\frac{-0,24 \pm 0,032}{-0,31-0,15}$			
Spn	$\frac{3,23 \pm 0,406}{1,63-4,90}$	$\frac{3,16 \pm 0,483}{2,22-4,05}$	1,999	1, 635	0,158
log(Spn/SIZE)	$\frac{-0,34 \pm 0,040}{-0,53-0,16}$	$\frac{-0,36 \pm 0,041}{-0,50-0,27}$			
Ltym	$\frac{2,59 \pm 0,435}{1,33-3,84}$	$\frac{2,43 \pm 0,290}{1,86-2,97}$	8,977	1, 635	0,003
log(Ltym/SIZE)	$\frac{-0,45 \pm 0,049}{-0,65-0,31}$	$\frac{-0,47 \pm 0,037}{-0,57-0,38}$			
F	$\frac{20,84 \pm 1,917}{15,26-25,95}$	$\frac{20,36 \pm 2,215}{14,62-23,31}$	13,062	1, 635	<0,001
log(F/SIZE)	$\frac{0,46 \pm 0,016}{0,42-0,51}$	$\frac{0,46 \pm 0,015}{0,42-0,48}$			
T	$\frac{19,64 \pm 1,751}{14,48-24,76}$	$\frac{19,42 \pm 2,272}{14,20-22,39}$	2,498	1, 635	0,114
log(T/SIZE)	$\frac{0,44 \pm 0,019}{0,39-0,49}$	$\frac{0,43 \pm 0,011}{0,41-0,45}$			

Продолжение таблицы 19

Признак	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Hyla savignyi</i>	ANOVA		
			F	df	p
Dp	$\frac{7,01 \pm 0,788}{4,80-9,13}$	$\frac{6,75 \pm 1,123}{4,33-8,31}$	26,584	1, 635	<0,001
log(Dp/SIZE)	$\frac{-0,01 \pm 0,022}{-0,09-0,06}$	$\frac{-0,03 \pm 0,034}{-0,11-0,02}$			
Cint	$\frac{2,04 \pm 0,313}{0,96-3,02}$	$\frac{1,90 \pm 0,283}{1,17-2,41}$	17,250	1, 635	<0,001
log(Cint/SIZE)	$\frac{-0,55 \pm 0,046}{-0,78 - -0,39}$	$\frac{-0,58 \pm 0,034}{-0,67 - -0,50}$			
SIZE	$\frac{0,85 \pm 0,040}{0,71-0,94}$	$\frac{0,85 \pm 0,049}{0,73-0,91}$	0,119	1, 635	0,731

Согласно результатам дискриминантного анализа, шесть SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признака вносили статистически значимый вклад для видовой идентификации самцов *H. orientalis* и *H. savignyi*: расстояние от переднего края глаза до ноздри (Dno; F = 188,651; p < 0,001), длина тела (L; F = 150,876; p < 0,001), расстояние между глазами (Spr; F = 48,747; p < 0,001), ширина нижней челюсти (Ltc; F = 34,471; p < 0,001), расстояние от переднего края глаза до кончика морды (Dro; F = 30,151; p < 0,001), длина бедра (F; F = 20,312; p < 0,001) (табл. 20) – с уровнем достоверной классификации 95,3% (метод складного ножа): 25 особей *H. orientalis* были отнесены к *H. savignyi* и 5 особей *H. savignyi* были отнесены к *H. orientalis* (рис. 20).

Таблица 20 – Отбор морфометрических признаков для дифференции самцов *Hyla orientalis* и *Hyla savignyi* (дискриминантный анализ: метод пошаговый вперед)

Признак	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
L	150,876	<0,001		
Ltc	34,471	<0,001		
Spr	48,747	<0,001		
Dro	30,151	<0,001		
Dno	188,651	<0,001		
Lo			0,016	0,900
Spn			1,016	0,314
Ltym			0,135	0,713
F	20,312	<0,001		
T			1,158	0,282
Dp			0,004	0,949
Cint			0,687	0,407

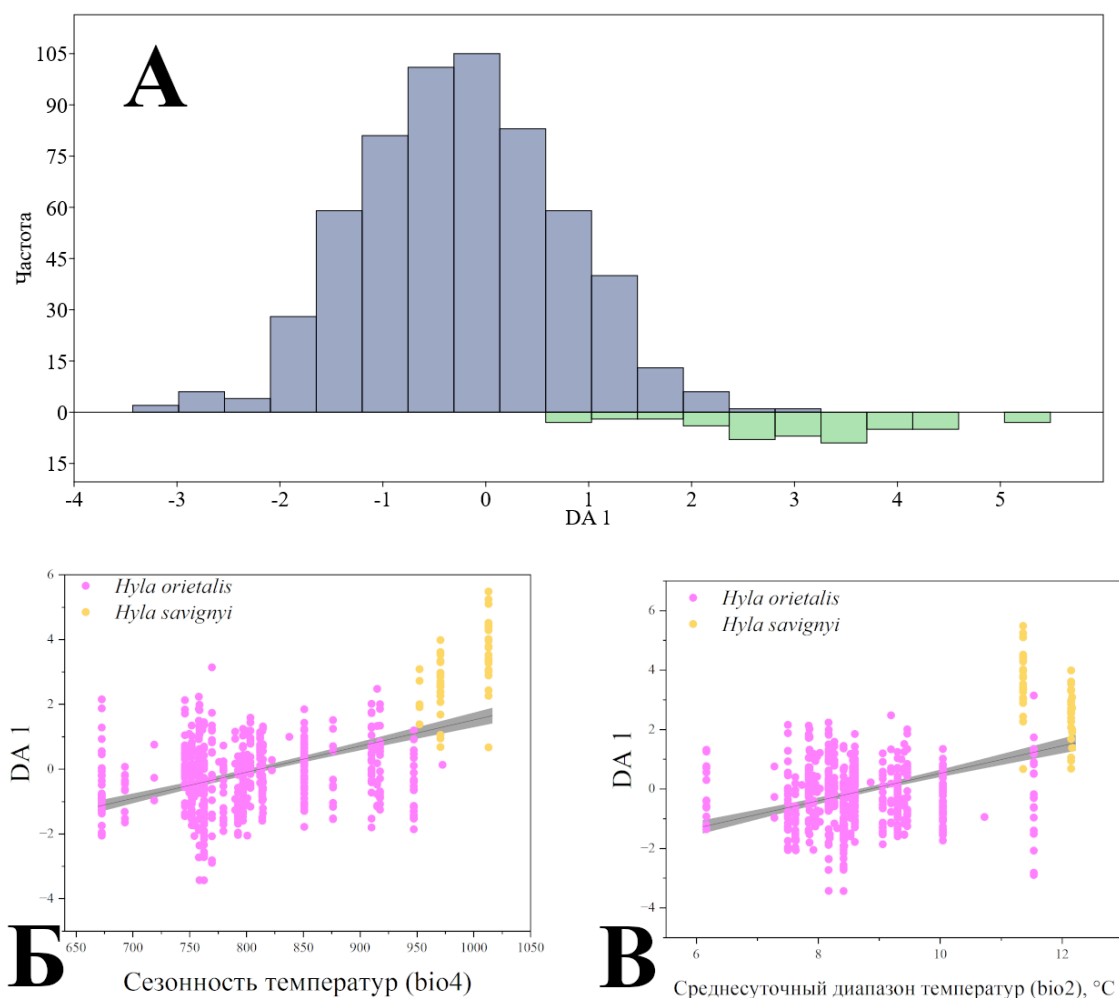


Рисунок 20 – (А) Распределение самцов восточной квакши, *Hyla orientalis* (обозначены синим цветом) и малоазиатской квакши, *Hyla savignyi* (обозначены зеленым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве дискриминантной функции (DA1). (Б) Взаимосвязь между распределением самцов в пространстве дискриминантного корня (DA1) и предиктором с самым высоким значения r (сезонность температур, bio4). (В) Взаимосвязь между распределением самцов в пространстве дискриминантного корня (DA1) и вторым по значимости предиктором (среднесуточный диапазон температур, bio2)

Дивергенция самцов в пространстве первой дискриминантной функции (DA1) была сильно связана с сезонностью температуры (bio4; $R^2 = 0,2445$, $r =$

0,49, $p < 0,001$) и среднесуточным диапазоном температур (bio2; $R^2 = 0,1897$, $r = 0,44$, $p < 0,001$) (табл. 21, рис. 20).

Таблица 21 – Зависимость дивергенции по морфометрическим признакам в пространстве дискриминантного корня (DA) самок и самцов *Hyla orientalis* и *Hyla savignyi* от факторов среды

Предиктор	DA самки	DA самцы
bio1	0,267	0,087
bio2	0,142	0,436
bio3	-0,036	0,058
bio4	0,211	0,495
bio8	0,196	0,226
bio12	-0,162	-0,380
bio15	0,260	0,141
bio18	-0,348	-0,363
EE4	0,096	0,015
EE7	0,050	0,157
slope	-0,106	-0,177
homogeneity	0,051	-0,060

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения со статистически значимым уровнем надежности ($p < 0,05$).

3.2 Продолжительность жизни

Географическая изменчивость продолжительности жизни и роста *Dryophytes japonicus*. Несмотря на то, что линии остановки роста были лучше заметны на костях голеней, использование срезов фаланг пальцев в качестве регистрирующей структуры не вызывало трудностей: все препараты были хорошо читаемы (рис. 21, 22). Число линий остановленного роста на срезах голеней и фаланг пальцев совпадало (рис. 21).

В зависимости от места исследования средний возраст половозрелых самцов *D. japonicus* (материковая кладка) различался ($F_{8, 234} = 9,787$, $p < 0,001$), для самок не было обнаружено статистически значимых различий по этому показателю ($F_{4, 48} = 2,190$, $p = 0,071$). Средний возраст самцов изменялся от $2,2 \pm 1,07$ лет (Фокино) до $4,4 \pm 1,31$ лет (Чита), а у самок – от $2,3 \pm 0,58$ – $1,53$ лет

(Благовещенск и Фокино соответственно) до $3,8 \pm 0,45$ (Дунай). В некоторых локалитетах самцы достигали половой зрелости уже после первой зимовки (Тополево, Благодатное, Дунай, Фокино, Терней), в других – только после двух зим (Чита, Благовещенск, Князе-Волконское, Комсомольск-на-Амуре), но не позже. Только в Фокино была найдена одна половозрелая самка в возрасте года, в других локалитетах самки созревали после двух зим (Благовещенск, Князе-Волконское, Комсомольск-на-Амуре), либо только после третьей зимовки (Тополево и Дунай). Продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самцов варьировала от 4 лет (Благовещенск, Тополево, Князе-Волконское, Комсомольск-на-Амуре, Дунай, Фокино, Терней) до 6 лет (Чита), а у самок – от 3 лет (Благовещенск, Князе-Волконское) до 5 лет (Тополево и Комсомольск-на-Амуре) (приложение Е). Несмотря на то, значения продолжительности жизни у самцов были больше, общая совокупность самок в среднем была старше совокупности всех самцов (для самок $3,2 \pm 0,84$, для самцов $2,8 \pm 1,07$; $F_{1, 299} = 5,814$, $p = 0,017$).

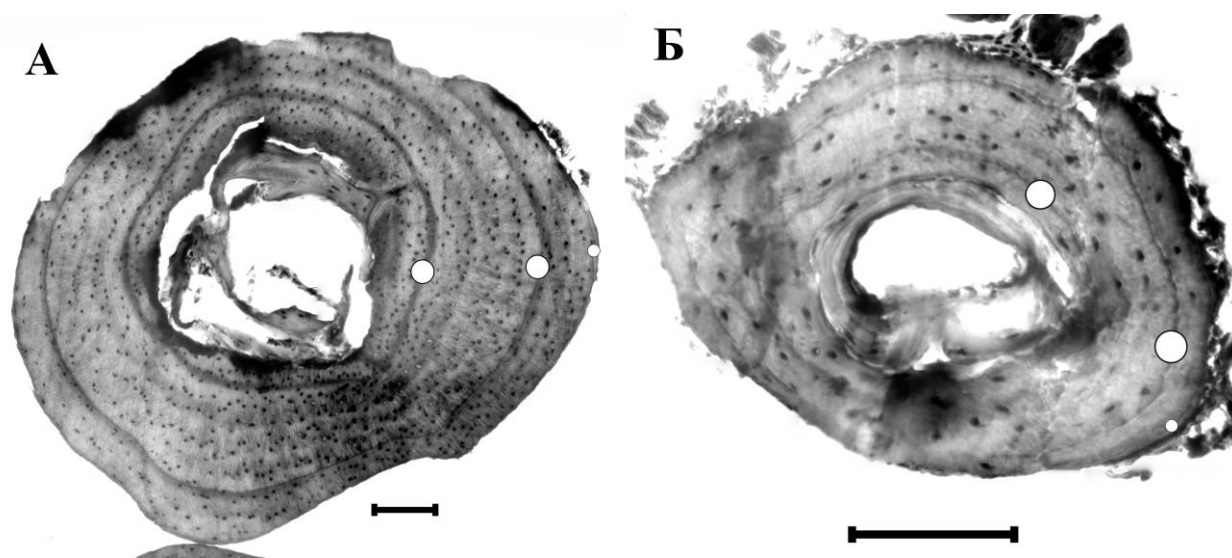


Рисунок 21 – Поперечные срезы костей голени (А) и фаланги пальца (Б) трехлетнего самца *Dryophytes japonicus* (островная кладка) с острова Кунашир (Сахалинская область, Южно-Курильский городской округ, окрестности п. Южно-Курильск). Белыми точками обозначены линии остановленного роста. Размер шкалы на каждой фотографии составляет 0,1 мм

Как у самок, так и самцов *D. japonicus* (материковая клада) длина тела особей не только увеличивалась с возрастом ($r = 0,56$, $p < 0,05$ и $r = 0,45$, $p < 0,05$ соответственно), но и различалась в разных возрастных группах (для самок $F_{3, 51} = 5,378$, $p = 0,003$; для самцов $F_{5, 237} = 18,994$, $p < 0,001$). Самки в каждой возрастной группе были крупнее самцов (табл. 22).

Таблица 22 – Длина тела в разных половозрастных группах и особенности роста *Dryophytes japonicus* (материковая клада)

Возрастная группа	Длина тела, мм				ANOVA		
	самки		самцы		F	df	p
	n	SVL, мм	n	SVL, мм			
1+	1	38,82	19	$\frac{36,61 \pm 1,980}{34,16-41,00}$	–		
2+	8	$\frac{42,83 \pm 1,294}{40,28-44,39}$	82	$\frac{39,10 \pm 2,339}{34,04-46,26}$	19,669	1, 88	<0,001
3+	33	$\frac{44,54 \pm 2,160}{39,76-48,45}$	97	$\frac{40,89 \pm 1,969}{34,42-44,52}$	80,675	1, 128	<0,001
4+	12	$\frac{46,00 \pm 2,739}{42,70-49,79}$	31	$\frac{41,08 \pm 2,198}{37,50-45,35}$	37,872	1, 41	<0,001
5+	2	$\frac{48,46 \pm 0,834}{47,87-49,05}$	8	$\frac{40,56 \pm 2,092}{36,99-43,75}$	–		
6+	1	48,31	6	$\frac{42,39 \pm 2,267}{40,56-46,84}$	–		
7+	–		1	40,77	–		
SVL _{max}	4	$\frac{48,20 \pm 2,951}{44,89-51,78}$	8	$\frac{41,36 \pm 1,987}{38,17-45,01}$	24,678	1, 11	<0,001
k	4	$\frac{0,80 \pm 0,417}{0,50-1,39}$	8	$\frac{1,31 \pm 0,557}{0,83-2,38}$	2,631	1, 11	0,133

Примечание. Над чертой: среднее \pm стандартное отклонение, под чертой: минимальное–максимальное значения.

Средний возраст половозрелых самцов *D. japonicus* (островная клада) Сахалина составил $3,2 \pm 1,60$ года при размахе от 1 до 5 лет, а с Кунашира $2,6 \pm 1,61$ года и 1–8 лет соответственно. Только одна половозрелая самка в возрасте двух лет была отловлена на Сахалине. Средний возраст половозрелых самок на Кунашире составил $3,0 \pm 1,55$ года при размахе признака от 2 до 6 лет. Продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самцов Сахалина

составила 5 лет, а для особей с Кунашира – 6 лет как для самок, так и для самцов (приложение Е). Средний возраст статистически значимо не различался ни у квакш разного пола с Кунашира ($F_{1, 44} = 0,358, p = 0,553$), ни при сравнении между собой самцов по этому признаку с Сахалина и Кунашира ($F_{1, 55} = 1,975, p = 0.166$).

В выборках годовалых особей с Сахалина и Кунашира были обнаружены как половозрелые самцы, так и неполовозрелые особи. Длина тела годовалых половозрелых самцов и годовалых неполовозрелых особей с обоих островов различалась (Two-Way ANOVA («зрелость» и «локалитет» в качестве предикторов) $F_{3, 34} = 25,216, p < 0,001$). Половозрелые самцы с Сахалина и Кунашира всегда имели большую длину, чем неполовозрелые квакши с Сахалина ($Q = 7,70, p < 0,001$ и $Q = 10,63, p < 0,001$ соответственно), также на препаратах половозрелых годовиков прирост до края кости визуально был больше (рис. 22).

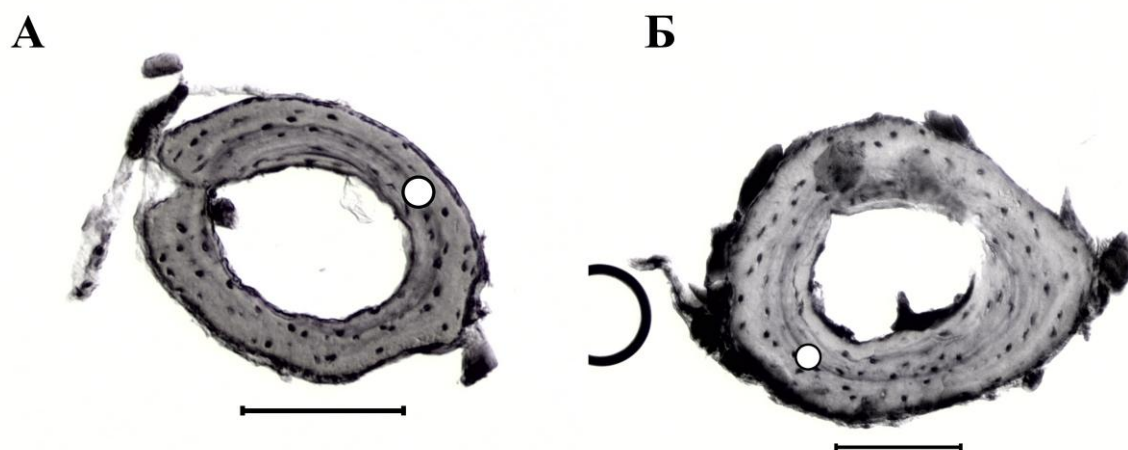


Рисунок 22 – Поперечные срезы фаланги пальца неполовозрелой особи (длина тела – 28,88 мм) (А) и половозрелого самца (длина тела – 38,00 мм) (Б) *Dryophytes japonicus* (островная клада) в возрасте года. Остров Кунашир (Сахалинская область, Южно-Курильский городской округ, окрестности п. Южно-Курильск). Белыми точками обозначены линии остановленного роста. Размер шкалы на каждой фотографии составляет 0,1 мм

Средняя длина тела половозрелых квакш разного возраста и пола с Сахалина и Кунашира достоверно различалась (Two-Way ANOVA («возраст» и «пол + локалитет» в качестве предикторов) $F_{20, 41} = 4,084$, $p < 0,001$). Во-первых, совокупность самок всех возрастов с Кунашира превосходила по этому признаку совокупность самцов всех возрастов с того же острова ($Q = 5,86$, $p < 0,001$) и с Сахалина ($Q = 7,15$, $p < 0,001$), при этом при сравнении длины тела самцов с Сахалина и Кунашира достоверных различий обнаружено не было ($Q = 2,89$, $p = 0,115$). Во-вторых, двухлетние самцы с Сахалина и однолетние самцы с Кунашира уступали по длине тела двухлетним самкам ($Q = 5,53$, $p = 0,039$ и $Q = 5,64$, $p = 0,032$ соответственно) и трехлетним самцам с Кунашира ($Q = 5,98$, $p = 0,017$ и $Q = 6,28$, $p = 0,009$ соответственно). У самцов эффект влияния возраста на длину тела был сильнее на Сахалине ($\eta^2 = 0,769$, $p = 0,001$) по сравнению с Кунаширом ($\eta^2 = 0,405$, $p = 0,003$). Для самок с Кунашира такой закономерности отмечено не было ($\eta^2 = 0,589$, $p = 0,264$), что, вероятно, объясняется их малой выборкой (табл. 23).

У материковой и островной клад *D. japonicus* рассчитанные значения предельной длины тела (SVL_{max}) самок, согласно уравнению роста фон Берталанфи, были больше, чем у самцов. Однако коэффициенты скорости роста (k) были выше у самцов (табл. 22, 23).

Таблица 23 – Длина тела в разных половозрастных группах и особенности роста *Dryophytes japonicus* (островная клада).

Возрастная группа	Локалитет											
	Сахалин						Кунашир					
	неполовозрелые		самки		самцы		неполовозрелые		самки		самцы	
	n	SVL, мм	n	SVL, мм	n	SVL, мм	n	SVL, мм	n	SVL, мм	n	SVL, мм
0+	3	$\frac{16,38 \pm 0,816}{15,67-17,27}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1+	25	$\frac{30,27 \pm 2,383}{23,91-33,81}$	–	–	3	$\frac{37,73 \pm 0,919}{36,71-38,49}$	3	$\frac{33,06 \pm 3,423}{29,34-36,08}$	–	–	7	$\frac{37,48 \pm 1,251}{35,17-38,89}$
2+	–	–	1	41,20	4	$\frac{37,12 \pm 1,263}{36,17-38,98}$	–	–	3	$\frac{41,68 \pm 1,646}{39,81-42,92}$	20	$\frac{39,06 \pm 1,917}{36,97-43,13}$
3+	–	–	–	–	2	$\frac{36,88 \pm 0,672}{36,40-37,35}$	–	–	2	$\frac{41,40 \pm 1,499}{40,34-42,46}$	5	$\frac{41,45 \pm 0,983}{40,43-42,65}$
4+	–	–	–	–	2	$\frac{38,72 \pm 1,471}{37,68-39,76}$	–	–	–	–	–	–
5+	–	–	–	–	6	$\frac{40,29 \pm 0,473}{39,70-41,07}$	–	–	–	–	4	$\frac{40,64 \pm 2,178}{38,00-42,72}$
6+	–	–	–	–	–	–	–	–	1	45,18	2	$\frac{41,61 \pm 0,438}{41,30-41,92}$
8+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	40,48
SVL _{max}	–	–	–	–	1	40,40	–	–	1	46,62	1	41,18
k	–	–	–	–	1	0,80	–	–	1	0,65	1	1,23

GAM-моделирование не выявило ни одного статистически значимого предиктора, который мог бы объяснить географические изменения продолжительности жизни 95% самцов *D. japonicus* в локалитете (табл. 24). При этом модель, основанная на вечнозеленых и/или листопадных хвойных лесах (EE1) и изотермичности (bio3) (предикторы с наивысшими значениями информационного критерия Акаике (AIC)) показала высокую надежность ($n = 11$, $\text{adj. } R^2 = 0,699$; 78,3% объясненной дисперсии).

Таблица 24 – Отбор предикторов (на основе информационного критерия Акаике (AIC)) для GAM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самцов *Dryophytes japonicus* в локалитете

Предиктор	AIC	Объяснено дисперсии, %	p-value
EE1	25,18007	59,44	0,096
bio3	25,83937	55,15	0,115
bio13	25,92248	56,08	0,124
bio5	26,81385	30,22	0,100
EE11	28,36500	19,68	0,177
EE9	29,05856	14,97	0,264
slope	29,48017	11,15	0,323
homogeneity	29,69155	9,43	0,376
bio1	30,64639	19,59	0,633
EE7	30,77619	00,01	0,932
EE4	30,92223	4,49	0,914

GLM-моделирование определило два достоверных предиктора, объясняющих географические изменения продолжительности жизни 95% самцов *D. japonicus* в локалитете: среднегодовая температура (bio1) и максимальная температура самого теплого месяца (bio5) (табл. 25). Несмотря на то, что надежность GLM-модели ($n = 11$, $\text{adj. } R^2 = 0,4819$, $F = 5,651$, $p = 0,029$) была ниже надежности GAM-модели ($n = 11$, $\text{adj. } R^2 = 0,699$; 78,3% объясненной дисперсии), мы выбрали первую из-за статистической значимости влияния предикторов на продолжительность жизни особей.

Таблица 25 – Отбор предикторов (метод пошаговый вперед) для GLM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самцов *Dryophytes japonicus* в локалитете.

Предиктор	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
bio1	5,443	0,048		
bio3			0,037	0,854
bio5	11,031	0,011		
bio13			0,037	0,424
EE1			0,721	0,761
EE4			0,100	0,917
EE7			0,012	0,266
EE9			1,459	0,102
EE11			3,529	0,669
slope			0,199	0,414
homogeneity			0,754	0,782

Итоговое уравнение имело следующий вид:
 продолжительности жизни 95% особей в локалитете = $(12,39624 \pm 2,350774) - (0,20472 \pm 0,087745) * (bio1) - (0,30669 \pm 0,092340) * (bio5)$.
 Наибольшее влияние на продолжительность жизни оказывала максимальная температура самого теплого месяца (bio5) (табл. 26). На основе полученного уравнения, продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самцов *D. japonicus* изменялась в диапазоне от -0,57 до 6,11 лет (рис. 23). Низкая продолжительность жизни (< 1 года) была получена по причине умеренной надежности модели из-за ограниченной выборки самцов, которые по большей части были собраны с северной периферии ареала.

Таблица 26 – Результаты GLM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самцов *Dryophytes japonicus* в локалитете.

Предиктор	Коэффициент	SE	F	p	Ета-квадрат (η^2)
Свободный член	12,396	2,3508	27,807	0,001	0,777
bio1	-0,205	0,0877	5,443	0,048	0,405
bio5	-0,307	0,0923	11,031	0,011	0,580

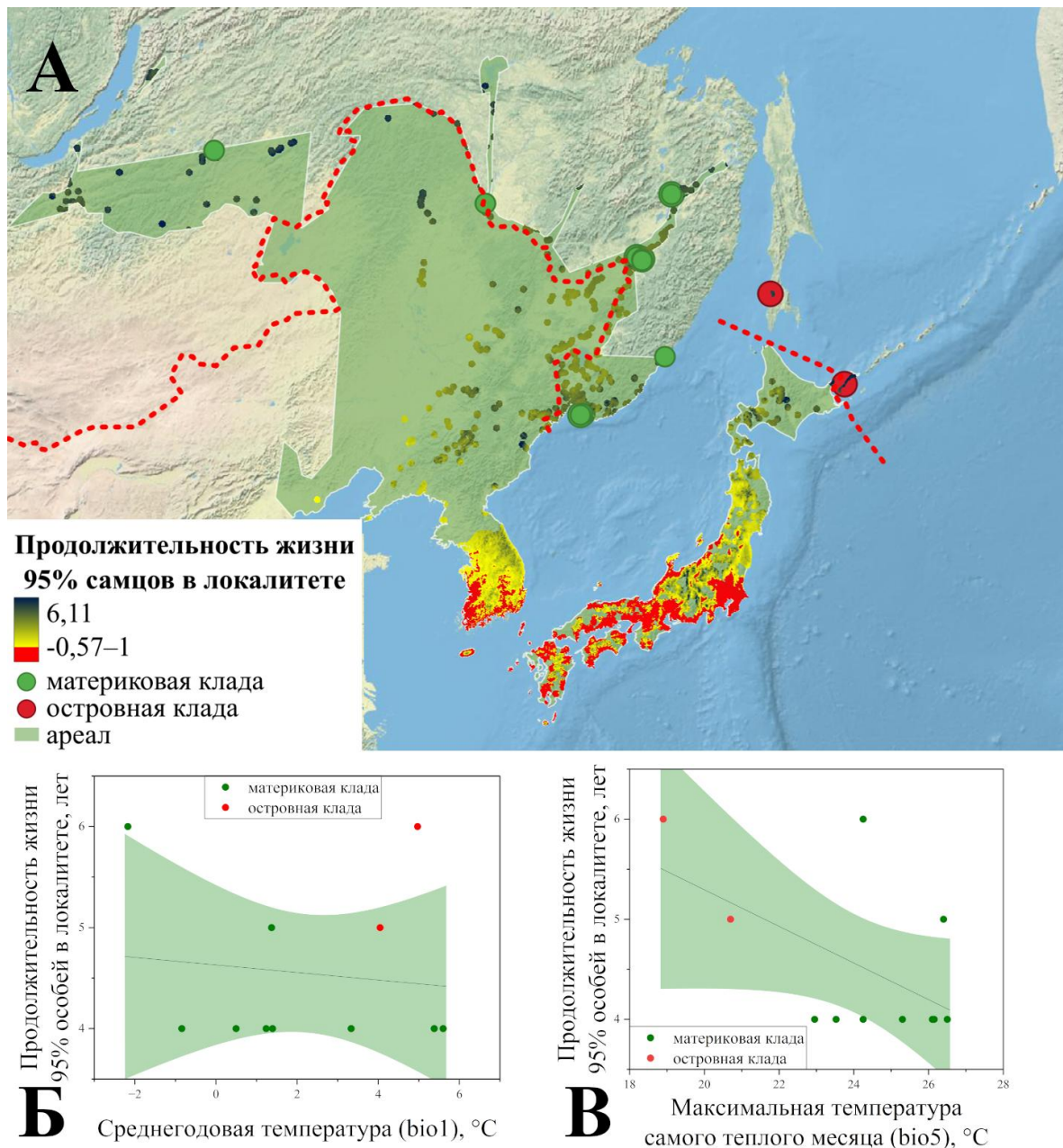


Рисунок 23 – (А) Географическая изменчивость продолжительности жизни 95% самцов *Dryophytes japonicus* в локалитете (взяты из GBIF), основанная на результатах GLM-моделирования ($R^2 = 0,4819$) и зависимость продолжительности жизни 95% самцов *Dryophytes japonicus* в локалитете от среднегодовой температуры (bio1) (Б) и максимальной температуры самого теплого месяца (bio5) (В). На (А): для лучшей визуализации локалитеты были буферизированы с радиусом в 20 км, но для достоверности диапазон продолжительности жизни особей был скорректирован на основе радиуса в 1 км. Зеленые круги – собственные места исследования продолжительности жизни *Dryophytes japonicus* (материковая клада), бордовые круги – собственные места исследования продолжительности жизни *Dryophytes japonicus* (островная клада). Зеленая область – ареал вида (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023a). Красным цветом залиты локалитеты с гарантированной недостоверной продолжительностью жизни особей (< 1 года). Пунктиром обозначена граница Северной Евразии

GAM-моделирование не выявило ни одного статистически значимого предиктора, который мог бы объяснить географические изменения продолжительности жизни 95% самок *D. japonicus* в локалитете (табл. 27). Модель, основанная на вечнозеленых и/или листопадных хвойных лесах (EE1) и максимальной температуре самого теплого месяца (bio5) (предикторы с наивысшими значениями информационного критерия Акаике (AIC)) показала умеренную надежность ($n = 7$, $\text{adj. } R^2 = 0,357$; 37,6% объясненной дисперсии).

Таблица 27 – Отбор предикторов (на основе информационного критерия Акаике (AIC)) для GAM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самок *Dryophytes japonicus* в локалитете

Предиктор	AIC	Объяснено дисперсии, %	p-value
EE1	22,71526	64,90	0,209
bio5	22,74219	40,75	0,139
homogeneity	25,10663	44,99	0,396
EE4	25,24104	22,48	0,383
EE11	25,34347	14,28	0,368
EE13	25,34875	40,52	0,414
bio3	25,54842	32,09	0,519
slope	25,61414	10,92	0,458
EE9	25,92061	06,96	0,579
bio1	26,20314	03,16	0,706
EE7	26,42068	00,134	0,938

GLM-моделирование также не выявило ни одного статистически значимого предиктора, который мог бы объяснить географические изменения продолжительности жизни 95% самок *D. japonicus* в локалитете (табл. 28). По этой причине для построения модели мы использовали те же факторы среды, которые являлись значимыми для самцов: среднегодовая температура (bio1) и максимальная температура самого теплого месяца (bio5).

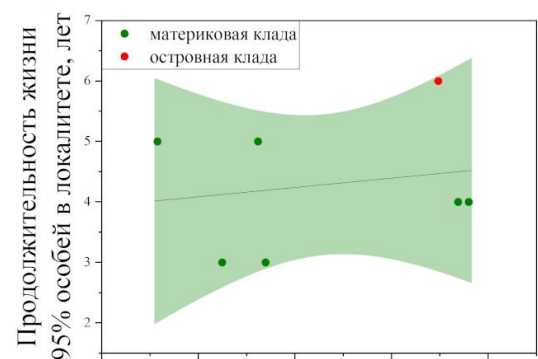
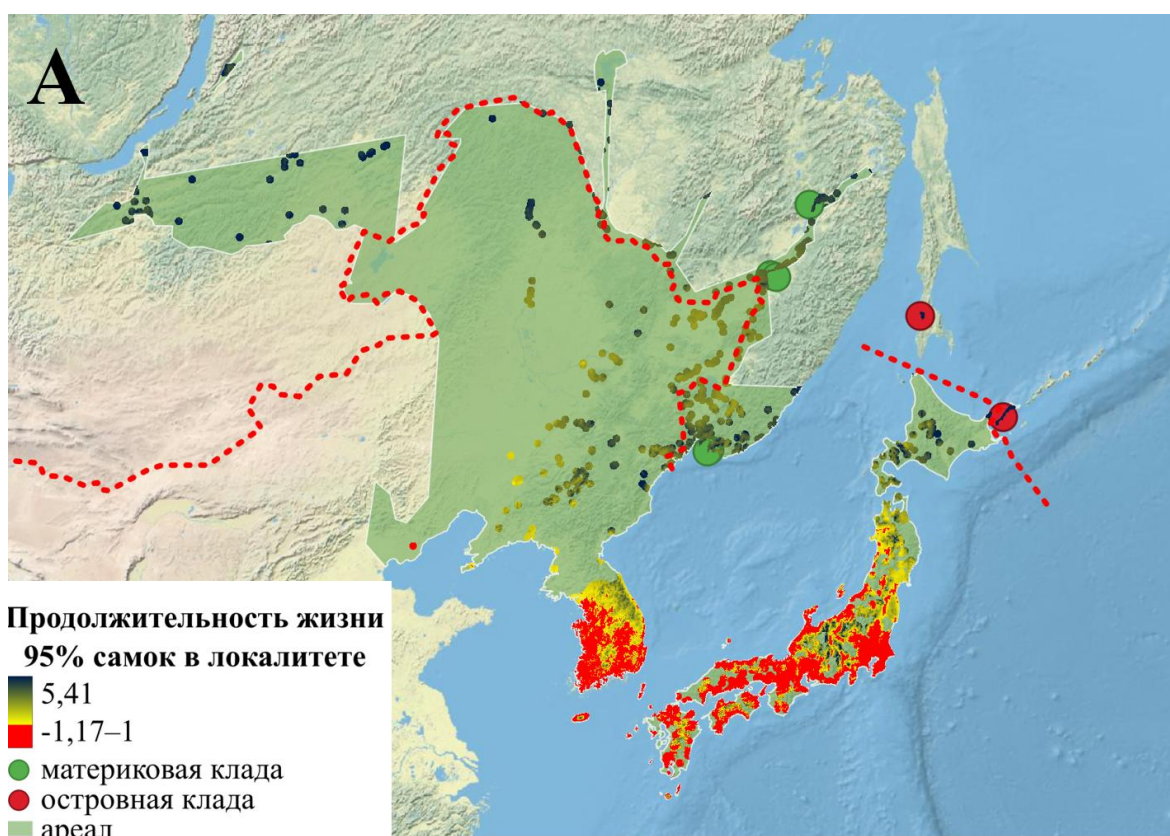
Таблица 28 – Отбор предикторов (метод пошаговый вперед) для GLM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самок *Dryophytes japonicus* в локалитете.

Предиктор	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
bio1			0,174	0,694
bio3			1,094	0,343
bio5			4,559	0,086
bio13			0,050	0,831
EE1			0,209	0,667
EE4			0,821	0,406
EE7			0,007	0,937
EE9			0,417	0,547
EE11			0,827	0,405
slope			0,637	0,461
homogeneity			0,201	0,673

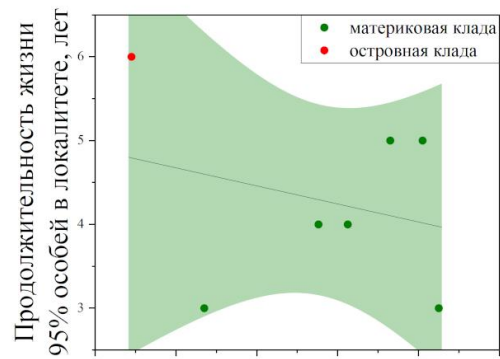
Надежность GLM-модели ($n = 7$, $\text{adj. } R^2 = 0,4052$, $F = 3,043$, $p = 0,157$) была выше, чем у GAM-модели ($n = 7$, $\text{adj. } R^2 = 0,357$; 37,6% объясненной дисперсии), поэтому для построения модели была отобрана первая. Итоговое уравнение имело следующий вид:
 продолжительности жизни 95% особей в локалитете = $(15,01898 \pm 4,585013) - (0,19805 \pm 0,175308) * (bio1) - (0,41893 \pm 0,174732) * (bio5)$.
 Наибольшее влияние на продолжительность жизни самок оказывала максимальная температура самого теплого месяца (bio5) (табл. 29). На основе полученного уравнения, была построена карта с географической изменчивостью продолжительности жизни 95% особей в локалитете для самок: показатель изменялся в диапазоне от -1,17 до 5,4 лет (рис. 24). Низкая продолжительность жизни (< 1 года) была получена по причине умеренной надежности модели из-за ограниченной выборки самок, которые по большей части были собраны с северной периферии ареала.

Таблица 29 – Результаты GLM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самок *Dryophytes japonicus* в локалитете.

Предиктор	Коэффициент	SE	F	p	Eta-квадрат (η^2)
Свободный член	15,019	4,5850	10,730	0,031	0,728
bio1	-0,198	0,1753	1,276	0,322	0,242
bio5	-0,419	0,1747	5,748	0,075	0,590



Б Среднегодовая температура (bio1), °C



В Максимальная температура самого теплого месяца (bio5), °C

Рисунок 24 – (А) Географическая изменчивость продолжительности жизни 95% самок *Dryophytes japonicus* в локалитете (взяты из GBIF), основанная на

результатах GLM моделирования ($R^2 = 0,4052$) и зависимость продолжительности жизни 95% самок *Dryophytes japonicus* в локалитете от среднегодовой температуры (bio1) (Б) и максимальной температуры самого теплого месяца (bio5) (В). На (А): для лучшей визуализации локалитеты были буферизированы с радиусом в 20 км, но для достоверности диапазон продолжительности жизни особей был скорректирован на основе радиуса в 1 км. Зеленые круги – собственный места исследования продолжительности жизни *Dryophytes japonicus* (материковая клада), бордовые круги – собственный места исследования продолжительности жизни *Dryophytes japonicus* (островная клада). Зеленая область – ареал вида (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023a). Красным цветом залиты локалитеты с гарантированной недостоверной продолжительностью жизни особей (< 1 года). Пунктиром обозначена граница Северной Евразии

Географическая изменчивость продолжительности жизни и роста восточной квакши, *Hyla orientalis*. На всех полученных препаратах от *H. orientalis* линии остановки роста были хорошо читаемы, что позволило нам с высокой надежностью определить индивидуальный возраст особей (рис. 25).

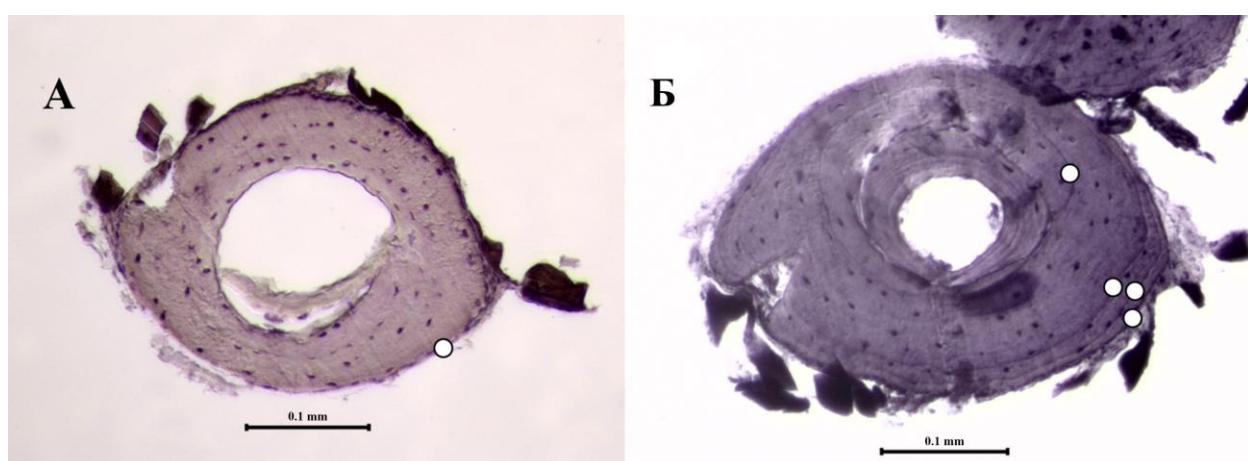


Рисунок 25 – Поперечные срезы костей фаланги пальца однолетнего (А) и четырехлетнего (Б) самцов *Hyla orientalis orientalis* из п. Большаковское (Калининградская область). Белыми точками обозначены линии остановленного роста. Размер шкалы на каждой фотографии составляет 0,1 мм

Индивидуальный возраст *H. orientalis orientalis* был определен только для трех самок, но для 111 самцов. Возраст самок варьировал от 3 лет (Медно и Ангарский перевал) до 4 лет (Солнечная Долина). Практически в каждом локалитете самцы уже в возрасте одного года являлись половозрелыми, но только в двух: Осовцы ($n = 2$) и Ангарский перевал ($n = 3$) – самыми молодыми самцами были двухлетние особи. Средний возраст самцов изменялся в диапазоне от $1,6 \pm 0,62$ лет (Заслучно) до $2,5 \pm 1,00$ лет (Лаванда), но достоверно не различался в зависимости от места исследования ($F_{9, 100} = 1,078$, $p = 0,386$). Общая совокупность самок в среднем была старше совокупности всех самцов (для самок $3,3 \pm 0,58$, для самцов $2,0 \pm 0,90$; $F_{1, 112} = 6,415$, $p = 0,013$). Продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самцов варьировала от 2 лет (Изобильное) до 5 лет (Медно) (приложение Е). Длина тела самцов не только различалась в разных возрастных группах ($F_{3, 106} = 46,875$, $p < 0,001$), но и увеличивалась с возрастом ($r = 0,72$, $p < 0,05$) (табл. 30).

Таблица 30 – Длина тела в разных половозрастных группах и особенности роста *Hyla orientalis orientalis*

Возрастная группа	Локалитет				ANOVA		
	самки		самцы		F	df	p
	n	SVL, мм	n	SVL, мм			
1+	–	–	37	$\frac{41,33 \pm 2,331}{36,71-45,20}$	–		
2+	–	–	44	$\frac{45,43 \pm 2,021}{40,75-50,16}$	–		
3+	2	$\frac{52,05 \pm 1,916}{50,69-53,40}$	24	$\frac{47,57 \pm 2,714}{42,06-53,78}$	–		
4+	1	48,74	5	$\frac{48,77 \pm 1,162}{46,87-49,67}$	–		
5+	–	–	1	48,05	–		
SVL _{max}	–	–	5	$\frac{46,90 \pm 1,399}{45,20-48,50}$	–		
k	–	–	5	$\frac{1,79 \pm 0,390}{1,40-2,38}$	–		

В зависимости от места исследования средний возраст половозрелых особей *H. orientalis shelkownikowi* различался как у самок ($F_{9, 66} = 22,051$, $p < 0,001$), так и у самцов ($F_{14, 377} = 29,899$, $p < 0,001$) и варьировал от $1,0 \pm 0,00$ лет (Аше) до $4,3 \pm 1,25$ лет (Цадыкау) у самок, а у самцов – от $1,1 \pm 0,36$ – $0,40$ лет (Аше и Мейсари соответственно). Возраст достижения половой зрелости самок варьировал от 1 года (в большинстве исследованных локалитетов) до 3 лет (Цодорети), а у самцов – в диапазоне от 1 года (в большинстве исследованных локалитетов) до 2 лет (в горных районах: Хустиль, Цадыкау, Цодорети). Самыми недолгоживущими были особи из Аше, у которых продолжительность жизни 95% особей в локалитете составила 1 год, при этом дольше всего самки живут в Цадыкау (95% особей до 6 лет), а самцы в Дилижане (95% особей до 5 лет). Средний возраст самок и самцов достоверно не различался (для самок $2,0 \pm 1,26$, для самцов $1,9 \pm 0,97$; $F_{1, 473} = 0,894$, $p = 0,345$). Длина тела *H. orientalis shelkownikowi* различалась в разных возрастных группах как у самцов ($F_{3, 388} = 79,762$, $p < 0,001$), так и у самок ($F_{4, 74} = 20,750$, $p = 0,003$), а также увеличивалась с возрастом особей (для самок $r = 0,67$, $p < 0,05$; для самцов $r = 0,58$, $p < 0,05$) (приложение Е). Самки были крупнее самцов в возрасте двух, трех и четырех лет, а также превосходили их по рассчитанным значениям предельной длины тела (SVL_{max}). Коэффициенты скорости роста (k) достоверно не различались (табл. 31).

Таблица 31 – Длина тела в разных половозрастных группах и особенности роста *Hyla orientalis shelkownikowi*

Возрастная группа	Локалитет				ANOVA		
	самки		самцы		F	df	p
	n	SVL, мм	n	SVL, мм			
1+	37	$\frac{41,20 \pm 4,107}{33,36-50,11}$	167	$\frac{40,52 \pm 3,106}{31,40-46,33}$	1,315	1, 202	0,253
2+	20	$\frac{45,25 \pm 3,826}{37,80-51,20}$	118	$\frac{43,10 \pm 3,076}{33,67-51,43}$	7,787	1, 136	0,006
3+	12	$\frac{48,84 \pm 2,282}{45,98-53,44}$	91	$\frac{46,43 \pm 2,755}{40,55-52,77}$	16,811	1, 101	<0,001

Продолжение таблицы 31

Возрастная группа	Локалитет				ANOVA		
	самки		самцы		F	df	p
	n	SVL, мм	n	SVL, мм			
4+	6	$50,63 \pm 2,080$ 48,93–54,52	16	$44,92 \pm 2,512$ 39,02–49,35	24,521	1, 20	<0,001
5+	4	$49,87 \pm 1,799$ 48,10–51,72	1	47,38	–		
6+	1	51,72	1	44,35	–		
7+	–	–	1	49,95	–		
SVL _{max}	8	$49,04 \pm 4,000$ 43,29–53,45	15	$45,60 \pm 1,774$ 43,16–48,36	8,308	1, 21	<0,001
k	3	$1,29 \pm 0,271$ 1,01–1,55	13	$1,70 \pm 0,674$ 0,86–2,74	1,031	1, 14	0,327

Возраст самок *H. orientalis gumilevskii* варьировал от 1 до 2 лет, при этом только 1 из 12 отловленных нами особей была двухлетней, средний возраст самцов варьировал от $1,1 \pm 0,31$ (Ловайн) до $1,3 \pm 0,47$ (Истису). В зависимости от места исследования средний возраст половозрелых особей статистически значимо не различался (для самок $F_{1,9} = 0,351$, $p = 0,568$; для самцов $F_{2,72} = 1,127$), также не было обнаружено половых различий по данному показателю (для самок $1,1 \pm 0,29$, для самцов $1,1 \pm 0,39$; $F_{1,86} = 0,273$, $p = 0,603$). Во всех местах исследования самки и самцы в возрасте года уже были фертильны. Продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самок варьировала от 1 года (Ловайн в 2023 г.) до 2 лет (Ловайн в 2025 г.), у самцов – во всех локалитетах 2 года. Длина тела самцов *H. orientalis gumilevskii* увеличивалась с возрастом ($r = 0,28$, $p < 0,05$), а годовалые особи были достоверно мельче двухлетних ($F_{1,73} = 5,981$, $p = 0,017$). Для самок по причине малого количества особей старше года мы не могли определить наличие данных закономерностей (приложение Е). Годовалые самки были достоверно крупнее самцов того же возраста, а также имели более высокое значение расчетного показателя предельной длины тела (SVL_{max}), но уступали им по коэффициенту скорости роста (k) (табл. 32).

Таблица 32 – Длина тела в разных половозрастных группах и особенности роста *Hyla orientalis gumilevskii*

Возрастная группа	Локалитет				ANOVA		
	самки		самцы		F	df	p
	n	SVL, мм	n	SVL, мм			
1+	11	$\frac{42,41 \pm 2,211}{38,06-46,04}$	66	$\frac{38,44 \pm 2,619}{32,00-43,20}$	22,571	1, 75	<0,001
2+	1	51,62	9	$\frac{40,76 \pm 3,076}{34,74-44,31}$	–		
3+	–	–	1	40,90	–		
SVL _{max}	1	56,34	3	$\frac{40,76 \pm 2,366}{39,30-43,49}$	–		
k	1	1,08	2	$\frac{2,23 \pm 0,346}{2,01-2,50}$	–		

GAM-моделирование выявило семь статистически значимых предикторов, которые объясняют географические изменения продолжительности жизни 95% самцов *H. orientalis* в локалитете: среднегодовая температура (bio1; AIC = 56,78396, $p < 0,001$), среднесуточный диапазон температур (bio2; AIC = 69,59641, $p = 0,004$), годовое количество осадков (bio12; AIC = 72,22934, $p = 0,007$), сезонность осадков (bio15; AIC = 72,79011, $p = 0,048$), количество осадков в самом теплом квартале (bio18; AIC = 72,82226, $p = 0,037$), однородность среды (homogeneity; AIC = 74,29579, $p = 0,047$), изотермичность (bio3; AIC = 74,73239, $p = 0,047$) (табл. 33). Модель, построенная на трех предикторах с наивысшими значениями информационного критерия Акаике (AIC)) показала высокую надежность ($n = 27$, $\text{adj. } R^2 = 0,746$; 76,8% объясненной дисперсии).

GLM-моделирование определило всего три достоверных предиктора, объясняющих географические изменения продолжительности жизни 95% самцов *H. orientalis* в локалитете: среднегодовая температура (bio1; $F = 20,982$, $p < 0,001$), среднесуточный диапазон температур (bio2; $F = 15,850$, $p = 0,001$) и годовое количество осадков (bio12; $F = 4,748$, $p = 0,040$) (табл. 34). Поскольку надежность GLM-модели ($n = 27$, $\text{adj. } R^2 = 0,6998$, $F = 21,205$, $p < 0,001$) была

ниже надежности GAM-модели ($n = 27$, $\text{adj. } R^2 = 0,746$; 76,8% объясненной дисперсии), для построения уравнения была отобрана вторая.

Таблица 33 – Отбор предикторов (на основе информационного критерия Акаике (AIC)) для GAM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самцов *H. orientalis* в локалитете.

Предиктор	AIC	Объяснено дисперсии, %	p-value
bio1	56,78396	62,34	<0,001
bio2	69,59641	29,17	0,004
bio12	72,22934	22,02	0,007
bio15	72,79011	34,86	0,048
bio18	72,82226	30,72	0,037
homogeneity	74,29579	27,95	0,047
bio3	74,73239	14,56	0,041
bio4	74,78305	24,96	0,058
EE7	76,95749	11,18	0,205
bio8	77,30963	06,16	0,203
EE3	78,64065	1,50	0,536
slope	78,88614	0,62	0,696
EE4	79,12852	6,00	0,596

Итоговое уравнение имело следующий вид: продолжительности жизни 95% особей в локалитете $\sim s(\text{bio1}, k = 4) + s(\text{bio2}, k = 4) + s(\text{bio12}, k = 4)$. Наибольшее влияние на продолжительность жизни оказывала среднегодовая температура (bio1) (табл. 35). На основе полученного уравнения, продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самцов изменялась от 1,15 до 4,37 лет (рис. 26).

Таблица 34 – Отбор предикторов (метод пошаговый вперед) для GLM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самцов *Hyla orientalis* в локалитете.

Предиктор	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
bio1	20,982	<0,001		
bio2	15,850	0,001		

Продолжение таблицы 34

Предиктор	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
bio3			2,527	0,126
bio4			2,040	0,167
bio8			0,012	0,915
bio12	4,748	0,040		
bio15			1,362	0,256
bio18			0,202	0,658
EE3			0,031	0,863
EE4			0,023	0,881
EE7			0,025	0,876
slope			0,020	0,888
homogeneity			0,238	0,631

Таблица 35 – Результаты GAM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самцов *Hyla orientalis* в локалитете.

Предиктор	Коэффициент	SE	edf	F	p
Свободный член	1,01660	0,03415	–	29,77	<0,001
s(bio1)	-0,22680–0,12955	–	1,7506	9,797	<0,001
s(bio2)	-4,44e ⁻⁸ –0,11124	–	0,9098	3,393	0,003
s(bio12)	-0,09054–1,09e ⁻⁶	–	0,8354	1,740	0,016

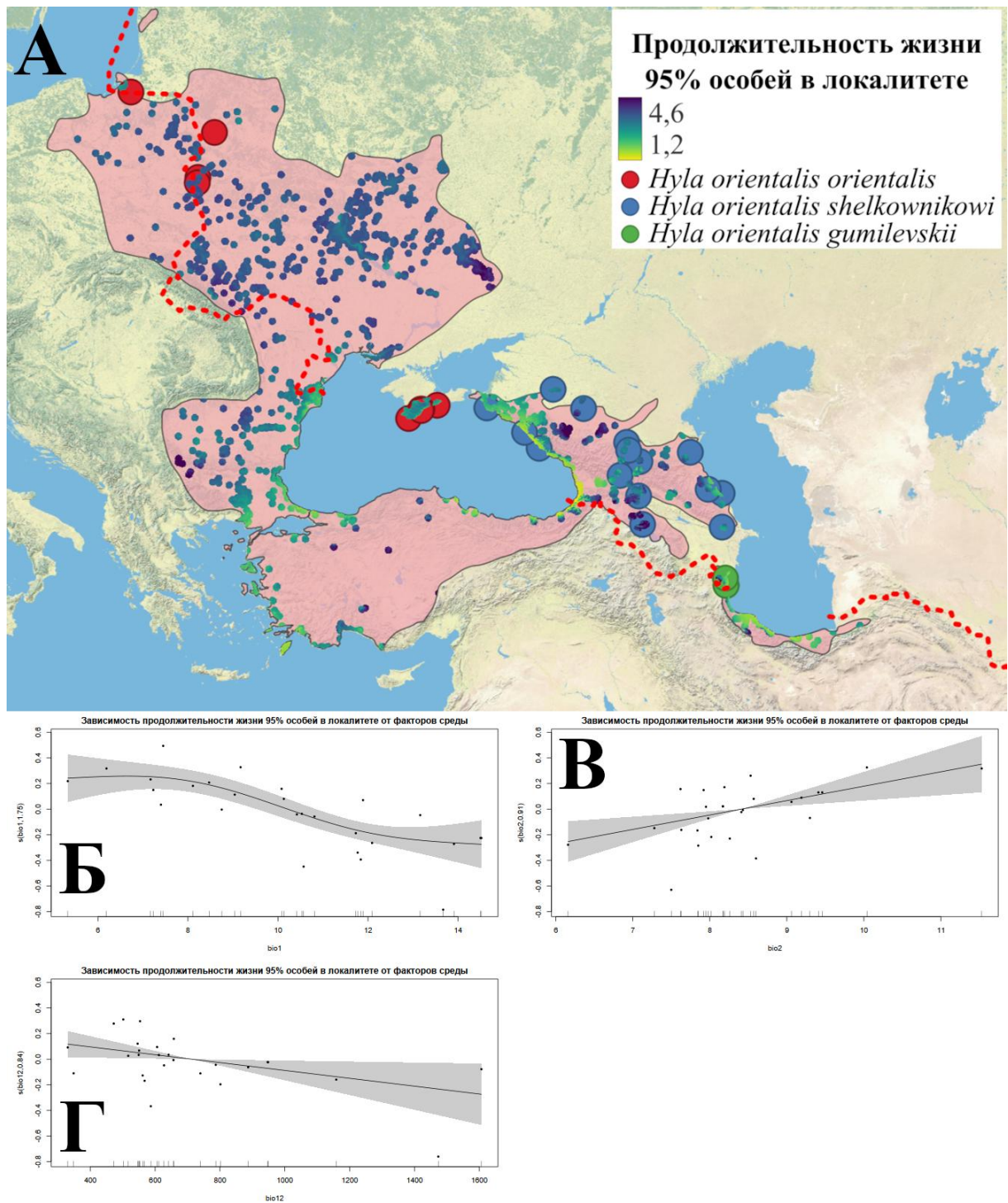


Рисунок 26 – (А) Географическая изменчивость продолжительности жизни 95% самцов *Hyla orientalis* в локалитете (взяты из GBIF), основанная на результатах GAM-моделирования ($R^2 = 0,746$) и зависимость продолжительности жизни 95% самцов *Hyla orientalis* в локалитете от среднегодовой температуры (bio1) (Б), среднесуточного диапазона температура (2) (В) и годового количества осадков (bio12) (Г). На (А): для лучшей визуализации локалитеты были буферизированы с радиусом в 20 км,

но для достоверности диапазон продолжительности жизни особей был скорректирован на основе радиуса в 1 км. Красные круги – собственный места исследования продолжительности жизни *Hyla orientalis orientalis*, синие круги – собственный места исследования продолжительности жизни *Hyla orientalis shelkownikowi*, зеленые круги – собственный места исследования продолжительности жизни *Hyla orientalis gumilevskii*. Розовая область – ареал вида (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2022). Пунктиром обозначена граница Северной Евразии

GAM-моделирование выявило всего два статистически значимых предиктора, которые объясняют географические изменения продолжительности жизни 95% самок *H. orientalis* в локалитете: среднегодовая температура (bio1; AIC = 29,90656, p = 0,001) и сезонность осадков (bio15; AIC = 35,42329, p = 0,041) (табл. 36). Модель, построенная на основе данных предикторах, как и модель, основанная только на среднегодовой температуре (bio1), показали одинаковую высокую надежность (n = 11, adj. R² = 0,72; 69,9% объясненной дисперсии). Однако, модель, основанная на тех же предикторах, что были отобраны и для самцов: среднегодовая температура (bio1), среднесуточный диапазон температур (bio2) и годовое количество осадков (bio12) – показала более высокие показатели надежности (n = 11, adj. R² = 0,755; 74,3% объясненной дисперсии).

Таблица 36 – Отбор предикторов (на основе информационного критерия Акаике (AIC)) для GAM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самок *Hyla orientalis* в локалитете.

Предиктор	AIC	Объяснено дисперсии, %	p-value
bio1	29,90656	70,09	0,001
bio15	35,42329	72,08	0,041
homogeneity	40,17097	25,42	0,069
slope	41,46100	16,45	0,189
bio2	42,12639	17,46	0,394
bio8	42,27331	30,10	0,359

Продолжение таблицы 36

Предиктор	AIC	Объяснено дисперсии, %	p-value
bio4	42,77822	10,46	0,446
EE3	42,78319	6,19	0,464
bio18	42,84740	5,67	0,452
bio12	42,85877	5,57	0,485
EE4	42,98526	7,24	0,596
EE7	43,27815	2,05	0,673
bio3	43,52119	8,92	0,761

GLM-моделирование определило только один достоверный предиктор, объясняющий географические изменения продолжительности жизни 95% самок *H. orientalis* в локалитете: среднегодовая температура (bio1; $F = 30,545$, $p < 0,001$) (табл. 37). Надежность GLM-модели с использованием только среднегодовой температуры была высокой ($n = 11$, $\text{adj. } R^2 = 0,7471$, $F = 30,545$, $p < 0,001$), надежность GLM-модели с использованием тех же предикторов, что были отобраны и для самцов: среднегодовая температура, среднесуточный диапазон температур и годовое количество осадков – также оставалась высокой ($n = 11$, $\text{adj. } R^2 = 0,7085$, $F = 9,104$, $p < 0,001$), но уступала первой.

Таблица 37 – Отбор предикторов (метод пошаговый вперед) для GLM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самок *Hyla orientalis* в локалитете.

Предиктор	F to remove	p to remove	F to enter	p to enter
bio1	30,545	<0,001		
bio2			0,541	0,483
bio3			0,133	0,724
bio4			0,062	0,810
bio8			0,059	0,814
bio12			0,131	0,726
bio15			0,004	0,953
bio18			0,911	0,368
EE3			1,375	0,275
EE4			0,944	0,360
EE7			0,001	0,973
slope			0,042	0,842
homogeneity			0,030	0,866

Поскольку надежности двух GLM-моделей ($R^2 = 0,7471$ и $R^2 = 0,7085$) были меньше надежности третьей GAM-модели ($R^2 = 0,755$), то для построения уравнения была отобрана третья GAM-модель, основанная на среднегодовой температуре (bio1), суточном диапазоне температур (bio2) и количестве годовых осадков (bio12). Итоговое уравнение имело следующий вид: продолжительности жизни 95% особей в локалитете $\sim s(bio1, k = 4) + s(bio2, k = 4) + s(bio12, k = 4)$. Наибольшее влияние на продолжительность жизни также оказывала среднегодовая температура (bio1) (табл. 38). На основе полученного уравнения, продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самок изменялась от 1,32 до 6,17 лет (рис. 27).

Таблица 38 – Результаты GAM-моделирования для описания географической изменчивости продолжительности жизни 95% самок *Hyla orientalis* в локалитете.

Предиктор	Коэффициент	SE	edf	F	p
Свободный член	0,93328	0,08897	–	29,77	<0,001
s(bio1)	-0,40655–2,16e ⁻⁶	–	0,9532	6,963	0,001
s(bio2)	-0,04733–0,00631	–	0,2596	0,119	0,297
s(bio12)	-0,03754 – -7,49e ⁻⁷	–	0,3212	0,173	0,233

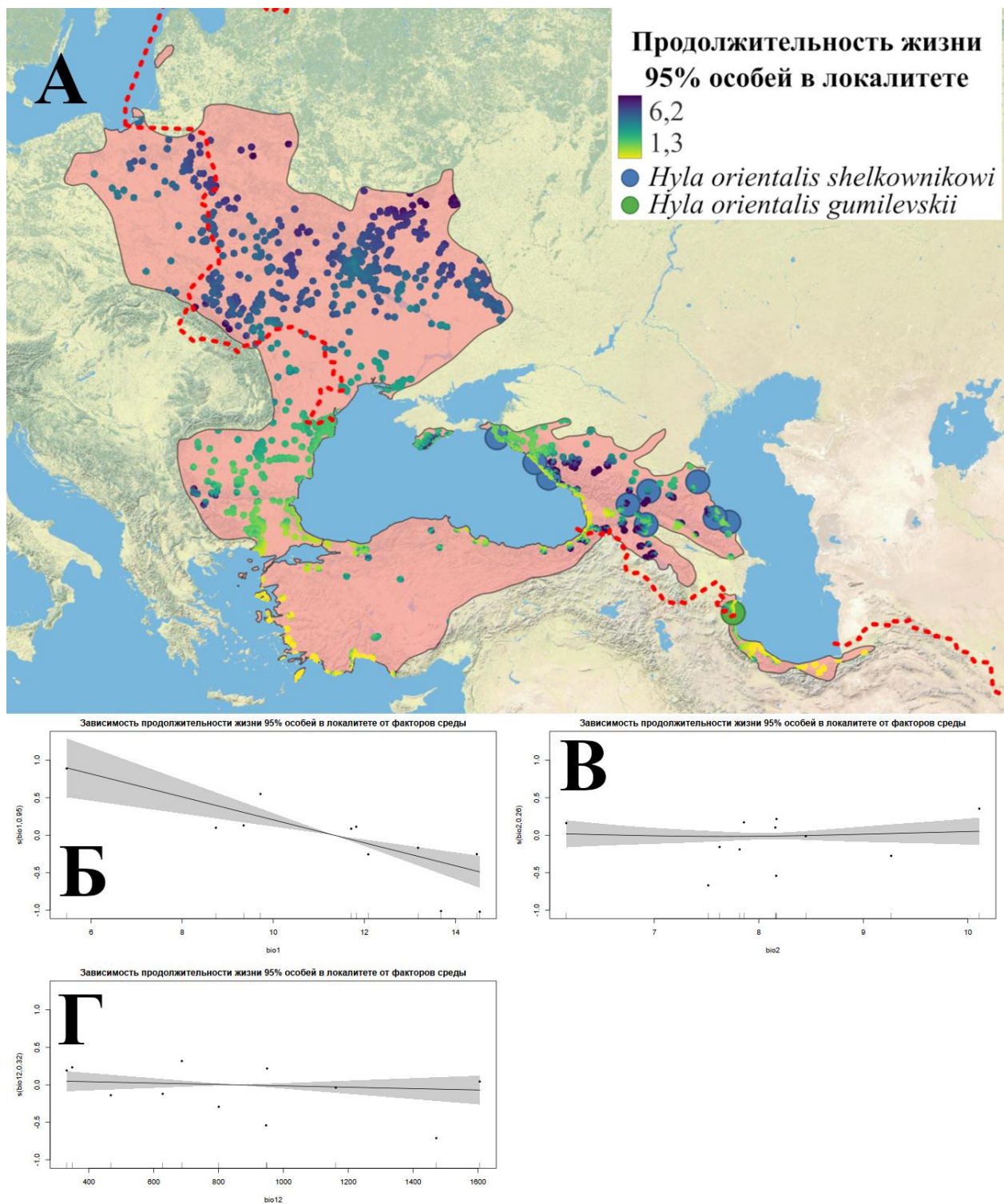


Рисунок 27 – (А) Географическая изменчивость продолжительности жизни 95% самок *Hyla orientalis* в локалитете (взяты из GBIF), основанная на результатах GAM-моделирования ($R^2 = 0,746$) и зависимость продолжительности жизни 95% самок *Hyla orientalis* в локалитете от среднегодовой температуры (bio1) (Б), среднесуточного диапазона температура (bio2) (В) и годового количества осадков (bio12) (Г). На (А): для

лучшей визуализации локалитеты были буферизированы с радиусом в 20 км, но для достоверности диапазон продолжительности жизни особей был скорректирован на основе радиуса в 1 км. Синие круги – собственный места исследования продолжительности жизни *Hyla orientalis shelkownikowi*, зеленые круги – собственный места исследования продолжительности жизни *Hyla orientalis gumilevskii*. Розовая область – ареал вида (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2022). Пунктиром обозначена граница Северной Евразии

Продолжительность жизни и особенности роста малоазиатской квакши, *Hyla savignyi*. Для самок и самцов *H. savignyi* не было обнаружено различий по среднему возрасту ($F_{1, 49} = 0,360$, $p = 0,551$): все отловленные самки ($n = 3$) были в возрасте 1 года, а средний возраст самцов изменялся от $1,0 \pm 0,00-0,22$ (Ошакан и Грибоедов соответственно) до $1,3 \pm 0,65$ (Веди). Особи *H. savignyi* вне зависимости от половой принадлежности в каждом месте исследования достигали половой зрелости после первой зимовки, а продолжительность 95% особей в локалитете для самок составила 1 год, для самцов – от 1 года (Ошакан и Грибоедов) до 3 лет (Веди).

Таблица 39 – Длина тела в разных половозрастных группах и особенности роста *Hyla savignyi*

Возрастная группа	Локалитет				ANOVA		
	самки		самцы		F	df	p
	n	SVL, мм	n	SVL, мм			
1+	3	$47,55 \pm 6,168$ 40,81–52,91	42	$43,96 \pm 5,483$ 31,40–50,30	1,190	1, 43	0,281
2+	–	–	4	$45,45 \pm 3,717$ 42,13–50,77	–		
3+	–	–	2	$47,93 \pm 1,153$ 47,11–48,74	–		
SVL _{max}	–	–	2	$45,68 \pm 7,679$ 40,25–51,11	–		
k	–	–	1	2,32	–		

Длина тела самцов не зависела от индивидуального возраста особей ($r = 0,17$, $p > 0,05$) и достоверно не различалась в разных возрастных группах ($F_{2, 45} = 0,642$, $p = 0,531$). Самцы из Грибоедов в сравнении с особями из Веди имели большие расчетные значения предельной длины тела (SVL_{max}) и коэффициентов роста (k) (табл. 39).

3.3 Плодовитость и размеры зародышей

Плодовитость *D. japonicus* варьировала в диапазоне от 244 яиц до 1056 яиц ($n = 14$), у *H. orientalis* – от 123 яиц до 1690 яиц ($n = 32$), а у *H. savignyi* – от 337 яиц до 678 яиц ($n = 3$). Плодовитость самок достоверно не зависела от длины тела особей как при межвидовом анализе (для *D. japonicus* $r = -0,11$, $p > 0,05$, для *H. orientalis* $r = 0,32$, $p > 0,05$, для *H. savignyi* $r = -0,74$, $p > 0,05$), так и для объединенной выборки ($r = 0,21$, $p > 0,05$). Средняя плодовитость ($664,9 \pm 245,9$ яиц для *D. japonicus*, $680,7 \pm 414,8$ яиц для *H. orientalis*, $562,3 \pm 195,2$ яиц для *H. savignyi*) у разных видов квакш достоверно не различалась ($F_{2, 46} = 0,144$, $p = 0,866$) (рис. 28а), с поправкой на длину тела самок также не было выявлено статистически значимых различий по этому показателю ($F_{2, 45} = 0,321$, $p = 0,727$). Наибольшее влияние на плодовитость оказывал уклон местности (slope): плодовитость увеличивалась с увеличением уклона ($r = 0,45$, $p < 0,05$). Кроме того, количество яиц в кладке уменьшалось с увеличением температуры в самом влажном квартале (bio8), однако данная закономерность была менее выражена ($r = -0,32$, $p < 0,05$) (табл. 40, рис. 28б, в).

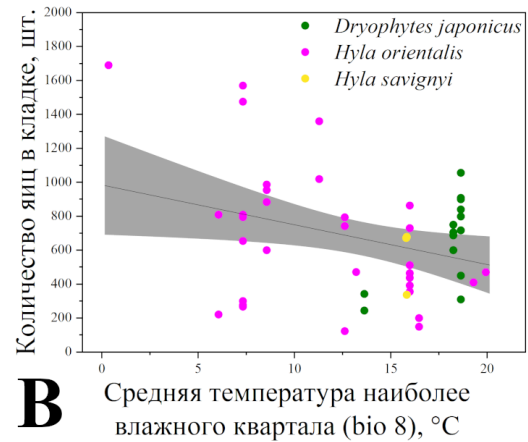
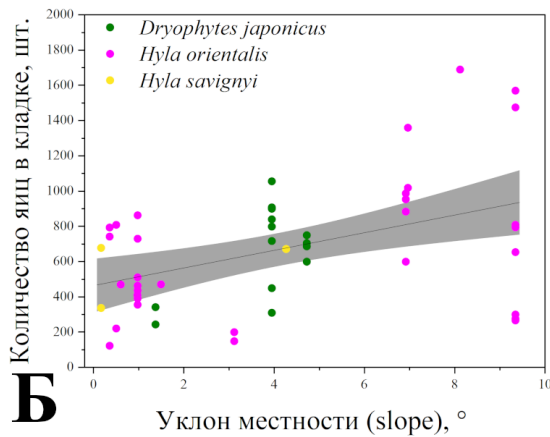
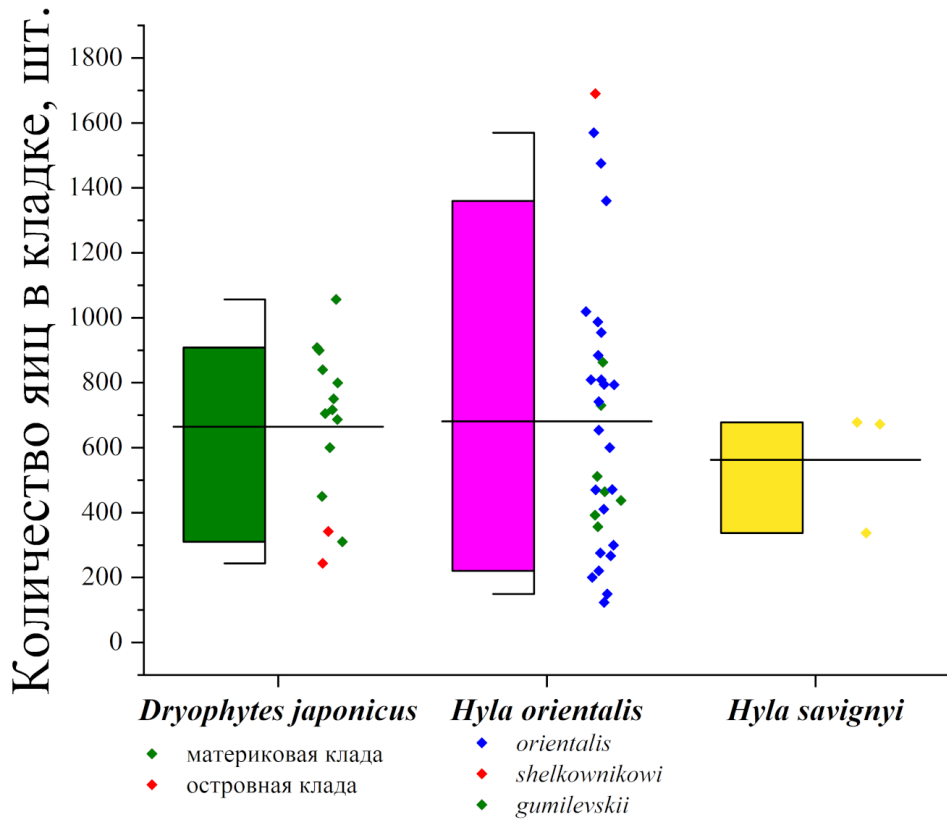
А

Рисунок 28 – (А) Плодовитость *Dryophytes japonicus* (зеленый ящик с усами), *Hyla orientalis* (розовый ящик с усами) и *Hyla savignyi* (желтый ящик с усами). (Б) Взаимосвязь между плодовитостью квакш и предиктором с самым высоким значения r (уклон местности, slope). (В) Взаимосвязь между плодовитостью и вторым по значимости предиктором (средняя температура наиболее влажного квартала, bio8)

Размеры зародышей *D. japonicus* варьировали в диапазоне от 1,50 до 2,52 мм ($n = 129$), у *H. orientalis* – от 1,38 до 2,40 мм ($n = 237$), а у *H. savignyi* – от 1,36 до 1,83 мм ($n = 38$). При анализе кладок *D. japonicus* было обнаружено увеличение размера зародышей с увеличением количества яиц в кладке ($r = 0,36$, $p < 0,05$), но для *H. orientalis* и *H. savignyi* такой закономерности отмечено не было ($r = -0,06$, $p > 0,05$ и $r = 0,23$, $p > 0,05$). Для объединенной выборки также не было обнаружено взаимосвязи размера зародышей и количества яиц в кладке ($r = 0,08$, $p > 0,05$). Были обнаружены три разные тенденции зависимости размеров зародышей от длины тела самок: с увеличением длины тела самки у *D. japonicus* размеры зародышей уменьшались ($r = -0,18$, $p < 0,05$), у *H. orientalis* – увеличивались ($r = 0,22$, $p < 0,05$), а у *H. savignyi* – не зависели от длины тела самки ($r = -0,09$, $p < 0,05$). В объединенной выборке размеры яиц увеличивались с длиной тела самок ($r = 0,10$, $p < 0,05$). Размеры зародышей ($1,90 \pm 0,213$ для *D. japonicus*, $1,80 \pm 0,165$ для *H. orientalis*, $1,51 \pm 0,101$ для *H. savignyi*) у разных видов квакш статистически значимо различались ($F_{2, 401} = 69,356$, $p < 0,001$) (рис. 29а), с поправкой на плодовитость и длину тела самок различия также сохранялись ($F_{2, 390} = 66,954$, $p < 0,001$). Наибольшее влияние на размеры яиц оказывало количество осадков в самом жарком квартале (bio18): с увеличением их количества увеличивались и размеры зародышей ($r = 0,54$, $p < 0,05$). Кроме того, было обнаружено уменьшением размеров зародышей с увеличением проективного покрытия культивируемой растительности (EE7) вблизи нерестового водоема ($r = -0,36$, $p < 0,05$) (табл. 40, рис. 29б, в).

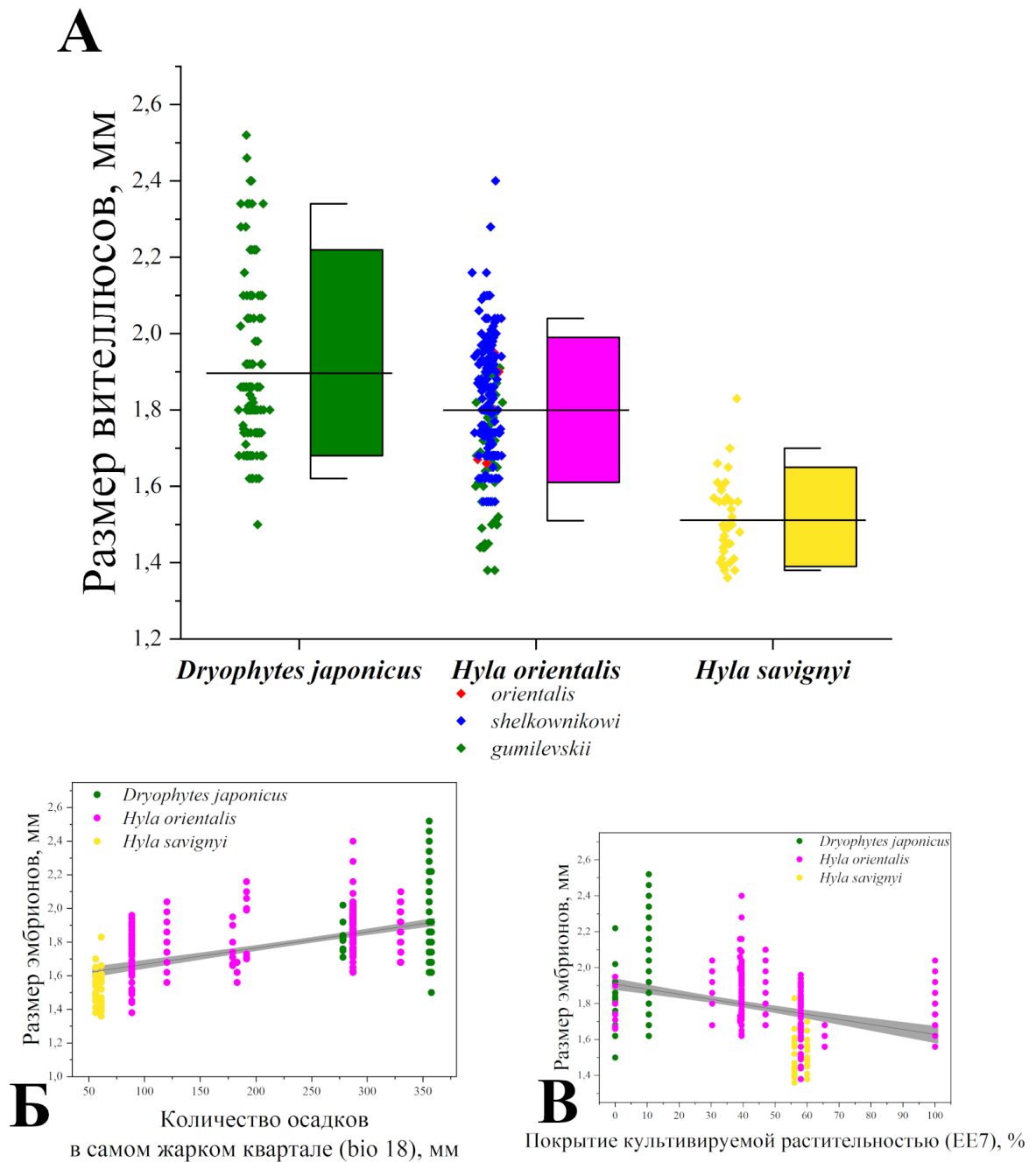


Рисунок 29 – (А) Размеры зародышей *Dryophytes japonicus* (зеленый ящик с усами), *Hyla orientalis* (розовый ящик с усами) и *Hyla savignyi* (желтый ящик с усами). (Б) Взаимосвязь между размерами зародышей квакш и предиктором с самым высоким значения r (количество осадков в самом жарком квартале, bio18). (В) Взаимосвязь между плодовитостью и вторым по значимости предиктором (проективное покрытие культивируемой растительностью, EE7)

Таблица 40 – Взаимосвязь количества яиц в кладке и размеров зародышей квакш Северной Евразии с факторами среды.

Предиктор	Количество яиц в кладке (плодовитость)	Размеры зародышей
bio1	-0,155	-0,206
bio2	0,088	-0,337
bio3	0,113	-0,287
bio4	-0,030	0,067
bio8	-0,319	-0,085
bio9	-0,054	-0,316
bio12	0,060	0,317
bio15	-0,053	0,027
bio18	0,081	0,544
EE3	0,021	0,250
EE4	-0,124	0,141
EE7	0,007	-0,362
slope	0,447	0,277
homogeneity	-0,160	-0,292

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения со статистически значимым уровнем надежности ($p < 0,05$).

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1 Морфометрическая изменчивость

Внутривидовая и межвидовая изменчивость морфометрических признаков особей связана со многими биологическими характеристиками и имеет адаптивный ответ на те условия, в которых проживают животные. Метрические показатели тела могут влиять как на структуру, так и на функционирование сообществ (Elton, 1927; Cohen et al., 1993; Jobling, 1997; Brown et al., 2004). На индивидуальном уровне морфология тела может влиять на большинство характеристик жизненного цикла, такие как скорость метаболизма (Kleiber, 1947; Brown et al., 2004; Nagy, 2005), темпы роста (Davidowitz, Nijhout, 2004), восприимчивость к хищничеству (Margulies, 1989; Hart, Bychek, 2011), конкуренцию за кормовые и иные ресурсы среды (Mittelbach, 1981; Brown et al., 1993; Greenleaf et al., 2007), возраст наступления зрелости (Blueweiss et al., 1978; Roff, 2001), выживаемость и продолжительность жизни (Smith, 2002; Badwan, Harper, 2021), конкуренцию за полового партнера (Shine, 1979; Степанкова и др., 2024), плодовитость (Berven, 1990; Honěk, 1993; Pincheira-Donoso, Hunt, 2017), скорость передвижения и способность к расселению (Phillips et al., 2006; Hudson et al., 2016). В связи с этим исследования, направленные на изучение морфометрической изменчивости особей под давлением факторов среды, продолжают оставаться актуальными.

Нами была обнаружена клинальная изменчивость самок и самцов *D. japonicus* в градиенте среднегодовой температуры: длина тела особей увеличивалась с температурой. Интересно, что для *H. orientalis* такой закономерности мы не обнаружили. Традиционно считается, что более крупные особи одного вида земноводных имеют большую вероятность на выживание в период зимовки (Fitzpatrick et al., 2020; Reading, 2008). Согласно правилу Бергмана (Bergmann, 1847), размеры тела близкородственных наземных теплокровных позвоночных в холодном климате будут больше, а в теплом климате меньше. Вопрос о том, подчиняются ли правилу Бергмана

эктотермные организмы до сих пор остается дискуссионным (Ashton, 2002). Доказательства того, что земноводные в целом подчиняются правилу Бергмана отсутствуют (Adams, Church, 2008; Pincheira-Donoso, 2010; Watt, Salewski, 2011), но для отдельных видов это было показано (Cvetković et al., 2009; Yu et al., 2019; **Иволга** и др., 2025б). Таким образом, найденная закономерность *D. japonicus* является уникальной для квакш Северной Евразии и может быть адаптивным ответом на существование в суровых условиях, также, по всей видимости, она позволяет особям иметь большую широтную протяженность ареала.

Фенотипическая дивергенция земноводных обычно развивается медленнее, чем установление репродуктивной изоляции популяций, поэтому многие «молодые» виды/подвиды часто остаются криптическими в своем раннем филогенезе, т.е., с небольшим количеством или отсутствием внешних диагностических критериев (Dufresnes et al. 2021; Litvinchuk et al., 2021; Dufresnes, Crochet 2022; Кидов, **Иволга** и др., 2023в). Несмотря на наличие исследований морфометрической изменчивости квакш Северной Евразии (Арзуманян и др., 2017; Stepanyan et al., 2021; **Иволга** и др., 2025а; Borzee et al., 2025), возможность применения стандартных морфометрических методов для прижизненной идентификации клад у дальневосточной квакши (материковая и островная), подвидов восточной квакши (*H. orientalis orientalis*, *H. orientalis shelkownikowi* и *H. orientalis gumilevskii*), а также *H. orientalis* и *H. savignyi* оставалась под вопросом и требовала специальных обсуждений.

Нами была продемонстрирована возможность прижизненной идентификации *D. japonicus* материковой и островной клад по морфометрическим признакам с высокой надежностью (91,4% для самок и 92,2% для самцов), а также *H. orientalis* и *H. savignyi* (89,6% для самок и 95,3% для самцов). Данные результаты согласуются с разницей в оцениваемом времени дивергенции: для *D. japonicus* (материковая и островная клада) составляет примерно 6 млн лет назад (Borzee et al., 2025), для *H. orientalis* и *H.*

savignyi примерно 8,4 млн лет назад (Gvozdík et al., 2010), а для подвидов *H. orientalis* 0,4–1,2 млн лет назад (Dufresnes et al., 2016b).

Наличие корреляции распределения особей *D. japonicus*, *H. orientalis* и *H. savignyi* в пространстве главных компонент и дискриминантных корней с биоклиматическими переменными говорит о сильном вкладе климата в морфологическую дивергенцию особей и клад. Различие условий среды в разных местообитаниях могут провоцировать сильный дизруптивный отбор и обеспечивать адаптивную дивергенцию видов, даже если поток генов изначально был значительным (Mathews et al., 2008; Muñoz et al., 2013; Satler et al., 2013; Wilson et al., 2013). Таким образом, наблюдаемые закономерности морфометрической изменчивости особей и морфологические различия клад *D. japonicus*, подвидов *H. orientalis* и видов *H. orientalis* и *H. savignyi* являются результатом локальных адаптаций, а климат и изоляция являются основными драйверами микроэволюционных процессов данных групп.

4.2 Продолжительность жизни

Одним из основных направлений демографических исследований является определение возрастной структуры популяций, включающей период достижения половой зрелости, средний возраст и продолжительность жизни 95% особей когорты (Боркин, Тихенко, 1979, Brum et al., 2019, Sinsch, 2015). Данные показатели крайне важны при разработке природоохранных мероприятий и оценке состояния существующих популяций (Ляпков, 2003; Sinsch, 2015). Основным методом определения индивидуального возраста особей является скелетохронология: возраст оценивается по количеству линий склеивания, образующихся в периоды покоя животных (эстивация и/или гибернация), на поперечных окрашенных гематоксилином срезах трубчатых костей (Клевезаль, Смирин, 2016; Ляпков, 2024). В прошлом большинство исследователей использовали срезы кости голени, полученные от умерщвленных животных (Lyarkov et al. 2020, 2021; Kidov et al. 2023b), но в современных работах, учитывая разворачивающийся глобальный кризис амфибий во всем мире (Luedtke et al. 2023), все большее распространение

получает прижизненное изучение возраста с использованием в качестве регистрирующих структур фаланг пальцев (Kidov et al., 2018; 2023a; Kidov, Ivolga, 2024a; Tapley et al. 2023).

Не раз было отмечено, что возрастная структура разных популяций одного вида земноводных может сильно различаться (Peng et al., 2022). В связи с этим исследования, направленные на определение факторов среды, которые могут оказывать влияние на возрастную структуру и выявление закономерностей изменения демографических параметров могут считаться актуальными.

Результаты нашей работы успешно продемонстрировали, что продолжительность жизни особей географически изменяется в градиенте среднегодовой температуры и других биоклиматических факторов: максимальной температуры самого теплого месяца для *D. japonicus* и среднесуточного диапазона температур с количеством годовых осадков для *H. orientalis*. Использование данных предиктор при построении математических моделей географической изменчивости продолжительности жизни показало умеренную (>40%) надежность для *D. japonicus* и высокую надежность (>70%) для прогноза продолжительности жизни особей в локалитете. Данные модели могут быть уточнены и использованы в будущем при разработке природоохранных мероприятий для сохранения популяций земноводных.

Вероятно, квакши в более суровом климате (низкие среднегодовые температуры, широкий диапазон суточных температур и малое количество осадков во время гибернации) живут дольше поскольку метаболизм эктотермных организмов напрямую связан с температурой окружающей среды (Reinke et al., 2022). Таким образом, при повышении среднесуточных температур скорость обменных реакций у квакш будет увеличиваться, вследствие ускоряется накопление молекулярных повреждений в результате многочисленных процессов, таких как производство свободных радикалов, истощение теломер, секреции цитокинов из стареющих клеток и повреждение ДНК (Buracco et al., 2020). Считается, что компенсаторным механизмом в

ответ на снижение продолжительности жизни является более раннее созревание особей в популяции согласно модели «slow-fast life-history strategies» (Cayuela et al., 2020; 2022; Reinke et al., 2022), однако нами не было обнаружено данной зависимости как для *D. japonicus* (для самок $r = 0,16$, $p > 0,05$; для самцов $r = -0,04$, $p > 0,05$), так и для самцов *H. orientalis* ($r = 0,35$, $p > 0,05$), но не для самок (для самок $r = 0,75$, $p < 0,05$; для самцов) (рис. 30А, В).

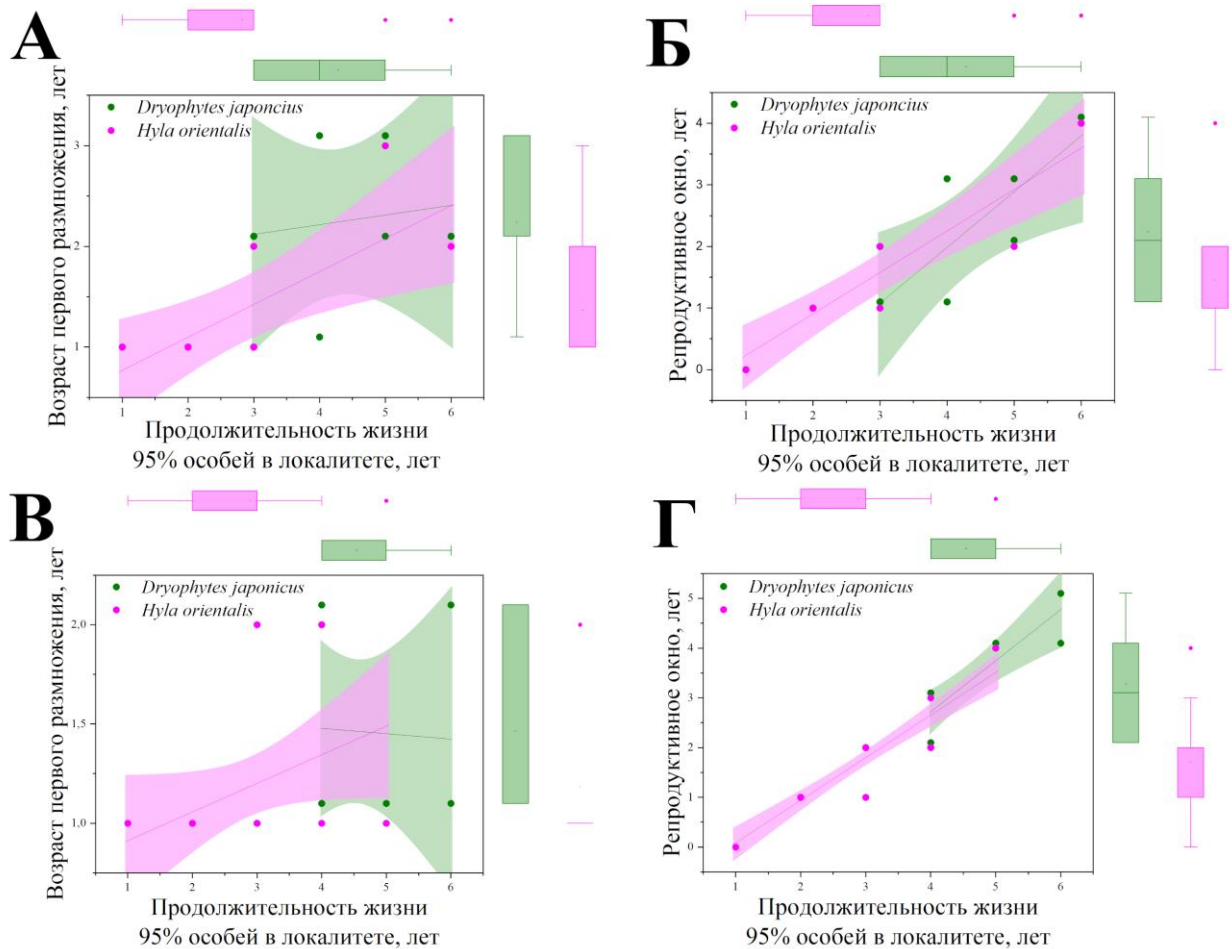


Рисунок 30 – Взаимосвязь продолжительности жизни 95% особей в локалитете и возраста первого размножения (А, В) и репродуктивного окна (Б, Г) у самок (А, Б) и самцов (В, Г) *Hyla orientalis* (розовым цветом) и *Dryophytes japonicus* (зеленым цветом)

С одной стороны, отсутствие данной закономерности ведет к увеличению репродуктивного окна с увеличением продолжительности жизни (для самок *D. japonicus* $r = 0,83$, $p < 0,05$; для самцов *D. japonicus* $r = 0,86$, $p <$

0,05; для самок *H. orientalis* $r = 0,92$, $p < 0,05$; для самцов *H. orientalis* $r = 0,91$, $p < 0,05$), а как следствие – к высоким шансам на устойчивое сохранение популяций с долгоживущими (3 и более лет) особями (рис. 30Б, Г). С другой стороны, популяции с недолгоживущими (2 и менее лет) особями становятся все более уязвимы вследствие стохастической среды и продолжающейся аридизации.

Основываясь на наших результатах 95% самок и самцов малоазиатской квакши, *H. savignyi* и восточной квакши, *H. orientalis* приступают к размножению после первой зимовки, в то время как 95% самок и 90% самцов дальневосточной квакши, *D. japonicus* приступают к размножению только после второй зимовки. Продолжительность жизни 95% особей была установлена в 5 лет для самок и самцов дальневосточной квакши, *D. japonicus*, в 4 и 3 года для самок и самцов восточной квакши, *H. orientalis* соответственно и в 2 года для самцов малоазиатской квакши, *H. savignyi*. Максимальный зарегистрированный нами возраст самок *H. savignyi* составил 1 год, однако в изученную группу, вероятно, не попали особи более старших возрастов из-за маленькой выборки (рис. 31).

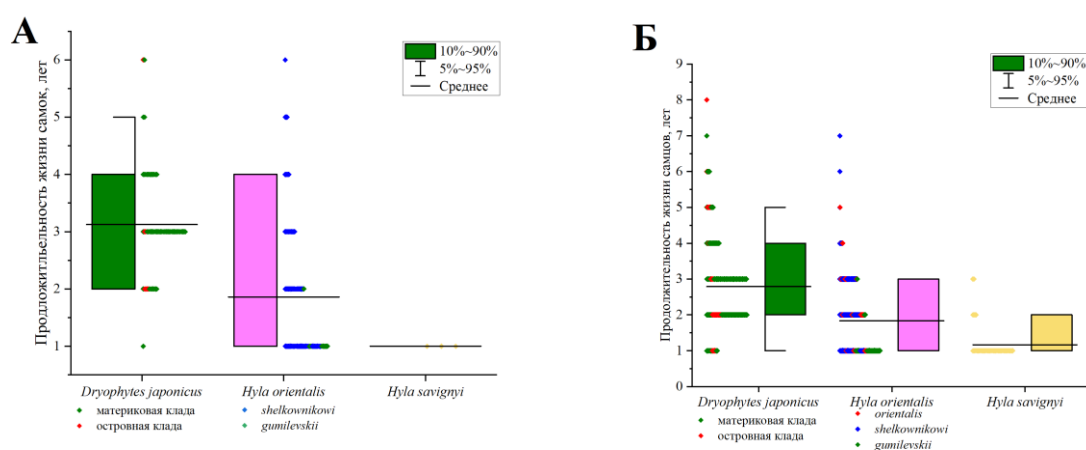


Рисунок 31 – Продолжительность жизни самок (А) и самцов (Б) *Dryophytes japonicus* (зеленый ящик с усами), *Hyla orientalis* (розовый ящик с усами) и *Hyla savignyi* (желтый ящик с усами)

Полученные показатели продолжительности жизни являются относительно низкими по сравнению с показателями других представителей палеарктических Hylidae Rafinesque, 1815: *H. arborea* (Linnaeus, 1758) доживают до 4–6 лет (Friedl, Klump, 1997; Kyriakopoulou-Sklavounou, Grumiro, 2002), *H. molleri* Bedriaga, 1889 – до 5 лет (Reinke et al., 2022), *H. orientalis* – до 4–6 лет (Özdemir et al., 2012; Altunişik, Özdemir, 2013), в отдельных случаях до 9–12 лет (Gokhelashvili, Tarkhnishvili, 1994; Burraco et al., 2024), *H. savignyi* Audouin, 1827 – до 6 лет (Kalayci et al., 2015; Alaei et al., 2021), материковые популяции *D. japonicus* – до 4–6 лет (Ляпков, Северцов, 1981), а в отдельных случаях до 10–11 лет (Лазарева, 2000) (приложение Е).

По всей видимости такая разница в продолжительности жизни может быть связана с главными сложностями определения возраста методом скелетохронологии, с которыми сталкиваются авторы: неопытность исследователя (Alaei et al., 2021), подготовка некачественных препаратов (Özdemir et al., 2012; Kalayci et al., 2015) (рис. 33Б, В) и наличие дополнительных линий на срезах (Altunişik, Özdemir, 2013; Alaei et al., 2021) (рис. 33А, Г). В случае некачественных препаратов индивидуальный возраст особи практически невозможно достоверно определить из-за деформации костной ткани и возникновения гистологических артефактов, которые могут быть схожи с линиями остановки роста. Третий случай может привести к завышению индивидуального возраста особей даже при изготовлении идеальных препаратов. Э. М. Смириной впервые экспериментально было доказано (Смирина и др., 1986), что возврат заморозков после потепления, а также голод особи в течение непродолжительного периода времени (2 недели) приводят к тому, что на кости формируются дополнительные линии, которые визуально практически невозможно отличить от истинных линий остановки роста (рис. 32).

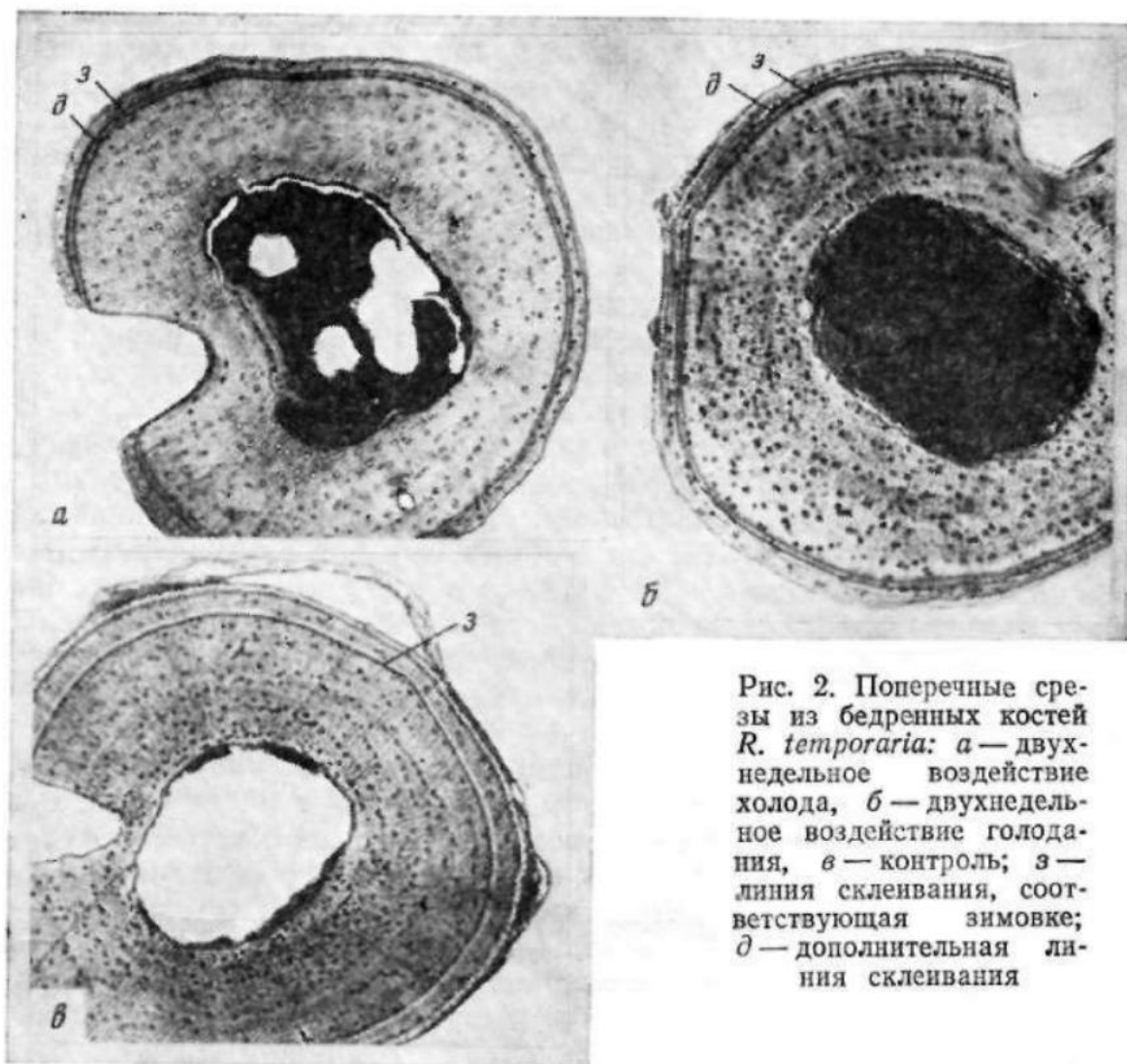


Рис. 2. Поперечные срезы из бедренных костей *R. temporaria*: а — двухнедельное воздействие холода, б — двухнедельное воздействие голодания, в — контроль; з — линия склеивания, соответствующая зимовке; д — дополнительная линия склеивания

Рисунок 32 – Иллюстрации из статьи Э. М. Смириной (1986), в которой было продемонстрировано образование дополнительных линий остановки роста под воздействием двухнедельного холода (А) и голода (Б)

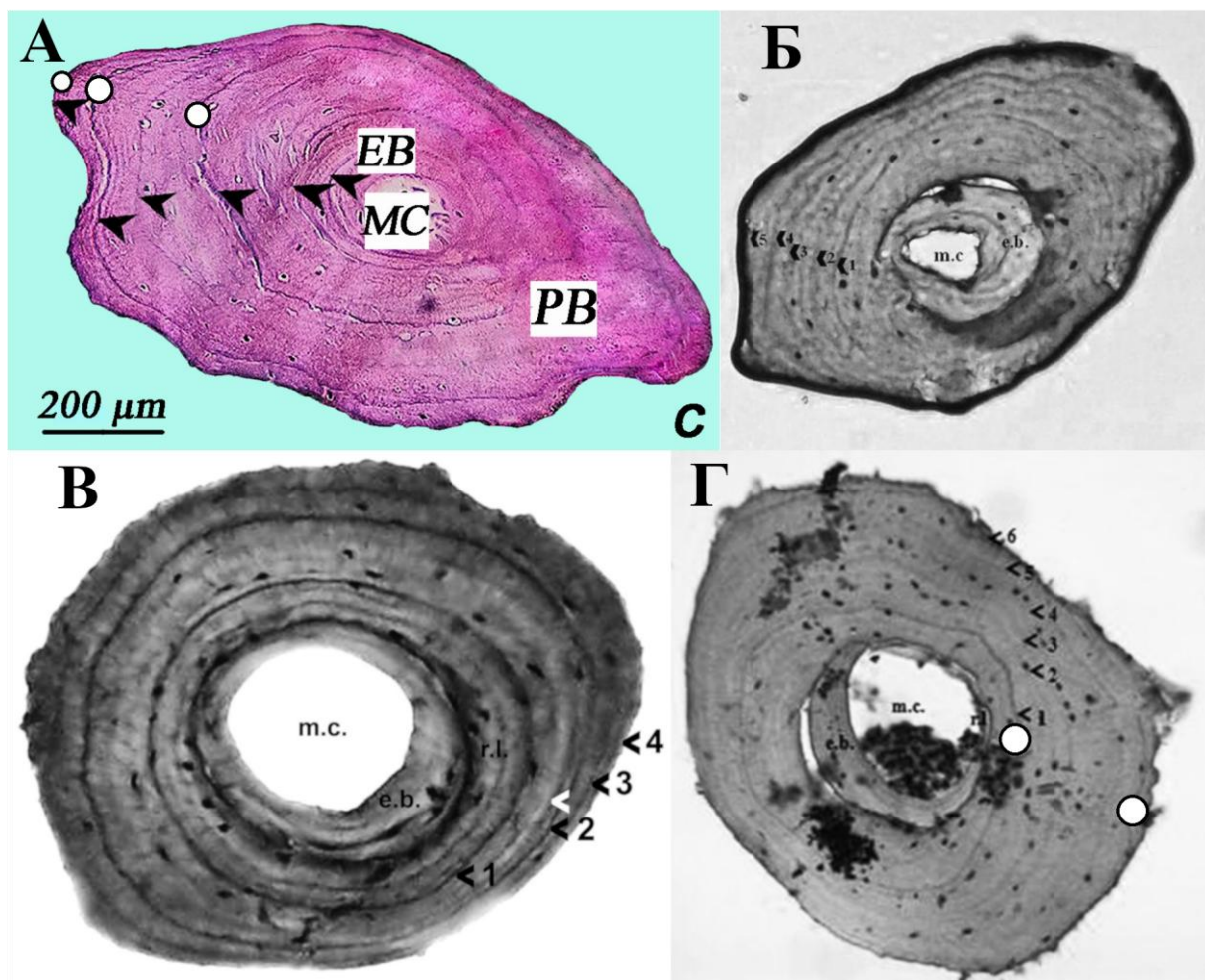


Рисунок 33 – (А) Срез *Hyla savignyi* из статьи (Alaei et al., 2021) (возраст завышен из-за неопытности автора и наличия дополнительных линий), (Б) срез *Hyla savignyi* из статьи (Kalayci et al., 2015) (возраст вероятно завышен из-за некачественного среза, возможно наличие гистологических артефактов), (В) срез *Hyla orientalis* из статьи (Özdemir et al., 2012) (возраст невозможно достоверно определить из-за некачественного среза), (Г) срез *Hyla orientalis* из статьи (Altunişik, Özdemir, 2013) (возраст завышен из-за наличия дополнительных линий). Стрелки на каждом фото расставлены авторами исследований. Белыми точками на А и Г обозначены линии остановленного роста и край кости

В одной из наших первых работ по возрастной структуре квакш Северной Евразии (Кидов, Иволга и др., 2023б) была допущена такая же ошибка, из-за чего возраст был неосознанно завышен (рис. 34), но в

последствии переопределен (приложение Е). После этого случая была введена обязательная повторная оценка индивидуального возраста всех готовых и будущих препаратов (см. материал и методы). Работа Э. М. Смириной была опубликована в русскоязычном издании, и многие зарубежные авторы не знакомы с ней из-за чего продолжают завышать индивидуальный возраст особей в своих исследованиях.

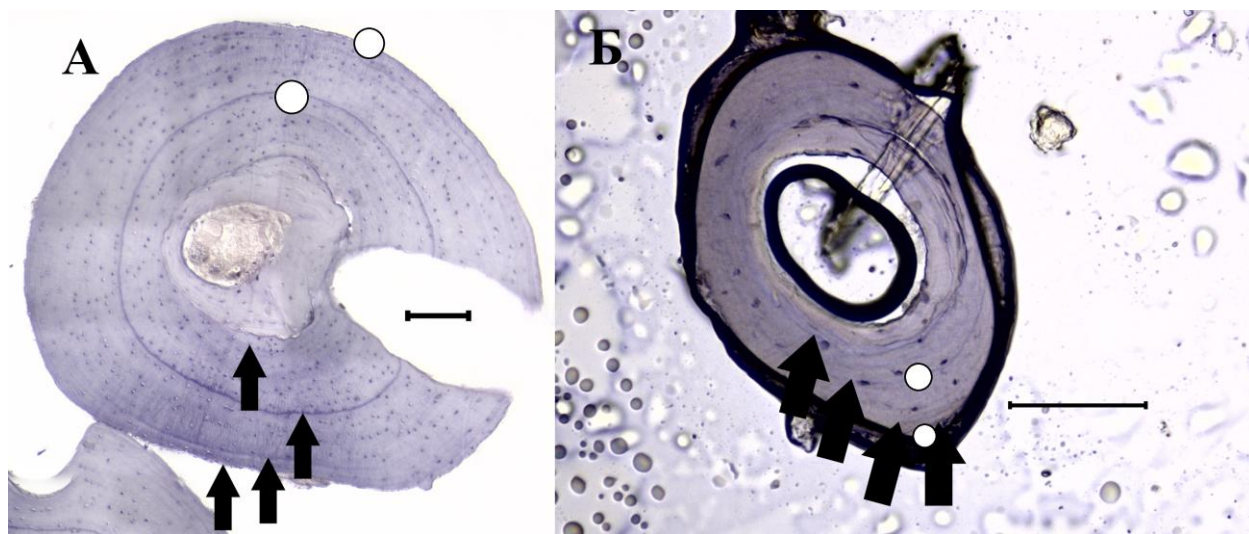


Рисунок 34 – Поперечный срез кости голени (А) и фаланги (Б) четырехлетней самки *Hyla orientalis* (длина тела 42.4 мм) из нашей статьи (Кидов, **Иволга** и др., 2023б). Стрелки указывают на линии задержанного роста (возраст определен впервые, неверно). Белыми точками обозначены линии остановленного роста (возраст определен повторно, верно). Длина шкалы составляет 100 мкм на всех рисунках

4.3 Плодовитость и размеры зародышей

Начальная плотность генерации (которая определяется численностью отложенной икры) связана с выживаемостью, длительностью эмбриогенеза и размерами личинок (Ляпков, 2003; Дмитриева, 2007; 2013; 2019), что в свою очередь определяет приспособленность метаморфизировавших особей в долгосрочной перспективе (Thompson, Popescu, 2021). Таким образом, плодовитость является одним из важнейших демографических критериев, который позволяет дать оценку состоянию популяции, поскольку она

напрямую связана с темпами развития (Дмитриева, 2007; 2013; 2019; Thompson, Popescu, 2021) и опосредованно – с элиминацией в период первой зимовки (Berven, Gill, 1983; Fitzpatrick et al., 2020), возрастом достижения половой зрелости (Smith, 1987; Semlitsch et al., 1988), репродуктивным потенциалом взрослых (Berven, 1990; Степанкова и др., 2024), а также со скоростью популяционного прироста (Cayuela et al., 2020; 2022).

Размер кладок у квакш не зависел от размера самок и входил в пределы этого показателя у *D. japonicus* (Тагирова, 1977; 1984; Басарукин, 1982; Филипчук, 1992; Дугинцов и др., 1993; Kolobaev, Tarasov, 2000) и *H. savignyi* (Папанян, 1986; Кидов, 2023), но у *H. orientalis* превосходил известные к настоящему времени пределы этого показателя (450–1450 яиц), отмеченные в целом для вида (Велиева, 1975; Гончаренко, 1981; Кузьмин, 2012; Кидов, 2023). Ранее А.Е. Гончаренко (1981) утверждал, что плодовитость самок *H. orientalis* увеличивается с возрастом. Исходя из этого, плодовитость самых младших взрослых особей (годовиков) должна была бы быть минимальной, что не подтверждается нашими исследованиями. Вероятно, версия А.Е. Гончаренко была обусловлена ошибочным определением возраста животных по выделяемым размерным классам, а не более точными методами – скелетохронологией или мечением с повторным отловом (Smirina, 1994; Sinsch, 2015).

Наибольшее влияние на плодовитость самок оказывал уклон местности (slope): плодовитость увеличивалась с увеличением уклона. Важно отметить, что уклон местности является мультиколлинеарным по отношению к шероховатости среды (roughness) ($r = 0,99$, $p < 0,05$), которая также оказывала влияние через увеличение количество яиц в кладках самок ($r = 0,44$, $p < 0,05$). Более важным предиктором скорее является именно шероховатость среды, которая объясняет особенности микрорельефа (наличие оврагов, где может происходить размножение земноводных и развитие кладок), чем уклон местности, который показывает, насколько быстро меняется высота при перемещении на единицу расстояния (Amatulli et al., 2018). Также важной

закономерностью стало уменьшение количества яиц в кладке с увеличением температуры в самом влажном квартале. Повышение температуры среды напрямую влияет на сокращение гидропериода водоемов (MacCracken et al., 2003; Thomas et al., 2004; McMenamin et al., 2008; Brooks, 2009; Matthews, 2010) и ведет к гипоксии эмбрионов из-за меньшего содержания кислорода в теплой воде (Pelster, 1999; Anderson, Podrabsky, 2014). Вероятно, обнаруженные закономерности уменьшения количества яиц в кладках являются адаптивной особенностью квакш, которая снижает внутривидовую конкуренцию на эмбриональных этапах развития в мелких водоемах и повышает приспособленность особей в долгосрочной перспективе (Nagel et al., 2021; Caldas et al., 2025). Вышеперечисленное подтверждается и полевыми исследованиями по оценке видового богатства и обилия земноводных в водоемах Северной Америки: в штате Миссури (США) показана закономерность увеличения разнообразия и биомассы таксонов при увеличении гидропериода и размера водоемов при отсутствии в них хищников (Semlitsch et al., 2015).

Наибольшее влияние на размеры зародышей оказывало количество осадков в самом жарком квартале (bio18): с увеличением их количества увеличивались и размеры зародышей. Точно такие же закономерности были обнаружены и для жабы Коупа, *Rhinella diptycha* (Cope, 1862) из Бразилии (Caldas et al., 2025): в более суровых условиях (меньшее количество осадков и гидропериода водоемов) размер зародышей уменьшался. Вероятно, уменьшение размеров зародышей в случае уменьшения количества осадков также может снижать внутривидовую конкуренцию на эмбриональных этапах развития земноводных во время ускоренного сокращения гидропериода нерестовых водоемов. Кроме того, было обнаружено уменьшение размеров зародышей с увеличением проективного покрытия культивируемой растительности (EE7) вблизи нерестового водоема. Вероятнее всего это опосредованный эффект, который проявляется через увеличение использования пестицидов или других загрязняющих веществ вблизи

нерестовых водоемов. В литературе также встречаются данные об уменьшении размера зародышей эктотермных позвоночных посредством уменьшения липидных запасов в связи с использованием вблизи от места размножения загрязнителей (Regerand, Fedorova 2000; Usal et al., 2022), которые обосновывают наши предположения. При этом в литературе известны и обратные случаи: когда размеры яиц, наоборот, увеличиваются при применении пестицидов, однако, в итоге увеличенные яйца оказались не способны к оплодотворению (Pickford, Morris, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам проведенного исследования можно сделать следующие **выводы**:

1. Географическая изменчивость морфометрических признаков квакш Северной Евразии связана с изменениями длины тела и длины задних конечностей в градиенте факторов среды ($r = -0,44-0,58$). Видоспецифической чертой *Dryophytes japonicus* является клинальное увеличение длины тела с уменьшением среднегодовых температур (для самок $r = -0,71$ и для самцов $r = -0,57$). Применение морфометрических признаков и математического анализа можно считать надежным методом для прижизненной идентификации материковой и островной клад *D. japonicus* (92,2% и 91,4% достоверной классификации для самок и самцов соответственно), а также *Hyla orientalis* и *H. savignyi* (89,6% и 95,3% достоверной классификации для самок и самцов соответственно). Однако, данный метод не является надежным для прижизненной идентификации подвидов *H. orientalis* (63,4% и 59,8% достоверной классификации для самок и самцов соответственно). Были обнаружены корреляции распределения особей *D. japonicus*, *H. orientalis* и *H. savignyi* в пространствах главных компонент и дискриминантных корней с биоклиматическими переменными ($r = -0,73-0,64$), что говорит о сильном вкладе климата в морфологическую дивергенцию особей и клад.

2. Возраст первого размножения и продолжительность жизни у квакш Северной Евразии различаются. 95% самок и самцов *Hyla orientalis* и *H. savignyi* приступают к размножению после первой зимовки, в то время как 95% самок и 90% самцов *Dryophytes japonicus* приступают к размножению только после второй зимовки. Продолжительность жизни 95% особей была установлена в 5 лет для самок и самцов *D. japonicus*, в 4 и 3 года для самок и самцов *H. orientalis* соответственно и в 2 года для самцов *H. savignyi*.

3. Продолжительность жизни особей географически изменяется в градиенте среднегодовой температуры (в отдельных случаях может объяснять до 70% дисперсии) и других биоклиматических факторов: максимальной

температуры самого теплого месяца для *Dryophytes japonicus* и среднесуточного диапазона температур с количеством годовых осадков для *Hyla orientalis*. Использование данных предикторов при построении математических моделей географической изменчивости продолжительности жизни показало умеренную ($> 40\%$) надежность для *D. japonicus* и высокую надежность ($> 70\%$) для *H. orientalis* при прогнозировании продолжительности жизни особей в локалитете. Данные модели могут быть уточнены и использованы в будущем при разработке природоохранных мероприятий для сохранения популяций земноводных.

4. Средняя плодовитость у самок *Dryophytes japonicus* ($664,9 \pm 245,9$ яиц, размах 244–1056 яиц), *Hyla orientalis* ($680,7 \pm 414,8$ яиц, размах 123–1690 яиц) и *H. savignyi* ($1562,3 \pm 195,2$ яиц, размах 337–687 яиц) не различается, зависит от локальной неоднородности рельефа ($r = 0,44$), а также от максимальных значений температуры самого влажного сезона ($r = -0,32$), которые напрямую связаны с продолжительностью существования нерестовых водоемов. Обнаруженные закономерности могут снизить внутривидовую конкуренцию на эмбриональных этапах развития в мелких водоемах и повысить приспособленность особей в долгосрочной перспективе. Значения размеров зародышей у квакш разных видов перекрывались, но в среднем различались: зародыши у дальневосточной квакши были самыми крупными ($1,87 \pm 0,245$, размах 1,31–2,52 мм), у восточной квакши зародыши в среднем были мельче ($1,65 \pm 0,237$, размах 1,13–2,40 мм), а у малоазиатской квакши зародыши были самыми маленькими ($1,51 \pm 0,098$, размах 1,36–1,83 мм). Было установлено, что размеры зародышей квакш Северной Евразии уменьшаются по мере сокращения количества осадков в самом жарком квартале ($r = 0,54$), что также отражается на продолжительности существования нерестовых водоемов, а также увеличения проективного покрытия культивируемой растительности вблизи нерестового водоема ($r = -0,36$), которое зачастую связано с увеличением концентрации загрязняющих веществ в окружающей среде, негативно влияющих на липидные запасы эмбрионов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алекперов, А.М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана / А.М. Алекперов. – Баку: Элм, 1978. – 264 с.
2. Ананьева, Н.Б. и др. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Н.Б. Ананьева, Н.Л. Орлов, Р.Г. Халиков, И.С. Даревский, С.А. Рябов, А.В. Барабанов. – Санкт-Петербург: Зоологический институт, 2004. – 232 с.
3. Ананьева, Н.Б. и др. Энциклопедия природы России: Земноводные и пресмыкающиеся / Н.Б. Ананьева, Л.Я. Боркин, И.С. Даревский, Н.Л. Орлов. – Москва: АВФ, 1998. – 574 с.
4. Арабаджи, А.А. Обыкновенная квакша - *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) / А.А. Арабаджи // Красная книга Орловской области: грибы, растения, животные. – Санкт-Петербург: Общество с ограниченной ответственностью «Информационное агентство «Папирус», 2021. – С. 328.
5. Арзуманян, М.В. и др. Некоторые фенотипические особенности квакш (Amphibia: Hylidae) Армении / М.В. Арзуманян, И.Э. Степанян, И.С. Аракелян // Биологический журнал Армении. – 2017. – № 2 (69). – С. 70–75.
6. Африн, К.А. и др. Влияние фотопериода на личинок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* в лабораторных условиях / К.А. Африн, И.В. Степанкова, А.А. Кидов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020а. – № 3 (31). – С. 79–89. – DOI: 10.21685/2307-9150-2020-3-7
7. Африн, К.А. и др. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) при различной температуре / К.А. Африн, И.В. Степанкова, А.А. Кидов // Известия Горского государственного аграрного университета. – 2020б. – Т. 57, № 3. – С. 94–98.
8. Баженов, Ю.А. Дальневосточная квакша / Ю.А. Баженов // Красная книга Забайкальского края. Животные. – Новосибирск: ООО «Новосибирский издательский дом», 2012. – С. 183–184.

9. Банников, А.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР / А.Г. Банников, И.С. Даревский, В.Г. Ищенко, А.К. Рустамов, Н.Н. Щербак. – Москва: Просвещение, 1977. – 415 с.

10. Басарукин, А.М. Герпетофауна острова Кунашир / А.М. Басарукин // Эколого-фаунистические исследования некоторых позвоночных Сахалина и Курильских островов. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. – С. 3–19.

11. Белова, В.Т. Размножение и развитие бесхвостых амфибий в долине реки Супутинка (Приморский край) / В.Т. Белова // Зоологический журнал. – 1972. – Т. 51, № 9. – С. 1419–1421.

12. Белова, В.Т. Экология фоновых видов бесхвостых амфибий в кедрово-широколиственных лесах южного Сихотэ-Алиня / В.Т. Белова, В.А. Костенко // Зоологические проблемы Сибири. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1972. – С. 299–300.

13. Белова, В.Т., 1973. Бесхвостые амфибии кедрово-широколиственных лесов юга Приморского края (экология, биогеоценотическая роль, сукцессионные изменения): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / В.Т. Белова. – Уссурийск: УГПИ. – 139 с.

14. Боркин, Л.Я. Некоторые аспекты морфологической изменчивости полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала / Л.Я. Боркин, Н.Д. Тихенко // Экология и систематика амфибий и рептилий. – Ленинград: Зоол. институт АН СССР, 1979. – С. 18–54.

15. Велиева, З.Д. Фауна и экология земноводных юго-востока Азербайджанской ССР: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / З.Д. Велиева. – Баку, 1975. – 20 с.

16. Вопросы географии. Сб. 156. Современная биогеография Северной Евразии / Под ред. В.М. Котляков и др. – Москва: Медиа-Пресс, 2023. – 400 с.

17. Гиричева, Е.Е. Пространственно-временная динамика и принцип конкурентного исключения в сообществе / Е.Е. Гиричева, А.И. Абакумов //

Компьютерные исследования и моделирование. – 2017. – Т 9, № 5. – С. 915–824. – DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-5-815-824

18. Гончаренко, А.Е., Основные параметры размножения обыкновенной квакши (*Hyla arborea*) в бассейне реки Южный Буг / А.Е. Гончаренко // Вопросы герпетологии. – Ленинград: «Наука», 1981. – С. 41.

19. Гумилевский, Б.А. Батрахофауна Армении и Нахичеванской АССР / Б.А. Гумилевский // Зоологический сборник. – Вып. 1. – Ереван: Издание Армянского филиала Академии наук СССР, 1939. – С. 1–24

20. Дегтярев, Н.И. Новые данные по редким и исчезающим видам позвоночных животных Курской области / Н.И. Дегтярев // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. – 2021. – № 29. – С. 229–239.

21. Дмитриева, Е.В. Влияние плотности икры на темпы развития и смертность серой жабы (*Bufo bufo*) в лабораторных условиях / Е.В. Дмитриева // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, № 2. – С. 229–235.

22. Дмитриева, Е.В. Влияния структуры кладки серой жабы (*Bufo bufo*) на эмбриональное развитие / Е.В. Дмитриева // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, № 12. – С. 1437–1449. DOI: 10.7868/S0044513413100036

23. Дмитриева, Е.В. Экспериментальное исследование эмбрионального развития серой жабы (*Bufo bufo*): методические аспекты / Е.В. Дмитриева // Вестник Московского Университета. Серия 16. Биология. – 2019. – Т. 74, № 3. – С. 170–178.

24. Доронин, И.В. Восточная квакша *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890 / И.В. Доронин // Красная книга Ставропольского края. Том 2. Животные. – Ставрополь: ООО «Астерикс», 2013. – С. 135.

25. Дугинцов, В.А. и др. Земноводные Амурской области / В.А. Дугинцов, Н.С. Панькин, И.Г. Тарасов. – Благовещенск: Благовещенский педагогический институт, 1993. – 32 с.

26. Железнова, Т.К. Эколого-географический анализ орнитофауны Северной Евразии: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08 / Т.К. Железнова. – Москва: Российский государственный социальный университет, 2015. – 331 с.

27. Жердева, С.В. Квакша обыкновенная – *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) / С.В. Жердева // Красная книга Курской области: редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. – Курск: ИД РОСТ-ДООАФК, 2017. – С. 74.

28. Звиргздс, Ю.К. Разведение обыкновенной квакши (*Hyla arborea* L.) для интродукции / Ю.К. Звиргздс, В.А. Вилнитис // Зоокультура амфибий. – Москва: ИЭМЭЖ АН СССР, 1990. – С. 93–100.

29. Иванова, Н.Л. Сравнительное изучение роста и развития личинок некоторых видов амфибий в контролируемых условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Н.Л. Иванова. – Свердловск: Институт экологии растений и животных УрО РАН, 1975. – 22 с.

30. **Иволга, Р.А.** и др. Возраст земноводных в популяциях Северной Евразии / **Р.А. Иволга**, А.А. Кидов, Т.Э. Кондратова. – Свидетельство о регистрации базы данных RU 2024625977, 13.12.2024. – Заявка № 2024625800 от 29.11.2024.

31. **Иволга, Р.А.** и др. Возрастная структура и особенности роста краснобрюхой жерлянки (*Bombina bombina*, Amphibia, Anura, Bombinatoridae) в Калининградской области (восток Балтийского региона, Россия) / **Р.А. Иволга**, Д.А. Мальнов, Т.Э. Кондратова, А.А. Кидов // Тимирязевский биологический журнал. – 2025а. – Т. 3, №1. – 202531405. – DOI: 10.26897/2949-4710-2025-3-1-4-05

32. **Иволга, Р.А.** и др. О возможности применения индексов пропорциональности тела для идентификации подвидов восточной квакши, *Hylaorientalis* (Amphibia, Anura, Hylidae) / **Р.А. Иволга**, Д.В. Гуридова, В.О. Ерашкин, А.А. Иванов, Т.Е. Кондратова и др. // Материалы Международной научной конференции молодых учёных и специалистов, посвящённой 160-летию Тимирязевской академии, г. Москва, 2-4 июня 2025 г.: сборник статей. Том 2. – Москва: Издательство РГАУ - МСХА, 2025б. – С. 118–120.

33. Кидов, А.А. и др. Влияние начальной плотности на личиночное развитие зеленой жабы (*Bufo viridis*, Amphibia, Anura, Bufonidae) в лабораторных условиях / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Т.Э. Кондратова, А.Д. Соколова // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2022. – Т. 8, № 3. – С. 68–76.

34. Кидов, А.А. и др. Влияние плотности посадки на личиночное развитие камышовый жабы (*Epidalea calamita*) (по результатам лабораторных исследований) / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Т.Э. Кондратова, О.С. Грода, В.В. Демянчик и др. // Теоретическая и прикладная экология. – 2024а. – № 3. – С. 217–225. – DOI: 10.25750/1995-4301-2024-3-217-225

35. Кидов, А.А. и др. Влияние температуры воды на личиночное развитие восточной квакши (*Hyla orientalis*, Amphibia, Anura, Hylidae) при лабораторном выращивании / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Т.Э. Кондратова // Тимирязевский биологический журнал. – 2024б. – № 3. – С. 77–83. – DOI: 10.26897/2949-4710-2024-2-3-77-83

36. Кидов, А.А. и др. Влияние температуры на личиночное развитие зеленой жабы (*Bufo viridis*, Amphibia, Anura, Bufonidae) в зоокультуре / А.А. Кидов, Т.Э. Кондратова, **Р.А. Иволга**, А.Д. Соколова // Тимирязевский биологический журнал. – 2023а. – № 1. – С. 29-34. – DOI: 10.26897/2949-4710-2023-1-29-34

37. Кидов, А.А. и др. Влияние факторов среды на личиночное развитие восточной квакши (*Hyla orientalis*, Amphibia, Anura, Hylidae) (по результатам лабораторных исследований) / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Д.А. Мальнов, Е.Д. Кописки, Ю.Е. Шахина // Теоретическая и прикладная экология. – 2026. [принята к печати]

38. Кидов, А.А. и др. Возрастная структура дальневосточной квакши - *Dryophytes japonicus* (Amphibia, Anura, Hylidae) на юге Приморского края (Дальний Восток России) / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Т.Э. Кондратова // Поволжский экологический журнал. – 2024в. – № 2. – С. 235–244. – DOI: 10.35885/1684-7318-2024-2-235-244

39. Кидов, А.А. и др. Возрастная структура и рост *Dryophytes japonicus* (Amphibia: Anura: Hylidae) на островах Сахалин и Кунашир (Дальний Восток России) / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Т.Э. Кондратова // Труды Зоологического института РАН. – 2024г. – Т. 328, № 4. – С. 658–670. – DOI: 10.31610/trudyzin/2024.328.4.658

40. Кидов, А.А. и др. Возрастная структура и рост восточной квакши (*Hyla orientalis*, Amphibia, Hylidae) в Самурском лесу (Северо-Восточный Кавказ) / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Т.Э. Кондратова, А.А. Иванов, Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров // Современная герпетология. – 2023б. – Т. 23, №3/4. – С. 138–140. – DOI: 10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-138-140

41. Кидов, А.А. и др. К проблеме видовой идентификации триплоидных (*Bufotes baturae*) и тетраплоидных (*B. pewzowi*) зелёных жаб (Amphibia, Anura, Bufonidae) Центральной Азии по морфометрическим признакам / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Т.Э. Кондратова, А.А. Иванов, Е.А. Кидова // Современная герпетология. – 2023в. – Т. 23, № 1/2. – С. 27–35. – DOI: 10.18500/1814-6090-2023-23-1-2-27-35

42. Кидов, А.А. и др. Личиночное развитие двух синтопических видов амфибий (*Bombina orientalis*, Anura, Bombinatoridae и *Dryophytes japonicus*, Anura, Hylidae) Дальнего Востока при раздельном и совместном обитании (по результатам лабораторных исследований) / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Е.Д. Кописки, Ю.Е. Шахина, Д.А. Мальнов, Т.Э. Кондратова // Зоологический журнал. – 2024д. – Т. 103, № 5. – С. 108–117. – DOI: 10.31857/S0044513424060052

43. Кидов, А.А. и др. Оценка состояния популяций земноводных Северной Евразии: продолжительность жизни и размер тела восточной квакши (*Hyla orientalis*) на протяжении ареала / А.А. Кидов, **Р.А. Иволга**, Т.Э. Кондратова, А.А. Иванов, В.О. Ерашкин. – Свидетельство о регистрации базы данных RU 2025626046, 11.12.2025. – Заявка № 2025625711 от 28.11.2025.

44. Кидов, А.А. и др. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) при различной

плотности посадки в зоокультуре / А.А. Кидов, К.А. Африн, И.В. Степанкова, А.А. Гориков // Известия Горского государственного аграрного университета. – 2020. – Т. 57, № 1. – С. 164–169.

45. Кидов, А.А., 2012. Зимовка гирканской лягушки (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) (Amphibia, Anura: Ranidae) в Талышских горах / А.А. Кидов // Естественные и технические науки. – 2012. – №. 2 (58). – С. 102–104.

46. Кидов, А.А., 2023. Фауна, экология и охрана земноводных и пресмыкающихся Юго-Западного Прикаспия: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.14 / А.А. Кидов. – Москва: РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. – 49 с.

47. Клевезаль, Г.А. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований / Г.А. Клевезаль, Э.М. Смирин // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95, № 8. – С. 872–896. – DOI: 10.7868/S0044513416080079

48. Коротков, Ю.М. Потенциальная репродуктивность популяций некоторых амфибий и рептилий / Ю.М. Коротков // Биологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975 – С. 102–106.

49. Коротков, Ю.М., 1979. Некоторые данные о дальневосточной квакше в Приморье / Ю.М. Коротков // Экология. – 1979. – Т. 3. – С. 95–96.

50. Кудрявцев, С.В. и др. Террариум и его обитатели / С.В. Кудрявцев, В.Е. Фролов, А.В. Королев. – Москва: Лесная промышленность, 1991. – 349 с.

51. Кузьмин, С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР / С.Л. Кузьмин. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 1999. – 298 с.

52. Кузьмин, С.Л. Земноводные бывшего СССР. Издание второе: переработанное / С.Л. Кузьмин. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.

53. Кузьмин, С.Л. Земноводные Российского Дальнего Востока / С.Л. Кузьмин, И.В. Маслова. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 434 с.

54. Кузьмин, С.Л. и др. Земноводные Монголии / С.Л. Кузьмин, Е.А. Дунаев, Х. Мунхбаяр, М. Мунхбаатар, Ж. Оюунчимэг, Х. Тэрбиш. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2017. – 302 с.

55. Кукушкин, О.В. Квакша восточная / О.В. Кукушкин // Красная книга Республики Крым. Том 1. Животные. Издание третье. – Калининград: ООО «РА Полиграфычъ», 2025. – С. 323.

56. Кукушкин, О.В. Рамки сезонной активности и фенология размножения двух видов бесхвостых амфибий (Anura: Bufonidae; Hylidae) Карадагского природного заповедника в Крыму / О.В. Кукушкин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2023. – № 4. – С. 17–39. – DOI: 10.21685/2307-9150-2023-4-2

57. Лада, Г.А. Бесхвостые земноводные (Anura) Русской равнины: изменчивость, видообразование, ареалы, проблемы охраны: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.04 / Г.А. Лада. – Казань: Казанский государственный университет, 2012. – 424 с.

58. Лада, Г.А. Восточная квакша *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890 / Г.А. Лада, А.С. Шаповалов // Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, лишайники, грибы и животные. 2-е официальное издание. – Белгород: ИД «БелГУ» НИУ «БелГУ», 2019. – С. 533.

59. Лада, Г.А. и др. Земноводные и пресмыкающиеся участков «Лес на Ворскле» и «Острасьев яр» заповедника «Белогорье» и их окрестностей / Г.А. Лада, К.Д. Мильто, Е.Б. Малашичев // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, № 1/2. – С. 40–47.

60. Лазарева, О.Г. Возрастной состав популяций земноводных Комсомольского заповедника // Экология человека и природа: Материалы III научно-технической конференции. – Иваново: Издательство Ивановского государственного университета, 2000. – С. 74–77.

61. Ляпков, С.М. Механизм сосуществования двух видов дальневосточных *Anura* / С.М. Ляпков, А.С. Северцов // Зоологический журнал. – 1981. – Т. 60, № 3. – С. 398–409.

62. Ляпков, С.М. Скелетохронология амфибий и рептилий: основы методологии, разнообразие задач и перспективы / С.М. Ляпков // Зоологический журнал. – 2024. – Т. 103. – № 6. – С. 31–44. – DOI: 10.31857/S0044513424060028

63. Ляпков, С.М. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер / С.М. Ляпков. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2003. – 116 с.

64. Мина, М.В. и др. О возможностях использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами / М.В. Мина, Б.А. Лёвин, А.Н. Мироновский // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 45, 3. – С. 331–341.

65. Немыко, Е.А. и др. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказского тритона, *Lissotriton lantzi* при различной плотности посадки в зоокультуре / Е.А. Немыко, А.А. Кидов, Я.А. Вяткин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 113–125. – DOI: 10.21685/2307-9150-2019-1-12

66. Об утверждении перечня редких и находящихся под угрозой исчезновения растений, животных и других организмов, обитающих (произрастающих) на территории Иркутской области и включаемых в Красную книгу Иркутской области: постановление Правительства Иркутской области от 25.05.2020 № 370-пп // Официальный интернет-портал правовой информации Иркутской области. – URL: <http://pravo.gov.ru>, доступ свободный. – февраль, 2026)

67. Папанян, С.Б. К экологии квакш в Армянской ССР / С.Б. Папанян. – 1986. – Биол. ж. Армении. – Т. 39, №6. – С. 536. – Деп. в ВИНТИ 13.02.1986, N 2230-B86.

68. Писанец, Е.М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий) / Е.М. Писанец. – Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины, 2007. – 312 с.

69. Писанец, Е.М. Предварительные материалы по изменчивости квакш (*Amphibia*, *Hylidae*) Восточной Европы / Е.М. Писанец, А.С. Матвеев // Вопросы герпетологии. – Минск: ИООО «Право и экономика», 2012. – С. 241–248.

70. Пястолова, О.А. и др. Влияние плотности на рост и развитие личинок *Rana arvalis* (Nills) в естественных условиях / О.А. Пястолова, Н.Л. Иванова, Е.А. Бугаева // Экология. – 1982. – № 2. – С. 75–79.

71. Равкин, Ю.С. и др. О различиях результатов флоро-географического районирования Северной Евразии по видам, родам и семействам древесных растений / Ю.С. Равкин, И.Н. Богомоллова, С.М. Цыбулин, С.В. Чеснокова // Географический вестник. – 2018. – № 2(45). – С. 5–17. – DOI: 10.17072/2079-7877-2018-2-5-17

72. Равкин, Ю.С. и др. Пространственная неоднородность ихтиофауны Северной Евразии и ее районирование / Ю.С. Равкин, Е.Н. Ядренкина, Е.А. Интересова, И.Н. Богомоллова, В.А. Юдкин и др. // Поволжский экологический журнал. – 2016. – № 1. – С. 72–84. – DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-72-84

73. Равкин, Ю.С. и др. Сравнительное районирование Северной Евразии по древесным растениям и наземным позвоночным / Ю.С. Равкин, И.Н. Богомоллова, С.М. Цыбулин // Сибирский лесной журнал. – 2015а. – № 5. – С. 42–53. – DOI: 10.15372/SJFS20150503

74. Равкин, Ю.С. и др. Фаунистическое районирование Северной Евразии / Ю.С. Равкин, И.Н. Богомоллова, С.М. Цыбулин // Известия РАН. Серия географическая. – 2015б. – № 3. – С. 29–40.

75. Роус, С. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост / С. Роус, Ф. Роус // Механизмы биологической конкуренции. – Москва: Мир, 1964. – С. 263–276.

76. Смиринa, Э.М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости / Э.М. Смиринa // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. – Киев: Ин-т Зоологический АН УССР, 1989. – С. 144–153.

77. Смиринa, Э.М. и др. Экспериментальное исследование формирования годового слоя в костях амфибий / Э.М. Смиринa, Г.А. Клевезаль, Л. Бергер // Зоологический журнал. – 1986. – Т. 65, № 10. – С. 1526–1534.

78. Степанкова, И.В. и др. Возрастная структура, рост и плодовитость обыкновенной жабы (*Bufo bufo*, Amphibia, Anura, Bufonidae) в Новой Москве / И.В. Степанкова, К.А. Африн, В.Р. Сайтов, Р.А. Иволга, Е.А. Кидова, А.А. Кидов // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2024. – № 2 (74). – С. 75–86. – DOI: 10.26456/vtbio363

79. Сундуков, Ю.Н. Новые данные о дальневосточной квакше (*Dryophytes japonicus*) южных Курильских островов / Ю.Н. Сундуков, Л.А. Сундукова // Вестник Сахалинского музея. – 2019. – № 4 (29). – С. 179–185.

80. Тагирова, В.Т. Земноводные Приамурья (систематика, экология) / В.Т. Тагирова. – Хабаровск: Хабаровский педагогический институт, 1984. – 77 с.

81. Тагирова, В.Т. О сроках размножения и плодовитости земноводных Приамурья / В.Т. Тагирова // Вопросы герпетологии. – Ленинград: Издательство «Наука», 1977 – С. 197–198.

82. Терентьев, П.В. Определитель пресмыкающихся и земноводных / П.В. Терентьев, С.А. Чернов. – Москва: Советская наука, 1949. – 340 с.

83. Туниев, Б.С. Современное состояние герпетофауны Рицинского реликтового национального парка и новые фаунистические находки в республике Абхазия / Б.С. Туниев. – Труды Рицинского реликтового национального парка. Выпуск I. Гудаута: РРНП, 2017. – С. 119–129.

84. Туниев, С.Б. Эктотермные позвоночные Сочинского национального парка: таксономический состав, зоогеография и охрана: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / С.Б. Туниев. – Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2008. – 24 с.

85. Филипчук, Н.В. Биология личинок фоновых видов бесхвостых амфибий в лесах Южного Приморья: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Н.В. Филипчук. – Владивосток: ДВО РАН, 1993. – 177 с.

86. Филипчук, Н.В. Некоторые данные по экологии дальневосточных амфибий на юге Приморье / Н.В. Филипчук // Животный и растительный мир Дальнего Востока. – Уссурийск, 1992. – С. 329–330.

87. Шварц, С.С. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия / С.С. Шварц, О.А. Пястолова // Экология. – 1970. – № 1. – С. 77–82.

88. Шкатулова, А.П. и др. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область) / А.П. Шкатулова, Г.Л. Карасев, Л.Е. Хунданов. – Улан-Удэ: Бурятское книжное издание, 1978. – 57 с.

89. Щепина, Н.А. Дальневосточная квакша / Н.А. Щепина // Красная книга Республики Бурятия. Животные. Издание четвертое, дополненное и переработанное. Белгород: Константа, 2023. – С. 121.

90. Adams, D.C. Amphibians do not follow Bergmann's rule / Adams D.C., Church J.O. // Evolution. – 2008. – V. 62, № 2. – P. 413–420. – DOI: 10.1111/j.1558-5646.2007.00297.x

91. Afrasiab, S.R. et al. Fauna and Flora of Hawraman Mountain (Part one) Hawraman Zone, Kurdistan Province North East of Iraq / S.R. Afrasiab, M.K. Mohammad, H.H. Ali, A.A. Al-Moussawi, M.S. Abdul-Rassoul // Bulletin of the Iraq Natural History Museum. – 2013. – V. 12, № 4. – P. 7–34.

92. Alaei, R. et al. Life-history traits and the first demographic data of Iranian population of the West Asian Lemon-Yellow Tree Frog, *Hyla savignyi* (Audouin, 1827) / R. Alaei, A. Pesarakloo, M. Najibzadeh, S.J. Mirkamali // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 2021. – V. 63, № 3. – P. 247–261. – DOI: 10.17109/AZH.67.3.247.2021

93. Al-Jabry, M. New records of *Hyla savignyi* Audouin, 1827 (Amphibian: Hylidae) from south-eastern Iraq / M. Al-Jabry, R. Karamiani // University of Thi-Qar Journal. – 2018. – V. 13. – P. 18–27.

94. Alonso, A. Loss of amphibian species alters periphyton communities in montane ponds / A. Alonso, J. Bosch, L. Boyero // *Hydrobiologia*. – 2024. – V. 851. – P. 3977–3990. – DOI: 10.1007/s10750-024-05551-0
95. Altig, R. et al. What tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats / R. Altig, M.R. Whiles, C.L. Taylor // *Freshwater Biology*. – 2007. – V. 52, № 2. – P. 386–395. – DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01694.x
96. Altunişik, A. Body size and age structure of a highland population of *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, in northern Turkey / A. Altunişik, N. Özdemir // *Herpetozoa*. – 2013. – V. 26. – P. 49–55.
97. Altwegg, R. Multistage density dependence in an amphibian / R. Altwegg // *Oecologia*. – 2003. – V. 136, № 1. – P. 46–50. – DOI: 10.1007/s00442-003-1248-x
98. Amatulli, G. et al. A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling / G. Amatulli, S. Domisch, M.-N. Tuanmu, B. Parmentier, A. Ranipeta, J. Malczyk, W. Jetz // *Scientific Data*. – 2018. – V. 5, № 1. – 180040. – DOI: 10.1038/sdata.2018.40
99. Amphibian conservation action plan: A status review and roadmap for global amphibian conservation. IUCN SSC Occasional Paper. No 57. / Eds. Wren S., Borzée A., Marcec-Greaves R., Angulo A. Gland. – Switzerland: IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2024. – 354 p. – DOI: 10.2305/QWVH2717
100. Anderson, S.N. The effects of hypoxia and temperature on metabolic aspects of embryonic development in the annual killifish *Austrofundulus limnaeus* / S.N. Anderson, J.E. Podrabsky // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2014. – V. 184, № 3. – P. 355–370. – DOI: 10.1007/s00360-014-0803-6
101. Arribas, R. et al. Stable isotopes reveal trophic partitioning and trophic plasticity of a larval amphibian guild / R. Arribas, C. Díaz-Paniagua, S. Caut, I. Gomez-Mestre // *PLoS ONE*. – 2015. – V. 10, № 6. – e0130897. – DOI: 10.1371/journal.pone.0130897

102. Ashton, K.G. Do amphibians follow Bergman's rule? / K.G. Ashton // Canadian Journal of Zoology. – 2002. – V. 80, № 4. – P. 708–716. – DOI: 10.1139/z02-049
103. Aubin, S. et al. Melatonin and cortisol profiles in the absence of light perception / S. Aubin, R. Kupers, M. Ptito, P. Jennum // Behavioural brain research. – 2017. – V. 317. – P. 515–521. – DOI: 10.1016/j.bbr.2016.09.060
104. Badwan, S. Size matters: Body size is correlated with longevity in speckled cockroaches (*Nauphoeta cineria*) / S. Badwan, J. Harper // Current Aging Science. – 2021. – V. 14, № 3. – P. 214–222. – DOI: 10.2174/1874609814666210728170119
105. Baker, G.C. et al. *Prototheca richardsi*, a pathogen of anuran larvae, is related to a clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence / G.C. Baker, T.J.C. Beebee, M.A. Ragan // Microbiology. – 1999. – V. 145, № 7. – P. 1777–1784. – DOI: 10.1099/13500872-145-7-1777
106. Baker, J. Stability for Swedish treefrogs? / J. Baker // FrogLog. – 1997. – V. 20. – P. 2–3.
107. Barbieri, F. et al. Distribution and conservation status of *Bombina variegata* in Italy (Amphibia, Bombinatoridae) / F. Barbieri, F. Bernini, F.M. Guarino, A. Venchi // Italian Journal of Zoology. – 2004. – V. 71, № 1. – P. 83–90. – DOI: 10.1080/11250003.2004.9525541
108. Beard, K.H. et al. The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico / K.H. Beard, A.K. Eschtruth, K.A. Vogt, D.J. Vogt, F.N. Scatena // Journal of Tropical Ecology. – 2003. – V. 19, № 6. – P. 607–617. – DOI:10.1017/S0266467403006011
109. Beebee, T.J.C. et al. 40 years of natterjack toad conservation in Europe / T.J.C. Beebee, C. Cabido, C. Eggert, I.G. Mestre, A. Iraola, et al. // FrogLog. – 2012. – V. 101. – P. 40–44.

110. Beebee, T.J.C. Purification of an agent causing growth inhibition in anuran larvae and its identification as a unicellular unpigmented alga // *Canadian Journal of Zoology*. – 1991. – V. 69, № 8. – P. 2146–2153. – DOI: 10.1139/z91-300
111. Beebee, T.J.C. The natterjack toad (*Bufo calamita*) in the British Isles: a study of past and present status / T.J.C. Beebee // *British Journal of Herpetology*. – 1976. – V. 5. – P. 515–521.
112. Bergmann, K.G.L.C. Über die Verhältnisse derwärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse / K.G.L.C. Bergmann // *Göttinger Studien*. – 1847. – V. 3. – P. 595–708.
113. Berven, K.A. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana Sylvatica*) / K.A. Berven // *Ecology*. – 1990. – V. 71, № 4. – P. 1599–1608. – DOI: 10.2307/1938295
114. Berven, K.A. Interpreting geographic variation in life-history traits / K.A. Berven, D.E. Gill // *American Zoologist*. – 1983. – V. 23, № 1. – P. 85–97. – DOI: 10.1093/icb/23.1.85
115. Berven, K.A. The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*) / K.A. Berven, B.G. Chandra // *Oecologia*. – 1988. – V. 75, № 1. – P. 67–72. – DOI: 10.1007/BF00378815
116. Blueweiss, L. et al. Relationships between body size and some life history parameters / L. Blueweiss, H. Fox, V. Kudzma, D. Nakashima, R. Peters, S. Sams // *Oecologia*. – 1978. – V. 37, №2. – P. 257–272. – DOI: 10.1007/BF00344996
117. Bókony, V. et al. Competition induces increased toxin production in toad larvae without allelopathic effects on heterospecific tadpoles / V. Bókony, B. Üveges, Á.M. Móricz, A. Hettyey // *Functional Ecology*. – 2018. – V. 32, № 3. – P. 667–675. – DOI: 10.1111/1365-2435.12994
118. Borzee, A. Continental northeast Asian amphibians: origins, behavioural ecology, and conservation / A. Borzee. – London: Academic Press, 2024. – 231 p.
119. Borzee, A. et al. Breeding preferences in the treefrogs *Dryophytes japonicus* (Hylidae) in Mongolia / A. Borzee, Z. Purevdorj, Y.I. Kim, S. Kong, M.

Choe et al. // Journal of Natural History. – 2019. – V. 53. – P. 2685–2698. – DOI: 10.1080/00222933.2019.1704458

120. Borzee, A. et al. Integrating phylogeographic and phenotypic evidence to delimit deep evolutionary lineages in the *Dryophytes japonicus* species complex, with an assessment of their conservation needs / A. Borzee, J. Yikweon, S.N. Othman, J. Groffen, I. Maslova et al. // Herpetozoa. – 2025. – V. 38. – P. 25–42. – DOI: 10.3897/herpetozoa.38.e137747

121. Borzee, A. et al. Relationship between anuran larvae occurrence and aquatic environment in septentrional east Palearctic landscapes / A. Borzee, Y.I. Kim, Z. Purevdorj, I. Maslova, N. Schepina, Y. Jang // Herpetozoa. – 2021. – V. 34. – P. 265–270. – DOI: 10.3897/herpetozoa.34.e68577

122. Brooks, R.T. 2009. Potential impacts of global climate change on the hydrology and ecology of ephemeral freshwater systems of the forests of the northeastern United States / R.T. Brooks // Climatic Change. – 2009. – V. 95, № 3 – P. 469–483. – DOI: 10.1007/s10584-008-9531-9

123. Brown, J.H. et al. Evolution of body size: Consequences of an energetic definition of fitness / J.H. Brown, P.A. Marquet, M.L. Taper // The American Naturalist. – 1993. – V. 142, № 4. – P. 573–584. – DOI: 10.1086/285558

124. Brown, J.H. et al. Toward a metabolic theory of ecology / J.H. Brown, J.F. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage, G.B. West // Ecology. – 2004. – V. 85, №7. – P. 1771–1789. – DOI: 10.1890/03-9000

125. Brum, A. et al. First record of growth rings for 11 native subtropical anuran species of South America / A. Brum, L. Loebens, M.B. Santos, S.Z. Cechin // Anais da Academia Brasileira de Ciências. – 2019. – V. 91, № 4. – e20190154. – DOI: 10.1590/0001-3765201920190154

126. Burraco, P. et al. Climate change and ageing in ectotherms / P. Burraco, Orizaola G., Monaghan P., Metcalfe N.B. // Global change biology. – 2020. – V. 26, № 10. – P. 5371–5381. – DOI: 10.1111/gcb.15305

127. Burraco, P. et al. Ionizing radiation has negligible effects on the age, telomere length and corticosterone levels of Chernobyl tree frogs / P. Burraco, C.

Gabor, A. Bryant, V. Gardette, T. Lengagne et al. // *Biology Letters*. – 2024. – V. 20, № 11. – 20240287. – DOI: 10.1098/rsbl.2024.0287

128. Burton, T.M. Salamander populations and biomass in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire / T.M. Burton, G.E. Likens // *Copeia*. – 1975. – V. 1975, № 3. – P. 541–546. DOI: 10.2307/1443655

129. Butler, M.A. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean Anolis lizards / M.A. Butler, J.B. Losos // *Ecological Monographs*. – 2002. – V. 72, № 4. – P. 541–559. – DOI: 10.2307/3100056

130. Button, S. et al. Amphibians reach 9,000 described species: a summary of ongoing trends, challenges, and opportunities / S. Button, F. Andreone, A. Borzee // *FrogLog*. – 2026. – V. 32, № 1. – P. 128.

131. Caldas, F.L.S. et al. Anuran life histories remain consistent across contrasting precipitation regimes in Northeastern Brazilian forests / F.L.S. Caldas, A. Antonio Garda, C. Rachid Meireles de Almeida Simões, E. Leite-Filho, R. Gomes Faria, D. Oliveira Mesquita // *Acta Herpetologica*. – 2025. – V. 20, № 1. – P. 49–58. – DOI: 10.36253/a_h-17047

132. Cattaneo, C. The herpetofauna of the Dodecanese Islands / C. Cattaneo, M. Grano // *Life on Islands. 2. Zoological Diversity of the Aegean Archipelago*. – Italy, Palermo: Edizioni Danaus, 2024. – P. 38–58.

133. Caut, S. et al. Plastic changes in tadpole trophic ecology revealed by stable isotope analysis / S. Caut, E. Angulo, C. Díaz-Paniagua, I. Gomez-Mestre // *Oecologia*. – 2013. – V. 173, № 1. – P. 95–105. – DOI: 10.1007/s00442-012-2428-3

134. Cayuela, H. et al. Compensatory recruitment allows amphibian population persistence in anthropogenic habitats / H. Cayuela, B. Monod-Broca, J. Lemaître, A. Besnard, J.M.W. Gippet et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2022. – V. 119, № 38. – e2206805119. – DOI: 10.1073/pnas.2206805119

135. Cayuela, H. et al. Population position along the fast–slow life-history continuum predicts intraspecific variation in actuarial senescence / H. Cayuela, J.

Lemaître, E. Bonnaire, J. Pichenot, B.R. Schmidt // Journal of Animal Ecology. – 2020. – V. 89, № 4. – P. 1069–1079. – DOI: 10.1111/1365-2656.13172

136. Chesson, P. Mechanisms of maintenance of species diversity / P. Chesson // Annual Review of Ecology and Systematics. – 2000. – V. 31, № 1. – P. 343–366. – DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343

137. Cohen, J.E. et al. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs / J.E. Cohen, S.L. Pimm, P. Yodzis, J. Saldana // Journal of Animal Ecology. – 1993. – V. 62, № 1. – P. 67–78. – DOI: 10.2307/5483

138. Collins, J.P. Global amphibian declines: Sorting the hypotheses / J.P. Collins, A. Storfer // Divers and Distribution. – 2003. – V. 9, № 2. – P. 89–98. – DOI: 10.1046/j.1472-4642.2003.00012.x

139. Connell, J.H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus* / J.H. Connell // Ecology. – 1961. – V. 42, № 4. – P. 710–723. – DOI: 10.2307/1933500

140. Cvetković, D. et al. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo* / D. Cvetković, N. Tomašević, G.F. Ficetola, J. Crnobrnja-Isailović, C. Miaud // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2009. – V. 47, № 2. – P. 171–180. – DOI: 10.1111/j.1439-0469.2008.00504.x

141. Dananay, K.L. Artificial light at night decreases metamorphic duration and juvenile growth in a widespread amphibian / K.L. Dananay, M.F. Benard // Proceedings. Biological sciences. – 2018. – V. 285, № 1882. – 20180367. – DOI: 10.1098/rspb.2018.0367

142. Dash, M.C. Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles / M.C. Dash, A.K. Hota // Ecology. – 1980. – V. 61, № 5. – P. 1025–1028. – DOI: 10.2307/1936818

143. Davidowitz, G. The physiological basis of reaction norms: The interaction among growth rate, the duration of growth and body size / G. Davidowitz,

H.F. Nijhout // Integrative and Comparative Biology. – 2004. – V. 44, № 6. – P. 443–449. – DOI: 10.1093/icb/44.6.443

144. De Pedro, N. et al. Melatonin reduces body weight in goldfish (*Carassius auratus*): effects on metabolic resources and some feeding regulators / N. De Pedro, R.M. Martínez-Alvarez, M.J. Delgado // Journal of pineal research. – 2008. – V. 45, № 1. – P. 32–39. – DOI: 10.1111/j.1600-079X.2007.00553.x

145. Delgado, M.J. et al. Melatonin and photoperiod alter growth and larval development in *Xenopus laevis* tadpoles / M.J. Delgado, P. Gutierrez, M. Alonso-Bedate // Comparative Biochemistry and Physiology Part A Physiology. – 1987. – V. 86, № 3. – P. 417–421. – DOI: 10.1016/0300-9629(87)90517-2

146. de-Oliveira-Nogueira, C.H. et al. Between fruits, flowers and nectar: The extraordinary diet of the frog *Xenohyla truncata* / C.H. de-Oliveira-Nogueira, U.F. Souza, T.M. Machado, C.A. Figueiredo-de-Andrade, A.T. Mônico // Food Webs. – 2023. – V. 35. – e00281. – DOI: 10.1016/j.fooweb.2023.e00281

147. Derakhshan, Z. Thermal tolerance limits and effects of temperature on the growth and development of the green toad, *Bufo viridis* / Z. Derakhshan, M. Nokhbatolfoghahai // Salamandra. – 2015. – V. 51, № 2. – P. 129–136.

148. Diep, D.X. et al. The effects of different stocking densities and feed types on frogs' growth and survival rates (*Rana tigerina* Dubois, 1981) reared in composite tanks / D.X. Diep, H.K. Huong, C.C. Tu, H.K. Nam // Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgeh. – 2022. – V. 74. – P. 1–9. – DOI: 10.46989/001c.36240

149. Duan, R.Y. et al. The potential effects of climate change on amphibian distribution, range fragmentation and turnover in China / R.Y. Duan, X.-Q. Kong, M.-Y. Huang, S. Varela, X. Ji // PeerJ. – 2016. – V. 4. – e2185. – DOI: 10.7717/peerj.2185

150. Duellman, W.E. et al. Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae) / W.E. Duellman, A.B. Marion, S.B. Hedges // Zootaxa. – V. 4104, № 1. – P. 1–109. – DOI: <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4104.1.1>

151. Dufresnes, C. A genomics revolution in amphibian taxonomy / C. Dufresnes, D. Jablonski // *Science*. – 2022. – V. 377, № 6612. – 1272. – DOI: 10.1126/science.ade5002

152. Dufresnes, C. Diversity, distribution and molecular species delimitation in frogs and toads from the Eastern Palearctic / C. Dufresnes, S.N. Litvinchuk // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2022. – V. 195. – P. 695–760. – DOI: 10.1093/zoolinnean/zlab083

153. Dufresnes, C. et al. Diversification and speciation in tree frogs from the Maghreb (*Hyla meridionalis* sensu lato), with description of a new African endemic / C. Dufresnes, M. Beddek, D.V. Skorinov, L. Fumagalli, N. Perrin et al. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2019. – V. 134. – P. 291–299. – DOI: 10.1016/j.ympev.2019.02.009

154. Dufresnes, C. et al. Empirical evidence for large X-effects in animals with undifferentiated sex chromosomes / C. Dufresnes, T. Majtyka, S.J.E. Baird, J.F. Gerchen, A. Borzée et al. // *Scientific Reports*. – 2016c. – V. 12, № 6. – 21029. – DOI: 10.1038/srep21029

155. Dufresnes, C. et al. Evolutionary melting pots: a biodiversity hotspot shaped by ring diversifications around the Black Sea in the Eastern tree frog (*Hyla orientalis*) / C. Dufresnes, S.N. Litvinchuk, J. Leuenberger, K. Ghali, O. Zinenko, et al. // *Molecular Ecology*. – 2016b. – V. 25, № 17. – P. 4285 – 4300. – DOI: 10.1111/mec.13706

156. Dufresnes, C. et al. Mass of genes rather than master genes underlie the genomic architecture of amphibian speciation / C. Dufresnes, A. Brelsford, D.L. Jeffries, G. Mazepa, T. Suchan // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2021. – V. 118. – e2103963118. – DOI: 10.1073/pnas.2103963118

157. Dufresnes, C. et al. Phylogeography reveals an ancient cryptic radiation in East-Asian tree frogs (*Hyla japonica* group) and complex relationships between continental and island lineages / C. Dufresnes, S.N. Litvinchuk, A. Borzée, Y. Jang, J.-T. Li et al. // *BMC Evolutionary Biology*. – 2016a. – V. 16. – 253. – DOI: 10.1186/s12862-016-0814-x

158. Dufresnes, C. Sex chromosomes as supergenes of speciation: why amphibians defy the rules? / C. Dufresnes, P. Crochet // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2022. – V. 377. – 20210202. – DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0202>

159. Duce, I. The European tree frog reintroduction in Latvia / I. Duce, J. Zvirgzds // *Herpetologia Petropolitana*. – 2005. – V. 12. – P. 138–139. – DOI: [10.30906/1026-2296-2005-12-0-138-139](https://doi.org/10.30906/1026-2296-2005-12-0-138-139)

160. Edwards, M.L. The effects of photoperiod and different dosages of melatonin on metamorphic rate and weight gain in *Xenopus laevis* tadpoles / M.L. Edwards, E.B. Pivorun // *General and comparative endocrinology*. – 1991. – V. 81, № 1. – P. 28–38. – DOI: [10.1016/0016-6480\(91\)90122-m](https://doi.org/10.1016/0016-6480(91)90122-m).

161. Elton, C.S. *Animal ecology* / C.S. Elton. – New York: The Macmillan Company, 1927. – 256 p.

162. Falcón, J. et al. Current knowledge on the melatonin system in teleost fish / J. Falcón, H. Migaud, J.A. Muñoz-Cueto, M. Carrillo // *General and comparative endocrinology*. – 2010. – V. 165, № 3. – P. 469–482. – DOI: [10.1016/j.ygcen.2009.04.026](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.04.026)

163. Faragher, S.G. Tadpole bullies: Examining mechanisms of competition in a community of larval anurans / S.G. Faragher, R.G. Jaeger // *Canadian Journal of Zoology*. – 1998. – V. 76, № 1. – P. 144–153. – DOI: [10.1139/z97-177](https://doi.org/10.1139/z97-177)

164. Fick, S.E. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas / S.E. Fick, R.J. Hijmans // *International Journal of Climatology*. – 2017. – V. 37, № 12. – P. 4302–4315. – DOI: [10.1002/joc.5086](https://doi.org/10.1002/joc.5086)

165. Fitzpatrick, M.J. et al. Future winters present a complex energetic landscape of decreased costs and reduced risk for a freeze-tolerant amphibian, the Wood Frog (*Lithobates sylvaticus*) / M.J. Fitzpatrick, W.P. Porter, J.N. Pauli, M.R. Kearney, M. Notaro, B. Zuckerberg // *Global Change Biology*. – 2020. – V. 26, № 11. – P. 6350–6362. – DOI: [10.1111/gcb.15321](https://doi.org/10.1111/gcb.15321)

166. Flores, C.A. et al. Tadpole soup: Chinantec caldo de piedra and behavior of *Duellmanohyla ignicolor* larvae (Amphibia, Anura, Hylidae) / C.A. Flores, M.

Arreortúa, E. González-Bernal // ZooKeys. – 2022. – V. 1097, №2. – P. 117–132. – DOI: 10.3897/zookeys.1097.76426

167. Fog, K. Amphibian conservation in Denmark / K. Fog // FrogLog. – 1995. – V. 13. – P 1–2.

168. Friedl, T.W.P. Some aspects of population biology in the European treefrog, *Hyla arborea* / T.W.P. Friedl, G.M. Klump // Herpetologica. – 1997. – V. 53, № 3. – P. 321–330.

169. Frost, D.R. 2026. Amphibian Species of the World: an Online Reference. – 2026. V. – 6.2. – <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/>, доступ свободный. – февраль, 2026. – DOI: 10.5531/db.vz.0001

170. Galoyan, E. et al. Syntopy of two species of rock lizards (*Darevskia raddei* and *Darevskia portschinskii*) may not lead to hybridization between them / E. Galoyan, V. Moskalenko, M. Gabelaia, D. Tarkhnishvili, V. Spangenberg et al. // Zoologischer Anzeiger. – 2020. – V. 288. – P. 43–52. – DOI: 10.1016/j.jcz.2020.06.007

171. Gillette, M.U. Suprachiasmatic nucleus: the brain's circadian clock / M.U. Gillette, S.A. Tischkau // Recent progress in hormone research. – 1999. – V. 54. – P. 33–58.

172. Ginnan, N.A. et al. Toe clipping does not affect the survival of leopard frogs (*Rana pipiens*) / N.A. Ginnan, J.R. Lawrence, M.E.T. Russell, D.L. Eggett, K.A. Hatch // Copeia. – 2014. – V. 2014, № 4. – P. 650–653. – DOI: 10.1643/ch-14-064

173. Godome, T. et al. Effect of stocking density on the survival and growth of *Hoplobatrachus occipitalis* (Günther, 1858) (Amphibia: Dicroglossidae) of tadpoles reared in ponds from Benin / T. Godome, C.E. Tossavi, A.S.M. Djissou, Y. Zounon, I.N. Ouattara, E.D. Fiogbe // International Journal of Aquaculture. – 2018. – V. 8, № 18. – P. 137–144. – DOI: 10.5376/ija.2018.08.0018

174. Gokhelashvili, R.K. Age structure of six anuran populations and its dynamics during two consecutive years / R.K. Gokhelashvili, D.N. Tarkhnishvili // Herpetozoa. – 1994. – V. 7, № 1/2. – P. 11–18.

175. Grant, J.D. Shrinkage of Rio Grande silvery minnow after preservation in formalin and storage in ethanol / J.D. Grant, T.P. Archdeacon // *Western North American Naturalist*. – 2021. – V. 81, № 4. – P. 544–549. – DOI: 10.3398/064.081.0406

176. Greenleaf, S.S. et al. Bee foraging ranges and their relationship to body size / S.S. Greenleaf, N.M. Williams, R. Winfree, C. Kremen // *Oecologia*. – 2007. – V. 153, № 3. P. 589–596. – DOI: 10.1007/s00442-007-0752-9

177. Gül, S. et al. Patterns of distribution of tree frogs in Turkey based on molecular data / S. Gül, B. Kutrup, N. Özdemir // *Amphibia-Reptilia*. – 2012. – V. 33, № 1. – P. 95–103.

178. Gvoždík, V. et al. Phylogeography of the Middle Eastern tree frogs (*Hyla*, Hylidae, Amphibia) as inferred from nuclear and mitochondrial DNA variation, with a description of a new species / V. Gvoždík, J. Moravec, C. Klütsch, P. Kotlík // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – V. 55, № 3. – P. 1146–1166. – DOI: 10.1016/j.ympev.2010.03.015

179. Hardin, G. The competitive exclusion principle / G. Hardin // *Science*. – 1960. – V. 131, № 3409. – P. 1292–1297.

180. Hart, R.C. Body size in freshwater planktonic crustaceans: An overview of extrinsic determinants and modifying influences of biotic interactions. / R.C. Hart, E.A. Bychek // *Hydrobiologia*. – 2011. – V. 668, № 1. – P. 61–108. – DOI: 10.1007/s10750-010-0400-y

181. Hemelaar, A.S.M. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its application to populations from different latitudes and altitudes / A.S.M. Hemelaar // *Amphibia-Reptilia*. – 1985. – V. 6, № 4. – P. 323–341. – DOI: 10.1163/156853885X00326

182. Hening, A. The competitive exclusion principle in stochastic environments / A. Hening, D.H. Nguyen // *Journal of Mathematical Biology*. – 2020. – V. 80. – P. 1323–1351. – DOI: 10.1007/s00285-019-01464-y

183. Heo, K. et al. First report of *Dryophytes japonicus* tadpoles in saline environment / K. Heo, Y.I. Kim, Y. Bae, Y. Jang, A. Borzee // *Russian Journal of*

Herpetology. – 2019. – V. 26, № 2. – 87e90. – DOI: 10.30906/1026-2296-2019-26-2-87-90

184. Honěk, A. Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects. A General Relationship / A. Honěk // *Oikos*. – 1993. – V. 66, № 3. – P. 483–492. – DOI: 10.2307/3544943

185. Hudson, C.M. et al. Athletic anurans: The impact of morphology, ecology and evolution on climbing ability in invasive cane toads / C.M. Hudson, G.P. Brown, R. Shine // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2016. – V. 119, № 4. – P. 992–999. – DOI: 10.1111/bij.12827

186. Hutchinson, G.E. The paradox of the plankton / G.E. Hutchinson // *The American Naturalist*. – 1961. – V. 95, № 882. – P. 137–145. – DOI: 10.1086/282171

187. IUCN SSC Amphibian Specialist Group. *Dryophytes japonicus* // The IUCN Red List of Threatened Species. – 2023a. – e.T55519A63863120. – DOI: 10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T55519A63863120.en

188. IUCN SSC Amphibian Specialist Group. *Hyla orientalis* // The IUCN Red List of Threatened Species. – 2022. – e.T82494309A174180490. – DOI: 10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T82494309A174180490.en

189. IUCN SSC Amphibian Specialist Group. *Hyla savignyi* // The IUCN Red List of Threatened Species. – 2023b. – e.T78928690A78928122. – DOI: [oi.org/10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T78928690A78928122.en](https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T78928690A78928122.en)

190. Jobling, M. Temperature and growth: Modulation of growth rate via temperature change / M. Jobling // *Global warming: Implications for Freshwater and Marine Fish* – Cambridge University Press, 1997. – P. 225–254. – DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511983375.010>

191. Kalayci, T.E. et al. The effect of altitude, latitude and climatic variables on life-history traits of *Hyla savignyi* (Audouin, 1827) from three different regions of Anatolia in Turkey: Skeletochronology as a case study / T.E. Kalayci, N. Özdemir, A. Altunisik, S. Gül // *Herpetozoa*. – 2015. – V. 28, № 1/2. – P. 55–62.

192. Kidov, A.A. et al. Age structure and growth rate of the triploid Batura toad, *Bufotes baturae* (Amphibia: Anura: Bufonidae), inhabitant of a high altitude

hot spring in the Eastern Pamirs (Tajikistan) / A.A. Kidov, S.M. Lyapkov, I.V. Stepankova, K.A. Afrin, E.A. Kidova, T.E. Kondratova, S.N. Litvinchuk // Russian Journal of Herpetology. – 2023a. – V. 30, № 2. – P. 79–87. – DOI: 10.30906/1026-2296-2023-30-2-79-87

193. Kidov, A.A. et al. Age structure of the Japanese treefrog *Dryophytes japonicas* (Amphibia, Anura, Hylidae) in the southern part of Primorskii Krai (Russian Far East) / A.A. Kidov, R.A. Ivolga, T.E. Kondratova // Biology Bulletin. – 2024a. – V. 51, № 10. – P. 3213–3218. – DOI: 10.1134/S1062359024701991

194. Kidov, A.A. et al. Age, growth, and fertility in Terentiev's frog (*Pelophylax terentievi*, Amphibia, Ranidae) / A.A. Kidov, R.A. Ivolga, T.E. Kondratova, A.A. Ivanov // Biology Bulletin. – 2023b. – V. 50, № 8. – P. 1854–1863. – DOI: 10.1134/S1062359023080125

195. Kidov, A.A. et al. Early maturation and high growth rates in the Eastern Treefrog, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, population after the species' expansion in Kaliningrad Oblast (East Baltic Sea region) / A.A. Kidov, R.A. Ivolga, T.E. Kondratova // Herpetology Notes. – 2025. – V. 18. – P. 781–786.

196. Kidov, A.A. et al. Larval Development of Two Syntopic Amphibian Species (*Bombina orientalis*, Anura, Bombinatoridae and *Dryophytes japonicus*, Anura, Hylidae) Living Separately or Jointly in the Far East, Based on the Results of Laboratory Studies / A.A. Kidov, R.A. Ivolga, E.D. Kopiski, Yu.E. Shakhina, D.A. Malnov, T.E. Kondratova // Biology Bulletin. – 2024b. – V. 51, № 9. – P. 2808–2817. – DOI: 10.1134/S1062359024701656

197. Kidov, A.A. et al. Notes on study of age and growth of the Hyrcanian frog, *Rana pseudodalmatina* Eiselt et Schmidler, 1971 in the Talysh Mountains / A.A. Kidov, R.I. Zamaletdinov, K.A. Matushkina, R.I. Mikhailova // Russian Journal of Herpetology. – 2018. – V. 25, № 3. – P. 183–188. – DOI: <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2018-25-3-183-188>

198. Kim, H. et al. Potential distribution of amphibians with different habitat characteristics in response to climate change in South Korea / H. Kim, P. Adhikari,

M.H. Chang, C. Seo // *Animals*. – 2021. – V. 11, № 8. – 2185. – DOI: 10.3390/ani11082185

199. Kleiber, M. Body size and metabolic rate / M. Kleiber // *Physiological Reviews*. – 1947. – V. 27, № 4. P. 511–541. – DOI: 10.1152/physrev.1947.27.4.511

200. Kolobaev, N.N. Amphibians of the Amurskaya Province / N.N. Kolobaev, I.G. Tarasov // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. – 2000. – V. 5. – P. 169–191.

201. Kyriakopoulou-Sklavounou, P. Body size and age assessment among breeding populations of the tree frog *Hyla arborea* in northern Greece / P. Kyriakopoulou-Sklavounou, I. Grumiro // *Amphibia-Reptilia*. – 2002. – V. 23, № 2. – P. 219–224.

202. Li, J.-T. et al. Amphibians crossing the Bering Land Bridge: Evidence from holarctic treefrogs (*Hyla*, Hylidae, Anura) / J.-T. Li, J.-S. Wang, H.-H. Nian, S.N. Litvinchuk, J. Wang et al. // *Molecular Phylogenetics and Evolution* – 2015. – V. 87, № 4. – P. 80–90. – DOI: 10.1016/j.ympev.2015.02.018

203. Light, L.E. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects / L.E. Light // *Ecology*. – 1967. – V. 48, № 5. – P. 736–745. – DOI: 10.2307/1933731

204. Litvinchuk, S. *Hyla orientalis* (Europe assessment) / S. Litvinchuk, N. Üzüm // *The IUCN Red List of Threatened Species*. – 2024. – e.T82494309A202052085. – DOI: 10.2305/IUCN.UK.2024-2.RLTS.T82494309A202052085.en

205. Litvinchuk, S.N. et al. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii*, from Talysh Mountains / S.N. Litvinchuk, L.J. Borkin, J.M. Rosanov, D.V. Skorinov // *Russian Journal of Herpetology*. – 2006. – V. 13, № 3. – P. 187–206.

206. Litvinchuk, S.N. et al. Distribution and conservation status of the far eastern tree frog, *Hyla japonica* (Günther, 1859) in Mongolia and Transbaikalia (Russia) / S.N. Litvinchuk, N.A. Schepina, M. Munkhbaatar, Kh. Munkhbayar, L.J. Borkin et al. // *Russian Journal of Herpetology*. – 2014. – V. 21, № 4. – P. 303–314.

207. Litvinchuk, S.N. et al. Morphological differentiation between diploid and polyploid species of green toads (Anura: Bufonidae: Bufotes) in Central Asia / S.N. Litvinchuk, A.O. Svinin, T.N. Dujsebayaeva // Bonn Zoological Bulletin. – 2021. – V. 70, № 2. – P. 361 – 371. – DOI: 10.20363/BZB-2021.70.2.361

208. Luedtke, J.A. et al. Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats / J.A. Luedtke, J. Chanson, K. Neam, L. Hobin, A.O. Maciel et al. // Nature. – 2023. – V. 622, № 7982. – P. 308–314. – DOI: 10.1038/s41586-023-06578-4

209. Lyapkov, S.M. et al. Age structure and growth in the Lataste's toad, *Bufotes latastii* (Anura, Bufonidae) / S.M. Lyapkov, A.A. Kidov, I.V. Stepankova, K.A. Afrin, S.N. Litvinchuk // Russian Journal of Herpetology. – 2020. – V. 27, № 3. – P. 165–171. – DOI: 10.30906/1026-2296-2020-27-3-165-171

210. Lyapkov, S.M. et al. Growth layers and its complex structure in a common species under uncommon conditions: *Pelophylax ridibundus* in the Talysh Mountains / S.M. Lyapkov, T.E. Kondratova, R.A. Ivolga, E.A. Kidova, A.A. Kidov // Russian Journal of Herpetology. – 2021. – V. 28, № 5. – P. 242–248. – DOI: 10.30906/1026-2296-2021-28-5-242-248

211. Maayan, I. et al. Fixation and preservation contribute to distortion in vertebrate museum specimens: a 10-year study with the lizard *Anolis sagrei* / I. Maayan, R.G. Reynolds, R.M. Goodman, P.M. Hime, R. Bickel // Biological Journal of the Linnean Society. – 2022. – V. 136, № 3. – P. 443–454. – DOI: 10.1093/biolinnean/blac040

212. MacCracken, M.C. et al. Climate change scenarios for the U.S. National Assessment / M.C. MacCracken, E.J. Barron, D.R. Easterling, B.S. Felzer, T.R. Karl // Bulletin of the American Meteorological Society. – 2003. – V. 84, № 12. – P. 1711–1723. – DOI: 10.1175/BAMS-84-12-1711

213. Margulies, D. Size-specific vulnerability to predation and sensory / D. Margulies // Fishery Bulletin. – 1989. – V. 87, № 3. – P. 537–552.

214. Martínez, I.P. et al. Growth and metamorphosis of *Rana perezi* larvae in culture: Effects of larval density / I.P. Martínez, R. Álvarez, M.P. Herráez //

Aquaculture. – 1996. – V. 142, № 3–4. – P. 163–170. – DOI: 10.1016/0044-8486(96)01257-4

215. Mathews, L.M. et al. Genetic and morphological evidence for substantial hidden biodiversity in a freshwater crayfish species complex / L.M. Mathews, L. Adams, E. Anderson, M. Basile, E. Gottardi, M.A. Buckholt // Molecular phylogenetics and evolution. – 2008. – V. 48, № 1. – P. 126–135. – DOI: 10.1016/j.ympev.2008.02.006

216. Matthews, J.H. et al. Demographic approaches to assessing climate change impacts: an application to pond-breeding frogs and shifting hydroperiods / J.H. Matthews, W.C. Funk, C. Ghalambor // Wildlife conservation in a changing climate. – Chicago, USA: University of Chicago Press, 2013. – P. 58–85.

217. McMenamin, S.K. et al. Climate change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park / S.K. McMenamin, E.A. Hadly, C.K. Wright // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. – 2008. – V. 105, № 44. – P. 16988–16993. – DOI: 10.1073/pnas.0809090105

218. Mittelbach, G.G. Foraging efficiency and body size: A study of optimal diet and habitat use by bluegills / G.G. Mittelbach // Ecology. – 1981. – V. 62, № 5. – P. 1370–1386. – DOI: 10.2307/1937300

219. Mosimann, J.E. Size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions / J.E. Mosimann // Journal of the American Statistical Association. – 1970. – V. 65, № 330. – P. 930–945. – DOI: 10.1080/01621459.1970.10481136

220. Munguia-Fragozo, P.V. et al. Growth and metabolic effects of stocking density in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) under greenhouse conditions / P.V. Munguia-Fragozo, O. Alatorre-Jacome, H. Aguirre-Becerra, J.F. García-Trejo, G.M. Soto-Zarazúa, E. Rico-García // International Journal of Agriculture and Biology. – 2015. – V. 17, № 4. – P. 711–718. – DOI: 10.17957/IJAB/14.0002

221. Muñoz, M.M. et al. Divergence in coloration and ecological speciation in the *Anolis marmoratus* species complex / M.M. Muñoz, N.G. Crawford, T.J.Jr.

McGreevy, N.J. Messana, R.D. Tarvin et al. // *Molecular Ecology*. – 2013. – V. 22, № 10. – P. 2668–2682. – DOI: 10.1111/mec.12295

222. Murray, D.L. et al. The effects of food and density on growth and metamorphosis in larval wood frogs (*Rana sylvatica*) from central Labrador / D.L. Murray // *Canadian Journal Zoology*. – 1990. – V. 68, № 6. – P. 1221–1226. – DOI: 10.1139/z90-182

223. Nagel, L.D. et al. Breeding effort and hydroperiod indicate habitat quality of small, isolated wetlands for amphibians under climate extremes / L.D. Nagel, S. McNulty, M.D. Schlesinger, J.P. Gibbs // *Wetlands*. – 2021. – V. 41. – 22. – DOI: 10.1007/s13157-021-01404-x

224. Nagy, K.A. Field metabolic rate and body size / K.A. Nagy // *Journal of Experimental Biology*. – 2005. – V. 208, № 9. – P. 1621–1625. – DOI: 10.1242/jeb.01553

225. Özdemir, N. et al. Variation in body size and age structure among three Turkish populations of the treefrog *Hyla arborea* / N. Özdemir, A. Altunişik, T. Ergül, S. Gül, M. Tosunoğlu et al. // *Amphibia-Reptilia*. – 2012. – V. 33, № 1. – P. 25–35. – DOI: 10.1163/156853811X619790

226. Pankaj, N. Role of amphibians to ecosystem services: a review / N. Pankaj, B. Nath // *Electronic Journal of Biology*. – 2023. – V. 19, № 3. – P. 1–9.

227. Pelster, B. Environmental influences on the development of the cardiac system in fish and amphibians / B. Pelster // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. – 1999. – V. 124, № 4. – P. 407–412. – DOI: 10.1016/S1095-6433(99)00132-4

228. Peng, Z. et al. Global gaps in age data based on skeletochronology for amphibians / Z. Peng, L. Zhang, X. Lu // *Integrative Zoology*. – 2022. – V. 17, № 5. – P. 752–763. – DOI: 10.1111/1749-4877.12584

229. Phillips, B.L. et al. Invasion and the evolution of speed in toads / B.L. Phillips, G.P. Brown, J.K. Webb, R. Shine // *Nature*. – 2006. – V. 439, № 7078. – P. 803. – DOI: 10.1038/439803a

230. Pickford, D.B. Inhibition of gonadotropin-induced oviposition and ovarian steroidogenesis in the African clawed frog (*Xenopus laevis*) by the pesticide methoxychlor / D.B. Pickford, I.D. Morris // *Aquatic Toxicology*. – 2003. – V. 62, № 3. – P. 179–194. – DOI: 10.1016/S0166-445X(02)00082-6

231. Pincheira-Donoso, D. Fecundity selection theory: Concepts and evidence / D. Pincheira-Donoso, J. Hunt // *Biological Reviews*. – 2017. – V. 92, №1. – P. 341–356. – DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12232>

232. Pincheira-Donoso, D. The balance between predictions and evidence and the search for universal macroecological patterns: taking Bergmann's rule back to its endothermic origin / D. Pincheira-Donoso // *Theory in Biosciences*. – 2010. – V. 129, № 4. – P. 247–253. – DOI: 10.1007/s12064-010-0101-0

233. Polis, G.A. et al. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other / G.A. Polis, C.A. Myers, R.D. Holt // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1989. – V. 20. – P. 297–330. – DOI: 10.1146/annurev.es.20.110189.001501

234. Quéméneur, J.B. et al. The relationships between growth rate and mitochondrial metabolism varies over time / J.B. Quéméneur, M. Danion, J. Cabon, S. Collet, J.L. Zambonino-Infante, K. Salin // *Scientific reports*. – 2022. – V. 12, № 1. – P. 16066. – DOI: 10.1038/s41598-022-20428-9

235. Reading, C.J. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship / C.J. Reading // *Oecologia*. – 2007. – V. 151. – P. 125–131. – DOI: 10.1007/s00442-006-0558-1

236. Reed, C.A. A herpetological collection from northeastern Iraq / C.A. Reed, H. Marx // *Transactions of the Kansas Academy of Science*. – 1959. – V. 62, № 1. – P. 91–122. – DOI:10.2307/3626514

237. Regerand, T.I. An imbalance in the natural cation ratio in the water as a factor affecting the synthesis of lipids and fatty acids in fish eggs / T.I. Regerand, N.V. Fedorova // *Ontogenez*. – 2000. – V. 31, № 1. – P. 21–26.

238. Reinke, B.A. et al. Diverse aging rates in ectothermic tetrapods provide insights for the evolution of aging and longevity / B.A. Reinke, H. Cayuela, F.J.

Janzen, J.-F. Lemaître, J.-M. Gaillard et al. // *Science*. – 2022. – V. 376, № 6600. – P. 1459–1466. – DOI: 10.1126/science.abm0151

239. Ribeiro, L.P. An overview of the Brazilian frog farming / L.P. Ribeiro, L.F. Toledo // *Aquaculture*. – 2022. – V. 548, № 2. – 737623. – DOI: 10.1016/j.aquaculture.2021.737623

240. Rivers-Moore, N.A. Water temperature affects life-cycle duration of tadpoles of Natal cascade frog / N.A. Rivers-Moore, R.J. Karssing // *African Journal of Aquatic Science*. – 2013. – V. 39, № 2. – P. 223–227. – DOI: 10.2989/16085914.2014.903165

241. Roff, D.A. Age and size at maturity / D.A. Roff // *Evolutionary ecology: Concepts and case studies*. – Oxford, UK: Oxford University Press, 2001. – P. 99–112.

242. Rozenblut, B. Development and growth of long bones in European water frogs (Amphibia: Anura: Ranidae), with remarks on age determination / B. Rozenblut, M. Ogielska // *Journal of Morphology*. – 2005. – V. 265, № 3. – P. 304–317. – DOI: 10.1002/jmor.10344

243. Ruchin, A.B. Effect of illumination on fish and amphibian: development, growth, physiological and biochemical processes / A.B. Ruchin // *Reviews in Aquaculture*. – 2020. – V. 13, № 1. – P. 567–600. – DOI: 10.1111/raq.12487

244. Ruchin, A.B. The effect of illumination and light spectrum on growth and larvae development of *Pelophylax ridibundus* (Amphibia: Anura) / A.B. Ruchin // *Biological Rhythm Research*. – 2019a. – V. 52, № 10. – P. 1–12. – DOI: 10.1080/09291016.2019.1594126

245. Ruchin, A.B. The effect of the photoperiod on the larval development and growth of two amphibian species (Amphibia: Anura) / A.B. Ruchin // *Biological Rhythm Research*. – 2019b. V. 52, № 4. – P. 1–9. – DOI: 10.1080/09291016.2019.1631025

246. Safaei-Mahroo, B. Complete Guide to the Amphibians of Iran: biology, ecology and conservation / B. Safaei-Mahroo, H. Ghaffari // Sanandaj, Iran: Kurdistan University Press, 2020. – 331 p.

247. Salman, I. et al. Distribution and cytogenetics of amphibians from the occupied Palestinian territories (West Bank of Jordan)/ I. Salman, M. Salsaa, M.B. Qumsiyeh // *Jordan Journal of Natural History*. – 2014. – V. 1. – P. 116–130.
248. Salvidio, S. The ecological role of salamanders as prey and predators / S. Salvadio // *Diversity*. – 2022. – V. 14, № 3. – 218. – DOI: 10.3390/d14030218
249. Satler, J.D. et al. Multilocus species delimitation in a complex of morphologically conserved trapdoor spiders (Mygalomorphae, Antrodiaetidae, Aliatypus) / J.D. Satler, B.C. Carstens, M. Hedin // *Systematic Biology*. – 2013. – V. 62, № 6. – P. 805–823. – DOI: 10.1093/sysbio/syt041
250. Semlitsch, R.D. Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki* / R.D. Semlitsch, J.P. Caldwell // *Ecology*. – 1982. – V. 63, № 4. – P. 905–911. – DOI: 10.2307/1937230
251. Semlitsch, R.D. et al. Abundance, biomass production, nutrient content, and the possible role of terrestrial salamanders in Missouri Ozark forest ecosystems / R.D. Semlitsch, K.M. O'Donnell, F.R. Thompson III // *Canadian Journal of Zoology*. – 2014. – V. 92, № 12. – P. 997–1003. – DOI: 10.1139/cjz-2014-0141
252. Semlitsch, R.D. et al. Intermediate pond sizes contain the highest density, richness, and diversity of pond-breeding amphibians / R.D. Semlitsch, W.E. Peterman, T.L. Anderson, D.L. Drake, B.H. Ousterhout BH // *PLoS ONE*. – 2015. – V. 10, № 4. – e0123055. – DOI: 10.1371/journal.pone.0123055
253. Semlitsch, R.D. et al. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* / R.D. Semlitsch, D.E. Scott, J.H.K. Pechmann // *Ecology*. – 1988. – V. 69, № 1. – P. 184–192. – DOI: 10.2307/1943173
254. Sheun, J. et al. A frog in hot water: the effect of temperature elevation on the adrenal stress response of an African amphibian / J. Sheun, L. Venter, A. Ganswindt // *PeerJ*. – 2024. – V. 12. – e17847. – DOI: 10.7717/peerj.17847
255. Shine, R. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia / R. Shine // *Copeia*. – 1979. – V. 1979, № 2. – 297–306. – DOI: 10.2307/1443418

256. Sinsch, U. Review: skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians / U. Sinsch // *Herpetological Journal*. – 2015. – V. 25. – P. 5–13.

257. Skelly, D.K. Venue and outcome in ecological experiments: manipulations of larval anurans / D.K. Skelly, J.M. Kiesecker // *Oikos*. – 2001. – V. 94, № 1. – P. 199–208. – DOI: 10.1034/j.1600-0706.2001.t01-1-11105.x

258. Smirina, E.M. Age determination and longevity in amphibians / E.M. Smirina // *Gerontology*. – 1994. – V. 40, № 2-4. – P. 133–146. – DOI: 10.1159/000213583

259. Smith, D.C. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis / D.C. Smith // *Ecology*. – 1987. – V. 68, № 2. – P. 344–350. – DOI: 10.2307/1939265

260. Smith, R. J. Effect of larval body size on overwinter survival and emerging adult size in the burying beetle, *Nicrophorus investigator* / R.J. Smith // *Canadian Journal of Zoology*. – 2002. – V. 80, № 9. – P. 1588–1593. – DOI: 10.1139/z02-151

261. Springborn, M.R. et al. Amphibian collapses increased malaria incidence in Central America / M.R. Springborn, J.A. Weill, K.R. Lips, R. Ibáñez, A. Ghosh // *Environmental Research Letters*. – 2022. – V. 17, № 10. – 104012. – DOI: 10.1088/1748-9326/ac8e1d

262. Stepanyan, I. et al. New data concerning *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890 (Anura: Hylidae) in Southern Armenia / I. Stepanyan, M. Arzumanyan, M. Kalashian // *Herpetology Notes*. – 2021. – V. 14. – P. 325–329.

263. Stöck, M. et al. Cryptic diversity among Western Palearctic tree frogs: Postglacial range expansion, range limits, and secondary contacts of three European tree frog lineages (*Hyla arborea* group) / M. Stöck, C. Dufresnes, S.N. Litvinchuk, P. Lymberakis, S. Biollay et al. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2012. – V. 65, № 1. – P. 1 – 9. – DOI: 10.1016/j.ympev.2012.05.014

264. Stöck, M. et al. Mitochondrial and nuclear phylogeny of circum-Mediterranean tree frogs from the *Hyla arborea* group / M. Stöck, S. Dubey, C.

Kluetsch, S.N. Litvinchuk, U. Scheidt, N. Perrin // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2008. – V. 49, № 3. – P. 1019–1024. – DOI: 10.1016/j.ympev.2008.08.029

265. Tapley, B. et al. Preliminary data on size and age of *Oreolalax sterlingae* (Nguyen et al., 2013) / B. Tapley, J.J.L. Rowley, C. Portway, C.J. Michaels, L.T. Nguyen, G.M. Shea // *Herpetology Notes*. – 2023. – V. 16. – P. 643–650.

266. Tejedo, M. Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*) / M. Tejedo, R. Reques // *Journal of Herpetology*. – 1992. – V. 26, № 2. – P. 146–152. – DOI: 10.2307/1564855

267. Terbish, K., et al. Summary conservation action plans for Mongolian reptiles and amphibians, vol. 6. / L. Terbish, K. Munkhbayar, E. Clark, J. Munkhbat, E. Monks et al. – London, UK: Zoological Society of London, 2006. – 43 p.

268. Thomas, C.D. et al. Extinction risk from climate change / C.D. Thomas, A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont et al. // *Nature*. – 2004. – V. 427, № 6970. – P. 145–148. – DOI: 10.1038/nature02121

269. Thompson, C.M. Complex hydroperiod induced carryover responses for survival, growth, and endurance of a pond-breeding amphibian / C.M. Thompson, V.D. Popescu // *Oecologia*. – 2021. – V. 195, № 4. – P. 1071–1081. – DOI: 10.1007/s00442-021-04881-3

270. Tuanmu, M.-N. A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modeling / M.-N. Tuanmu, W. Jetz // *Global Ecology and Biogeography*. – 2014. – V. 23, № 9. – P. 1031–1045. – DOI: 10.1111/geb.12182

271. Tuanmu, M.-N. A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modeling / M.-N. Tuanmu, W. Jetz // *Global Ecology and Biogeography*. – 2015. – V. 24, № 11. – P. 1329–1339. DOI: 10.1111/geb.12365

272. Tyler, J.M. et al. How frogs and humans interact: Influences beyond habitat destruction, epidemics and global warming / J.M. Tyler, R. Wassersug, B.

Smith // Applied Herpetology. – 2007. – V. 4, №1. – P. 1–18. – DOI: 10.1163/157075407779766741

273. Usal, M. et al. Exposure to a mixture of benzo[a]pyrene and triclosan induces multi-and transgenerational metabolic disorders associated with decreased female investment in reproduction in *Silurana (Xenopus) tropicalis* / M. Usal, S. Veyrenc, M. Darracq-Ghitalla-Ciock, C. Regnault, S. Sroda et al. // Environmental Pollution. – 2022. – V. 292, № B. – 118418. – DOI: 10.1016/j.envpol.2021.118418

274. Uteshev, V.K. et al. Russian collaborative development of reproduction technologies for the sustainable management of amphibian biodiversity / V.K. Uteshev, E.N. Gakhova, L.I. Kramarova, S.A. Kaurova, E.A. Kidova et al. // Asian Herpetological Research. – 2023. – V. 14, № 1. – P. 103–115. – DOI: 10.16373/j.cnki.ahr.220043

275. Vonesh, J.R. Complex life cycles and density dependence: assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines / J.R. Vonesh, O. De la Cruz // Oecologia. – 2002. – V. 133. – P. 325–333. – DOI: 10.1007/s00442-002-1039-9.

276. Watt, C. Bergmann's rule encompasses mechanism: a reply to Olalla-Tárraga (2011) / C. Watt, V. Salewski // Oikos. – 2011. – V. 120, № 10. – P. 1445–1447. – DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.19968.x

277. Weber, T. et al. Density-dependent performance of larval and juvenile toads: Implications for amphibian conservation / T. Weber, A. Ozgul, B.R. Schmidt // Basic and Applied Ecology. – 2024. – V. 75. – P. 12–17. – DOI: 10.1016/j.baae.2024.02.001

278. Whiles, M.R. et al. Disease-Driven Amphibian Declines Alter Ecosystem Processes in a Tropical Stream / M.R. Whiles, R.O. Hall Jr., W.K. Dodds, P. Verburg, A.D. Huryn et al. // Ecosystems. – 2013. – V. 16. – P. 146–157. – DOI: 10.1007/s10021-012-9602-7

279. Wilbur, H.M. Complex life cycles // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1980. – V. 11. – P. 67–93. – DOI: 10.1146/annurev.es.11.110180.000435

280. Wilbur, H.M. Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica* / H.M. Wilbur // Ecology. – 1977. – V. 58. – P. 206–209. – DOI: 10.2307/1935124

281. Wilson, R.E. et al. Genetic and phenotypic divergence between low and high-altitude populations of two recently diverged cinnamon teal subspecies / R.E. Wilson, J.L. Peters, K.G. McCracken // Evolution. – 2013. – V. 67. – P. 170–184. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2012.01740.x

282. Wong, A.L.-C. et al. Factors affecting the distribution and abundance of an unpigmented heterotrophic alga *Prototheca richardsi* / A.L.-C. Wong, T.J.C. Beebee, R.A. Griffiths // Freshwater Biology. – 1994. – V. 32, № 1. – P. 33–38. – DOI: 10.1111/j.1365-2427.1994.tb00863.x

283. Wright, M.L. Melatonin, diel rhythms, and metamorphosis in anuran amphibians / M.L. Wright // General and comparative endocrinology. – 2002. – V. 126, № 3. – P. 251–254. – DOI: 10.1016/S0016-6480(02)00012-6.

284. Yu, T.L. et al. Altitudinal variation in body size in *Bufo minshanicus* supports Bergmann's rule / T.L. Yu, D.L. Wang, M. Busam, Deng Y.H. // Evolutionary Ecology. – 2019. – V. 33. – P. 449–460. – DOI:10.1007/s10682-019-09984-1

285. Zamora-Camacho, F.J. The effect of toe-clipping on locomotor performance and return rates in a frog / F.J. Zamora-Camacho, M. Comas, G. Pascual, G. Moreno-Rueda // South American Journal of Herpetology. – 2023. – V. 28, № 1. – P. 38–46. – DOI: 10.2994/SAJH-D-20-00012.1

286. Zamora-Camacho, F.J. Toe-clipping does not affect toad's short-term locomotor performance / F.J. Zamora-Camacho // Annales Zoologici Fennici. – 2018. – V. 55, № 4–6. – P. 237–246. – DOI: 10.5735/086.055.0606.

287. Zomer, R.J. et al. Version 3 of the Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration Database / R.J. Zomer, J. Xu, A. Trabucco // Scientific Data. – 2022. – V. 9. – 409. – DOI: 10.1038/s41597-022-01493-1

288. Zuo, W. A general model for effect of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development / W. Zuo // Journal of Royal Society. – 2012. – V. 279, № 1734. – P. 1840–1846. – DOI: 10.1098/rspb.2011.2000

289. Zvirgzds, J. et al. Reintroduction of the European tree frog (*Hyla arborea*) in Latvia / J. Zvirgzds, M. Stašuls, V. Vilmītis // Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. – 1995. – V. 71. – P. 139–142.

Приложение А. Морфометрическая характеристика самок *Dryophytes japonicus* из разных локалитетов. Полная расшифровка локалитетов, географические координаты и даты сбора материала представлены в таблице 1.

Локалитет	n	Признак												
		L	Ltc	Spcr	Dro	Dno	Lo	Spn	Ltym	F	T	Dp	Cint	SIZE
Нерчинск	1	42,78	14,36	6,98	5,89	2,64	3,61	2,85	2,64	19,69	17,23	7,33	1,78	6,69
Благовещенск	3	<u>43,97±4,142</u> 40,28–48,45	<u>14,92±1,132</u> 14,04–16,20	<u>7,01±0,935</u> 6,47–8,09	<u>6,09±0,512</u> 5,60–6,62	<u>2,88±0,175</u> 2,71–3,06	<u>3,60±0,017</u> 3,59–3,62	<u>2,78±0,062</u> 2,71–2,83	<u>2,34±0,171</u> 2,14–2,45	<u>19,14±1,086</u> 18,03–20,20	<u>17,41±1,280</u> 16,61–18,89	<u>7,29±0,748</u> 6,69–8,13	<u>2,08±0,108</u> 1,96–2,17	<u>6,78±0,381</u> 6,49–7,21
Тополево	15	<u>44,86±1,757</u> 40,72–47,87	<u>14,76±0,777</u> 12,77–16,00	<u>7,21±0,477</u> 6,32–7,92	<u>5,93±0,305</u> 5,50–6,47	<u>3,12±0,236</u> 2,86–3,59	<u>3,98±0,428</u> 3,44–5,02	<u>2,98±0,224</u> 2,60–3,41	<u>2,66±0,250</u> 2,19–3,15	<u>19,06±0,904</u> 17,14–20,57	<u>17,57±0,748</u> 15,53–18,84	<u>7,26±0,476</u> 6,17–7,93	<u>2,18±0,214</u> 1,85–2,60	<u>7,03±0,357</u> 6,34–7,76
Князе-Волконское	6	<u>44,21±1,002</u> 43,07–45,63	<u>14,87±0,363</u> 14,35–15,36	<u>7,42±0,296</u> 7,10–7,76	<u>6,02±0,188</u> 5,77–6,33	<u>2,98±0,201</u> 2,74–3,23	<u>4,06±0,214</u> 3,67–4,28	<u>3,07±0,229</u> 2,79–3,45	<u>2,53±0,132</u> 2,33–2,69	<u>19,07±0,899</u> 17,85–20,33	<u>17,36±0,825</u> 16,53–18,14	<u>7,32±0,241</u> 7,02–7,69	<u>2,16±0,198</u> 1,89–2,44	<u>7,02±0,176</u> 6,82–7,23
Благодатное	1	40,65	13,43	7,25	5,40	2,67	3,79	2,27	2,62	18,56	16,36	6,57	1,74	6,37
Комсомольск-на-Амуре	23	<u>46,00±2,567</u> 39,76–49,79	<u>15,41±1,057</u> 12,94–17,32	<u>7,55±0,493</u> 6,71–8,31	<u>6,14±0,374</u> 5,48–6,95	<u>3,26±0,201</u> 2,88–3,59	<u>4,03±0,318</u> 3,46–4,63	<u>3,11±0,317</u> 2,63–4,01	<u>2,57±0,231</u> 2,04–3,04	<u>20,04±1,230</u> 17,29–22,04	<u>18,37±1,143</u> 15,89–20,50	<u>7,67±0,648</u> 6,51–9,21	<u>2,43±0,233</u> 2,04–2,98	<u>7,31±0,414</u> 6,44–7,93
Дунай	5	<u>42,73±1,847</u> 39,78–44,80	<u>15,33±0,816</u> 14,53–16,61	<u>8,21±0,679</u> 7,56–9,34	<u>6,42±0,453</u> 6,07–7,21	<u>3,58±0,354</u> 3,01–3,94	<u>4,22±0,138</u> 4,05–4,43	<u>3,15±0,173</u> 2,99–3,41	<u>3,00±0,175</u> 2,76–3,21	<u>20,65±0,987</u> 19,68–22,20	<u>18,59±0,772</u> 17,85–19,60	<u>8,00±1,175</u> 6,29–9,31	<u>2,32±0,440</u> 1,83–2,86	<u>7,55±0,451</u> 6,98–8,21
Фокино	3	<u>41,17±2,135</u> 38,82–42,99	<u>14,95±0,796</u> 14,18–15,77	<u>7,93±0,315</u> 7,61–8,24	<u>6,26±0,373</u> 5,86–6,60	<u>3,43±0,315</u> 3,15–3,77	<u>4,06±0,545</u> 3,62–4,67	<u>2,90±0,025</u> 2,88–2,93	<u>2,77±0,409</u> 2,33–3,14	<u>20,68±0,832</u> 19,72–21,20	<u>18,15±0,473</u> 17,63–18,55	<u>7,79±0,321</u> 7,59–8,16	<u>2,67±0,346</u> 2,28–2,94	<u>7,38±0,375</u> 6,99–7,74
Терней	1	45,70	14,30	7,90	5,30	2,90	3,70	2,50	2,30	20,90	18,40	7,80	2,20	6,87
Пионеры	1	41,20	15,13	6,94	5,44	2,80	3,58	2,79	2,58	19,50	17,52	6,81	2,23	6,74
Южно-Курильск	5	<u>42,53±1,913</u> 39,81–45,18	<u>14,98±1,913</u> 14,11–15,77	<u>7,41±0,233</u> 7,18–7,75	<u>6,43±0,339</u> 6,18–7,03	<u>3,01±0,195</u> 2,80–3,26	<u>4,00±0,261</u> 3,77–4,40	<u>3,40±0,420</u> 2,70–3,75	<u>2,97±0,287</u> 2,66–3,27	<u>19,54±0,761</u> 18,86–20,85	<u>17,51±0,501</u> 16,94–18,19	<u>6,94±0,328</u> 6,44–7,20	<u>2,29±0,180</u> 2,07–2,55	<u>7,21±0,265</u> 6,83–7,54
ANOVA														
F		37,747	3,634	1,430	1,716	2,264	0,899	3,074	6,884	1,581	1,857	2,979	3,407	2,536
df		6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53	6, 53
p		<0,001	0,004	0,221	0,135	0,051	0,503	0,012	<0,001	0,171	0,106	0,014	0,006	0,031

Примечание. Над чертой среднее значение признака ± стандартное отклонение ($M \pm SD$), под чертой размах признака ($min-max$). ANOVA осуществляется на SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаках.

Приложение Б. Морфометрическая характеристика самцов *Dryophytes japonicus* из разных локалитетов. Полная расшифровка локалитетов, географические координаты и даты сбора материала представлены в таблице 1.

Локалитет	n	Признак												
		L	Ltc	Spcr	Dro	Dno	Lo	Spn	Ltym	F	T	Dp	Cint	SIZE
Гарам	1	43,75	15,86	6,99	6,05	2,86	4,23	3,06	2,47	18,58	16,79	7,28	2,38	7,03
Чита	22	<u>39,60±1,776</u> 36,18–42,45	<u>14,34±0,683</u> 13,01–16,07	<u>6,57±0,437</u> 5,87–7,61	<u>5,68±0,307</u> 5,19–6,18	<u>2,90±0,196</u> 2,65–3,30	<u>3,82±0,248</u> 3,24–4,19	<u>2,65±0,164</u> 2,21–2,93	<u>2,48±0,218</u> 1,99–2,89	<u>18,13±0,768</u> 16,39–19,11	<u>15,93±0,710</u> 14,61–16,86	<u>6,63±0,379</u> 6,06–7,46	<u>2,21±0,198</u> 1,83–2,54	<u>6,57±0,253</u> 5,99–7,13
Благовещенск	5	<u>40,32±2,890</u> 36,57–43,95	<u>13,54±0,778</u> 12,53–14,32	<u>6,56±0,237</u> 6,30–6,80	<u>5,82±0,159</u> 5,55–5,94	<u>2,72±0,306</u> 2,37–3,12	<u>3,54±0,340</u> 3,18–4,01	<u>2,85±0,309</u> 2,42–3,25	<u>2,28±0,269</u> 1,88–2,63	<u>17,69±0,857</u> 16,76–18,83	<u>15,85±0,937</u> 14,88–17,28	<u>6,66±0,374</u> 6,26–7,12	<u>1,87±0,211</u> 1,65–2,10	<u>6,37±0,330</u> 6,07–6,74
Тополево	32	<u>40,46±2,290</u> 34,63–43,78	<u>13,77±0,799</u> 11,83–15,14	<u>6,66±0,465</u> 5,47–7,62	<u>5,53±0,322</u> 4,91–6,34	<u>2,81±0,269</u> 2,22–3,38	<u>3,79±0,378</u> 2,89–4,65	<u>2,89±0,177</u> 2,65–3,35	<u>2,48±0,263</u> 1,86–2,98	<u>17,41±0,922</u> 15,26–18,81	<u>15,99±0,853</u> 13,56–17,05	<u>6,63±0,468</u> 5,51–7,46	<u>2,02±0,242</u> 1,61–2,73	<u>6,50±0,351</u> 5,57–6,97
Князе-Волконское	21	<u>41,33±1,586</u> 38,29–45,07	<u>14,43±0,552</u> 13,26–15,70	<u>6,98±0,287</u> 6,48–7,69	<u>5,81±0,324</u> 5,24–6,40	<u>2,90±0,200</u> 2,58–3,17	<u>4,02±0,253</u> 3,62–4,43	<u>2,95±0,170</u> 2,62–3,27	<u>2,50±0,230</u> 2,17–2,99	<u>18,17±0,626</u> 17,24–20,16	<u>16,32±0,735</u> 14,86–18,18	<u>6,72±0,408</u> 6,12–7,66	<u>2,02±0,218</u> 1,57–2,49	<u>6,70±0,248</u> 6,22–7,27
Благодатное	35	<u>38,49±2,145</u> 34,04–43,11	<u>13,33±0,793</u> 11,89–15,06	<u>6,44±0,447</u> 5,73–7,37	<u>5,37±0,363</u> 4,64–6,06	<u>2,64±0,242</u> 2,13–3,31	<u>3,59±0,303</u> 3,06–4,12	<u>2,52±0,247</u> 1,99–2,99	<u>2,32±0,249</u> 1,79–2,97	<u>16,75±0,987</u> 14,71–18,78	<u>15,08±0,817</u> 13,32–16,60	<u>6,27±0,438</u> 5,38–6,97	<u>1,88±0,186</u> 1,56–2,37	<u>6,14±0,326</u> 5,56–6,62
Комсомольск-на-Амуре	72	<u>41,58±2,007</u> 36,01–46,84	<u>14,11±0,815</u> 11,90–16,53	<u>6,73±0,444</u> 5,93–7,75	<u>5,65±0,402</u> 4,07–6,93	<u>2,96±0,218</u> 2,49–3,52	<u>3,84±0,279</u> 3,21–4,47	<u>2,92±0,237</u> 2,09–3,68	<u>2,44±0,248</u> 1,89–3,10	<u>18,31±0,900</u> 15,60–20,26	<u>16,63±0,834</u> 14,42–18,68	<u>6,81±0,502</u> 4,88–8,07	<u>2,10±0,242</u> 1,22–2,71	<u>6,67±0,343</u> 5,57–7,69
Дунай	24	<u>37,37±2,144</u> 34,16–42,07	<u>13,26±0,803</u> 11,57–14,81	<u>7,15±0,611</u> 5,85–8,20	<u>5,52±0,387</u> 4,74–6,45	<u>2,89±0,351</u> 2,08–3,80	<u>3,77±0,282</u> 3,25–4,24	<u>2,67±0,227</u> 2,31–3,12	<u>2,36±0,346</u> 1,87–3,18	<u>17,88±0,939</u> 16,53–20,51	<u>16,21±0,919</u> 14,59–18,46	<u>6,59±0,622</u> 5,43–8,11	<u>1,97±0,369</u> 1,17–2,81	<u>6,42±0,430</u> 5,55–7,30
Фокино	23	<u>39,27±2,202</u> 35,01–44,61	<u>13,66±0,989</u> 11,76–15,15	<u>7,26±0,406</u> 6,44–8,10	<u>6,06±0,487</u> 5,27–7,01	<u>3,19±0,253</u> 2,71–3,69	<u>4,11±0,307</u> 3,51–4,55	<u>2,82±0,183</u> 2,54–3,14	<u>2,66±0,296</u> 2,29–3,36	<u>18,33±1,088</u> 15,45–20,74	<u>16,73±1,081</u> 13,88–18,79	<u>6,83±0,644</u> 5,29–7,76	<u>2,12±0,291</u> 1,53–2,56	<u>6,82±0,403</u> 5,91–7,51
Терней	12	<u>38,28±1,459</u> 36,00–41,00	<u>13,30±0,703</u> 12,30–14,80	<u>7,11±0,287</u> 6,60–7,60	<u>5,03±0,331</u> 4,60–5,60	<u>2,95±0,348</u> 2,50–3,70	<u>3,42±0,292</u> 3,00–4,10	<u>2,39±0,278</u> 2,00–3,00	<u>1,94±0,287</u> 1,40–2,30	<u>18,22±0,879</u> 17,10–19,80	<u>16,53±0,500</u> 15,70–17,20	<u>6,59±0,406</u> 5,90–7,40	<u>1,96±0,202</u> 1,70–2,30	<u>6,20±0,247</u> 5,85–6,58
Пионеры	17	<u>38,50±1,660</u> 36,17–41,07	<u>13,55±0,607</u> 12,55–14,54	<u>6,74±0,393</u> 6,25–7,64	<u>5,69±0,334</u> 5,00–6,09	<u>2,85±0,249</u> 2,42–3,42	<u>3,57±0,322</u> 3,07–4,20	<u>2,96±0,205</u> 2,66–3,50	<u>2,51±0,320</u> 2,01–3,15	<u>17,08±0,752</u> 15,93–19,04	<u>15,18±0,576</u> 14,29–16,40	<u>5,90±0,348</u> 5,21–6,61	<u>1,87±0,175</u> 1,62–2,17	<u>6,34±0,246</u> 6,01–6,80
Южно-Курильск	39	<u>39,41±2,076</u> 35,17–43,13	<u>14,16±0,789</u> 12,55–16,42	<u>6,92±0,432</u> 6,07–8,02	<u>6,17±0,294</u> 5,52–6,75	<u>2,99±0,277</u> 2,37–3,75	<u>3,74±0,335</u> 3,16–4,54	<u>3,24±0,329</u> 2,61–3,76	<u>2,87±0,431</u> 2,24–4,12	<u>17,89±0,796</u> 16,36–19,20	<u>16,09±0,616</u> 14,60–17,64	<u>6,51±0,411</u> 5,93–7,51	<u>2,11±0,243</u> 1,62–2,96	<u>6,79±0,364</u> 6,12–7,46
ANOVA														
F		33,933	12,622	15,870	10,401	3,734	5,489	22,760	14,166	13,575	17,748	13,315	2,722	12,404
df		10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291	10, 291
p		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,003	<0,001

Примечание. Над чертой среднее значение признака ± стандартное отклонение (M±SD), под чертой размах признака (min–max). ANOVA осуществляется на SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаках.

Приложение В. Морфометрическая характеристика самок *Hyla orientalis* из разных локалитетов. Полная расшифровка локалитетов, географические координаты и даты сбора материала представлены в таблице 1.

Локалитет	n	Признак												
		L	Ltc	Spcr	Dro	Dno	Lo	Spn	Ltym	F	T	Dp	Cint	SIZE
Медно	1	50,69	16,8	8,71	6,64	3,29	4,55	3,54	3,84	25,11	22,57	8,53	2,87	8,48
перевал Ангарский	1	53,40	16,89	8,41	7,01	3,85	5,29	3,92	2,95	25,57	24,12	9,71	3,06	8,85
Солнечная Долина	1	48,74	15,36	7,29	6,97	3,33	4,83	3,10	2,47	24,05	21,98	7,56	2,15	7,65
Сукко	7	<u>48,16±1,951</u> 44,97–50,88	<u>15,53±0,907</u> 14,39–16,80	<u>8,39±0,401</u> 7,64–8,84	<u>7,03±0,367</u> 6,35–7,47	<u>3,60±0,217</u> 3,34–3,97	<u>4,57±0,292</u> 4,08–4,97	<u>3,57±0,123</u> 3,44–3,71	<u>3,09±0,173</u> 2,80–3,31	<u>24,05±0,988</u> 22,69–25,60	<u>22,11±0,859</u> 20,67–23,40	<u>8,11±0,192</u> 7,89–8,39	<u>2,20±0,265</u> 1,79–2,66	<u>8,06±0,250</u> 7,64–8,49
Аше	15	<u>43,13±2,278</u> 39,05–46,65	<u>14,00±0,570</u> 12,82–14,89	<u>8,25±0,615</u> 6,70–8,99	<u>6,71±0,536</u> 5,85–7,77	<u>3,21±0,328</u> 2,46–3,82	<u>4,21±0,352</u> 3,23–4,74	<u>2,75±0,275</u> 2,16–3,29	<u>2,21±0,195</u> 1,88–2,52	<u>22,39±1,089</u> 20,65–24,38	<u>20,90±1,050</u> 18,69–22,45	<u>7,26±0,778</u> 5,82–8,49	<u>1,82±0,434</u> 1,40–2,96	<u>7,10±0,408</u> 6,35–8,05
Адлер	6	<u>38,06±3,516</u> 34,89–43,35	<u>13,04±1,429</u> 11,73–15,80	<u>7,54±0,693</u> 6,56–8,43	<u>5,84±0,525</u> 5,47–6,87	<u>3,07±0,242</u> 2,85–3,49	<u>3,46±0,759</u> 2,25–4,29	<u>3,26±0,905</u> 2,42–4,61	<u>2,03±0,328</u> 1,74–2,51	<u>19,40±1,864</u> 17,67–22,32	<u>18,56±1,353</u> 16,97–20,68	<u>6,70±0,840</u> 5,84–7,75	<u>1,67±0,294</u> 1,38–2,09	<u>6,50±0,574</u> 5,92–7,56
Сириус	1	48,17	15,55	8,4	7,05	3,36	4,71	3,42	2,98	21,53	20,86	7,04	1,97	7,72
Кропоткин	1	50,34	15,8	8,4	7,27	3,31	4,16	3,78	3,05	26,05	23,99	8,87	2,7	8,35
Новокатерин овская	1	40,00	12,87	7,25	6,14	2,99	3,93	3,10	2,34	18,09	17,66	6,77	1,90	6,69
Георгиевск	1	39,30	12,97	7,06	5,92	3,11	4,06	2,90	2,49	19,01	17,86	5,94	1,64	6,57
Тарское	5	<u>43,69±3,477</u> 40,86–47,81	<u>14,42±1,045</u> 13,08–16,00	<u>8,17±0,343</u> 7,76–8,65	<u>6,27±0,382</u> 5,83–6,88	<u>3,40±0,436</u> 2,83–3,97	<u>4,50±0,540</u> 3,95–5,35	<u>3,17±0,340</u> 2,80–3,68	<u>2,69±0,222</u> 2,43–3,02	<u>21,63±1,928</u> 19,39–23,70	<u>20,14±1,559</u> 18,06–21,72	<u>7,13±0,673</u> 6,38–8,13	<u>2,19±0,376</u> 1,71–2,73	<u>7,43±0,594</u> 6,68–8,31
Аджидада	11	<u>41,94±4,189</u> 37,67–50,47	<u>13,42±1,381</u> 11,98–16,59	<u>7,35±0,651</u> 6,43–8,56	<u>6,15±0,441</u> 5,62–7,01	<u>3,10±0,367</u> 2,42–3,81	<u>4,03±0,353</u> 3,55–4,82	<u>3,27±0,229</u> 2,95–3,68	<u>2,38±0,365</u> 1,81–3,04	<u>19,91±2,266</u> 17,46–24,48	<u>18,84±2,184</u> 16,76–23,47	<u>6,46±0,928</u> 5,49–8,71	<u>1,86±0,259</u> 1,49–2,31	<u>6,87±0,660</u> 6,19–8,31
Хустиль	5	<u>50,34±2,612</u> 46,23–53,44	<u>16,13±0,443</u> 15,60–16,79	<u>8,28±0,350</u> 7,85–8,65	<u>7,15±0,412</u> 6,69–7,64	<u>3,61±0,182</u> 3,44–3,88	<u>4,50±0,229</u> 4,26–4,75	<u>3,37±0,206</u> 3,21–3,68	<u>3,03±0,116</u> 2,90–3,18	<u>24,12±1,033</u> 23,17–25,78	<u>22,82±1,242</u> 21,18–24,60	<u>8,28±0,316</u> 7,80–8,63	<u>2,31±0,270</u> 2,11–2,76	<u>8,13±0,245</u> 7,82–8,49
Приморский	8	<u>41,57±3,467</u> 35,67–45,98	<u>13,32±1,294</u> 11,40–15,36	<u>7,87±0,642</u> 7,10–9,17	<u>6,31±0,651</u> 5,48–7,31	<u>3,16±0,498</u> 2,54–3,99	<u>4,30±0,487</u> 3,91–5,25	<u>2,70±0,447</u> 1,98–3,40	<u>2,20±0,375</u> 1,87–3,05	<u>20,16±1,843</u> 17,65–22,76	<u>19,36±1,915</u> 16,85–22,03	<u>6,97±1,003</u> 6,09–8,72	<u>1,77±0,248</u> 1,49–2,18	<u>6,83±0,703</u> 5,97–8,16
Цадыкау	7	<u>48,88±1,130</u> 47,48–51,11	<u>16,31±0,664</u> 15,34–17,04	<u>8,90±0,409</u> 8,31–9,43	<u>6,93±0,438</u> 6,51–7,73	<u>3,61±0,361</u> 2,94–3,93	<u>4,58±0,445</u> 3,94–5,10	<u>3,56±0,269</u> 3,12–3,95	<u>3,10±0,257</u> 2,65–3,38	<u>24,43±1,223</u> 22,77–26,29	<u>21,76±1,306</u> 20,69–24,27	<u>8,42±0,529</u> 7,83–9,13	<u>2,42±0,332</u> 1,84–2,87	<u>8,22±0,399</u> 7,79–8,91
Цолорети	8	<u>51,20±1,885</u> 48,81–54,52	<u>16,40±0,308</u> 16,05–17,04	<u>8,41±0,253</u> 8,05–8,72	<u>6,67±0,254</u> 6,34–7,14	<u>3,68±0,288</u> 3,33–4,29	<u>5,01±0,435</u> 4,58–5,86	<u>3,53±0,296</u> 3,15–4,02	<u>3,26±0,322</u> 2,57–3,52	<u>24,51±0,869</u> 22,69–25,61	<u>23,09±0,852</u> 22,03–24,15	<u>8,43±0,361</u> 7,98–8,88	<u>2,40±0,259</u> 2,09–2,84	<u>8,34±0,295</u> 7,99–8,86
Дилижан	2	<u>49,72±2,828</u> 37,72–51,72	<u>16,51±1,153</u> 15,69–17,32	<u>8,48±0,318</u> 8,25–8,70	<u>7,24±0,141</u> 7,14–7,34	<u>3,58±0,233</u> 3,41–3,74	<u>3,61±0,141</u> 3,51–3,71	<u>3,49±0,035</u> 3,46–3,51	<u>2,94±0,127</u> 2,85–3,03	<u>23,99±1,541</u> 22,90–25,08	<u>20,82±1,739</u> 19,59–22,05	<u>8,22±0,134</u> 8,12–8,31	<u>2,57±0,233</u> 2,40–2,73	<u>8,01±0,259</u> 7,83–8,19
Ловайн 2023	3	<u>42,57±1,150</u> 41,40–43,70	<u>13,90±0,458</u> 13,40–14,30	<u>8,27±0,577</u> 7,60–8,60	<u>6,00±0,520</u> 5,70–6,60	<u>3,47±0,208</u> 3,30–3,70	<u>4,07±0,153</u> 3,90–4,20	<u>3,03±0,231</u> 2,90–3,30	<u>2,37±0,231</u> 2,10–2,50	<u>21,83±0,513</u> 21,40–22,40	<u>20,63±0,757</u> 20,10–21,50	<u>6,67±0,351</u> 6,30–7,00	<u>2,07±0,252</u> 1,80–2,30	<u>7,16±0,194</u> 6,96–7,35
Ловайн 2025	8	<u>43,60±1,458</u> 38,06–51,62	<u>13,77±1,290</u> 11,78–15,95	<u>7,60±0,642</u> 6,77–8,48	<u>6,08±0,553</u> 5,25–6,83	<u>3,12±0,276</u> 2,76–3,51	<u>4,06±0,386</u> 3,37–4,64	<u>3,02±0,344</u> 2,54–3,46	<u>2,01±0,304</u> 1,34–2,28	<u>21,00±2,111</u> 17,91–24,62	<u>20,21±2,120</u> 17,33–24,01	<u>6,83±0,851</u> 5,58–8,16	<u>1,88±0,286</u> 1,52–2,47	<u>6,89±0,658</u> 5,83–7,93
Истису	1	41,63	13,4	6,77	6,22	2,88	3,62	3,2	2,44	20,67	20,45	7,58	2,05	6,94
ANOVA														
F		2,935	1,148	7,172	3,111	0,622	2,696	4,707	10,703	4,205	8,225	2,283	2,005	10,961
df		11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73	11, 73
p		0,003	0,338	<0,001	0,002	0,805	0,006	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,018	0,040	<0,001

Примечание. Над чертой среднее значение признака ± стандартное отклонение (M±SD), под чертой размах признака (min–max). ANOVA осуществляется на SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаках.

Приложение Г. Морфометрическая характеристика самцов *Hyla orientalis* из разных локалитетов. Полная расшифровка локалитетов, географические координаты и даты сбора материала представлены в таблице 1.

Локалитет	n	Признак													
		L	Ltc	Spcr	Dro	Dno	Lo	Spn	Ltym	F	T	Dp	Cint	SIZE	
Большаковское	27	43,69±2,875	14,42±0,762	7,38±0,496	6,57±0,369	3,45±0,340	4,02±0,557	3,51±0,294	2,68±0,294	20,85±1,357	18,96±1,091	7,19±0,549	2,23±0,220	7,34±0,415	
		36,71–49,74	12,73–15,51	6,42–8,34	5,93–7,42	2,83–4,24	2,91–5,08	3,02–4,14	2,01–3,18	16,39–22,76	15,63–21,40	5,79–8,26	1,86–2,77	6,15–8,09	
Струбница	18	44,53±3,592	14,51±1,238	8,00±0,690	6,38±0,505	3,30±0,246	4,45±0,297	3,50±0,293	2,92±0,388	21,08±1,986	19,72±1,753	7,44±0,807	2,16±0,291	7,52±0,614	
		37,21–49,67	11,52–16,13	6,54–9,19	5,52–7,20	2,80–3,76	3,91–4,92	2,92–3,97	2,43–3,71	17,37–23,95	16,23–22,05	5,94–8,43	1,62–2,77	6,28–8,36	
Заслучно	17	42,61±3,170	14,10±1,159	7,36±0,536	5,84±0,393	3,13±0,248	4,22±0,289	3,32±0,307	2,70±0,377	20,35±1,685	18,98±1,573	6,89±0,725	2,02±0,278	7,09±0,529	
		36,90–47,46	12,63–16,19	6,46–8,46	5,21–6,66	2,81–3,53	3,82–4,67	2,84–3,96	2,08–3,37	17,64–23,65	16,54–21,96	5,89–8,43	1,63–2,55	6,29–8,15	
Медно	15	46,23±2,197	15,16±0,766	7,90±0,356	6,33±0,360	3,07±0,207	4,61±0,296	3,48±0,179	3,01±0,283	22,01±1,047	20,26±0,834	7,58±0,518	2,36±0,250	7,66±0,103	
		43,59–50,69	14,16–16,80	7,18–8,71	5,71–6,87	2,66–3,35	4,17–5,08	3,22–3,90	2,60–3,84	20,62–25,11	19,15–22,57	6,75–8,53	2,06–2,90	7,22–8,48	
Осовцы	2	49,05±1,768	15,58±0,403	8,42±0,014	6,73±0,085	3,20±0,106	4,46±0,028	3,55±0,000	3,12±0,148	22,85±2,022	21,08±1,860	8,23±0,311	2,31±0,071	7,93±0,254	
		47,80–50,30	15,29–15,86	8,41–8,43	6,67–6,79	3,12–3,27	4,44–4,48	3,55–3,55	3,01–3,22	21,42–24,28	19,76–22,39	8,01–8,45	2,26–2,36	7,76–8,11	
Веретенино	1	44,52	15,07	7,93	6,68	3,55	4,49	3,58	2,54	21,33	19,99	7,73	2,21	7,61	
Орлиное	5	47,09±2,469	15,31±1,157	7,88±0,417	6,61±0,580	3,43±0,274	4,32±0,597	3,56±0,184	2,80±0,252	22,96±1,284	21,80±1,457	7,44±0,272	2,31±0,346	7,75±0,473	
		43,73–49,82	13,62–16,74	7,39–8,21	5,90–7,18	3,03–3,69	3,58–5,22	3,36–3,80	2,57–3,11	20,90–24,35	19,44–23,38	6,97–7,64	1,78–2,64	6,95–8,19	
перевал Ангарский	3	46,45±1,541	15,15±0,676	7,67±0,278	6,58±0,255	3,49±0,229	4,79±0,065	3,45±0,248	2,89±0,251	22,90±1,410	21,76±0,792	7,70±0,384	2,13±0,287	7,76±0,231	
		44,95–48,03	14,37–15,56	7,37–7,92	6,39–6,87	3,23–3,65	4,72–4,85	3,25–3,73	2,68–3,17	21,43–24,24	20,85–22,29	7,26–7,98	1,83–2,40	7,50–7,91	
Лаванда	4	49,93±4,753	15,67±1,561	8,25±0,726	7,28±0,645	3,61±0,261	4,62±0,530	3,83±0,257	3,08±0,321	23,95±2,697	22,58±2,577	8,05±0,908	2,43±0,187	8,23±0,726	
		43,05–53,78	13,42–16,75	7,27–8,83	6,36–7,87	3,36–3,97	3,97–5,17	3,47–4,08	2,65–3,43	20,06–25,95	18,90–24,76	6,72–8,73	2,19–2,58	7,16–8,72	
Изобильное	4	47,30±3,191	15,30±0,598	7,96±0,366	6,98±0,330	3,50±0,369	4,19±0,723	3,56±0,231	2,68±0,138	23,24±1,644	21,55±1,485	7,75±0,388	2,34±0,344	7,79±0,392	
		43,63–50,16	14,68–15,90	7,53–8,34	6,50–7,26	3,22–4,04	3,64–5,17	3,29–3,83	2,54–2,87	21,24–24,77	19,77–23,04	7,40–8,23	1,96–2,73	7,27–8,21	
Солнечная Долина	19	44,81±3,426	14,90±1,043	7,44±0,636	6,69±0,426	3,25±0,325	4,10±0,430	3,45±0,296	2,87±0,299	22,27±1,889	21,06±1,779	7,18±0,732	2,24±0,236	7,51±0,533	
		37,72–49,98	13,33–16,48	6,53–8,83	5,81–7,40	2,64–3,73	3,38–4,96	2,92–4,04	2,47–3,38	18,43–24,70	18,03–23,66	6,09–8,26	1,76–2,65	6,66–8,34	
Сукко	5	43,35±1,586	14,49±0,444	7,71±0,349	6,59±0,190	3,07±0,194	4,65±0,236	3,49±0,210	3,18±0,222	21,95±0,881	20,92±0,593	7,61±0,130	2,22±0,148	7,63±0,150	
		41,39–45,44	14,01–14,93	7,47–8,31	6,47–6,92	2,86–3,34	4,39–5,00	3,21–3,72	2,80–3,37	21,27–23,44	20,24–21,62	7,47–7,80	2,08–2,42	7,48–7,79	
Аше	31	40,96±2,414	14,15±0,786	7,76±0,658	6,24±0,416	3,19±0,333	4,28±0,294	3,00±0,319	2,40±0,271	21,08±1,325	20,15±1,101	6,88±0,448	1,75±0,258	6,70±0,349	
		36,03–46,33	12,86–16,47	6,34–9,25	5,45–7,16	2,56–3,86	3,58–4,86	2,44–3,67	1,80–3,09	17,98–23,58	17,49–22,22	5,70–7,65	1,12–2,27	6,39–7,73	
Адлер	11	35,57±3,156	12,92±1,119	7,34±0,549	5,65±0,254	2,94±0,356	3,36±0,575	3,61±0,985	2,05±0,307	18,19±1,167	17,34±0,958	5,91±0,532	1,69±0,386	6,32±0,466	
		31,40–42,86	11,22–15,16	6,54–8,19	5,24–6,01	2,37–3,54	2,63–4,31	2,37–4,90	1,69–2,68	15,58–19,51	15,87–18,90	4,87–6,69	0,96–2,18	5,50–7,20	
Сириус		41,85	14,54	7,64	6,08	2,68	4,39	3,01	2,05	20,05	19,54	7,09	1,92	6,86	
Кропоткин	19	39,76±4,609	13,58±1,550	7,18±0,693	6,00±0,683	3,10±0,357	4,10±0,523	2,55±0,591	2,33±0,409	19,08±2,639	18,06±2,646	6,51±1,006	1,94±0,288	6,64±0,824	
		33,08–46,85	11,40–15,85	5,73–8,02	4,95–7,23	2,65–3,85	3,31–5,16	1,63–3,50	1,63–3,15	15,40–22,64	14,48–22,21	5,09–8,04	1,48–2,42	5,47–7,78	
Новокатерино вская	13	43,50±1,844	14,91±0,600	8,33±0,426	6,58±0,276	3,45±0,293	4,52±0,434	3,70±0,189	2,80±0,301	21,90±1,155	20,41±0,964	7,64±0,509	2,35±0,255	6,73±0,294	
		39,02–46,75	14,01–15,66	7,65–9,32	6,06–7,00	3,12–3,98	3,76–5,35	3,48–4,00	2,42–3,38	20,07–23,40	18,96–21,71	6,65–8,27	1,98–2,73	7,18–8,13	
Бекешевская	1	43,35	15,07	8,61	6,48	3,53	5,14	3,55	2,92	23,69	21,85	7,74	2,38	7,97	
Майский	23	44,39±2,460	14,63±0,896	7,62±0,365	6,46±0,365	3,10±0,300	4,63±0,454	3,51±0,245	2,88±0,258	21,16±1,262	19,92±1,211	7,13±0,523	1,99±0,158	7,41±0,379	
		38,46–48,71	12,24–16,10	6,83–8,30	5,50–7,09	2,43–3,69	3,77–5,48	3,01–3,86	2,49–3,65	18,40–23,27	16,91–22,05	5,76–8,21	1,64–2,41	6,36–8,15	
Плановское	12	43,70±4,038	14,46±1,520	7,47±0,574	5,74±0,479	2,96±0,338	4,25±0,455	3,22±0,274	2,60±0,357	20,67±2,338	19,63±2,272	7,10±0,823	1,91±0,264	7,07±0,703	
		35,57–47,85	11,22–15,94	6,07–7,98	4,72–6,33	2,43–3,30	3,25–4,76	2,82–3,63	1,81–3,04	15,87–22,85	14,86–21,60	5,30–7,88	1,24–2,25	5,55–7,62	
Тарское	44	42,33±2,335	14,45±0,721	8,02±0,536	6,37±0,446	3,34±0,250	4,44±0,301	3,51±0,222	2,83±0,234	21,39±1,145	19,90±1,055	6,94±0,491	2,07±0,238	7,42±0,368	
		34,34–46,62	11,69–15,82	6,66–9,10	5,09–7,28	2,50–3,81	3,60–5,28	3,05–4,00	2,42–3,43	17,32–23,74	15,66–21,65	5,56–7,78	1,43–2,53	5,98–8,06	
Аджидада	23	40,90±2,858	13,23±1,061	7,03±0,437	5,99±0,448	2,95±0,271	4,18±0,335	3,18±0,280	2,31±0,337	19,20±1,357	18,28±1,157	6,26±0,551	1,71±0,248	6,66±0,469	
		34,83–47,58	11,30–15,67	6,45–7,87	5,21–6,87	2,38–3,53	3,53–4,85	2,68–3,83	1,44–3,02	17,02–22,09	16,42–20,99	5,45–7,51	1,25–2,32	5,81–7,82	

Продолжение приложения Г

Локалитет	n	Признак												
		L	Lс	Spсr	Dro	Dno	Lo	Spn	Ltym	F	T	Dp	Cint	SIZE
Хустиль	18	<u>45,64±2,325</u>	<u>14,86±0,646</u>	<u>7,66±0,637</u>	<u>6,52±0,324</u>	<u>3,32±0,284</u>	<u>4,46±0,519</u>	<u>3,24±0,298</u>	<u>2,79±0,281</u>	<u>22,18±1,010</u>	<u>20,93±0,781</u>	<u>7,40±0,640</u>	<u>2,10±0,303</u>	<u>7,50±0,372</u>
		41,93–49,26	13,48–16,16	5,77–8,64	5,73–7,18	2,80–4,06	3,71–5,38	2,51–3,57	2,26–3,25	20,49–23,58	19,72–22,24	6,03–8,48	1,59–2,68	6,80–8,09
Приморский	13	<u>40,13±3,648</u>	<u>13,73±1,061</u>	<u>7,92±0,609</u>	<u>6,26±0,524</u>	<u>3,19±0,319</u>	<u>4,32±0,537</u>	<u>2,79±0,305</u>	<u>2,43±0,367</u>	<u>20,27±1,737</u>	<u>19,39±1,520</u>	<u>6,92±0,714</u>	<u>1,84±0,364</u>	<u>6,94±0,613</u>
		32,64–45,20	11,02–14,77	6,62–8,64	5,28–7,03	2,63–3,79	3,46–5,07	2,05–3,12	1,68–2,84	15,94–21,94	15,51–20,59	5,09–8,23	1,30–2,65	5,51–7,63
Цадькау	56	<u>41,87±2,368</u>	<u>14,34±0,744</u>	<u>7,44±0,424</u>	<u>6,20±0,323</u>	<u>3,07±0,288</u>	<u>3,97±0,496</u>	<u>3,19±0,249</u>	<u>2,60±0,303</u>	<u>20,67±1,165</u>	<u>19,05±1,003</u>	<u>7,14±0,568</u>	<u>2,07±0,195</u>	<u>7,08±0,366</u>
		33,67–48,12	11,78–16,28	6,80–8,61	5,42–6,81	2,53–3,77	3,21–6,30	2,61–3,74	1,77–3,32	16,15–23,32	15,11–21,59	5,31–8,52	1,68–2,53	5,81–7,96
Вардгинети	1	48,63	14,96	8,26	6,87	3,27	4,62	3,26	2,41	24,2	22,85	8,04	2,07	7,72
Подорети	52	<u>48,49±1,912</u>	<u>15,90±0,640</u>	<u>7,95±0,377</u>	<u>6,57±0,355</u>	<u>3,25±0,250</u>	<u>4,79±0,290</u>	<u>3,39±0,228</u>	<u>2,96±0,305</u>	<u>22,79±0,956</u>	<u>21,84±0,914</u>	<u>7,95±0,467</u>	<u>2,29±0,201</u>	<u>7,87±0,298</u>
		42,99–52,77	14,05–17,01	6,98–8,83	5,82–7,31	2,66–3,76	4,05–5,59	2,84–3,87	2,16–3,57	20,16–24,93	18,87–23,78	6,82–9,13	1,86–2,72	7,06–8,41
Дилижан	20	<u>42,71±3,133</u>	<u>14,60±1,203</u>	<u>7,33±0,684</u>	<u>5,50±0,691</u>	<u>3,45±0,452</u>	<u>4,43±0,558</u>	<u>3,17±0,312</u>	<u>2,83±0,408</u>	<u>22,51±1,681</u>	<u>20,63±1,443</u>	<u>7,28±0,793</u>	<u>2,34±0,308</u>	<u>7,38±0,549</u>
		35,30–47,43	12,00–16,31	5,90–8,48	4,19–6,93	2,78–4,79	3,52–5,28	2,38–3,55	2,28–3,77	17,71–24,35	16,20–22,03	5,47–8,96	1,89–3,02	5,96–8,15
Мейсари	54	<u>42,11±2,376</u>	<u>13,93±0,758</u>	<u>7,23±0,486</u>	<u>6,24±0,312</u>	<u>3,06±0,229</u>	<u>3,95±0,313</u>	<u>3,07±0,211</u>	<u>2,37±0,280</u>	<u>19,60±1,221</u>	<u>18,78±1,173</u>	<u>6,79±0,504</u>	<u>2,03±0,200</u>	<u>6,90±0,363</u>
		36,16–48,24	11,97–16,01	6,25–8,59	5,46–7,07	2,55–3,65	3,39–5,06	2,51–3,72	1,73–3,11	16,82–22,90	16,38–22,14	5,70–8,75	1,57–2,58	6,07–8,00
Ловайн 2023	31	<u>38,82±2,564</u>	<u>13,13±0,916</u>	<u>7,55±0,488</u>	<u>5,75±0,437</u>	<u>2,94±0,360</u>	<u>3,89±0,472</u>	<u>2,87±0,256</u>	<u>2,21±0,359</u>	<u>19,98±1,337</u>	<u>19,06±1,297</u>	<u>6,26±0,574</u>	<u>1,78±0,216</u>	<u>6,58±0,445</u>
		32,00–42,90	10,60–14,20	6,60–8,70	4,60–6,70	2,20–3,80	2,40–4,70	2,30–3,40	1,40–2,80	16,10–22,10	15,40–21,20	4,80–7,20	1,20–2,10	5,12–7,19
Ловайн 2025	30	<u>37,70±2,642</u>	<u>12,45±0,828</u>	<u>6,79±0,512</u>	<u>5,62±0,430</u>	<u>2,68±0,278</u>	<u>3,60±0,326</u>	<u>2,80±0,230</u>	<u>1,89±0,225</u>	<u>18,28±1,379</u>	<u>17,52±1,293</u>	<u>5,90±0,477</u>	<u>1,70±0,191</u>	<u>6,14±0,422</u>
		32,01–42,05	10,83–13,92	5,92–7,77	4,86–6,43	2,26–3,39	3,05–4,09	2,37–3,19	1,33–2,35	15,26–20,39	15,01–19,55	5,08–6,72	1,35–2,07	5,35–6,86
Истису	15	<u>40,73±2,411</u>	<u>13,47±0,637</u>	<u>6,91±0,239</u>	<u>6,03±0,281</u>	<u>2,84±0,229</u>	<u>3,73±0,476</u>	<u>2,90±0,277</u>	<u>2,03±0,264</u>	<u>19,86±1,129</u>	<u>19,12±1,163</u>	<u>6,71±0,451</u>	<u>1,86±0,220</u>	<u>6,58±0,357</u>
		36,74–44,31	12,09–14,32	6,42–7,29	5,58–6,46	2,55–3,27	3,17–4,79	2,33–3,35	1,67–2,44	17,83–21,38	17,36–21,15	5,95–7,58	1,50–2,21	5,96–7,16
Мешакянары	1	40,81	12,53	7,04	5,72	2,92	4,18	2,79	2,22	19,27	18,89	6,4	2,24	6,70
ANOVA														
F		16,239	8,033	16,216	19,615	5,833	6,125	13,856	11,440	11,199	20,375	6,435	8,592	23,894
df		27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556	27, 556
p		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

Примечание. Над чертой среднее значение признака ± стандартное отклонение (M±SD), под чертой размах признака (min–max). ANOVA осуществляется на SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаках.

Приложение Д. Морфометрическая характеристика самок и самцов *Hyla savignyi* из разных локалитетов. Полная расшифровка локалитетов, географические координаты и даты сбора материала представлены в таблице 1.

Локалитет	n	Признак													
		L	Ltc	Spcr	Dro	Dpo	Lo	Spn	Ltym	F	T	Dp	Cint	SIZE	
самцы															
Ошакан	5	<u>46,66±0,995</u> 45,34–47,94	<u>14,63±0,228</u> 14,38–14,88	<u>8,00±0,177</u> 7,82–8,21	<u>6,34±0,185</u> 6,15–6,61	<u>3,68±0,329</u> 3,34–4,10	<u>4,39±0,191</u> 4,19–4,65	<u>3,26±0,190</u> 3,07–3,47	<u>2,56±0,152</u> 2,34–2,74	<u>21,35±0,642</u> 20,45–22,09	<u>20,52±0,440</u> 19,94–21,06	<u>7,55±0,352</u> 7,06–8,01	<u>2,01±0,061</u> 1,92–2,09	<u>7,48±0,153</u> 7,29–7,70	
Грибоедов	21	<u>47,77±2,175</u> 41,50–50,77	<u>14,86±0,689</u> 12,96–16,05	<u>8,46±0,371</u> 7,79–9,07	<u>6,55±0,417</u> 5,63–7,25	<u>3,70±0,290</u> 3,09–4,10	<u>4,18±0,261</u> 3,72–4,60	<u>3,51±0,184</u> 3,24–3,95	<u>2,53±0,257</u> 2,16–2,97	<u>21,53±1,228</u> 18,12–23,31	<u>20,80±1,201</u> 17,53–22,39	<u>7,51±0,528</u> 6,07–8,31	<u>2,05±0,216</u> 1,64–2,41	<u>7,59±0,346</u> 6,65–8,19	
Веди	22	<u>40,33±5,283</u> 31,40–48,74	<u>12,69±1,555</u> 10,31–15,25	<u>7,37±0,801</u> 6,08–8,76	<u>5,66±0,560</u> 4,49–6,69	<u>3,84±0,409</u> 3,08–4,46	<u>3,95±0,623</u> 2,86–5,14	<u>2,81±0,482</u> 2,22–4,05	<u>2,30±0,300</u> 1,86–2,83	<u>19,02±2,446</u> 14,62–22,77	<u>17,85±2,315</u> 14,20–21,59	<u>5,85±0,975</u> 4,33–7,11	<u>1,74±0,284</u> 1,17–2,17	<u>6,62±0,785</u> 5,40–7,65	
ANOVA															
F		9,073	3,257	2,601	0,232	28,737	8,023	6,042	1,614	0,760	2,949	37,133	0,944	14,786	
df		2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	2,45	
p		<0,001	0,048	0,085	0,794	<0,001	0,001	0,005	0,210	0,474	0,063	<0,001	0,397	<0,001	
самки															
Грибоедов	2	<u>50,93±2,807</u> 48,94–52,91	<u>15,19±0,530</u> 14,81–15,56	<u>8,88±0,863</u> 8,27–9,49	<u>7,11±0,113</u> 7,03–7,19	<u>3,78±0,368</u> 3,52–4,04	<u>4,66±0,240</u> 4,49–4,83	<u>3,14±0,184</u> 3,01–3,27	<u>2,59±0,346</u> 2,34–2,83	<u>23,18±1,322</u> 22,24–24,11	<u>22,30±1,393</u> 21,31–23,28	<u>8,24±0,106</u> 8,16–8,31	<u>2,23±0,021</u> 2,21–2,24	<u>7,97±0,388</u> 7,70–8,24	
Веди	1	40,81	12,38	7,19	5,31	3,67	3,85	2,91	1,82	18,63	17,38	5,42	1,51	6,29	

Примечание. Над чертой среднее значение признака ± стандартное отклонение (M±SD), под чертой размах признака (min–max). ANOVA осуществляется на SIZE-скорректированных и log-трансформированных морфометрических признаках.

Приложение Е. Возраст первого размножения, средний возраст, продолжительность жизни, длина тела и особенности роста квакш Северной Евразии. Полная расшифровка локалитетов, географические координаты и даты сбора материала представлены в таблице 1.

Страна	Регион	Локалитет	Пол	n	Возраст первого размножения	Средний возраст	SD	Продолжительность жизни 95% особей	Средняя длина тела	SD	SVL _{max}	SE	k	SE	Источник
<i>Dryophytes japonicus</i> (материковая клада)															
Россия	Республика Бурятия	Гарам	м	1		5,0			43,75						Иволга и др., 2024; наши данные
	Забайкальский край	Чита	м	22	2	4,4	1,31	6	39,60	1,78	40,51	0,48	0,90	0,10	
		Нерчинск	ж	1		3,0			42,78						
	Амурская область	Благовещенск	ж	3	2	2,3	0,58	3	43,97	4,14					
			м	5	2	2,4	0,89	4	40,32	2,89	45,01	3,19	0,83	0,26	
	Хабаровский край	Тополево	ж	15	3	3,3	0,62	5	44,86	1,76	51,78	2,60	0,50	0,09	
			м	32	1	2,8	0,98	4	40,04	3,33	42,29	0,72	1,05	0,13	
		Князе-Волконское	ж	6	2	2,8	0,41	3	44,21	1,00	44,89	0,76	1,39	0,39	
			м	21	2	2,8	0,77	4	41,33	1,59	42,09	0,59	1,45	0,29	
		Благодатное	ж	1		3,0			40,65						
			м	35	1	2,7	0,96	5	38,49	2,15	40,75	0,62	0,98	0,10	
		Комсомольск-на-Амуре	ж	23	2	3,2	0,97	5	45,60	2,57	49,14	1,22	0,81	0,12	
			м	72	2	2,7	0,67	4	41,58	2,01	43,04	0,53	1,16	0,13	
	Комсомольский государственный природный заповедник	ж	12	5	7,0			11							Лазарева, 2000
м	55	3	5,1				10								

Продолжение приложения Е

Страна	Регион	Локалитет	Пол	n	Возраст первого размножения	Средний возраст	SD	Продолжительность жизни 95% особей	Средняя длина тела	SD	SVL _{max}	SE	k	SE	Источник		
Россия	Приморский край	Дунай	ж	5	3	3,8	0,45	4	42,73	1,85	46,99	2,19	0,51	0,08	Кидов, Иволга и др., 2024в; Иволга и др., 2024; Kidov, Ivolga et al., 2024a; наши данные		
			м	24	1	2,3	1,19	4	37,37	2,14	38,17	0,37	2,38	0,28			
		Фокино	ж	3	1	2,3	1,53	4	41,17	2,13							
			м	23	1	2,2	1,07	4	39,27	2,20	40,41	0,37	2,09	0,19			
		Терней	ж	1		3,0				45,70							
			м	12	1	2,7	0,98	4	38,28	1,46	39,99	1,47	0,97	0,13			
		Сихотэ-Алинский государственный природный биосферный заповедник	ж	9	3			4									
			м	14	3			6									Ляпков, Северцов, 1981
<i>Dryophytes japonicus</i> (островная клада)																	
Россия	Сахалинская область	Пионеры	ж	1		2,0			41,20						Кидов, Иволга и др., 2024г; Иволга и др., 2024; наши данные		
			м	17	1	3,2	1,60	5	38,50	1,66	40,40	1,09	0,8	0,08			
		Южно-Курильск	ж	6	2	3,0	1,55	6	42,17	1,93	46,62	2,81	0,65	0,15			
			м	40	1	2,6	1,61	6	39,41	2,08	41,18	0,67	1,23	0,14			

Продолжение приложения Е

Страна	Регион	Локалитет	Пол	n	Возраст первого размножения	Средний возраст	SD	Продолжительность жизни 95% особей	Средняя длина тела	SD	SVL _{max}	SE	k	SE	Источник
<i>Hyla orientalis orientalis</i>															
Россия	Калининградская область	Большаковское	м	27	1	2,1	0,87	3	43,69	2,88	45,20	0,65	1,94	0,25	Кидов, Иволга и др., 2025; Kidov, Ivolga et al., 2025; наши данные
Беларусь	Гродненская область	Струбница	м	18	1	2,0	1,12	4	44,53	3,59	48,50	0,59	1,40	0,09	Кидов, Иволга и др., 2025; наши данные
	Брестская область	Заслучно, Мухавец	м	17	1	1,6	0,62	3	42,61	3,17	46,58	0,83	1,51	0,14	
		Медно, Знаменский Сельсовет	ж	1		3,0			50,69						
			м	14	1	2,4	1,04	5	45,91	1,89	46,07	0,61	2,38	0,67	
		Осовцы, Дрогичин	м	2	2	2,5	0,71	3	49,05	1,77					
Украина	Киевская область	Азбучин	м	35	2	3,1	0,81	4							Burraco et al., 2024
		Вершина	м	13	3	3,5	1,13	7							
		Муравка	м	11	3	3,6	0,67	5							
		Глубокое	м	6	3	3,7	0,82	5							
		Северный след	м	11	3	4,5	0,69	5							
		Должиково	м	40	2	3,3	0,82	4							
		Лубянка	м	3	5	6	1	7							
		Новоселки	м	7	3	3,3	0,49	4							
		Залесье	м	11	3	4,1	0,54	5							
		Ямполь	м	12	3	3,2	0,39	4							
		Глинка	м	22	2	3,7	1,25	6							
	Розижджаючи	м	7	3	4	1	5								
	Черниговская область	с. Неданчичи	м	6	3	3,7	0,52	4							
с. Смолин		м	7	3	5,4	2,51	9								

Продолжение приложения Е

Страна	Регион	Локалитет	Пол	n	Возраст первого размножения	Средний возраст	SD	Продолжительность жизни 95% особей	Средняя длина тела	SD	SVL _{max}	SE	k	SE	Источник	
Россия	Курская область	Веретенино	м	1		3,0			44,52						Кидов, Иволга и др., 2025; наши данные	
	Севастополь	Орлиное	м	4	1	2	0,82	3	46,71	2,67						
	Республика Крым	перевал Ангарский	ж	1		3,0				53,40						
			м	3	2	2,3	0,58	3	46,45	1,54						
		Лаванда	м	4	1	2,5	1	3	49,93	4,75						
		Изобильное	м	4	1	1,8	0,5	2	47,30	3,19						
		Солнечная Долина	ж	1		4,0				48,74						
м	19		1	1,8	0,92	3	44,81	3,43	48,16	0,83	1,71	0,17				
<i>Hyla orientalis shelkownikowi</i>																
Турция	ил Чанаккале	Гелиболу	ж	9	2	3,4	0,9	5	40,2	3,8					Özdemir et al., 2012	
			м	27	2	3,5	0,8	5	37,3	3,1						
	ил Анталья	Конаклы	ж	8	1	3,1	0,8	4	36,3	1,9						
			м	32	2	2,7	0,6	4	35,3	1,8						
	ил Ризе	Ислампаша	ж	12	2	3,4	0,9	5	41,2	2,5						
			м	66	1	2,5	0,9	4	37,2	3,2						
ил Ризе	Кантарлы	ж	9	3	5,8	1,4	8	47,02	3,49					Altunışık, Özdemir, 2013		
		м	32	2	4,9	0,83	6	43,56	2,56							
Россия	Краснодарский край	Сукко	ж	7	1	1,6	0,53	2	48,16	1,95	48,73	1,09			Кидов, Иволга и др., 2023б; Иволга и др., 2024; Кидов, Иволга и др., 2025; наши данные	
			м	5	1	1,6	0,55	2	43,35	1,59	44,47	0,81	2,46	0,49		
		Аше	ж	15	1	1,0	0	1	43,13	2,28						
			м	31	1	1,1	0,36	1	40,96	2,41	43,22	2,43	2,48	0,97		
		Адлер	ж	7	1	1,3	0,49	2	37,53	3,49	43,29	5,39				
			м	11	1	1,2	0,40	2	35,57	3,16	43,16	4,14	1,24	0,41		
		Сириус	ж	1		1,0				41,85						
			м	1		1,0				48,17						
Кропоткин	ж	1		4,0				50,34								
	м	19	1	1,74	0,87	3	39,76	4,61	46,10	1,25	1,10	0,12				

Продолжение приложения Е

Страна	Регион	Локалитет	Пол	n	Возраст первого размножения	Средний возраст	SD	Продолжительность жизни 95% особей	Средняя длина тела	SD	SVL _{max}	SE	k	SE	Источник	
Россия	Ставропольский край	Новокакатериновская	ж	1		1,0			40,00						Кидов, Иволга и др., 2023б; Иволга и др., 2024; Кидов, Иволга и др., 2025; наши данные	
			м	13	2	3,23	0,73	4	43,50	1,84	43,66	0,70				
		Бекешевская	м	1		2,0			43,35							
	Республика Кабардино-Балкария	Майский	ж	1		1,0			39,30							
			м	23	1	2	0,60	3	44,39	2,46	46,07	0,63	1,69	0,21		
	Республика Северная Осетия-Алания	Тарское	м	12	1	1,7	0,65	3	43,70	4,04	47,67	1,82	1,47	0,30		
			ж	6	1	2,0	0,63	3	43,69	3,48	53,45	7,56				
	Республика Дагестан	Аджидада	м	44	1	1,4	0,73	3	42,33	2,34	43,81	0,73	2,69	0,42		
			ж	11	1	1,4	0,67	3	41,94	4,19	48,68	2,54	1,32	0,24		
		Хустиль	м	23	1	1,2	0,49	2	40,90	2,86	45,84	1,84	1,67	0,29		
			ж	5	2	2,4	0,55	3	50,34	2,61	53,36	3,59				
		Приморский	м	18	2	2,6	0,71	4	45,64	2,33	45,82	0,63	2,74	1,23		
ж			8	1	1,9	0,69	3	41,57	3,47	43,51	2,36					
Южная Осетия	Дзауский район	Цадыкау	м	13	1	1,8	0,38	2	40,13	3,65	46,92	4,70	0,86	0,32		
			ж	7	2	4,3	1,25	6	48,88	1,13	49,13	0,46	1,55	0,39		
Грузия	Край Самцхе-Джавахетия	Боржомское ущелье	м	56	2	2,2	0,45	3	41,87	2,37	46,58	1,47	0,88	0,13		
			м	33	3	4,41	1,49	9								
	Край Мцхета-Мтианетия	Цодорети	м	1		2,0			48,63							
			ж	9	3	3,4	0,73	5	50,84	2,07	52,20	2,02	1,01	0,42		
Армения	Тавушская область	Дилиджан	м	54	2	3,0	0,71	4	48,36	2,01	48,36	0,30				
			ж	2	3	4,0	1,41	5	49,72	2,83						
Азербайджан	Шемахинский район	Мейсари	м	20	1	3,2	1,23	5	42,71	3,13	44,15	0,76	1,26	0,22		
			ж	54	1	1,1	0,40	2	42,11	2,38	48,23	1,38	1,62	0,18		

Продолжение приложения Е

Страна	Регион	Локалитет	Пол	n	Возраст первого размножения	Средний возраст	SD	Продолжительность жизни 95% особей	Средняя длина тела	SD	SVL _{max}	SE	k	SE	Источник
<i>Hyla orientalis gumilevskii</i>															
Азербайджан	Астаринский район	Ловайн 2023	ж	3	1	1,0	0	1	42,57	1,15					Кидов, Иволга и др., 2025; наши данные
			м	31	1	1,1	0,43	2	38,82	2,56	39,30	1,52			
	Ловайн 2025	ж	8	1	1,1	0,35	2	43,60	4,12	56,34	6,53	1,08	0,34		
		м	30	1	1,1	0,31	2	37,70	2,64	39,49	1,77	2,50	0,88		
	Ленкоранский район	Истису	ж	1		1,0				41,63					
			м	14	1	1,3	0,47	2	40,66	2,49	43,49	1,33	2,01	0,37	
Масаллинский район	Мешакянары	м	1		1,0				40,81						
<i>Hyla savignyi</i>															
Турция	Хатай	Искендерун	м	57	2	3,03	0,86	5	32,03	3,16					Kalayci et al., 2015
	Шанлыурфа	Шанлыурфа	м	50	2	3,60	0,88	5	35,95	3,26					
	Бгдыр	Бгдыр	м	20	2	3,95	0,94	5	37,01	2,38					
Армения	Арагацотнская область	Ошакан	м	5	1	1,0	0	1	46,66	0,99					наши данные
	Армавирская область	Грибоедов	ж	2	1	1,0	0	1	50,93	2,81					
			м	21	1	1,0	0,22	1	47,77	2,17	51,11	2,54	2,32	0,67	
	Арагатская область	Веди	ж	1		1,0				40,81					
м			22	1	1,3	0,65	3	40,33	5,28	40,25	3,21				
Иран	Лорестан и Центральный остан		ж	5	3	4,4	0,68	6	40,92	2,08					Alaei et al., 2021
			м	67	2	3,6	0,13	6	38,47	0,45					

Примечание. Географические координаты и высота над уровнем моря для собственных локалитетов представлены в таблице 1. n – количество особей, AM – возраст первого размножения, MA – средний возраст, SD – стандартное отклонение, long 95% – продолжительность жизни 95% особей в локалитете, M SVL – средняя длина тела, SVL_{max} – предельная длина тела, SE – стандартная ошибка, k – коэффициент роста.