

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ –
МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА»

На правах рукописи



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)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2026

Работа выполнена на кафедре зоологии и аквакультуры
Института зоотехнии и биологии
Российского Государственного Аграрного Университета – МСХА
имени К.А. Тимирязева

Научный руководитель: **Кидов Артем Александрович**,
доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО
«Российский государственный аграрный университет
– МСХА имени К.А. Тимирязева», Институт
зоотехнии и биологии, кафедра зоологии и
аквакультуры, заведующий

Официальные
оппоненты:

Лада Георгий Аркадьевич, доктор биологических
наук, доцент, ФГБОУ ВО «Тамбовский
государственный университет имени
Г.Р. Державина», Инженерно-технический институт,
кафедра биологии и биотехнологии, профессор

Файзулин Александр Ильдусович, кандидат
биологических наук, Институт экологии Волжского
бассейна Российской академии наук – филиал ФГБУН
Самарского федерального исследовательского центра
Российской академии наук, лаборатория зоологии и
паразитологии, старший научный сотрудник

Защита диссертации состоится **30 июня 2026 года** в 13:00 на заседании
диссертационного совета ЮФУ801.01.14 по биологическим наукам на базе
Академии биологии и биотехнологии им. Д.И. Ивановского Южного федерального
университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки 194/1, к. 5.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке им.
Ю.А. Жданова Южного федерального университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-
Дону, ул. Р. Зорге, 21Ж и на сайте Южного федерального университета
<https://hub.sfedu.ru/diss/show/1348603/>.

Автореферат разослан « ___ » _____ 2026 г.

Отзыв на автореферат в 2-х экз. (с указанием даты, полностью ФИО, учёной
степени со специальностью, звания, организации, подразделения, должности,
адреса, телефона, e-mail), заверенный печатью организации, просим направлять по
адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, к.804, ученому секретарю
диссертационного совета ЮФУ801.01.14 Тимошенко А.Н., а также в формате .pdf на
e – mail:atimoshenko@sfedu.ru.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Тимошенко Алёна Николаевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 проходит 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 (Cayuela 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

Обосновываются границы района исследования на основе ботанических, зоологических и географических исследований (Ананьева и др., 2004; Железнова, 2015; Равкин и др., 2015а, б; 2016; 2018; Вопросы географии, 2023).

1.2 Характеристика объектов исследования

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

Приводятся сведения о распространении, систематике, биотопической приуроченности, размножении, сосуществовании с синтопичными видами, продолжительности жизни, состоянии популяций и охране дальневосточной квакши (Кузьмин, Маслова, 2005; Dufresnes et al., 2016с; Кузьмин и др., 2017; Сундуков, Сундукова, 2019; Dufresnes, Litvinchuk, 2022; IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023а; Кидов, **Иволга** и др., 2024а, б, в; Kidov, **Ivolga** et al., 2024а, b; Vorzee, 2024; Vorzee et al., 2025; наши данные).

1.2.2 Восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890

Приводятся сведения о распространении, систематике, биотопической приуроченности, размножении, продолжительности жизни, состоянии популяций, методиках сохранения и охране восточной квакши (Туниев, 2008; Кузьмин, 2012; Лада, 2012; Stöck et al., 2012; Dufresnes et al., 2016а, b; IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2022; Кидов, **Иволга** и др., 2022; 2023; 2024г; д; Кидов, Кондратова, **Иволга** и др., 2023; Kidov, **Ivolga** et al., 2025; наши данные).

1.2.3 Малоазиатская квакша, *Hyla savignyi* Audouin, 1827

Приводятся сведения о распространении, систематике, биотопической приуроченности, размножении, продолжительности жизни, состоянии

популяций и охране малоазиатской квакши (Папанян, 1986; Stöck et al., 2008; Кузьмин, 2012; Кидов, 2023; IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2023b; наши данные).

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, Калининградскую область, Курскую область, Севастополь, Республику Крым, Краснодарский край, Ставропольский край, Республику Кабардино-Балкария, Республику Северная Осетия-Алания, Южную Осетию, Грузию, Армению, Азербайджан, Республику Бурятия, Забайкальский край, Амурскую область, Хабаровский край, Приморский край, Сахалинскую область. Материал был получен от 1099 взрослых особей.

2.2 Измерение морфометрических показателей

Измерение морфометрических признаков осуществляли по стандартной методике (Банников и др., 1977). Перечень измеряемых морфометрических показателей: L – длина тела; Ltc – ширина нижней челюсти; Spcr – расстояние между глазами; Dго – расстояние от переднего края глаза до кончика морды; Dпо – расстояние от переднего края глаза до ноздри; Lo – ширина глазной щели; Sprn – расстояние между ноздрями; Ltym – диаметр барабанной перепонки; F – длина бедра (на согнутой конечности); T – длина голени (на согнутой конечности); Dp – длина первого внутреннего пальца задней конечности от проксимального основания пяточного бугра до конца пальца; Cint – длина внутреннего пяточного бугра. Всего морфометрические признаки были измерены у 367 особей *D. japonicus* (64 самки и 303 самца), 681 особей *H. orientalis* (94 самки и 587 самцов) и 51 особи *H. savignyi* (3 самок и 48 самцов).

2.3 Определение индивидуального возраста особей

Определение индивидуального возраста особей осуществлялось по стандартной процедуре методом скелетохронологии (Смирин, 1989; Smirina, 1994). Всего возраст был установлен для 365 особей *D. japonicus* (64 самки и 301 самца), 677 особей *H. orientalis* (95 самок и 582 самцов) и 51 особи *H. savignyi* (3 самок и 48 самцов).

2.4 Изучение плодовитости и размеров зародышей

Всего в природе было получено 49 кладок: 14 от *D. japonicus*, 32 от *H. orientalis* и 3 от *H. savignyi*. Для каждой кладки было определено количество икры и измерены размеры зародышей: 129 для *D. japonicus*, 237 для *H. orientalis* и 38 для *H. savignyi*.

2.5 Анализ данных

Для всех анализов использовали только SIZE-скорректированные (рассчитывается как отношение морфометрического признака к 12-ой степени произведения 12 морфометрических признаков особи) и log-трансформированные размеры тела (Mosimann, 1970; Butler, Losos, 2002; Galoyan et al., 2020). 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 кладка) и *D. japonicus* (островная кладка); 2. *H. orientalis orientalis*, *H. orientalis shelkownikowi* и *H. orientalis gumilevskii*; 3. *H. orientalis* и *H. savignyi*.

Распределение квакш в пространстве главных компонент (PC) и дискриминантных корней (DA) оценивали в градиенте 19 биоклиматических переменных, доступных в базе данных WorldClim 2.0 (Fick, Hijmans, 2017), индекса аридизации (Zomer et al., 2022), почвенно-растительного покрова (Tuanmu, Jetz, 2014, 2015) и рельефа местности (Amatulli et al., 2018) с разрешением 30 арксекунд.

Для характеристики географической изменчивости продолжительности жизни *D. japonicus* и *H. orientalis* в градиенте факторов среды использовали GAM- и GLM-моделирование. Наилучшую модель отбирали на основе скорректированного коэффициента детерминации ($\text{adj. } R^2$) и количества статистически значимых предикторов. На картах для лучшей визуализации локалитеты из GBIF были буферизированы с радиусом в 20 км, но для достоверности диапазон продолжительности жизни особей был скорректирован на основе радиуса в 1 км.

При сравнении среднего количества яиц в кладке и размеров зародышей квакш использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а также анализ ковариации (ANCOVA; длина тела самки и плодовитость в качестве ковариат соответственно). Взаимосвязь количества яиц в кладках, размеров зародышей и длины тела самок, а также зависимость этих признаков от биоклиматических переменных оценивали с помощью линейной корреляции Пирсона (r).

Глава 3. Результаты

3.1 Морфометрическая изменчивость

Географическая изменчивость морфометрических признаков *Dryophytes japonicus*. Географическая изменчивость морфометрических признаков *D. japonicus* в основном была объяснена первой компонентой (рис. 1), связанной с длиной тела (L), диаметром барабанной перепонки (L_{тум}), длиной бедра (F) и голени (T). Наибольшее влияние на PC1 самок оказывала

среднегодовая температура (bio1; $r = -0,44$, $p < 0,001$), а на PC1 самцов – максимальная температура самого теплого месяца (bio5; $r = 0,50$, $p < 0,001$). 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).

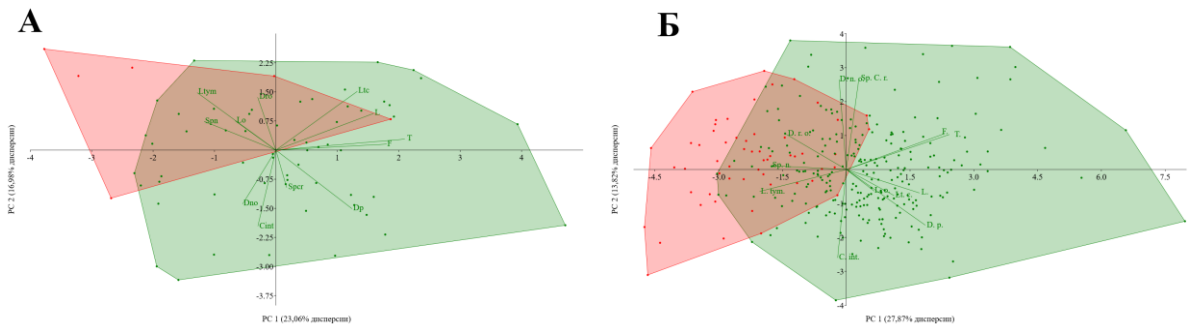


Рисунок 1 – Изменчивость морфометрических признаков у самок (А) и самцов (Б) *Dryophytes japonicus* в пространстве РС. *Dryophytes japonicus* (материковая клада) обозначены зеленым цветом, *Dryophytes japonicus* (островная клада) обозначены красным цветом

Морфометрические признаки для идентификации *Dryophytes japonicus* (материковая клада) и *Dryophytes japonicus* (островная клада).

Статистически значимый вклад для идентификации самок вносили длина пальца задней конечности (Dp), расстояние от переднего края глаза до ноздри (Dno), длина тела (L), ширина глазной щели (Lo) ($F = 4,125-12,562$; $p < 0,05$) с уровнем достоверной классификации 92,2% (табл. 1). Статистически значимый вклад для идентификации самцов вносили расстояние между ноздрями (Spr), длина тела (L), длина пальца задней конечности (Dp), расстояние от переднего края глаза до кончика морды (Dro), ширина глазной щели (Lo), диаметр барабанной перепонки (Ltum), ширина нижней челюсти (Ltc) ($F = 7,843-35,186$; $p < 0,05$) с уровнем достоверной классификации 91,4% (табл. 2, рис. 2).

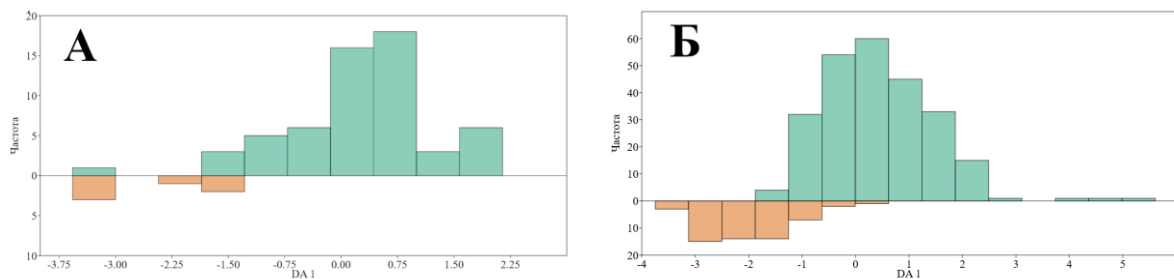


Рисунок 2 – Распределение самок (А) и самцов (Б) *Dryophytes japonicus* (материковая клада) (обозначены зеленым цветом) и *Dryophytes japonicus* (островная клада) (обозначены оранжевым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве DA

Дивергенция самок и самцов *D. japonicus* (материковая клада) и *D. japonicus* (островная клада) в пространстве DA была связана со среднегодовой температурой (bio1; $r = -0,49$, $p < 0,05$ и $r = -0,37$, $p < 0,05$ соответственно) и с максимальной температурой самого теплого месяца (bio5; $r = 0,64$, $p < 0,05$ и $r = 0,61$, $p < 0,05$ соответственно).

Таблица 1 – Морфометрическая характеристика самок квакш Северной Евразии

Признак	<i>Dryophytes japonicus</i> (материковая клада)	<i>Dryophytes japonicus</i> (островная клада)	<i>Hyla orientalis orientalis</i>	<i>Hyla orientalis shelkownikowi</i>	<i>Hyla orientalis gumilevskii</i>	<i>Hyla savignyi</i>
n	58	6	3	78	12	3
L	$44,73 \pm 2,549$ 38,82–49,79	$42,31 \pm 1,795$ 39,81–45,18	$50,94 \pm 2,340$ 48,74–53,40	$44,94 \pm 4,897$ 34,89–54,52	$43,18 \pm 3,393$ 38,06–51,62	$47,55 \pm 6,168$ 40,81–52,91
Ltc	$15,06 \pm 0,924$ 12,77–17,32	$15,01 \pm 0,705$ 14,11–15,77	$16,35 \pm 0,859$ 15,36–16,89	$14,61 \pm 1,563$ 11,40–17,32	$13,77 \pm 1,055$ 11,78–15,95	$14,25 \pm 1,662$ 12,38–15,56
Spcr	$7,49 \pm 0,568$ 6,32–9,34	$7,33 \pm 0,284$ 6,94–7,75	$8,14 \pm 0,748$ 7,29–8,71	$8,09 \pm 0,678$ 6,43–9,43	$7,69 \pm 0,705$ 6,77–8,60	$8,32 \pm 1,151$ 7,19–9,49
Dro	$6,08 \pm 0,381$ 5,30–7,21	$6,27 \pm 0,507$ 5,44–7,03	$6,87 \pm 0,203$ 6,64–7,01	$6,58 \pm 0,591$ 5,47–7,77	$6,07 \pm 0,497$ 5,25–6,83	$6,51 \pm 1,086$ 5,31–7,19
Dno	$3,18 \pm 0,296$ 2,64–3,94	$2,97 \pm 0,194$ 2,80–3,26	$3,49 \pm 0,312$ 3,29–3,85	$3,34 \pm 0,388$ 2,42–4,29	$3,19 \pm 0,299$ 2,76–3,70	$3,74 \pm 0,268$ 3,52–4,04
Lo	$4,00 \pm 0,344$ 3,44–5,02	$3,93 \pm 0,289$ 3,58–4,40	$4,89 \pm 0,374$ 4,55–5,29	$4,31 \pm 0,557$ 2,25–5,86	$4,03 \pm 0,340$ 3,37–4,64	$4,39 \pm 0,498$ 3,85–4,83
Spn	$3,02 \pm 0,286$ 2,27–4,01	$3,30 \pm 0,451$ 2,70–3,75	$3,52 \pm 0,410$ 3,10–3,92	$3,20 \pm 0,476$ 1,98–4,61	$3,04 \pm 0,296$ 2,54–3,46	$3,06 \pm 0,186$ 2,91–3,27
Ltym	$2,62 \pm 0,262$ 2,04–3,21	$2,91 \pm 0,302$ 2,58–3,27	$3,09 \pm 0,695$ 2,47–3,84	$2,61 \pm 0,504$ 1,74–3,52	$2,13 \pm 0,321$ 1,34–2,50	$2,33 \pm 0,505$ 1,82–2,83
F	$19,71 \pm 1,174$ 17,14–22,20	$19,54 \pm 0,681$ 18,86–20,85	$24,91 \pm 0,779$ 24,05–25,57	$22,17 \pm 2,441$ 17,46–26,29	$21,18 \pm 1,745$ 17,91–24,62	$21,66 \pm 2,786$ 18,63–24,11
T	$17,97 \pm 1,032$ 15,53–20,50	$17,51 \pm 0,448$ 16,94–18,19	$22,89 \pm 1,105$ 21,98–24,12	$20,71 \pm 2,092$ 16,76–24,60	$20,33 \pm 1,732$ 17,33–24,01	$20,66 \pm 3,004$ 17,38–23,28
Dp	$7,52 \pm 0,647$ 6,17–9,31	$6,92 \pm 0,298$ 6,44–7,20	$8,60 \pm 1,077$ 7,56–9,71	$7,45 \pm 0,998$ 5,49–9,13	$6,85 \pm 0,736$ 5,58–8,16	$7,30 \pm 1,627$ 5,42–8,31
Cint	$2,30 \pm 0,295$ 1,74–2,98	$2,28 \pm 0,163$ 2,07–2,55	$2,69 \pm 0,480$ 2,15–3,06	$2,04 \pm 0,411$ 1,38–2,96	$1,94 \pm 0,267$ 1,52–2,47	$1,99 \pm 0,413$ 1,51–2,24

Примечание. Здесь и далее: над чертой среднее значение признака \pm стандартное отклонение ($M \pm SD$), под чертой размах признака (min–max).

Географическая изменчивость морфометрических признаков восточной квакши, *Hyla orientalis*. Географическая изменчивость морфометрических признаков в основном была объяснена первой компонентой (рис. 3), связанной с длиной бедра (F) и голени (T). Наибольшее влияние на PC1 самок и самцов оказывала среднегодовая температура (bio1; $r = 0,58$, $p < 0,001$ и $r = 0,53$, $p < 0,001$ соответственно).

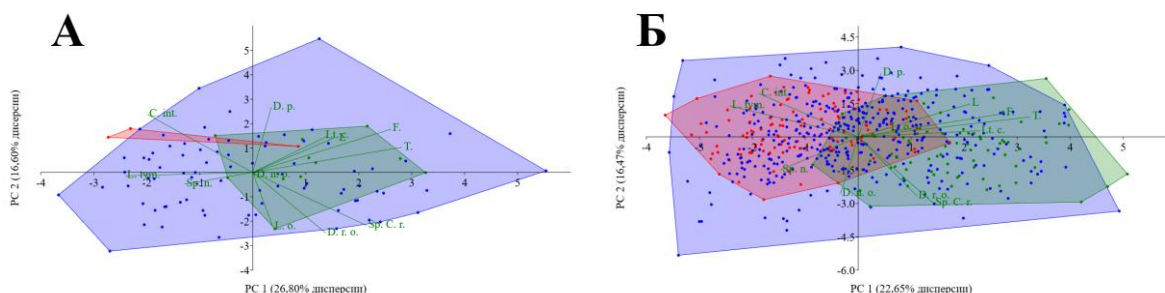


Рисунок 3 – Изменчивость морфометрических признаков у самок (А) и самцов (Б) *Hyla orientalis* в пространстве РС. *H. orientalis orientalis* обозначены красным цветом, *H. orientalis shelkownikowi* обозначены синим цветом, *H. orientalis gumilevskii* обозначены зеленым цветом

Таблица 2 – Морфометрическая характеристика самцов квакш Северной Евразии

Признак	<i>Dryophytes japonicus</i> (материковая клада)	<i>Dryophytes japonicus</i> (островная клада)	<i>Hyla orientalis orientalis</i>	<i>Hyla orientalis shelkownikowi</i>	<i>Hyla orientalis gumilevskii</i>	<i>Hyla savignyi</i>
n	247	56	115	397	77	48
L	$40,00 \pm 2,491$ 34,04–46,84	$39,14 \pm 1,989$ 35,17–43,13	$44,84 \pm 3,444$ 36,71–53,78	$42,87 \pm 3,801$ 31,40–52,77	$38,78 \pm 2,756$ 32,00–44,31	$44,25 \pm 5,283$ 31,40–50,77
Ltc	$13,83 \pm 0,884$ 11,57–16,53	$13,98 \pm 0,785$ 12,55–16,42	$14,72 \pm 1,057$ 11,52–16,80	$14,41 \pm 1,140$ 11,02–17,01	$12,92 \pm 0,914$ 10,60–14,32	$13,84 \pm 1,562$ 10,31–16,05
Spcr	$6,79 \pm 0,507$ 5,47–8,20	$6,87 \pm 0,425$ 6,07–8,02	$7,65 \pm 0,605$ 6,42–9,19	$7,60 \pm 0,610$ 5,73–9,32	$7,12 \pm 0,575$ 5,92–8,70	$7,91 \pm 0,788$ 6,08–9,07
Dro	$5,61 \pm 0,431$ 4,07–7,01	$6,03 \pm 0,377$ 5,00–6,75	$6,46 \pm 0,518$ 5,21–7,87	$6,24 \pm 0,496$ 4,19–7,31	$5,75 \pm 0,428$ 4,60–6,70	$6,12 \pm 0,635$ 4,49–7,25
Dno	$2,89 \pm 0,286$ 2,08–3,80	$2,95 \pm 0,274$ 2,37–3,75	$3,30 \pm 0,314$ 2,64–4,24	$3,17 \pm 0,323$ 2,37–4,29	$2,82 \pm 0,323$ 2,20–3,80	$3,77 \pm 0,354$ 3,08–4,46
Lo	$3,81 \pm 0,338$ 2,89–4,65	$3,69 \pm 0,338$ 3,07–4,54	$4,28 \pm 0,472$ 2,91–5,22	$4,29 \pm 0,516$ 2,63–6,30	$3,75 \pm 0,435$ 2,40–4,79	$4,10 \pm 0,477$ 2,86–5,14
Spn	$2,78 \pm 0,276$ 1,99–3,68	$3,16 \pm 0,322$ 2,61–3,76	$3,48 \pm 0,280$ 2,84–4,14	$3,23 \pm 0,404$ 1,63–4,90	$2,85 \pm 0,248$ 2,30–3,40	$3,16 \pm 0,483$ 2,22–4,05
Ltym	$2,42 \pm 0,295$ 1,40–3,36	$2,76 \pm 0,432$ 2,01–4,12	$2,82 \pm 0,334$ 2,01–3,84	$2,62 \pm 0,393$ 1,44–3,77	$2,05 \pm 0,323$ 1,33–2,80	$2,43 \pm 0,290$ 1,86–2,97
F	$17,89 \pm 1,048$ 14,71–20,74	$17,64 \pm 0,862$ 15,93–19,20	$21,57 \pm 1,855$ 16,39–25,95	$20,93 \pm 1,839$ 15,40–24,93	$19,28 \pm 1,526$ 15,26–22,10	$20,36 \pm 2,215$ 14,62–23,31
T	$16,19 \pm 0,981$ 13,32–18,79	$15,81 \pm 0,732$ 14,29–17,64	$20,06 \pm 1,785$ 15,63–24,76	$19,75 \pm 1,702$ 14,48–23,78	$18,47 \pm 1,463$ 15,01–21,20	$19,42 \pm 2,272$ 14,20–22,39
Dp	$6,66 \pm 0,522$ 4,88–8,11	$6,33 \pm 0,484$ 5,21–7,51	$7,33 \pm 0,693$ 5,79–8,73	$7,08 \pm 0,747$ 4,87–9,13	$6,21 \pm 0,587$ 4,80–7,58	$6,75 \pm 1,123$ 4,33–8,31
Cint	$2,04 \pm 0,262$ 1,17–2,81	$2,04 \pm 0,250$ 1,62–2,96	$2,22 \pm 0,269$ 1,62–2,90	$2,04 \pm 0,304$ 0,96–3,02	$1,77 \pm 0,218$ 1,20–2,24	$1,90 \pm 0,283$ 1,17–2,41

Морфометрические признаки для идентификации подвидов *Hyla orientalis* (*H. orientalis*, *H. orientalis shelkownikowi* и *H. orientalis gumilevskii*). Статистически значимый вклад для идентификации самок вносили диаметр барабанной перепонки (Ltym) ($F = 7,493$; $p = 0,001$) и расстояние между глазами (Spcr) ($F = 4,042$; $p = 0,021$) с уровнем достоверной классификации 63,4% (табл. 1). Статистически значимый вклад для идентификации самцов

вносили длина голени (Т), диаметр барабанной перепонки (L_{tym}), расстояние между глазами (Spr_{cr}), ширина нижней челюсти (L_{tc}), ширина глазной щели (L_o), длина пальца задней конечности (D_p), длина тела (L), расстояние от переднего края глаза до ноздри (D_{no}) ($F = 4,660-54,691$; $p < 0,05$) с уровнем достоверной классификации 59,8% (табл. 2, рис. 4). Дивергенция самок и самцов *H. orientalis orientalis*, *H. orientalis shelkownikowi* и *H. orientalis gumilevskii* в пространстве DA1 была связана со среднегодовой температурой (bio1; $r = 0,53$, $p < 0,001$ и $r = 0,64$, $p < 0,001$ соответственно), а в пространстве DA2 – с годовым количеством осадков (bio12; $r = -0,39$, $p < 0,001$) у самок и однородностью среды (homogeneity; $r = 0,22$, $p < 0,001$) у самцов.

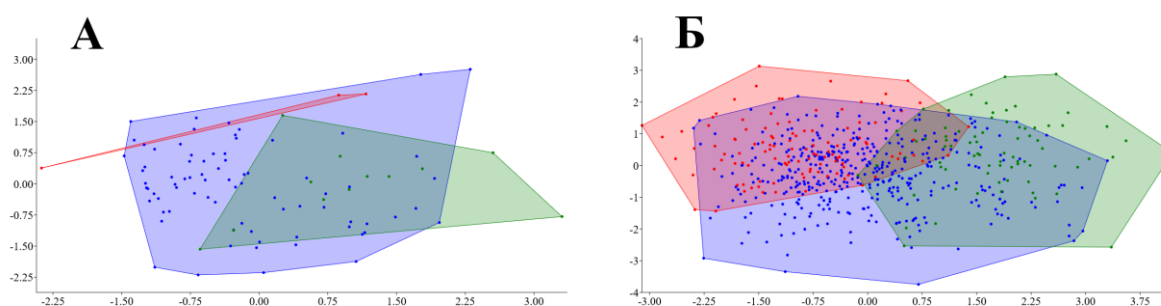


Рисунок 4 – Распределение самок (А) и самцов (Б) *Hyla orientalis orientalis* (обозначены красным цветом), *Hyla orientalis shelkownikowi* (обозначены синим цветом) и *Hyla orientalis gumilevskii* (обозначены зеленым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве DA

Морфометрические признаки для идентификации восточной квакши, *Hyla orientalis* и малоазиатской квакши, *Hyla savignyi*. Статистически значимый вклад для видовой идентификации самок вносили расстояние от переднего края глаза до ноздри (D_{no}) ($F = 13,440$; $p < 0,001$) и длина тела (L) ($F = 12,764$; $p = 0,001$) с уровнем достоверной классификации 89,6% (табл. 1). Статистически значимый вклад для видовой идентификации самцов вносили расстояние от переднего края глаза до ноздри (D_{no}), длина тела (L), расстояние между глазами (Spr_{cr}), ширина нижней челюсти (L_{tc}), расстояние от переднего края глаза до кончика морды (D_{ro}), длина бедра (F) ($F = 20,312-188,651$; $p < 0,001$) с уровнем достоверной классификации 95,3% (табл. 2, рис. 5).

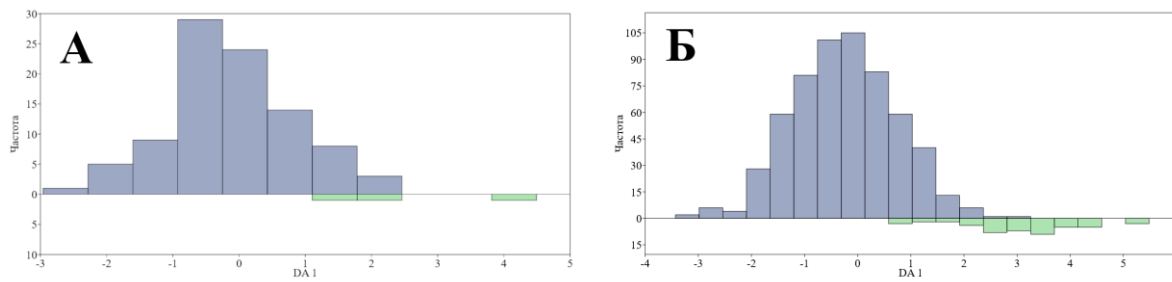


Рисунок 5 – Распределение самок (А) и самцов (Б) *Hyla orientalis* (обозначены синим цветом) и *Hyla savignyi* (обозначены зеленым цветом) по морфометрическим признакам в пространстве DA

Дивергенция особей *H. orientalis* и *H. savignyi* в пространстве DA была связана с количеством осадков в самом жарком квартале (bio18; $r = -0,35$, $p = 0,001$) и среднегодовой температурой (bio1; $r = 0,27$, $p = 0,009$) у самок и с сезонностью температуры (bio4; $r = 0,49$, $p < 0,001$) и среднесуточным диапазоном температур (bio2; $r = 0,44$, $p < 0,001$) у самцов.

3.2 Продолжительность жизни

Географическая изменчивость продолжительности жизни и роста *Dryophytes japonicus*. 95% самок и 90% самцов дальневосточной квакши приступают к размножению только после второй зимовки. Продолжительность жизни 95% особей была установлена в 5 лет для самок и самцов дальневосточной квакши. Географическая изменчивость продолжительности жизни самцов и самок надежнее всего могла быть описана с помощью GLM-моделирования, где предикторами выступали среднегодовая температура (bio1) и максимальная температура самого теплого месяца (bio5) ($n = 11$, $\text{adj. } R^2 = 0,48$, $F = 5,651$, $p = 0,029$ и $n = 7$, $\text{adj. } R^2 = 0,41$, $F = 3,043$, $p = 0,157$ соответственно). На основе полученных уравнений продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самцов *D. japonicus* изменялась в диапазоне от -0,57 до 6,1 лет, а для самок – от -1,17 до 5,4 лет (рис. 6). Низкая продолжительность жизни (< 1 года) была получена по причине умеренной надежности модели из-за ограниченной выборки самцов и самок, которые по большей части были собраны с северной периферии ареала.

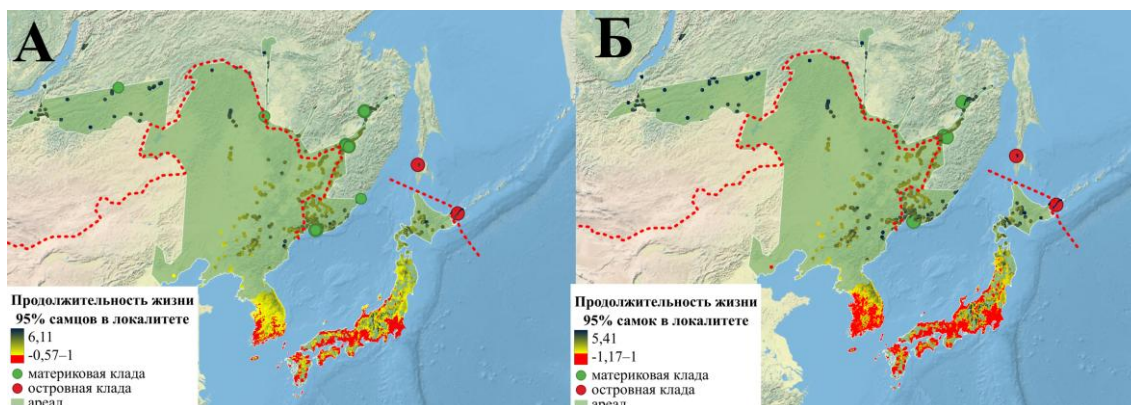


Рисунок 6 – Географическая изменчивость продолжительности жизни 95% самцов (А) и самок (Б) *Dryophytes japonicus* в локалитете. Красным цветом залиты локалитеты с гарантированной недостоверной продолжительностью жизни особей (< 1 года). Пунктиром обозначена граница Северной Евразии

Географическая изменчивость продолжительности жизни и роста восточной квакши, *Hyla orientalis*. 95% самок и самцов восточной квакши приступают к размножению после первой зимовки. Продолжительность жизни 95% особей была установлена в 4 и 3 года для самок и самцов восточной квакши соответственно. Географическая изменчивость продолжительности жизни самцов и самок надежнее всего могла быть описана с помощью GAM-моделирования, где предикторами выступали среднегодовая температура (bio1), среднесуточный диапазон температур (bio2), годовое количество осадков (bio12) ($n = 27$, $\text{adj. } R^2 = 0,75$; 76,8% объясненной дисперсии и $n = 11$, $\text{adj. } R^2 = 0,76$; 74,3% объясненной дисперсии соответственно). На основе полученных уравнений продолжительность жизни 95% особей в локалитете для самцов *H. orientalis* изменялась в диапазоне от 1,15 до 4,37 лет, а для самок – от 1,32 до 6,17 лет (рис. 7).

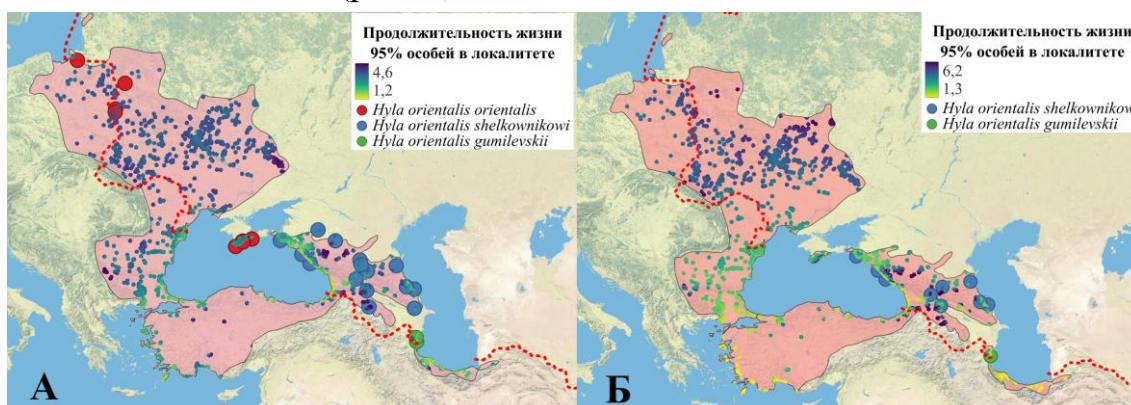


Рисунок 7 – Географическая изменчивость продолжительности жизни 95% самцов (А) и самок (Б) *Hyla orientalis* в локалитете. Пунктиром обозначена граница Северной Евразии

Продолжительность жизни и особенности роста малоазиатской квакши, *Hyla savignyi*. 95% самок и самцов малоазиатской квакши приступают к размножению после первой зимовки. Продолжительность жизни 95% особей была установлена в 2 года для самцов малоазиатской квакши. 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.

3.3 Плодовитость и размеры зародышей

Плодовитость *D. japonicus* варьировала в диапазоне от 244 яиц до 1056 яиц, у *H. orientalis* – от 123 яиц до 1690 яиц, а у *H. savignyi* – от 337 яиц до 678 яиц. Средняя плодовитость ($664,9 \pm 245,9$ для *D. japonicus*, $680,7 \pm 414,8$ для *H. orientalis*, $562,3 \pm 195,2$ для *H. savignyi*) у разных видов квакш достоверно не различалась (ANOVA: $F_{2, 46} = 0,144$, $p = 0,866$ и ANCOVA: $F_{2, 45} = 0,321$, $p = 0,727$) (рис. 8а). Плодовитость увеличивалась с увеличением уклона местности (slope; $r = 0,45$, $p < 0,05$) и уменьшалась с увеличением температуры в самом влажном квартале (bio8; $r = -0,32$, $p < 0,05$).

Размеры зародышей у *D. japonicus* варьировали в диапазоне от 1,50 до 2,52 мм, у *H. orientalis* – от 1,38 до 2,40 мм, а у *H. savignyi* – от 1,36 до 1,83 мм. Средние размеры зародышей ($1,90 \pm 0,213$ у *D. japonicus*, $1,80 \pm 0,165$ у *H. orientalis*, $1,51 \pm 0,101$ у *H. savignyi*) у разных видов квакш статистически значимо различались (ANOVA: $F_{2, 401} = 69,356$, $p < 0,001$ и ANCOVA: $F_{2, 390} = 66,954$, $p < 0,683$) (рис. 8б). Размеры зародышей увеличивались с увеличением количества осадков в самом жарком квартале (bio18; $r = 0,54$, $p < 0,05$), но уменьшались с увеличением проективного покрытия культивируемой растительности вблизи нерестового водоема (EE7; $r = -0,36$, $p < 0,05$).

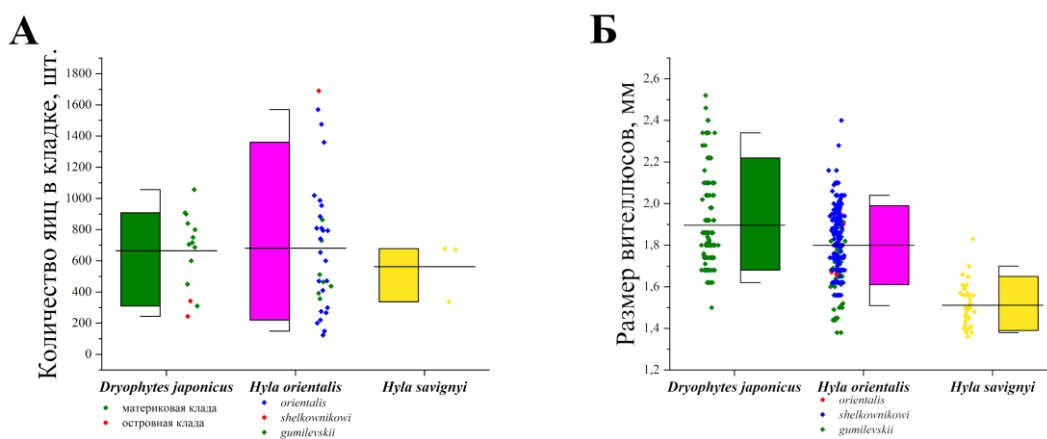


Рисунок 8 – Плодовитость (А) и размеры зародышей (Б) *Dryophytes japonicus*, *Hyla orientalis* и *Hyla savignyi*

Глава 4. Обсуждение

4.1 Морфометрическая изменчивость

Нами было продемонстрировано клинальное увеличение длины тела особей *D. japonicus* с уменьшением среднегодовой температуры. Интересно, что для *H. orientalis* такой закономерности мы не обнаружили. Найденная закономерность *D. japonicus* является уникальной для квакш Северной Евразии и может быть адаптивным ответом на существование в суровых условиях северной периферии ареала.

Нами были определены морфометрические признаки, которые позволяют при использовании современных методов статистической обработки данных прижизненно идентифицировать *D. japonicus* материковой и островной клад, а также *H. orientalis* и *H. savignyi*, но не подвидов восточной квакши. Наличие корреляции распределения особей *D. japonicus*, *H. orientalis* и *H. savignyi* в пространствах PC и DA с биоклиматическими переменными говорит о сильном вкладе климата в морфологическую дивергенцию особей и клад. Различия 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 квакш Северной Евразии являются результатом локальных адаптаций, а климат и изоляция являются основными драйверами микроэволюционных процессов данных групп.

4.2 Продолжительность жизни

Результаты нашей работы продемонстрировали, что продолжительность жизни квакш Северной Евразии географически изменяется в градиенте биоклиматических факторов среды. Полученные модели могут быть уточнены и использованы в будущем при разработке природоохранных мероприятий для сохранения популяций земноводных.

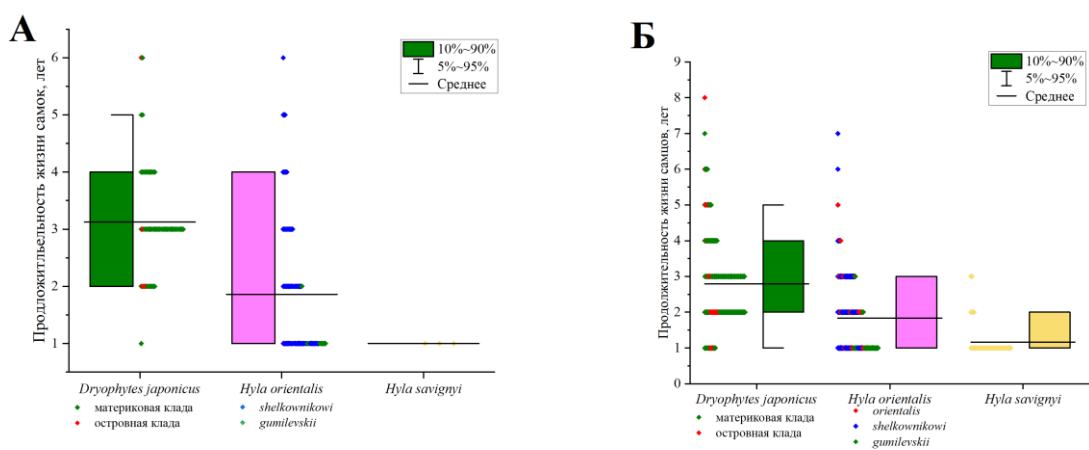


Рисунок 9 – Продолжительность жизни самок (А) и самцов (Б) *Dryophytes japonicus*, *Hyla orientalis* и *Hyla savignyi*

Полученные показатели продолжительности жизни квакш Северной Евразии (рис. 9) являются относительно низкими по сравнению с показателями других представителей палеарктических Hylidae, для которых была определена продолжительность жизни в 4–6 лет (Ляпков, Северцов, 1981; Friedl, Klump, 1997; Kyriakopoulou-Sklavounou, Grumiro, 2002; Özdemir et al., 2012; Altunişik, Özdemir, 2013; Kalayci et al., 2015; Alaei et al., 2021; Reinke et al., 2022), а в отдельных случаях – 9–12 лет (Gokhelashvili, Tarkhnishvili, 1994; Лазарева, 2000; Burraco et al., 2024). 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) и наличие дополнительных линий на срезах (Altunişik, Özdemir, 2013; Alaei et al., 2021).

4.3 Плодовитость и размеры зародышей

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 в настоящему времени пределы этого показателя (450–1450 яиц), отмеченные в целом для вида (Велиева, 1975; Гончаренко, 1981; Кузьмин, 2012; Кидов, 2023).

Плодовитость увеличивалась с увеличением уклона местности (slope). Более важным предиктором скорее является шероховатость среды (roughness), которая объясняет особенности микрорельефа (наличие оврагов, где может

происходить размножение земноводных и развитие кладок) (Amatulli et al., 2018) и также связана с увеличением плодовитости ($r = 0,44$, $p < 0,05$), но была удалена из анализа по причине мультиколлинеарности с уклоном местности ($r = 0,99$, $p < 0,05$). Уменьшение количества яиц в кладке с увеличением температуры в самом влажном квартале, вероятно, связано с сокращением продолжительности существования нерестовых водоемов (MacCracken et al., 2003; Thomas et al., 2004; McMenamin et al., 2008; Brooks, 2009; Matthews, 2010) и гипоксией эмбрионов из-за меньшего содержания кислорода в теплой воде (Pelster, 1999; Anderson, Podrabsky, 2014).

Обнаруженная закономерность уменьшения размеров зародышей с уменьшением количества осадков в самом жарком квартале, вероятно, может снижать внутривидовую конкуренцию на эмбриональных этапах развития земноводных во время ускоренного сокращения продолжительности существования нерестовых водоемов (Caldas et al., 2025). Кроме того, было обнаружено уменьшение размеров зародышей с увеличением проективного покрытия культивируемой растительности (ЕЕ7) вблизи нерестового водоема. Вероятнее всего это опосредованный эффект, который проявляется через увеличение использования пестицидов или других загрязняющих веществ вблизи нерестовых водоемов, которые влияют на липидные запасы эмбрионов (Regerand, Fedorova 2000; Usal et al., 2022).

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 (roughness) ($r = 0,44$), 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в научных изданиях, входящих в Scopus, Web of Science, RSCI

1. 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 [и др.] // Современная герпетология. – 2023. – Т. 23, № 3/4. – С. 138-140. – DOI 10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-138-140. – EDN EROZWC. K1

2. Kidov, A. A. 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. – 2024. – Vol. 51, No. 10. – P. 3213-3218. – DOI 10.1134/S1062359024701991. – EDN AFHDNQ. [Русскоязычная версия: Кидов, А. А. 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. – 2024. – № 2. – С. 235-244. – DOI 10.35885/1684-7318-2024-2-235-244. – EDN MZEPKY]. K1.

3. Кидов, А. А. 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. – 2024. – Т. 328, № 4. – С. 658-670. – DOI 10.31610/trudyzin/2024.328.4.658. – EDN RECUBK. K1.

4. 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 [et al.] // Biology Bulletin. – 2024. – Vol. 51, No. 9. – P. 2808-2817. – DOI 10.1134/S1062359024701656. – EDN RSDPGJ. [Русскоязычная версия: 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 [и др.] // Зоологический журнал. – 2024. – Т. 103, № 6. – С. 108-117. – DOI 10.31857/S0044513424060052. – EDN UISGAC]. K1

Статьи в журналах, индексируемых в РИНЦ

5. Kidov, A. A. 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. – Vol. 18. – P. 781-786. – EDN TWLLCC.

6. Кидов, А. А. 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. – 2024. – № 3. – С. 77-83. – DOI 10.26897/2949-4710-2024-2-3-77-83. – EDN MKFGZK.

Публикации в сборниках трудов конференций

7. О возможности применения индексов пропорциональности тела для идентификации подвидов восточной квакши, *Hylaorientalis* (Amphibia, Anura, Hylidae) / Р. А. Иволга, Д. В. Гуридова, В. О. Ерашкин [и др.] // Международная научная конференция молодых учёных и специалистов, посвящённая 160-летию Тимирязевской академии, [г. Москва, 2-4 июня 2025 г.] : сборник статей : в 2 т. Т. 2. – Москва: РГАУ - МСХА, 2025. – С. 118-120. – EDN ТВНХUU.

Патенты/свидетельства

8. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2024625977 Российская Федерация. Возраст земноводных в популяциях Северной Евразии: № 2024625800: заявл. 29.11.2024: опубл. 13.12.2024, Бюл. № 12 / Р. А. Иволга, А. А. Кидов, Т. Э. Кондратова; правообладатель Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева». – EDN JREFKS.

9. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2025626046 Российская Федерация. Оценка состояния популяций земноводных Северной Евразии: продолжительность жизни и размер тела восточной квакши (*Hyla orientalis*) на протяжении ареала: заявл. 28.11.2025: опубл. 11.12.2025, Бюл. № 12 / А. А. Кидов, Р. А. Иволга, Т. Э. Кондратова [и др.]; правообладатель Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева». – EDN RDPQTF.