



Возрастная структура и рост *Dryophytes japonicus* (Amphibia: Anura: Hylidae) на островах Сахалин и Кунашир (Дальний Восток России)

А.А. Кидов*, Р.А. Иволга и Т.Э. Кондратова

Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, ул. Тимирязевская 49, 127550 Москва, Россия; e-mail: kidov_a@mail.ru

Представлена 9 июня 2024; после доработки 5 ноября 2024; принята 12 ноября 2024.

РЕЗЮМЕ

В работе приведены результаты изучения возраста и роста островных популяций дальневосточной квакши *Dryophytes japonicus* (Günther, 1859) методом скелетохронологии. Сбор материала осуществляли в III декаде июля 2023 г. на о. Сахалин (с. Пионеры, Холмский район) и на о. Кунашир (между п. Южно-Курильск, п. Лагунное и с. Отрада). Всего были изучены препараты (срезы третьей фаланги пальца задней конечности) от 91 особи: 43 с Сахалина (25 неполовозрелых, 1 самка и 17 самцов) и 48 с Кунашира (3 неполовозрелых, 6 самок и 39 самцов). Средний возраст половозрелых самцов с Сахалина составил 3.2 ± 1.60 лет (размах 1–5 лет), а с Кунашира – 2.6 ± 1.61 лет (размах 1–8 лет). Ожидаемая продолжительность жизни самцов после достижения половой зрелости на Сахалине равнялась 3.88 годам ($S = 0.704$), а на Кунашире – 3.13 годам ($S = 0.620$). Единственная отловленная на Сахалине взрослая самка имела возраст 2 года. Возраст взрослых самок на Кунашире – 2–6 лет (в среднем 3.0 ± 1.55). Ожидаемая продолжительность жизни у самок на Кунашире после достижения половой зрелости равнялась 2.70 годам ($S = 0.545$). Длина тела самцов на Сахалине составляла 36.17–41.07 мм (в среднем 38.50 ± 1.66), а на Кунашире – 35.17–43.13 мм (в среднем 39.41 ± 2.07). Длина тела самок на Кунашире составляла 39.81–45.18 мм (в среднем 42.17 ± 1.93). Совокупность самок всех возрастов на Кунашире была статистически значимо крупнее совокупностей самцов с каждого локалитета. Совокупности самцов всех возрастов с Сахалина и Кунашира по длине тела между собой не различались. Длина тела половозрелых квакш разного возраста и пола с Сахалина и Кунашира достоверно различалась. Квакши в обоих локалитетах интенсивно растут до полового созревания, после чего темпы их роста заметно замедляются. Длина тела самцов статистически значимо увеличивалась с возрастом. Отмечается, что квакши на Сахалине и Кунашире достигают половой зрелости (самцы – после первой зимовки, а самки – после второй) раньше, чем особи континентальных популяций, при этом островные *D. japonicus* характеризуются схожей с континентальными популяциями продолжительностью жизни. Предполагается, что это обусловлено мягким климатом острова и почти полным отсутствием хищников.

Ключевые слова: бесхвостые амфибии, дальневосточная квакша, продолжительность жизни, скелетохронология

Age structure and growth of *Dryophytes japonicus* (Amphibia: Anura: Hylidae) on Sakhalin and Kunashir Islands (Russian Far East)

A.A. Kidov*, R.A. Ivolga and T.E. Kondratova

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Timiryazevskaya St. 49, 127550 Moscow, Russia; e-mail: kidov_a@mail.ru

Submitted June 9, 2024; revised November 5, 2024; accepted November 12, 2024.

* Автор-корреспондент / Corresponding author

ABSTRACT

The article presents the results of studying the age and growth in island populations of the Japanese tree frog, *Dryophytes japonicus* (Günther, 1859), by the skeletochronology method. The material was collected in the last ten days of July 2023 on Sakhalin Island (Pionery village, Kholmsky District) and on Kunashir Island (between the Yuzhno-Kurilsk settlement, Lagunnoe village, and Otrada village). In total, preparations (sections of the third phalanx from a hind-limb finger) from 91 individuals were studied: 43 from Sakhalin (25 immature, 1 female, and 17 males) and 48 from Kunashir (3 immature, 6 females, and 39 males). The average age of sexually mature males from Sakhalin was 1–5 years (on average 3.2 ± 1.60) and from Kunashir 1–8 years (on average 2.6 ± 1.61). The estimated life expectancy of males after puberty on Sakhalin was 3.88 years ($S = 0.704$) and on Kunashir 3.13 years ($S = 0.620$). The only adult female captured on Sakhalin was 2 years old. The age of adult females on Kunashir was 2–6 years (on average 3.0 ± 1.55). The estimated life expectancy of females on Kunashir after reaching puberty was 2.70 years ($S = 0.545$). The body length of males on Sakhalin was 36.17–41.07 mm (on average 38.50 ± 1.66) and on Kunashir 35.17–43.13 mm (on average 39.41 ± 2.07). The body length of females on Kunashir was 39.81–45.18 mm (on average 42.17 ± 1.93). The aggregate of females of all ages on Kunashir was statistically significantly larger than aggregates of males from each locality. Body lengths of males of all ages from Sakhalin and Kunashir did not differ between them. Body lengths of sexually mature hylids of different ages and sexes from Sakhalin and Kunashir differed significantly. *Dryophytes japonicus* in both localities grow intensively until puberty, after which their growth rate slows down. The body length of males increased statistically significantly with age. It is noted that tree frogs on Sakhalin and Kunashir reach puberty (males after the first wintering and females after the second) earlier than individuals from mainland populations, with island *D. japonicus* being characterised by similar longevity to mainland populations. It is assumed that this phenomenon is due to the mild climate of this island and the almost complete absence of predators.

Key words: tailless amphibians, Japanese tree frog, life expectancy, skeletochronology

ВВЕДЕНИЕ

Длительное время считалось, что Дальний Восток России, Монголию, северо-восточный Китай, Корею и Японию населяет один вид – дальневосточная квакша *Dryophytes japonicus* (Günther, 1859) (Банников и др. [Bannikov et al.] 1977; Кузьмин [Kuzmin] 2012). Проведение специальных молекулярно-генетических исследований показало (Li et al. 2015; Dufresnes et al. 2016), что на этой территории обитают представители двух клад, вероятно, видового ранга: первая – на северных Японских островах (Хонсю и Хоккайдо), на южных Курилах (острова Кунашир и Шикотан) и на Сахалине (Рис. 1); вторая – на юго-западе Японии, Корейском полуострове, в Китае, Монголии и на материковой части Дальнего Востока России. Так как в оригинальном описании типовая территория дальневосточной квакши обозначена как «Япония» (Günther 1858), где отмечены обе формы, до настоящего времени остается неясным, к какой из этих клад следует применять видовое название *D. japonicus* (Dufresnes et al. 2016).

Несмотря на неослабевающее внимание к филогении и филогеографии квакш Дальнего

Востока (Andersen et al. 2022; Borzee 2024), возрастной состав популяций и особенности их роста изучены слабо (Ляпков и Северцов [Lyarkov and Severtsov] 1981; Лазарева [Lazareva] 2000; Кидов и др. [Kidov et al.] 2024), а островные популяции остаются совершенно неизученными. Информация о таких важных адаптивных характеристиках организма, как размеры тела, возраст достижения полового созревания, продолжительность жизни и темпы роста (Боркин и Тихенко [Borkin and Tikhenko] 1979; Sinsch 2015; Brum et al. 2019) для *D. japonicus* Сахалина и Курил отсутствует. В целом для островных популяций амфибий в сравнении с континентальными в литературе приведены сведения как об увеличении (Castellano et al. 1999; Wu et al. 2006; Wang et al. 2009; Kutrup et al. 2011; Li et al. 2011), так и об уменьшении (Altunışik et al. 2014; Wu et al. 2022) значений этих показателей. При этом, учитывая возможную видовую самостоятельность *D. japonicus* Курил и Сахалина, данные об особенностях их возрастной структуры и роста в сравнении с материковыми популяциями представляют особый интерес.

Традиционно наиболее распространенным методом определения возраста земноводных

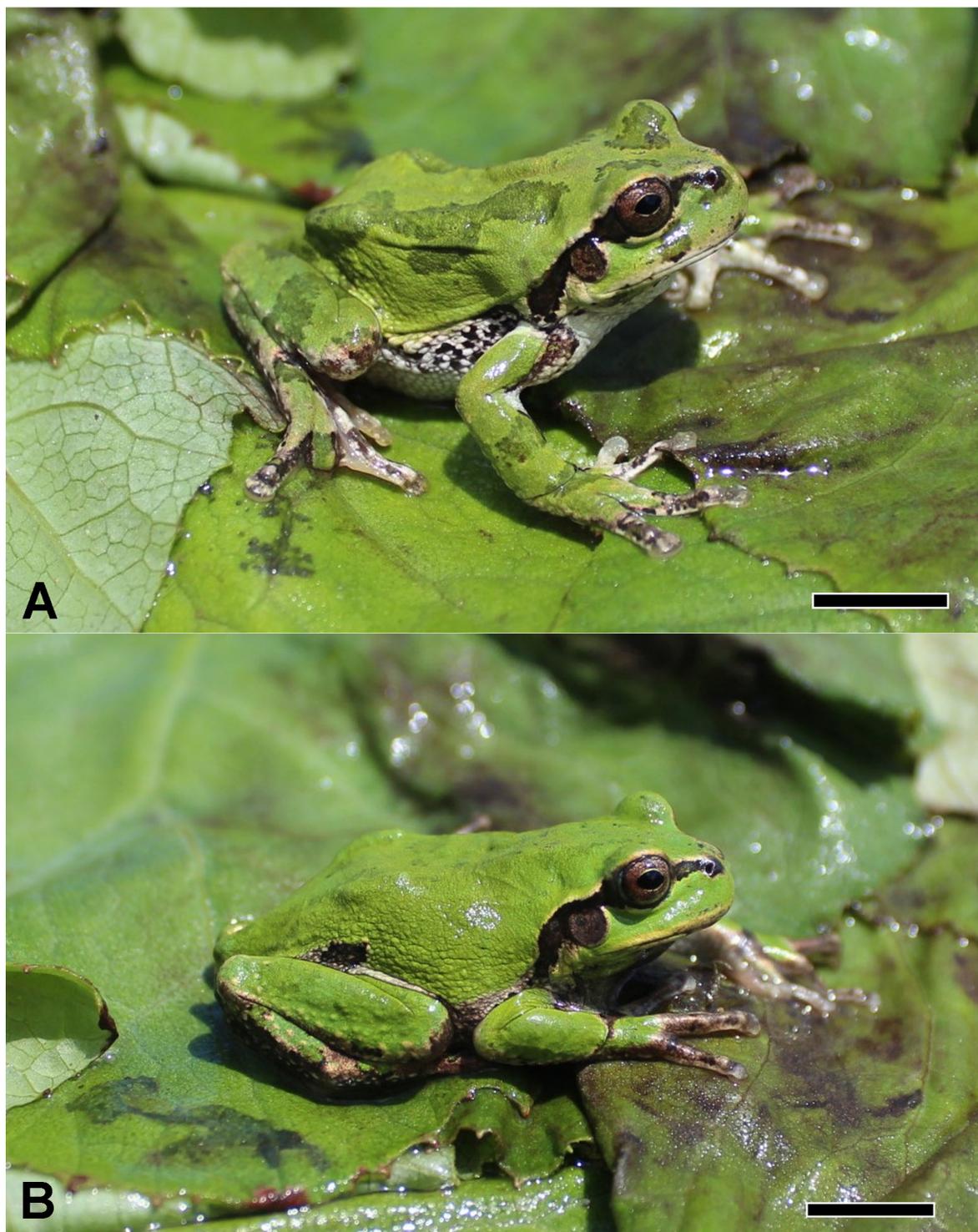


Рис. 1. Самка (A) и самец (B) *Dryophytes japonicus* на Кунашире (Сахалинская область, Южно-Курильский городской округ, окрестности п. Южно-Курильск). Июль 2023 г. Мерная шкала: 10 мм.

Fig. 1. Female (A) and male (B) *Dryophytes japonicus* on Kunashir Island (Sakhalin Oblast, Yuzhno-Kurilsky District, vicinity of Yuzhno-Kurilsk). July 2023. Scale bar: 10 mm.

остаётся скелетохронология – прямой подсчет линий остановленного роста, которые в периоды гибернаций или эстиваций формируются в трубчатых костях (Castanet 1994; Smirina 1994). 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; Tapley et al. 2023).

Целью настоящего исследования является характеристика возрастной структуры и особенностей роста у дальневосточной квакши на островах Сахалин и Кунашир при помощи метода скелетохронологии.

Сокращения учреждений. РГАУ – МСХА (RSAU – МТАА), Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева (Москва, Россия).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала осуществляли в III декаде июля 2023 г. в двух локалитетах Сахалинской области: на о. Сахалин в окрестностях с. Пионеры Холмского района (47°16' с. ш., 141°01' в. д., 3 м над ур. м.) и на о. Кунашир преимущественно в долине р. Серебрянка (между п. Южно-Курильск, п. Лагунное и с. Отрада, 44°02' с. ш., 145°50' в. д., 6 м над ур. м.) (Рис. 2).

Квакши на Сахалине населяют только узкую прибрежную полосу разнотравных лугов с редкой древесной растительностью из *Betula ermanii*, *Salix* sp., *Sorbus commixta*, *Quercus mongolica* (Рис. 2). Напротив, 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*.

По нашим наблюдениям, в обоих обследованных локалитетах *D. japonicus* является многочисленным видом, по числу встречен-

ных особей превосходя другие синтопические виды амфибий (*Bufo sachalinensis* Nikolskii, 1905 и *Rana piriica* Matsui, 1991 на Сахалине и *R. piriica* – на Кунашире).

По литературным данным, зимовка квакш начинается в сентябре – начале октября (Басарукин [Basarukin] 1984b; Боркин и Басарукин [Borkin and Basarukin] 1987). Квакши зимуют в листовом опаде, щелях в земле, норах грызунов, кучах камней, дуплах деревьев, под бревнами и корой (Емельянов [Emelianov] 2018). Выход из зимовки отмечают в конце мая – июне при температуре воздуха днем не ниже +10–17°C, когда еще бывают ночные заморозки до 0°C (Басарукин [Basarukin] 1984a; Боркин и Басарукин [Borkin and Basarukin] 1987). Размножение обычно начинается уже через 4–5 суток после выхода из зимовки (Басарукин [Basarukin] 1984b; Басарукин [Basarukin] 1982). Икрометание в отдельной популяции растянуто на несколько недель, поэтому размножение обычно заканчивается только в конце июня – июле (Басарукин [Basarukin] 1982, 1984a). Метаморфоз обычно происходит в конце июля – августе и часто длится до середины сентября даже в пределах одной популяции (Басарукин [Basarukin] 1984b). Таким образом, сезон активности квакш на Дальнем Востоке России составляет 4–5 месяцев (с конца мая – начала июня по конец сентября – начало октября). Учитывая длительный (около 2 месяцев) период икрометания и, как следствие, растянутый метаморфоз, размеры особей после первой зимовки должны сильно варьировать.

При проведении исследований на Сахалине и Кунашире в нерестовых водоёмах мы отлавливали вокализирующих самцов и пары в амплексусе, а неполовозрелых особей (в том числе и сеголетов) – на маршрутах. Для каждой особи определяли пол по внешним признакам (в случае, если пол не могли достоверно установить, особь относили к группе неполовозрелых), измеряли длину тела (SVL), отсекали третью фалангу четвертого пальца правой задней конечности и выпускали. У двух погибших под колесами автомобилей квакш, помимо фаланги пальца, извлекали еще и кость голени.

Оценку возраста осуществляли по стандартной процедуре методом скелетохронологии (Смирин [Smirina] 1989) путем подсчета линий остановки роста на срезах фаланг пальцев,

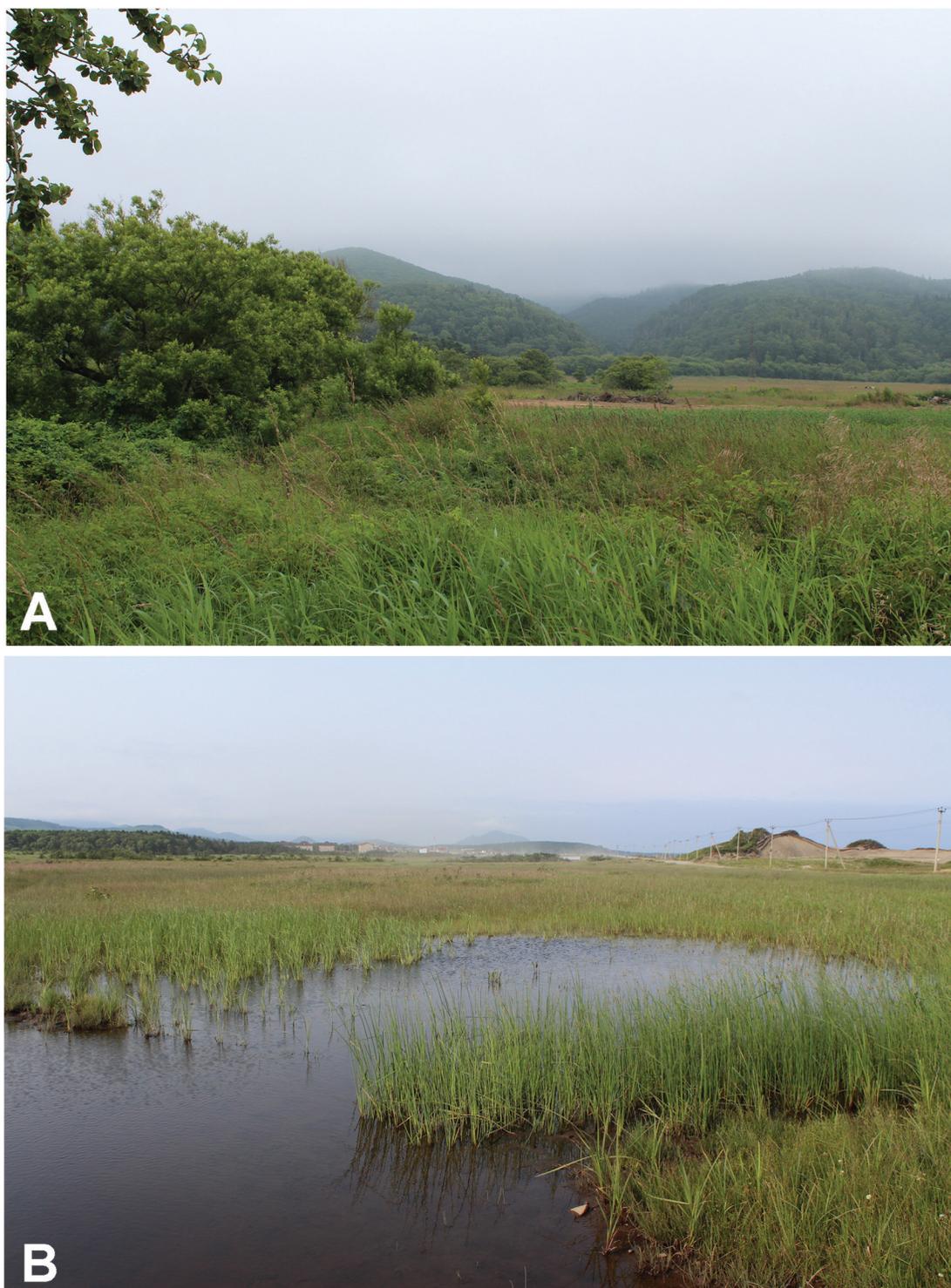


Рис. 2. Места сбора *Dryophytes japonicus* на Сахалине (Сахалинская область, Холмский район, окрестности с. Пионеры) (А) и Кунашире (Южно-Курильский городской округ, окрестности п. Южно-Курильск) (В). Июль 2023 г.

Fig. 2. *Dryophytes japonicus* collection sites on Sakhalin (Sakhalin Oblast, Kholmsky District, vicinity of Pionery village) (A) and Kunashir islands (Yuzhno-Kurilsky District, vicinity of Yuzhno-Kurilsk settlement) (B). July 2023.

декальцинированных и окрашенных гематоксилином Эрлиха. Мы использовали метод обратного расчисления для определения количества резорбированных линий склеивания (Nemelaar 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 средних значений диаметров второй линии, значит резорбции не происходило. Напротив, если значения диаметров первой видимой линии были равны или больше средних значений диаметров второй линии, значит первая линия была резорбирована. Фотографии препаратов выполнены при 100-кратном увеличении цифровой камерой Levenhuk M500 BASE. Всего были изучены препараты от 91 особи: 43 с Сахалина (25 неполовозрелых, 1 самка и 17 самцов) и 48 с Кунашира (3 неполовозрелых, 6 самок и 39 самцов).

Статистическую обработку и визуализацию данных производили в программах STATISTICA 10 и OriginPro 2022. Рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также размах признаков (min–max). Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли критериями Лиллиефорса и Левена. Анализ данных осуществляли при помощи дисперсионного анализа (F), теста Тьюки (Q), t -критерия Стьюдента (t_{st}), U -критерия Манна-Уитни (U) и Ета-квадрата (η^2). Предельную длину тела (SVL_{max}) и коэффициент роста (k) квакш рассчитывали с помощью нелинейного оценивания (R^2), применяя уравнение фон Берталанфи (Bertalanffy 1938):

$$SVL_t = SVL_{max} - (SVL_{max} - SVL_{met}) * e^{-k*(t+0.17)},$$

где SVL_t – длина тела особей определенной возрастной группы (t), а SVL_{met} – размер молодых квакш после окончания метаморфоза (16.38 ± 0.816 мм – средняя длина тела сеголетков ($n = 3$) сразу же после метаморфоза из с. Пионеры). Оценку выживаемости (S) половозрелых квакш на основании распределения возрастов определяли по формуле Робсона и Чепмена (Robson and Chapman 1961):

$$S = T / (T + n - 1),$$

где S – годовая оценка выживаемости; $T = n_{i+1} + 2n_{i+2} + 3n_{i+3} + \dots$; $n = \sum n_i$, где n_i – число особей в возрастной группе i . Ожидаемую продолжительность жизни (ESP) квакш оценивали по формуле Себера (Seber 1973):

$$ESP = 0.5 + 1 / (1 - S),$$

где ESP – ожидаемая продолжительность жизни, S – показатель выживаемости. ESP может отличаться от максимального зарегистрированного возраста изученных особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

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. 3). Число линий остановленного роста на срезах голеней и фаланг пальцев совпадало (Рис. 4).

Средний возраст половозрелых самцов с Сахалина составил 3.2 ± 1.60 года при размахе от 1 до 5 лет, а с Кунашира 2.6 ± 1.61 года и 1–8 лет соответственно. Модальный возраст самцов из первой популяции 5 лет (35% выборки), а из второй – 2 года (51% выборки). Ожидаемая продолжительность жизни самцов после достижения половой зрелости на Сахалине равнялась 3.88 годам ($S = 0.704$), а на Кунашире – 3.13 годам ($S = 0.620$).

Только одна половозрелая самка в возрасте двух лет была отловлена нами на Сахалине. Средний возраст половозрелых самок на Кунашире составил 3.0 ± 1.55 года при размахе признака от 2 до 6 лет. Большинство из них (50% выборки) были двухлетними (Рис. 5), а ожидаемая продолжительность жизни после достижения половой зрелости равнялась 2.70 годам ($S = 0.545$).

Средний возраст статистически значимо не различался ни у квакш разного пола с Кунашира ($U = 87.0$, $p = 0.317$), ни при сравнении между собой самцов по этому признаку с Сахалина и Кунашира ($t_{st} = 1.31$, $p = 0.194$).

Средняя длина тела самцов с Сахалина составила 38.50 ± 1.66 мм (размах признака 36.17–41.07 мм), а с Кунашира 39.41 ± 2.07 мм (размах признака 35.17–43.13 мм) (Табл. 1). Средняя

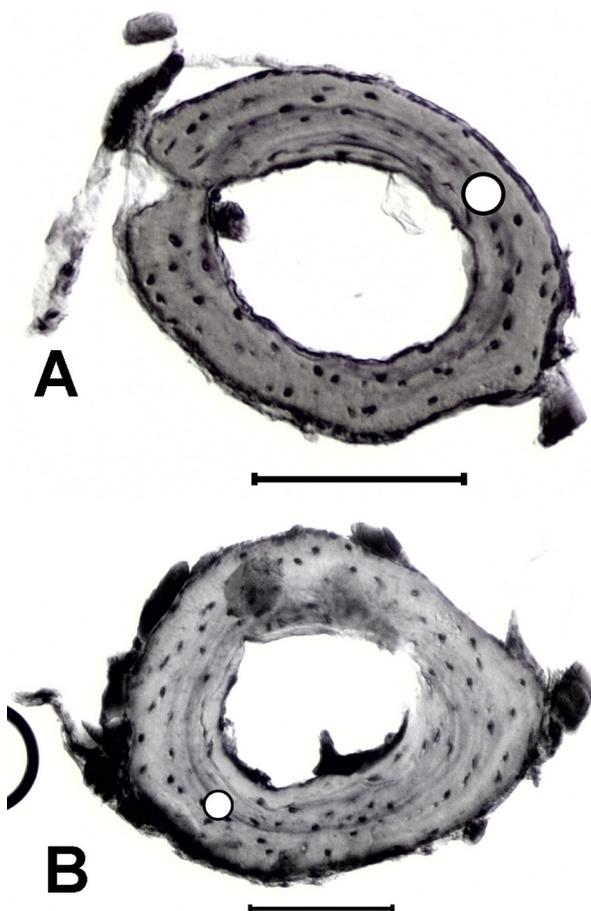


Рис. 3. Поперечные срезы фаланги пальца неполовозрелой особи (длина тела – 28.88 мм) (А) и половозрелого самца (длина тела – 38.00 мм) (В) *Dryophytes japonicus* в возрасте года. Остров Кунашир (Сахалинская область, Южно-Курильский городской округ, окрестности п. Южно-Курильск). Белыми точками обозначены линии остановленного роста. Мерная шкала: 0.1 мм.

Fig. 3. Cross sections of finger phalanx from immature specimen (body length – 28.88 mm) (A) and adult male (body length – 38.00 mm) (B) of *Dryophytes japonicus* at one year of age. Kunashir Island (Sakhalin Oblast, Yuzhno-Kurilsky District, vicinity of Yuzhno-Kurilsk). White dots indicate lines of arrested growth. Scale bar: 0.1 mm.

длина тела у самок с Кунашира равнялась 42.17 ± 1.93 мм при размахе от 39.81 до 45.18 мм.

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

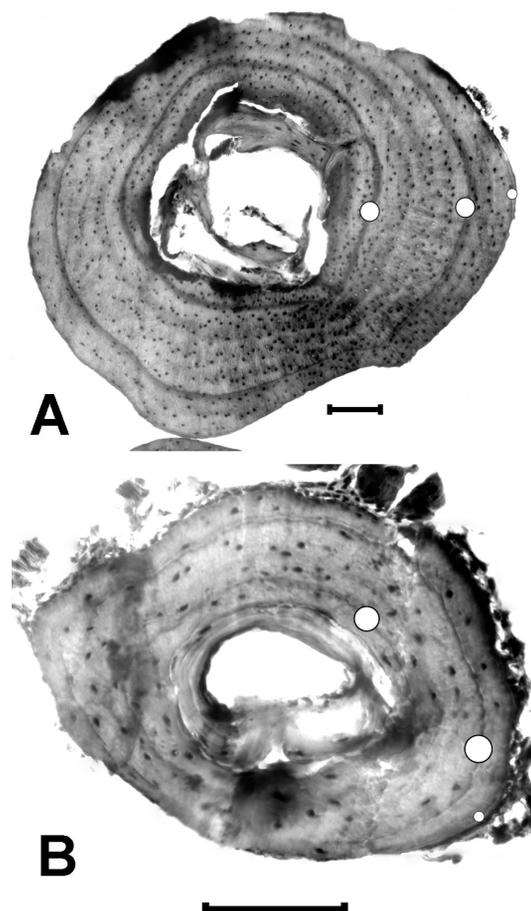


Рис. 4. Поперечные срезы кости голени (А) и фаланги пальца (В) трехлетнего самца *Dryophytes japonicus* с острова Кунашир (Сахалинская область, Южно-Курильский городской округ, окрестности п. Южно-Курильск). Белыми точками обозначены линии остановленного роста. Масштабная шкала: 0.1 мм.

Fig. 4. Cross sections of tibia bone (A) and finger phalanx (B) of three-year-old male *Dryophytes japonicus* from Kunashir Island (Sakhalin Oblast, Yuzhno-Kurilsky District, vicinity of Yuzhno-Kurilsk). White dots indicate lines of arrested growth. Scale bar: 0.1 mm.

длину, чем неполовозрелые квакши с Сахалина ($Q = 7.70$, $p < 0.001$ и $Q = 10.63$, $p < 0.001$ соответственно). При сравнении неполовозрелых животных из разных локалитетов квакши с Сахалина были крупнее квакш с Кунашира ($Q = 3.61$, $p = 0.069$ и $Q = 4.04$, $p = 0.035$ соответственно).

Средняя длина тела половозрелых квакш разного возраста и пола с Сахалина и Кунаши-

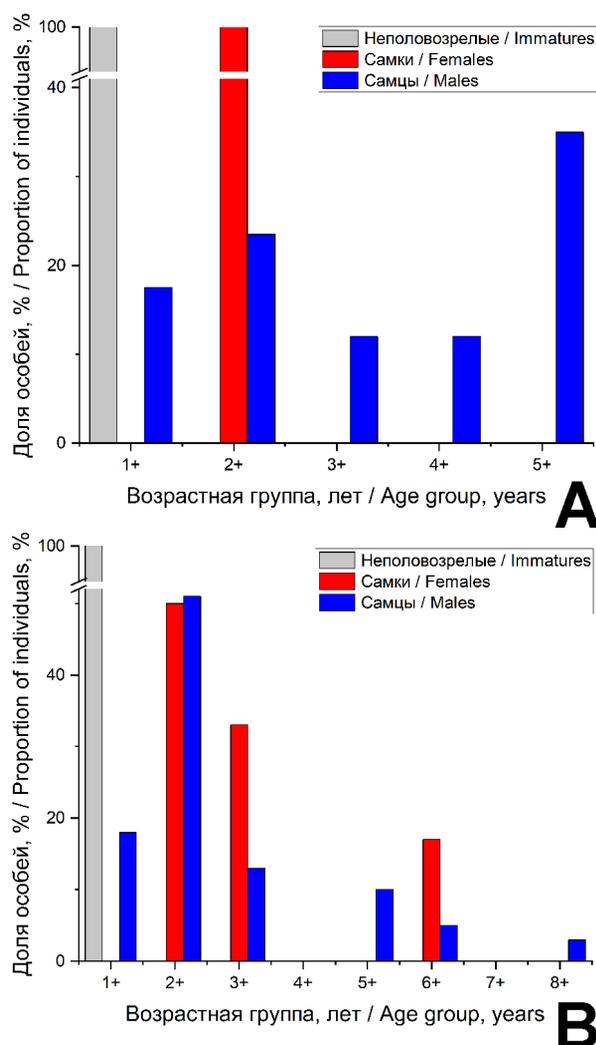


Рис. 5. Возрастная структура *Dryophytes japonicus* на островах Сахалин (А) и Кунашир (В).

Fig. 5. *Dryophytes japonicus* age structure on Sakhalin (A) and Kunashir (B) Islands.

ра 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 од-

нолетние 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).

Квакши в изученных популяциях интенсивно растут до полового созревания, после чего темпы их роста заметно замедляются (Рис. 6). 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.

Расчитанные 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. При этом как SVL_{max} , так и k у самцов с Кунашира были выше, чем у самцов с Сахалина (Табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показывает, что часть самцов *D. japonicus* на Сахалине и Кунашире достигает 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. Это – относительно высокий показатель по сравнению с другими представителями палеарктических Hylidae Rafinesque, 1815: *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) доживают до 4–6 лет (Friedl and Klump 1997; Kyriakopoulou-Sklavounou and Grumiro 2002), *H. molleri* Bedriaga, 1889 – до 5 лет (Reinke et al. 2022), *H. orientalis* – до 4–6 лет (Özdemir et al. 2012; Altunişik and Özdemir 2013; Кидов и др. [Kidov et al.] 2023c), *H. savignyi* Audouin, 1827 – до 6 лет (Kalayci et al. 2015; Alaei et al. 2021), материковые популяции *D. japonicus* – до 4–6 лет (Ляпков и Северцов [Lyapkov and Severtsov] 1981; Кидов и др. [Kidov et al.] 2024).

Максимальный зарегистрированный нами возраст самцов на Сахалине оказался значительно ниже (5 лет), однако доля самых старших особей в выборке была высока (35.3%). Вероятно, в изученную группу не попали особи более старших возрастов, поэтому нельзя исключить,

Таблица 1. Длина тела *Dryophytes japonicus* в разных половозрастных группах.
Table 1. *Dryophytes japonicus* body length in different age and sex groups.

Возрастная группа Age group	Локалитет / Locality											
	Сахалин / Sakhalin						Кунашир / Kunashir					
	неполовозрелые juveniles		самки females		самцы males		неполовозрелые immatures		самки females		самцы males	
п	SVL, мм SVL, mm	п	SVL, мм SVL, mm	п	SVL, мм SVL, mm	п	SVL, мм SVL, mm	п	SVL, мм SVL, mm	п	SVL, мм SVL, mm	
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
Итого для выборки Total for sample	28	$\frac{28.78 \pm 4.925}{15.67-33.81}$	1	41.20	17	$\frac{38.50 \pm 1.660}{36.17-41.07}$	3	$\frac{33.06 \pm 3.423}{29.34-36.08}$	6	$\frac{42.53 \pm 1.913}{39.81-45.18}$	39	$\frac{39.41 \pm 2.076}{35.17-43.13}$

Таблица 2. Рассчитанные значения предельной длины тела (SVL_{max}) и коэффициента скорости роста (k) согласно уравнению роста Бергаланфи для *Dryophytes japonicus*.

Table 2. Calculated values of the asymptotic size (SVL_{max}) and growth rate coefficient (k) according to the Bertalanffy's growth equation for *Dryophytes japonicus*.

Локалитет Locality	Пол	п	Показатель / Parameter										
			SVL_{max}	SE	$\pm 95\%$	p	k	SE	$\pm 95\%$	p	R^2		
Сахалин Sakhalin	самки females	1	-	-	-	-	>0.05	-	-	-	-	>0.05	0.918
	самцы males	17	40.40	1.087	38.21	42.59	<0.001	0.80	0.083	0.64	0.97	<0.001	0.896
Кунашир Kunashir	самки females	7	46.62	2.812	40.26	52.98	0.002	0.65	0.151	0.31	1.00	0.002	0.973
	самцы males	39	41.18	0.670	39.83	42.53	<0.001	1.23	0.143	0.94	1.51	<0.001	0.927

Примечание. SVL_{max} – предельная длина тела, SE – стандартная ошибка, k – коэффициент скорости роста.

Note. SVL_{max} – asymptotic size, SE – standard error, k – growth rate coefficient.

что максимальный возраст самцов с Сахалина может быть выше.

Ранее для некоторых таксонов бесхвостых земноводных островных и континентальных популяций были отмечены различия в размерах тела, темпах развития, линейном росте и воз-

растном составе (Castellano et al. 1999; Wu et al. 2006; Wang et al. 2009; Kutrup et al. 2011; Li et al. 2011; Altunışik et al. 2014). Традиционно считалось (Кузьмин [Kuzmin] 2012; Кузьмин и Маслова [Kuzmin and Maslova] 2005), что континентальные *D. japonicus* являются относительно поздно

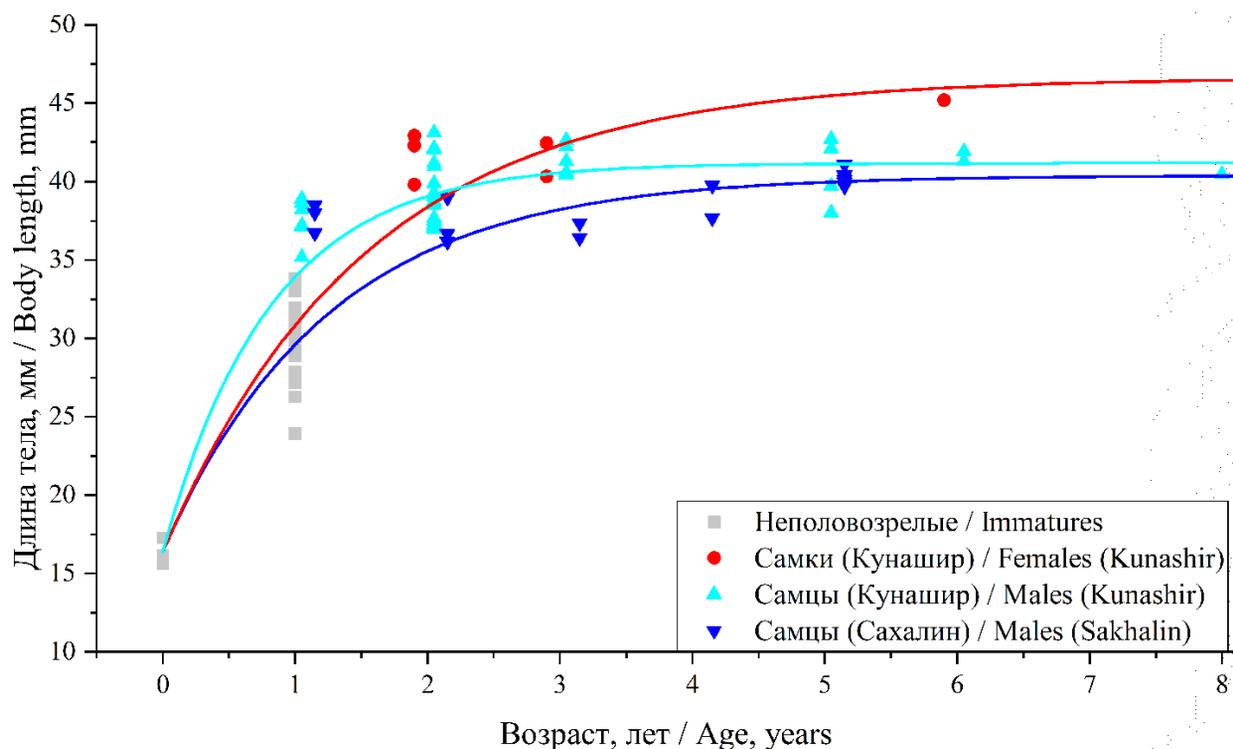


Рис. 6. Траектории роста *Dryophytes japonicus* на островах Сахалин и Кунашир в соответствии с измеренной длиной тела (SVL) в каждой возрастной группе.

Fig. 6. *Dryophytes japonicus* growth trajectories on Sakhalin and Kunashir islands according to measured body length (SVL) in each age group.

созревающими и долгоживущими. В исследованиях С.М. Ляпкина и А.С. Северцова [Lyarkov and Severtsov] (1981) на севере Приморского края (Сихотэ-Алинский заповедник) большую часть половозрелых особей составляли особи в возрасте 3–4 лет, а максимальная продолжительность жизни равнялась 6 годам. О.Г. Лазарева [Lazareva] (2000) указывала, что половая зрелость дальневосточной квакши в центральной части Хабаровского края (Комсомольский заповедник) наступает на 3–4 год жизни, а предельный возраст составляет 10 (самцы) – 11 (самки) лет. Однако в работе А.А. Кидова с соавторами [Kidov et al.] (2024) было показано, что на юге Приморского края (город Фокино и его окрестности) *D. japonicus* характеризуются минимальными среди всех изученных популяций возрастом достижения половой зрелости (для самок и самцов уже после первой зимовки) и продолжительностью жизни (5 лет). Это может объясняться как климатическими, так

и антропогенными причинами: ранее на европейских видах амфибий было продемонстрировано, что усиление урбанизации способствует сокращению продолжительности жизни животных с одновременным снижением возраста достижения половой зрелости (Cayuela et al. 2022).

Результаты настоящей работы демонстрируют, что, в отличие от изученных особей *D. japonicus* большинства континентальных популяций (север Приморского края и Хабаровский край), квакши на островах Сахалин и Кунашир характеризуются ранним достижением половой зрелости (самцы – после первой зимовки, а самки – после второй), сходным с популяцией крайнего юга Приморского края, но, в отличие от нее, высокой продолжительностью жизни. Мы предполагаем, что наблюдаемые особенности островных квакш обусловлены благоприятными природно-климатическими условиями их местообитаний, в частности избыточным увлажнением большую часть года, способствующим

длительному наполнению нерестовых водоемов в сезон наземной активности и высокому снежному покрову в период зимовки. Также для прибрежных территорий этих островов характерны очень слабые суточные перепады температур, которые, наряду с высоким уровнем осадков, обеспечивают особенно выраженный здесь эффект «дальневосточного крупнотравья» (Белая и Морозов [Belaya and Morozov] 1994; Корзников и др. [Korznikov et al.] 2019).

Относительно большая продолжительность жизни, размеры тела и темпы роста дальневосточной квакши с Кунашира могут объясняться более мягким, в сравнении с Сахалином, морским муссонным климатом под влиянием теплого течения Соя (Бобков [Bobkov] 2004), а также низким прессом со стороны хищников. Согласно теории истории жизни (Palkovacs 2003; Li et al. 2011), размер тела, средний возраст, доля особей старших возрастных групп и плотность животных островных популяций отрицательно коррелируют с видовым богатством хищников и положительно связаны с доступностью ресурсов среды. По-видимому, это утверждение справедливо для популяции квакши на Кунашире. В частности, на острове отсутствуют большинство наземных батрахофагов, присутствующих на материке и на Сахалине. Так, из потенциальных врагов, отмеченных для *D. japonicus* в целом по ареалу (Кузьмин и Маслова [Kuzmin and Maslova] 2005; Кузьмин [Kuzmin] 2012), на Кунашире не встречается ни одного.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена за счет средств Программы развития РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030».

ЛИТЕРАТУРА

- Alaei R., Pesarakloo A., Najibzadeh M. and Mirkamali S.J. 2021. Life-history traits and the first demographic data of Iranian population of the West Asian Lemon-Yellow Tree Frog, *Hyla savignyi* (Audouin, 1827). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **67**(3): 247–261. <https://doi.org/10.17109/AZH.67.3.247.2021>
- Altunişik A. and Özdemir N. 2013. Body size and age structure of a highland population of *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, in northern Turkey. *Herpetozoa*, **26**(1/2): 49–55.
- Altunişik A., Ergül Kalayci T., Gül Ç., Özdemir N. and Tosunoğlu M. 2014. A skeletochronological study of the smooth newt *Lissotriton vulgaris* (Amphibia: Urodela) from an island and a mainland population in Turkey. *Italian Journal of Zoology*, **81**(3): 381–388. <https://doi.org/10.1080/11250003.2014.938134>
- Andersen D., Maslova I.V., Purevdorj Z., Li J.-T., Messenger K.R., Ren J.-L., Jang Y. and Borzee A. 2022. East palearctic treefrog past and present habitat suitability using ecological niche models. *PeerJ*, **10**(6): e12999. <https://doi.org/10.7717/peerj.12999>
- Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K. and Szczerbak N.N. 1977. A guide of amphibians and reptiles of the fauna of the USSR. Prosveshchenie, Moscow, 415 p. [In Russian].
- Basarukin A.M. 1982. Herpetofauna of the Kunashir Island. In: V.G. Voronov (Ed.). Ecological and faunal studies of some vertebrates of Sakhalin and the Kuril Islands. Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, Vladivostok: 3–19. [In Russian].
- Basarukin A.M. 1984a. Breeding of the far eastern tree frog on Sakhalin Island. In: I.G. Korneva (Ed.). Ecologo-Phenological Research in the Sakhalin Region. DVNC AN SSSR, Vladivostok: 123–126. [In Russian].
- Basarukin A.M. 1984b. Life cycles of amphibians and reptiles in the southern Sakhalin. In: I.G. Korneva (Ed.). Ecologo-Phenological Research in the Sakhalin Region. DVNC AN SSSR, Vladivostok: 117–122. [In Russian].
- Belaya G.A. and Morozov V.L. 1994. Far Eastern coarse grasses – a special type of vegetation. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, **99**(3): 65–76. [In Russian].
- Bertalanffy L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws. II). *Human Biology*, **10**: 181–213.
- Bobkov A.A. 2004. The Soya Current: a biogeographic perspective. In: A.I. Kafanov (Ed.). General issues of marine biogeography: In memory of academician O.G. Kusakin. Dalnauka, Vladivostok: 182–199. [In Russian].
- Borkin L.J. and Basarukin A.M. 1987. Herpetofauna of Kurilsky Reserve. In: I.S. Darevsky and V.G. Krever (Eds). Amphibians and reptiles of reserves. State Committee for the Management of Hunting and Reserves, Moscow: 119–127. [In Russian].
- Borkin L.J. and Tikhenko N.D. 1979. Some aspects of morphological variability, color polymorphisms, growth, population structure and daily activity of the pond frog, *Rana lessonae*, on the northern border of its range. In: Ecology and systematics of amphibians and reptiles: Proceedings of the Zoological Institute, Zoological Institute AS USSR, Leningrad, **89**: 18–54. [In Russian].

- Borzee A. 2024.** Continental Northeast Asian amphibians. Origins, behavioural ecology, and conservation. Elsevier, London, 231 p.
- Brum A., Loebens L., Santos M.B. and Cechin S.Z. 2019.** First record of growth rings for 11 native subtropical anuran species of South America. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **91**(4): e20190154. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920190154>
- Castanet J. 1994.** Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology*, **40**(2–4): 174–192. <https://doi.org/10.1159/000213586>
- Castellano S., Rosso A., Doglio S. and Giacoma C. 1999.** Body size and calling variation in the green toad (*Bufo viridis*). *Journal of Zoology*, **248**(1): 83–90. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01025.x>
- Cayuela H., Monod-Broca B., Lemaître J.-F., Bernard A., Gippet J.M.W. et al. 2022.** Compensatory recruitment allows amphibian population persistence in anthropogenic habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **119**(38): e2206805119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2206805119>
- Dufresnes C., Litvinchuk S.N., Borzee A., Jang Y., Li J.-T., Miura I., Perrin N. and Stöck M. 2016.** Phylogeography reveals an ancient cryptic radiation in East-Asian tree frogs (*Hyla japonica* group) and complex relationships between continental and island lineages. *BMC Evolutionary Biology*, **16**: 253. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0814-x>
- Emelianov A.A. 2018.** Amphibians and reptiles of the Soviet Far East. Dalnauka, Vladivostok, 416 p. [In Russian].
- Friedl T.W.P. and Klump G.M. 1997.** Some aspects of population biology in the European treefrog, *Hyla arborea*. *Herpetologica*, **53**(3): 321–330.
- Günther A.C.L.G. 1858.** Catalogue of the batrachia salientia in the collection of the British museum. Taylor and Francis, London, 221 p.
- Hemelaar A.S.M. 1985.** 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. *Amphibia-Reptilia*, **6**(4): 323–341. <https://doi.org/10.1163/156853885X00326>
- Kalayci T.E., Özdemir N., Altunışık A. and Gül S. 2015.** 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. *Herpetozoa*, **28**(1/2): 55–62.
- Kidov A.A., Afrin K.A., Stepankova I.V., Matushkina K.A. and Tuniyev B.S. 2023a.** Age structure and growth of *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) in the Caucasian State Nature Biosphere Reserve (Russia) at the end of the XX century. *Nature Conservation Research*, **8**(4): 76–85. [In Russian]. <https://doi.org/10.24189/ncr.2023.032>
- Kidov A.A., Ivolga R.A. and Kondratova T.E. 2024.** Age structure of the Japanese treefrog – *Dryophytes japonicus* (Amphibia, Anura, Hylidae) in the south of the Primorsky krai (Russian Far East). *Povolzhskii Ekologicheskii Zhurnal*, **2**: 235–244. [In Russian]. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-235-244>
- Kidov A.A., Ivolga R.A., Kondratova T.E. and Ivanov A.A. 2023b.** Age, growth, and fertility in Terentiev's frog (*Pelophylax terentievi*, Amphibia, Ranidae). *Biology Bulletin*, **50**(8): 1854–1863. <https://doi.org/10.1134/S1062359023080125>
- Kidov A.A., Ivolga R.A., Kondratova T.E., Ivanov A.A., Mazanaeva L.F. and Askenderov A.D. 2023c.** Age structure and growth of the oriental tree frog (*Hyla orientalis*, Amphibia, Hylidae) in the Samur Forest (North-Eastern Caucasus). *Current Studies in Herpetology*, **23**(3–4): 138–140. [In Russian]. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-3-4-138-140>
- Kidov A.A., Zamaletdinov R.I., Matushkina K.A. and Mikhailova R.I. 2018.** Notes on study of age and growth of the Hyrcanian frog, *Rana pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971 in the Talysh Mountains. *Russian Journal of Herpetology*, **25**(3): 183–188. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2018-25-3-183-188>
- Korznikov K.A., Kislov D.E. and Krestov P.V. 2019.** Modeling the bioclimatic range of tall herb communities in Northeastern Asia. *Russian Journal of Ecology*, **50**(3): 241–248. <https://doi.org/10.1134/S0367059719030090>
- Kutrup B., Cakir E., Colak Z., Bulbul U. and Karaoglu H. 2011.** Age and growth of the Green Toad, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) from an island and a mainland population in Giresun, Turkey. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, **10**(11): 1469–1472. <https://doi.org/10.3923/javaa.2011.1469.1472>
- Kuzmin S.L. 2012.** Amphibians of the former USSR. Second edition, revised. KMK Scientific Press Ltd., Moscow, 370 p. [In Russian].
- Kuzmin S.L. and Maslova I.V. 2005.** Amphibians of the Russian Far East. KMK Scientific Press Ltd., Moscow, 434 p. [In Russian].
- Kyriakopoulou-Sklavounou P. and Grumiro I. 2002.** Body size and age assessment among breeding populations of the tree frog *Hyla arborea* in northern Greece. *Amphibia-Reptilia*, **23**(2): 219–224.
- Lazareva O.G. 2000.** Age structure of amphibian populations in the Komsomolsk Nature Reserve (Khabarovsk Krai). In: Human ecology and nature: Proceedings of the III Scientific and Technical Conference. Ivanovo State University, Ivanovo: 74–77. [In Russian].
- Li J.-T., Wang J.-S., Nian H.-H., Litvinchuk S.N., Wang J., Li Y., Rao D.-Q. and Klaus S. 2015.** Amphibians crossing the Bering Land Bridge: Evidence from holarctic treefrogs (*Hyla*, Hylidae, Anura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **87**(4): 80–90. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.02.018>

- Li Y., Xu F., Guo Z., Liu X., Jin C., Wang Y. and Wang S. 2011. Reduced predator species richness drives the body gigantism of a frog species on the Zhoushan Archipelago in China. *Journal of Animal Ecology*, **80**(1): 171–182. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01746.x>
- Luedtke J.A., Chanson J., Neam K., Hobin L., Maciel A.O. et al. 2023. Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature*, **622**: 308–314. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06578-4>
- Lyapkov S.M., Kidov A.A., Stepankova I.V., Afrin K.A. and Litvinchuk S.N. 2020. Age structure and growth in the Lataste's toad, *Bufo latastii* (Anura, Bufonidae). *Russian Journal of Herpetology*, **27**(3): 165–171. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2020-27-3-165-171>
- Lyapkov S.M., Kondratova T.E., Ivolga R.A., Kidova E.A. and Kidov A.A. 2021. Growth layers and its complex structure in a common species under uncommon conditions: *Pelophylax ridibundus* in the Talysh Mountains. *Russian Journal of Herpetology*, **28**(5): 242–248. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-5-242-248>
- Lyapkov S.M. and Severtsov A.S. 1981. The mechanism of coexistence of two species of the Far East Anura. *Zoologicheskii Zhurnal*, **60**(3): 398–409. [In Russian].
- Özdemir N., Altunişik A., Ergül T., Gül S., Tosunoğlu M., Cadeddu G. and Giacoma C. 2012. Variation in body size and age structure among three Turkish populations of the treefrog *Hyla arborea*. *Amphibia-Reptilia*, **33**: 25–35. <https://doi.org/10.1163/156853811X619790>
- Palkovacs E.P. 2003. Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos*, **103**(1): 37–44. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12502.x>
- Reinke B.A., Cayuela H., Janzen F.J., Lemaître J.-F., Gaillard J.-M. et al. 2022. Diverse aging rates in ectothermic tetrapods provide insights for the evolution of aging and longevity. *Science*, **376**(6600): 1459–1466. <https://doi.org/10.1126/science.abm0151>
- Robson D.S. and Chapman D.G. 1961. Catch curves and mortality rates. *Transactions of the American Fisheries Society*, **90**(2): 181–189. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1961\)90\[181:CCAMR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1961)90[181:CCAMR]2.0.CO;2)
- Seber G.A.F. 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. Griffin, London, 506 p.
- Sinsch U. 2015. Review: skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians. *Herpetological Journal*, **25**: 5–13.
- Smirina E.M. 1989. A technique for determining the age of amphibians and reptiles by layers in bones. In: I.S. Darevsky et al. (Eds). A guide to the study of amphibians and reptiles. Academy of Sciences of USSR, Kiev: 144–153. [In Russian].
- Smirina E.M. 1994. Age determination and longevity in amphibians. *Gerontology*, **40**(2–4): 133–146. <https://doi.org/10.1159/000213583>
- Tapley B., Rowley J.J.L., Portway C., Michaels C.J., Nguyen L.T. and Shea G.M. 2023. Preliminary data on size and age of *Oreolalax sterlingae* (Nguyen et al., 2013). *Herpetology Notes*, **16**: 643–650.
- Wang Y., Li Y., Wu Z. and Murray B.R. 2009. Insular shifts and trade-offs in life-history traits in pond frogs in the Zhoushan Archipelago, China. *Journal of Zoology*, **278**(1): 65–73. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00552.x>
- Wu Q., Aubret F., Wu L. and Ding P. 2022. Sex-specific shifts in morphology and diet in a frog after 50 years of anthropogenic habitat fragmentation. *Diversity and Distributions*, **28**(10): 2200–2214. <https://doi.org/10.1111/ddi.13621>
- Wu Z., Li Y. and Murray B. 2006. Insular shifts in body size of rice frogs in the Zhoushan Archipelago, China. *Journal of Animal Ecology*, **75**(5): 1071–1080. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01126.x>