

Научная статья
УДК 591.156.1 [597.95(591.8:591.477)]
doi: 10.17223/19988591/71/8

Морфологические приспособления кожи уссурийского когтистого тритона *Onychodactylus fischeri* и сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) к водной среде

София Сергеевна Евсева¹, Вадим Вадимович Ярцев²,
Ирина Владимировна Маслова³, Дарья Андреевна Рогашевская⁴

^{1, 2} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

² Сибирский государственный медицинский университет, Томск, Россия

^{3, 4} Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0001-7789-7424>, vadim_yartsev@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7644-8501>, sofiaewseewa@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0002-6240-3812>, irinarana@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0009-0004-1820-1385>, daria_1844@mail.ru

Аннотация. Изучены гистологические особенности кожи спины (КС), горлового мешка (КГМ), хвоста (КХ), брюха (КБ), голени (КГ) и клоаки (КК) половозрелых самцов и самок сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) водного морфотипа и уссурийского когтистого тритона (*Onychodactylus fischeri*). С помощью гистологических и статистических методов оценены видовые различия по относительным площадям эпидермиса, гранулярных и слизистых желёз, элементов кориума. Кожа уссурийский когтистого тритона отличается плотным ороговевшим эпидермисом и многочисленными капиллярами в кориуме, вдающимися в эпидермис. Самцы *S. keyserlingii* отличаются от таковых *O. fischeri* большей относительной площадью эпидермиса дорсальной части КХ, гранулярных желёз КГМ, КБ, КГ и вентрального участка КХ, слизистых желёз КГ, компактного слоя дорсальной части КХ, рыхлой соединительной ткани КС, КХ, КК и КБ, но меньшей относительной площадью эпидермиса вентральной части КХ, КК и КГ, гранулярных желёз дорсальной части КХ, слизистых желёз КГ, КС, вентральной части КХ, КБ и компактного слоя в вентральной части КХ. Самки *S. keyserlingii* по сравнению с таковыми *O. fischeri* характеризуются увеличенными площадями эпидермиса дорсального участка КХ, гранулярных желёз КБ и вентрального участка КХ, слизистых желёз КГ, компактного слоя кориума дорсального участка хвоста, рыхлой соединительной ткани КХ и КК, но меньшей площадью эпидермиса КБ и вентральной части КХ, гранулярных желёз дорсальной части КХ и КК, слизистых желёз в КГ и вентральной части КХ, компактного слоя на всех участках кожи, кроме дорсальной КХ. Наблюдаемые различия связаны с разной степенью адаптации данных видов к водной среде.

Ключевые слова: амфибии, хвостатые земноводные, кожный покров, гистология, видовые различия

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, номер государственной регистрации темы № 124012200182-1.

Для цитирования: Евсеева С.С., Ярцев В.В., Маслова И.В., Рогашевская Д.А. Морфологические приспособления кожи уссурийского когтистого тритона *Onychodactylus fischeri* и сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) к водной среде // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 71. С. 138–155. doi: 10.17223/19988591/71/8

Original article

doi: 10.17223/19988591/71/8

Morphological adaptations of the skin of *Onychodactylus fischeri* and *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) to the aquatic environment

Sofiya S. Evseeva¹, Vadim V. Yartsev², Irina V. Maslova³,
Daria A. Rogashevskaya⁴

^{1,2} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation

^{3,4} Federal Scientific Centre of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0001-7789-7424>, vadim_yartsev@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7644-8501>, sofiaewseeva@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0002-6240-3812>, irinarana@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0009-0004-1820-1385>, daria_1844@mail.ru

Summary. To understand the role of skin in the formation of morphological adaptations in amphibians to different environmental conditions, we studied histological features of the skin from throat (TS), back (BS), dorsal part of the tail (DPTS), ventral part of the tail (VPTS), abdomen (AS), cloacal (CS), and shin (ShS) in *Salamandrella keyserlingii* males and females of the aquatic morphotypes and *Onychodactylus fischeri*. These hynobiid species have different ecological preferences: *S. keyserlingii* is a limnophylic salamander, while *O. fischeri* is a reophylic one. Using histological and statistical methods, interspecific differences in the relative areas of epidermis, strata compactum and spongiosum, connective tissue in the whole, granular and mucous glands were measured (See Figs. 1, 2).

Males of *S. keyserlingii*, in comparison with those of *O. fischeri*, have larger areas of the epidermis in DPTS, the granular glands in TS, AS, ShS, VPTS, the mucous glands in DPTS, the stratum spongiosum in BS, DPTS, VPTS, CS, AS, but smaller areas of the epidermis in VPTS, CS, ShS, the granular glands in DPTS, the mucous glands in TS, AS, VPTS, the stratum compactum in VPTS (See Table 1). Females of *S. keyserlingii*, in comparison with those of *O. fischeri*, have larger areas of the epidermis in DPTS, the granular glands in AS, VPTS, the mucous glands in TS, the stratum compactum in DPTS, the stratum spongiosum in DPTS, VPTS, CS, but smaller areas of the epidermis in AS, VPTS, the granular glands in DPTS, CS, the mucous glands in TS, VPTS, the stratum compactum in all studied skin areas except for DPTS and VPTS (See Table 2). The skin peculiarities of these species are the result of different levels of adaptation to the aquatic environment: *S. keyserlingii* changes aquatic habitat (short breeding season) to the terrestrial one during the year, but *O. fischeri* is constantly connected with the aquatic environment.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 31 References.

Keywords: amphibians, salamanders, integument, histology, species differences

Fundings: the research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, theme No. 124012200182-1.

For citation: Evseeva SS, Yartsev VV, Maslova IV, Rogashevskaya DA. Morphological adaptations of the skin of *Onychodactylus fischeri* and *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) to the aquatic environment. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;71:138-155. doi: 10.17223/19988591/71/8

Введение

Кожа земноводных – сложный орган, выполняющий разнообразные функции: защитную, дыхательную респираторную, транспортную и другие [1, 2]. Особенности её организации могут варьировать у разных видов, что связано с адаптацией к условиям обитания. Это проявляется в межвидовых отличиях по текстуре кожи, распределению кровеносных сосудов, организации эпителия, размерам и количеству гранулярных и слизистых желёз, а также составу выделяемого ими секрета [3–6].

Семейство углозубые (Hynobiidae) включает примитивных хвостатых земноводных с различной экологической специализацией [7], что позволяет использовать представителей данной группы для изучения общих закономерностей адаптивных изменений кожи земноводных к различным условиям среды. Среди углозубых межвидовая изменчивость мерных характеристик кожи взрослых животных изучена на примере двух видов: реофильного постоянно водного сычуаньского углозуба *Batrachuperus pinchonii* David, 1872 и лимнофильного китайского углозуба *Hynobius chinensis* Günther, 1889, находящегося в воде только в период размножения [8]. Выявлено, что кожа *B. pinchonii* богата кровеносными капиллярами и отличается толстым эпидермисом, а *H. chinensis* – мощным кориумом, крупными гранулярными и слизистыми железами. Все обнаруженные особенности покровов данных видов авторы связали с адаптацией к среде обитания. Однако сравнение проведено только на самцах, при этом особенности водного и наземного морфотипов *H. chinensis* не учитывались.

Более полное понимание специфики адаптации кожи углозубых к условиям среды обитания возможно при сравнении видов с разной степенью адаптации к водному образу жизни с учётом пола и морфотипа (при наличии бифазного годового цикла). В нашей работе использованы виды углозубых с выраженными экологическими отличиями – сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 и уссурийский когтистый тритон *Onychodactylus fischeri* Boulenger, 1886. *S. keyserlingii* – лимнофильный вид, находящийся в водоёме только короткое время в период размножения, в то время как *O. fischeri* – высоко специализированный реофильный полуводный вид [9].

Цель работы – выявить морфологические приспособления кожи самцов и самок уссурийского когтистого тритона и сибирского углозуба водного морфотипа путём сравнения этих видов, имеющих разные экологические особенности.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили половозрелые самцы ($n = 5$, $L. = 55,2\text{--}60,3$ мм) и самки ($n = 5$, $L. = 52,1\text{--}66,0$ мм) *S. keyserlingii* водного морфотипа из коллекции кафедры зоологии позвоночных и экологии НИ ТГУ, использованные ранее в исследованиях сезонной изменчивости гистологических параметров кожи представителей обоих полов данного вида [10, 11]. Особи *S. keyserlingii* отловлены в окрестностях г. Томска (юго-восток Западной Сибири) в мае 2012 г. и апреле 2014 г. Сроки отловов соответствовали периоду размножения для популяции данного вида [12]. В работе использованы экземпляры *S. keyserlingii* только с признаками водного морфотипа.

Экземпляры половозрелых самцов ($n = 4$, $L. = 69,3\text{--}81,1$ мм) и самок ($n = 4$, $L. = 70,3\text{--}91,1$ мм) *O. fischeri* взяты из Биоресурсной коллекции Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (регистрационный номер 2797657). Они получены в ходе полевых работ на юге Дальнего Востока в июле 2019 г. в Партизанском и Чугуевском районах Приморского края. Отлов особей данного вида проводился по разрешению Росприроднадзора РФ (№ АА-10-03-32/17476 от 03.07.2019) ручным способом в естественных укрытиях, расположенных в водоёме или непосредственной близости от него. Из всех встреченных особей когтистого тритона изымали только тех, которые по размерам тела и морфологическим признакам соответствовали половозрелым особям. Отловленных животных умерщвляли *in situ* инъекцией 2% лидокаина в брюшную полость. Все манипуляции с тритонами (отлов, транспортировка, умерщвление) проведены в соответствии с требованиями гуманного обращения с животными и Европейской конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях, что подтверждено заключением Комиссии по биоэтике ТГУ № 28 от 14.06.2019.

У экземпляров обоих видов, фиксированных в 10% кислотом (*S. keyserlingii*) и нейтральном (*O. fischeri*) растворах формалина, вырезали участки кожи размером $3 \times 3\text{--}10$ мм с середины спины, горла, брюха, голени, правой стороны хвоста и клоаки целиком. Гистологическую подготовку проб проводили по классической схеме [13, 14]: материал последовательно обезжизивали в 70%, 96% и абсолютном этаноле от 4 до 12 ч для каждой концентрации, просветляли в бутаноле (не менее 8 ч) и пропитывали в парафине (8 ч) с последующей заливкой в блок. Срезы толщиной 10 мкм изготавливали на ротационном микротоме RMD-3000 (MTPoint, Россия). От каждого образца получали от 1 до 5 стёкол со срезами. Всего изготовлено 300 микропрепаратов. Срезы для обзорных методов окрашивания монтировали на стекло с помощью белок-глицериновой смеси, для гистохимических методов окрашивания использовали стекла класса SuperFrost (Menzel, Германия).

Микропрепараты кожи для обзорной микроскопии окрашивали модифицированным азаном [13, 14]. Гистохимическое выявление углеводов проводили ШИК-реакцией, кислых мукополисахаридов – альциановым

синим (рН = 2,5), белков – синим Кумасси [13, 14]. Микрофотоснимки изготавливали с помощью микроскопа Axio Lab A1 с камерой AxioCam ERc 5s и программного обеспечения ZEN 2012 (Carl Zeiss, Германия).

Обзорную микроскопию проводили на всех срезах серии для выявления качественных особенностей микроструктуры кожи, а измерения площадей структур кожи – по микрофотографиям случайно отобранных из лучших по качеству срезов в начале и в конце серии. Измеряли (мкм²): площадь исследуемого участка среза (ПИУ), эпидермиса (ПЭ), компактного слоя дермы (ПКС), гранулярных (ПГЖ) и слизистых желёз (ПСЖ) в его пределах. На основе данных измерений рассчитывали площадь рыхлой соединительной ткани (ПРСТ) путём вычитания из ПИУ всех других измерений – ПЭ, ПКС, ПГЖ, ПСЖ. Все абсолютные значения показателей (мкм²) переводили в относительные путём их деления на площадь исследуемого участка среза.

Статистический анализ проводили с использованием программы Statistica 8.0 (StatSoft, США). Рассчитывали следующие описательные статистики: среднюю (\bar{x}), минимум (max) и максимум (min), стандартное отклонение (σ), стандартную ошибку средней ($m_{\bar{x}}$), коэффициент вариации (Cv). Ввиду использования малых выборок учитывали требования, необходимые для работы с такими данными [15–18], и подбирали соответствующие статистические методики: для оценки характера распределения использовали критерий Шапиро–Уилка, в зависимости от характера распределения – критерии Стьюдента (t_{St}) или Манна–Уитни (U-test) для парных сравнений и однофакторный дисперсионный анализ (One-way ANOVA) или критерий Краскела–Уоллиса (Kruskal–Wallis test) – для сравнения трёх и более выборок.

Результаты исследования

Общая структура кожи. Структура кожи самцов и самок *S. keyserlingii* и *O. fischeri* схожа. У *O. fischeri* она имеет более плотный ороговевающий эпидермис и более многочисленные капилляры в кориуме, вдающиеся в эпидермис (рис. 1). Напротив, у *S. keyserlingii* роговой слой эпидермиса не выражен, а капилляры встречаются реже и только в кориуме.

В коже обоих видов хорошо различимы многослойный эпидермис и кориум, в котором расположены железы, капилляры, нервные волокна и меланофоры (рис. 1). В кориуме выражены два слоя, отличающиеся по плотности и пространственной ориентации волокон: губчатый (*stratum spongiosum*) и компактный (*stratum compactum*). В субэпидермальном пространстве губчатого слоя хорошо визуализируется в виде тонкой яркой полоски его хромофильная область.

Кожные железы у *S. keyserlingii* и *O. fischeri* расположены в губчатом слое кориума и по характеру секрета делятся на слизистые и гранулярные. Все железы многоклеточные, моноптихимального типа, открываются на поверхность кожи. Слизистые железы небольшого размера и округлой формы. Они располагаются в непосредственной близости к эпидермису.

У обоих видов данные железы выделяют аморфный секрет, содержащий основные и кислые мукополисахариды, что подтверждается положительным окрашиванием альциановым синим и ШИК-реакцией, а также небольшое количество протеинов – слабая реакция с синим Кумасси (рис. 1а, 1b, 1d, 1e). Гранулярные железы округлые, крупные, располагаются по всему губчатому слою дермы. Независимо от вида, они характеризуются зернистым содержимым белковой природы, что выявляется положительной реакцией с синим Кумасси (рис. 1с, 1f).

Гистологические особенности строения кожи различных участков тела. Как было показано ранее, у самцов и самок *S. keyserlingii* водного морфотипа эпидермис кожи хвоста включает 5–8 клеточных слоёв, кожи горла и спины – 4–6 слоёв [10, 11], а в эпидермисе кожи голени нами выявлено

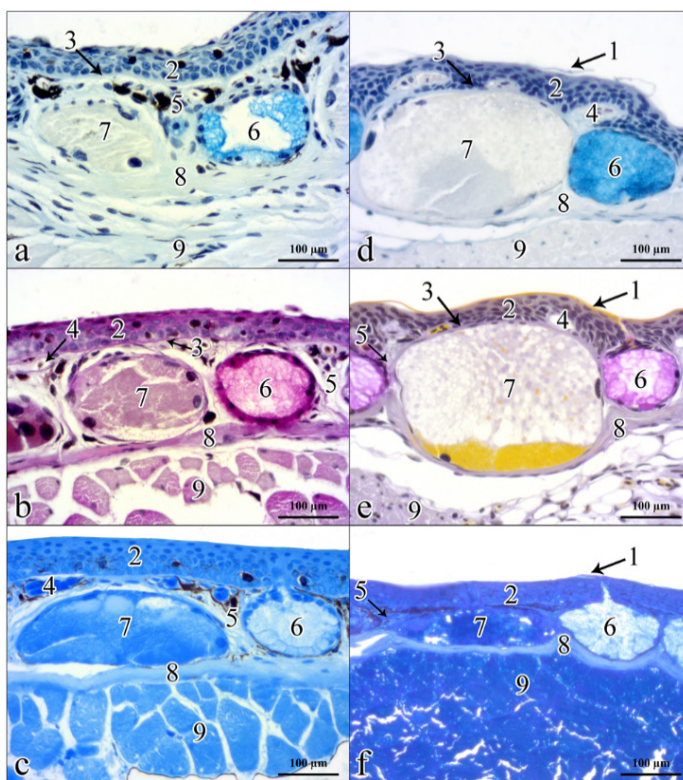


Рис. 1. Поперечные срезы кожи спины самок *Salamandrella keyserlingii* водного морфотипа (a–c) и *Onychodactylus fischeri* (d–f): 1 – роговой слой эпидермиса; 2 – эпидермис; 3 – хромофильная область губчатого слоя кориума; 4 – капилляр; 5 – губчатый слой дермы; 6 – слизистая железа; 7 – гранулярная железа; 8 – компактный слой кориума; 9 – мускулатура. Окрашивание: a, d – альциановый синий; b, e – ШИК реакция; c, f – синий Кумасси
[Fig. 1. Dermal skin of aquatic morphotype female of *Salamandrella keyserlingii* (a–c) and female of *Onychodactylus fischeri* (d–f): 1 - stratum corneum of epidermis; 2 - epidermis; 3 - chromophilic region of stratum spongiosum of dermis; 4 - capillary; 5 - stratum spongiosum of dermis; 6 - mucous gland; 7 - granular gland; 8 - stratum compactum of dermis; 9 - musculature. Staining: a, d - Alcian blue; b, e - PAS; c, f - Coomassie blue]

4–7 слоёв клеток, брюха и клоаки – 4–6. Для самцов и самок *O. fischeri* характерно 4–6 слоёв клеток в эпидермисе кожи хвоста, спины и голени, а для кожи горла, брюха и клоаки – 5–7 слоёв.

В коже хвоста, независимо от пола и вида, выделены два участка: дорсальный, характеризующийся крупными гранулярными железами неправильной формы, и вентральный – с более мелкими округлыми гранулярными железами (рис. 2*c, 2d, 2e, 2f*), в связи с чем все сравнения проводили отдельно для дорсальной и вентральной областей кожи хвоста. На других участках тела кожа однородна на всём протяжении и характеризуется округлыми железами независимо от типа.

Распределение и соотношение двух типов кожных желёз различается у исследуемых видов. В коже *S. keyserlingii* слизистые и гранулярные железы обнаружены на всех изученных участках кожи, но на вентральных (кожа горла и брюха) гранулярные железы встречаются реже (рис. 2*a, 2b*).

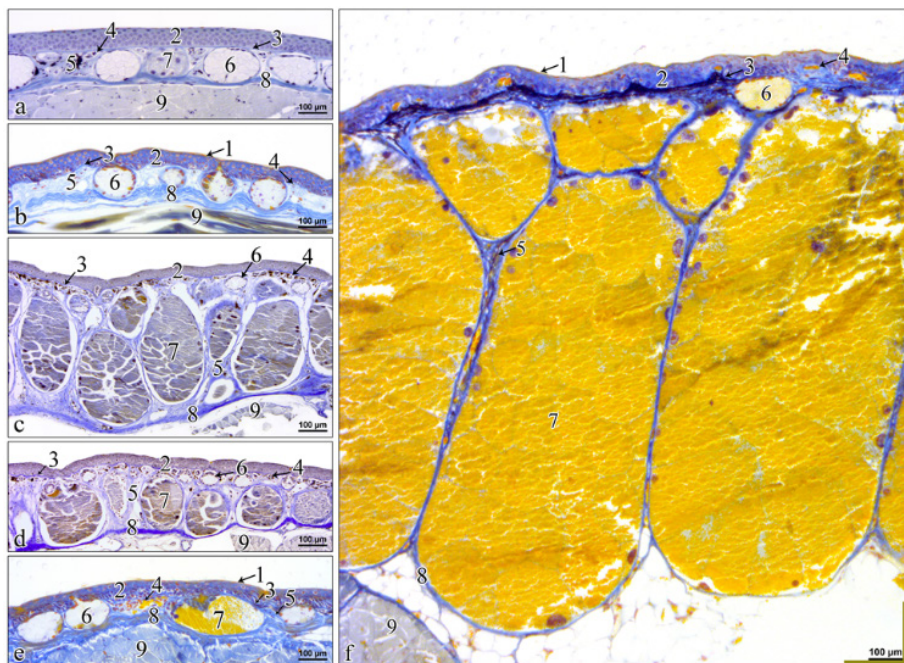


Рис. 2. Поперечные срезы кожи брюха (*a, b*), дорсальной (*c, f*) и вентральной (*d, e*) частей хвоста самок *Salamandrella keyserlingii* водного морфотипа (*a, c, d*) и *Onychodactylus fischeri* (*b, e, f*): 1 – роговой слой эпидермиса; 2 – эпидермис; 3 – хромофильная область губчатого слоя кориума; 4 – капилляр; 5 – губчатый слой дермы; 6 – слизистая железа; 7 – гранулярная железа; 8 – компактный слой кориума; 9 – мускулатура. Окрашивание: *a, d* – альтиановый синий; *b, e* – ШИК реакция; *c, f* – синий Кумасси. Окрашивание: модифицированный азан

[**Fig. 2.** Transverse sections of the abdomen (*a, b*), dorsal (*c, f*) and ventral (*d, e*) parts of the tail skin of aquatic morphotype female of *Salamandrella keyserlingii* (*a, c, d*) and female of *Onychodactylus fischeri* (*b, e, f*): 1 - *stratum corneum* of epidermis; 2 - epidermis; 3 - chromophilic region of *stratum spongiosum* of dermis; 4 - capillary; 5 - *stratum spongiosum* of dermis; 6 - mucous gland; 7 - granular gland; 8 - *stratum compactum* of dermis; 9 - musculature. Modified azan staining]

У *O. fischeri* два типа желёз выявлены везде, за исключением кожи брюха, где обнаружены только слизистые железы.

Наличие различий в структурной организации кожи в зависимости от участка тела подтверждено результатами предварительных статистических сравнений. Кожа с разных частей тела у самцов и самок *S. keyserlingii* и *O. fischeri* отличаются по всем параметрам ($p < 0,05$), поэтому дальнейшие сравнения проводили отдельно для каждого участка.

Межвидовая изменчивость кожи самцов O. fischeri и S. keyserlingii. Кожа горла. Статистические различия на этом участке обнаружены по ПГЖ ($Z=2,42, p \leq 0,05$) и ПСЖ ($t_{St}=-4,56, p < 0,05$) (табл. 1). Самцы *S. keyserlingii* по сравнению с *O. fischeri* характеризуются большей относительной площадью гранулярных желёз, но меньшей – слизистых.

Кожа спины. У самцов *S. keyserlingii* и *O. fischeri* различается по ПСЖ ($t_{St}=-3,56, p < 0,05$) и ПРСТ ($t_{St}=3,55, p < 0,05$) (табл. 1). Самцы *S. keyserlingii* обладают большей относительной площадью рыхлой соединительной ткани, но меньшей – слизистых желёз.

Кожа хвоста. Установлено, что у изучаемых видов кожа дорсального участка хвоста различается по ПЭ ($t_{St}=12,51, p < 0,05$), ПГЖ ($t_{St}=-17,49, p < 0,05$), ПКС ($Z=2,52, p \leq 0,05$), ПРСТ ($t_{St}=10,89, p < 0,05$) (табл. 1). Для кожи вентральных участков хвоста межвидовые различия выявлены по ПЭ ($t_{St}=-4,87, p < 0,05$), ПГЖ ($Z=2,99, p \leq 0,05$), ПСЖ ($t_{St}=-4,09, p < 0,05$), ПКС ($t_{St}=-9,90, p < 0,05$), ПРСТ ($t_{St}=4,85, p < 0,05$) (табл. 1). Самцы *S. keyserlingii* в коже дорсального участка хвоста имеют большие относительные площади эпидермиса и всех элементов соединительной ткани и меньшие размеры гранулярных желёз, чем самцы *O. fischeri*. Кожа вентрального участка хвоста *S. keyserlingii* в сравнении с таковой *O. fischeri* имеет большие размеры гранулярных желёз и рыхлой соединительной ткани и меньшие – эпидермиса и компактного слоя дермы.

Кожа брюха. Межвидовые различия выявлены по ПГЖ ($t_{St}=5,32, p \leq 0,05$), ПСЖ ($t_{St}=-5,05, p < 0,05$) и ПРСТ ($t_{St}=5,96, p \leq 0,05$) (табл. 1). Самцы *S. keyserlingii* по сравнению с таковыми *O. fischeri* обладают большей относительной площадью гранулярных желёз, рыхлой соединительной ткани, но меньшей – слизистых желёз.

Кожа клоаки. Значимые различия выявлены по ПЭ ($Z=-2,52, p \leq 0,05$) и ПРСТ ($t_{St}=5,96, p \leq 0,05$) (табл. 1). Самцы *S. keyserlingii* в сравнении с таковыми *O. fischeri* имеют большую относительную площадь рыхлой соединительной ткани, но меньшую – эпидермиса.

Кожа голени. Межвидовые отличия обнаружены по ПЭ ($t_{St}=-3,01, p < 0,05$), ПГЖ ($Z=2,15, p \leq 0,05$), ПСЖ ($t_{St}=2,83, p < 0,05$) (табл. 1). Самцы *S. keyserlingii* характеризуются большей площадью гранулярных и слизистых желёз, но меньшей – эпидермиса.

Самцы *S. keyserlingii* в отличие от таковых *O. fischeri* обладают большей относительной площадью эпидермиса кожи дорсальной части хвоста, гранулярных желёз кожи горла, брюха, голени и вентрального участка хвоста, слизистых желёз кожи голени, компактного слоя кожи дорсальной части хвоста, рыхлой соединительной ткани кожи спины, хвоста, клоаки и брю-

ха, но меньшей относительной площадью эпидермиса кожи вентральной части хвоста, клоаки и голени, гранулярных желёз кожи дорсальной части хвоста, слизистых желёз кожи горла, спины, вентральной части хвоста, брюха и компактного слоя в коже вентральной части хвоста.

Межвидовая изменчивость кожи самок O. fischeri и S. keyserlingii водного морфомына. Кожа горла. Кожа самок *S. keyserlingii* отличается от таковой *O. fischeri* по ПГЖ ($Z = 3,36, p \leq 0,05$), ПСЖ ($t_{St} = -2,53, p < 0,05$) и ПКС ($t_{St} = -5,67, p < 0,05$) (табл. 2). Самки *S. keyserlingii* обладают большей площадью гранулярных желёз, но меньшей слизистых желёз и компактного слоя кориума, по сравнению с самками *O. fischeri*.

Кожа спины. На данном участке различия выявлены только по ПКС ($t_{St} = -4,19, p < 0,05$) (табл. 2). Самки *S. keyserlingii* отличаются меньшей относительной площадью компактного слоя.

Кожа хвоста. Статистические различия на дорсальном участке хвоста выявлены по ПЭ ($Z = 3,36, p \leq 0,05$), ПГЖ ($t_{St} = -12,94, p < 0,05$), ПКС ($t_{St} = 6,64, p < 0,05$) и ПРСТ ($Z = 3,36, p \leq 0,05$) (табл. 2).

Вентральные участки хвоста различаются по ПЭ ($t_{St} = -7,33, p < 0,05$), ПГЖ ($t_{St} = 5,26, p < 0,05$), ПСЖ ($t_{St} = -6,60, p < 0,05$), ПКС ($t_{St} = -6,86, p < 0,05$), ПРСТ ($t_{St} = 4,52, p < 0,05$) (табл. 2). Для самок *S. keyserlingii* характерны большие относительные площади эпидермиса и всех элементов соединительной ткани на дорсальном участке хвоста, гранулярных желёз и рыхлой соединительной ткани в вентральном, но меньшие – эпидермиса, слизистых желёз и компактного слоя в вентральной части хвоста, а также гранулярных желёз в дорсальной части хвоста.

Кожа брюха. Видовые различия выявлены по ПЭ ($t_{St} = -3,23, p < 0,05$), ПГЖ ($t_{St} = 3,50, p < 0,05$), ПКС ($Z = -4,15, p \leq 0,05$) (табл. 2). Для самок *S. keyserlingii* характерны большие относительные площади гранулярных желёз, но меньшие – эпидермиса и компактного слоя кориума.

Кожа клоаки. Статистические различия параметров выявлены по ПГЖ ($t_{St} = -2,41, p < 0,05$), ПКС ($t_{St} = -4,89, p < 0,05$), ПРСТ ($t_{St} = 7,82, p < 0,05$) (табл. 2). Самки *S. keyserlingii* отличаются большей относительной площадью рыхлой соединительной ткани кориума, но меньшей – гранулярных желёз и компактного слоя кориума.

Кожа голени. Статистически значимые различия присутствуют только по ПСЖ ($t_{St} = 2,68, p < 0,05$) (табл. 2). Для самок *S. keyserlingii* по сравнению с *O. fischeri* характерна большая площадь слизистых желёз кожи голени.

Таким образом, кожа самок *S. keyserlingii* отличается от таковой самок *O. fischeri* большей относительной площадью эпидермиса кожи дорсального участка хвоста, гранулярных желёз кожи брюха и вентрального участка хвоста, слизистых желёз кожи голени, компактного слоя в коже дорсального участка хвоста, рыхлой соединительной ткани кожи хвоста и клоаки, но меньшей относительной площадью эпидермиса кожи брюха и вентральной части кожи хвоста, гранулярных желёз кожи дорсальной части хвоста и клоаки, слизистых желёз в коже горла и вентральной части хвоста, компактного слоя на всех участках кожи кроме дорсальной части хвоста.

Таблица 1 [Table 1]

Межвидовая изменчивость параметров кожи самцов *Onychodactylus fischeri* и *Salamandrella keyserlingii*
 [Interspecific variability of skin parameters in males of *Onychodactylus fischeri* and males of *Salamandrella keyserlingii*]

Участок кожи [Skin area]	Вид [Species]	Относительные площади, mean ± SE [Relative area]					Рыхлая соединительная ткань дермы [Loose connective tissue of dermis]
		Эпидермис [Epidermis]	Гранулярные железы [Granular glands]	Слизистые железы [Mucous gland]	Компактный слой дермы [Stratum compactum of dermis]		
Горло [Throat]	<i>O. fischeri</i>	0,34±0,02	0,06±0,03*	0,02*	0,17±0,01	0,21±0,02	
	<i>S. keyserlingii</i>	0,33±0,02	0,18±0,03*	0,08±0,02*	0,19±0,01	0,21±0,01	
	<i>O. fischeri</i>	0,22±0,02	0,24±0,05	0,25±0,03	0,15±0,01	0,15±0,03	
Спина [Back]	<i>S. keyserlingii</i>	0,26±0,01	0,23±0,02	0,12±0,01	0,12±0,01	0,28±0,02	
	<i>O. fischeri</i>	0,03±0,001*	0,90±0,01*	0,01±0,003	0,01±0,002*	0,05±0,00* ⁶	
Дорсальный участок хвоста [Dorsal part of the tail]	<i>S. keyserlingii</i>	0,12±0,01*	0,54±0,02*	0,01±0,003	0,03±0,01*	0,30±0,02*	
	<i>O. fischeri</i>	0,34±0,02*	0,13±0,05*	0,23±0,05*	0,16±0,01*	0,15±0,02*	
Вентральный участок хвоста [Ventral part of the tail]	<i>S. keyserlingii</i>	0,21±0,01*	0,45±0,03*	0,03±0,01*	0,05±0,005*	0,26±0,02*	
	<i>O. fischeri</i>	0,35±0,02	0±0*	0,37±0,03*	0,14±0,01	0,14±0,01*	
Брюхо [Abdomen]	<i>S. keyserlingii</i>	0,31±0,02	0,17±0,03*	0,16±0,02*	0,13±0,01	0,23±0,01*	
	<i>O. fischeri</i>	0,34±0,02*	0,15±0,03	0,28±0,04	0,12±0,01	0,24±0,02*	
Клюака [Cloaca]	<i>S. keyserlingii</i>	0,23±0,02*	0,23±0,04	0,17±0,04	0,13±0,03	0,36±0,01*	
	<i>O. fischeri</i>	0,59±0,06*	0,02±0,01*	0,05±0,01*	0,10±0,01	0,25±0,04	
Голень [Shin]	<i>S. keyserlingii</i>	0,42±0,01*	0,14±0,04*	0,11±0,02*	0,09±0,01	0,25±0,02	

Примечание. * – $p < 0,05$.

[Note. * - $p < 0,05$].

Таблица 2 [Table 2]

Межвидовая изменчивость параметров кожи самок *Onychodactylus fischeri* и *Salamandrella keyserlingii*
 [Interspecific variability of skin parameters in females of *Onychodactylus fischeri* and males of *Salamandrella keyserlingii*]

Участок кожи [Skin area]	Вид [Species]	Относительные площади, mean ± SE [Relative area]					Рыхлая соединительная ткань дермы [Loose connective tissue of dermis]
		Эпидермис [Epidermis]	Гранулярные железы [Granular glands]	Слизистые железы [Mucous gland]	Компактный слой дермы [Stratum compactum of dermis]		
Горло [Throat]	<i>O. fischeri</i>	0,34 ± 0,03	0,01 ± 0,01*	0,26 ± 0,03*	0,24 ± 0,02*	0,14 ± 0,02	
	<i>S. keyserlingii</i>	0,30 ± 0,02	0,24 ± 0,03*	0,15 ± 0,04*	0,11 ± 0,01*	0,20 ± 0,03	
	<i>O. fischeri</i>	0,25 ± 0,02	0,17 ± 0,03	0,22 ± 0,02	0,15 ± 0,01*	0,21 ± 0,02	
Спина [Back]	<i>S. keyserlingii</i>	0,27 ± 0,01	0,17 ± 0,03	0,16 ± 0,03	0,10 ± 0,01*	0,30 ± 0,05	
	<i>O. fischeri</i>	0,03 ± 0,003	0,89 ± 0,01	0,01 ± 0,004	0,01 ± 0,002	0,06 ± 0,01	
Дорсальный участок хвоста [Dorsal part of the tail]	<i>S. keyserlingii</i>	0,09 ± 0,002	0,62 ± 0,02	0,01 ± 0,004	0,03 ± 0,002	0,25 ± 0,02	
	<i>O. fischeri</i>	0,33 ± 0,02*	0,17 ± 0,03*	0,14 ± 0,02*	0,18 ± 0,02*	0,19 ± 0,02*	
Вентральный участок хвоста [Ventral part of the tail]	<i>S. keyserlingii</i>	0,17 ± 0,01*	0,39 ± 0,03*	0,05 ± 0,01*	0,06 ± 0,002*	0,33 ± 0,03*	
	<i>O. fischeri</i>	0,39 ± 0,02*	0 ± 0*	0,22 ± 0,01	0,21 ± 0,02*	0,19 ± 0,01	
Брюхо [Abdomen]	<i>S. keyserlingii</i>	0,31 ± 0,02*	0,08 ± 0,02*	0,26 ± 0,02	0,12 ± 0,01*	0,23 ± 0,03	
	<i>O. fischeri</i>	0,31 ± 0,04	0,27 ± 0,04*	0,14 ± 0,03	0,13 ± 0,01*	0,15 ± 0,01*	
Клоака [Cloaca]	<i>S. keyserlingii</i>	0,25 ± 0,01	0,17 ± 0,02*	0,17 ± 0,02	0,09 ± 0,01*	0,32 ± 0,02*	
	<i>O. fischeri</i>	0,46 ± 0,05	0,06 ± 0,02	0,07 ± 0,02*	0,14 ± 0,01	0,27 ± 0,02	
Голень [Shin]	<i>S. keyserlingii</i>	0,33 ± 0,02	0,09 ± 0,03	0,18 ± 0,03*	0,10 ± 0,01	0,30 ± 0,02	

Примечание. * - $p < 0,05$.

[Note. * - $p < 0,05$].

Обсуждение

Полученные результаты по структуре кожи самцов и самок *S. keyserlingii* и *O. fischeri* согласуются с данными о строении кожи земноводных в целом [3], за исключением выделения хромофильной области губчатого слоя дермы. Он описан М.Е. Дильмухамедовым для кожи *S. keyserlingii* [19] и выявлен нами у обоих видов.

Различная морфологическая организация кожи в зависимости от участка тела выявлена у хвостатых и бесхвостых земноводных. Кожа дорсальных и вентральных областей тела различается у земноводных по структуре эпидермиса, количеству и типам желёз [6, 19–23].

Обнаруженные в коже *O. fischeri* вдающиеся в эпидермис капилляры выявлены также у другого реофильного вида из семейства Hynobiidae – *B. pinchonii* [8] и ещё у ряда водных видов хвостатых и бесхвостых земноводных [3, 8, 24]. Это связано с увеличением роли кожного дыхания, являющегося эффективным в данных условиях. У *B. pinchonii*, как и у других реофильных земноводных, имеющих лёгкие, в водоёмах с низкой температурой или быстрых ручьях, насыщенных кислородом, интенсивность кожного дыхания увеличивается, с одной стороны, ввиду его большей эффективности, а с другой – из-за подавления частоты дыхательных сокращений [24]. У безлёгочного *O. fischeri* все потребности организма в транспорте газов обеспечивает только кожа, поэтому вид характеризуется самым интенсивным кожным газообменом среди исследованных представителей Hynobiidae и Salamandridae [25].

В целом выявленные нами тенденции межвидовой изменчивости кожи *O. fischeri* и *S. keyserlingii* водного морфотипа отличаются от результатов сравнений кожи спины самцов реофильного постоянно водного *B. pinchonii* и лимнофильного *H. chinensis*, находящегося в воде только в период размножения [8]. *B. pinchonii* отличается от *H. chinensis* более толстым эпидермисом и наличием крупных кровеносных капилляров в кориуме, а *H. chinensis* – большей толщиной соединительной ткани и компактного слоя кориума, более крупными гранулярными и слизистыми железами [8]. Однако в данной работе использовано по одной особи каждого вида, при этом для *H. chinensis* не указаны ни дата отлова, ни морфотип, что затрудняет сопоставление полученных авторами результатов с таковыми в нашей работе.

Наблюдаемые тенденции видовой изменчивости кожи *O. fischeri* и *S. keyserlingii* водного морфотипа, вероятно, связаны с разной степенью адаптации к наземной и водной средам. Как у самцов, так и у самок лимнофильного *S. keyserlingii* с высокой степенью наземности гранулярные железы большинства участков тела имеют большие относительные размеры, чем у *O. fischeri*, что может быть связано с выполнением ими защитной функции – выделением ядовитого секрета при нападении хищника, а также для антимикробной защиты [3, 26, 27]. Возможно, смена среды обитания в течение годового цикла приводит к столкновению *S. keyserlingii* с большим разнообразием как хищников, так и потенциально опасных микроорганизмов, в отличие от *O. fischeri*, у которых размножение происходит

в подземной части водотоков, недоступной для хищников, что обуславливает наблюдаемые межвидовые различия в относительных размерах гранулярных желёз. Для другого, связанного с горными ручьями вида углозубых – семиреченского лягушкозуба *Ranodon sibiricus* Kessler, 1866 также отмечено наличие большого количества гранулярных желёз в коже спины предположительно для защиты от хищников [28].

У представителей обоих полов относительные площади соединительной ткани кожи увеличены у *S. keyserlingii* в сравнении с *O. fischeri*, что, вероятно, обусловлено поглощением ею большого количества воды, поступившей из окружающей среды через эпидермис до формирования барьерных механизмов в коже. Ранее показано, что у самцов и самок *S. keyserlingii* водного морфотипа в сравнении с таковыми наземного морфотипа увеличена относительная площадь соединительной ткани кожи хвоста и компактного слоя дермы в коже горла – только у самцов [10, 11]. Подобный эффект гидратации кожи в водную фазу сезонного цикла описан для самцов чёрного углозуба *H. nigrescens* Stejneger, 1907 [29, 30].

У реофильного, полуводного *O. fischeri* наличие плотного эпидермиса с выраженным роговым слоем и утолщенного компактного слоя кориума обусловлено, с одной стороны, защитной функцией от повреждения кожи и подлежащих структур, а с другой – предотвращением избыточной гидратации организма, что показано ранее на примере *H. retardatus* [29]. У *O. fischeri* слизистые железы крупные, вероятно, ввиду их постоянной активности, которая может быть связана с интенсивным кожным дыханием, а также в защите от избыточной гидратации организма. Кроме того, слизь на поверхности кожи уменьшает сопротивление во время плавания, что показано на примере бесхвостых земноводных [3]. Гранулярные железы дорсальной части хвоста *O. fischeri* так же, как и у *S. keyserlingii*, увеличены вследствие выполнения ими защитных функций, что отчасти подтверждено тем, что хищники, как правило, не съедают хвосты когтистого тритона [31].

Заключение

Для кожи лимнофильного *S. keyserlingii* водного морфотипа в сравнении с реофильным *O. fischeri* характерно наличие увеличенной рыхлой соединительной ткани кориума, что связано, вероятно, с поступлением в неё воды до формирования барьера. Кроме того, будучи большую часть годового цикла наземным обитателем *S. keyserlingii* в водной фазе в сравнении с полуводным *O. fischeri* имеет большие относительные площади гранулярных желёз. Для *O. fischeri* на большинстве участков тела характерны утолщённые компактный слой кориума и эпидермис, а также крупные слизистые железы. Последние две особенности позволяют эффективнее формировать барьер, защищающий от избыточного поступления воды в организм в условиях постоянного нахождения в ней. Наблюдаемые особенности связаны с разной степенью адаптации данных видов к водной среде.

Список источников

1. Fox H. The skin of Amphibia // Biology of the Integument. 2. Vertebrates / ed. by J. Bereiter-Hahn, A.G. Matoltsy, K.S. Richards. Berlin; Heidelberg : Springer-Verlag, 1986. PP. 78–149.
2. Wells K.D. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press, 2007. 1148 p.
3. Toledo R.C., Jared C. Cutaneous adaptations to water balance in amphibians // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology. 1993. Vol. 105, № 4. PP. 593–608. doi: 10.1016/0300-9629(93)90259-7
4. Barrionuevo J.S. Skin structure variation in water frogs of the genus *Telmatobius* (Anura: Telmatobiidae) // Salamandra. 2017. Vol. 53, № 2. PP. 183–192.
5. Zainudin R., Deka E.Q., Ojep D.N.A., Su'ut L., Puad A.S.A., Jayasilan M.A., Rasit A.H. Histological description of the bornean horned frog *Megophrys nasuta* (Amphibia: Anura: Megophryidae) skin structure from different body regions // Malaysian Applied Biology. 2018. Vol. 47, № 1. PP. 51–56.
6. Mailho-Fontana P.L., Titon Jr.B., Antoniazzi M.M., Gomes F.R., Jared C. Skin and poison glands in toads (*Rhinella*) and their role in defence and water balance // Acta Zoologica. 2022. Vol. 103, № 1. PP. 112–128. doi: 10.1111/azo.12390
7. Zhang P., Chen Y-Q., Zhou H., Liu Y-F., Wang X-L., Papenfuss T.J., Wake D.B. Phylogeny, evolution, and biogeography of Asiatic Salamanders (Hynobiidae) // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2006. Vol. 103, № 19. PP. 7360–7365. doi: 10.1073/pnas.0602325103
8. Xiong J., Dai C., Li M., Deng W., Li J. Morphological characteristics of the dorsal skin of two hynobiids and their adaptive role in aquatic and terrestrial habitats // Asian Herpetological Research. 2013. Vol. 4, № 1. PP. 62–67. doi: 10.3724/SP.J.1245.2013.00062
9. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.
10. Ярцев В.В., Евсеева С.С. Гистологическая характеристика кожи самцов сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) в водную и наземную фазы сезонного цикла // Современная герпетология. 2018. Т. 18, № 1–2. С. 54–63. doi: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-54-63
11. Ярцев В.В., Евсеева С.С. Гистологическая характеристика кожи самок сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) в водную и наземную фазы сезонного цикла // Современная герпетология. 2018. Т. 18, № 3–4. С. 159–167. doi: 10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-159-167
12. Yartsev V.V., Kuranova V.N. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) // Asian Herpetological Research. 2015. Vol. 6, № 3. PP. 169–183. doi: 10.16373/j.cnki.ahr.140033
13. Exbrayat J.M. Histochemical and cytochemical methods of visualization. Boca Raton; London; New York : CRC Press Taylor and Francis Group, 2013. 367 p.
14. Ярцев В.В. Основы гистологической техники для зоологов : учебно-методическое пособие для биологических специальностей вузов. Томск : Издательский дом ТГУ, 2019. 84 с.
15. Михайлов Р.Е. Математические методы в биологии применительно к малым выборкам // Математические исследования в естественных науках. 2012. № 8. С. 100–103.
16. Носовский А.М., Пихлак А.Э., Логачев В.А., Чурсинова И.И., Мутьева Н.А. Статистика малых выборок в медицинских исследованиях // Российский медицинский журнал. 2013. № 6. С. 57–60.
17. Lazic S.E. Four simple ways to increase power without increasing the sample size // Laboratory animals. 2018. Vol. 52, № 6. PP. 621–629. doi: 10.1177/0023677218767478

18. Баврина А.П. Основные понятия статистики // Медицинский альманах. 2020. № 3 (64). С. 101–111.
19. Дильмухамедов М.Е. Кожный покров // Сибирский углозуб: Зоогеография. Систематика. Морфология. М. : Наука, 1994. С. 109–115.
20. Bingol-Ozakpinar O., Murathanoglu O. The morphology of the dorsal and ventral skin of *Triturus karelinii* (Caudata: Salamandridae) // Biologia. 2011. Vol. 66, № 2. PP. 349–356. doi: 10.2478/s11756-011-0009-2
21. Akat E., Arikan H. Morphology and biometric study of skin of *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890 (Anura, Hylidae) // Russian Journal of Herpetology. 2013. Vol. 20, № 4. PP. 253–258. doi: 10.30906/1026-2296-2013-20-4-253-258
22. Akat E., Arikan H., Göçmen B. Investigation of dorsal/ventral skin and the parotoid region of *Lyciasalamandra billae* and *Lyciasalamandra luschani* basoglu (Urodela: Salamandridae) // Biologia. 2014. Vol. 69, № 3. PP. 389–394. doi: 10.2478/s11756-013-0313-0
23. Esra A., Arikan H.A. Histological Study on the Skin of *Hyla savignyi* (Anura: Hylidae) // Commagene Journal of Biology. Vol. 2, № 2. PP. 35–37. doi: 10.31594/commagene.479097
24. Noble G.K. The integumentary, pulmonary, and cardiac modifications correlated with increased cutaneous respiration in the amphibia: A solution of the 'hairy frog' problem // Journal of Morphology. 1925. Vol. 40, № 2. PP. 341–416. doi: 10.1002/jmor.1050400206
25. Kuzmin S.L. The Clawed Salamanders of Asia. Genus *Onychodactylus*. Biology, distribution, and conservation. Magdeburg : Westarp Wissenschaften, 1995. 108 p.
26. Brizzi R., Delfino G., Jantra S., Alvarez B.B., Sever D.M. The amphibian cutaneous glands: Some aspects of their structure and adaptive role // Herpetologia Candiana / ed. by P. Lymberakis, E. Valakos, P. Pafilis, M. Mylonas. Irakleio : Natural History Museum of Crete, 2001. PP. 43–49.
27. Соколов В.Е. Морфологические приспособления кожного покрова земноводных фауны СССР к наземному образу жизни // Зоологический журнал. 1964. Т. 18, № 9. С. 1410–1411.
28. Kobegenova S.S., Kuzmin S.L. A comparison of skin of the Semirechensk Salamander (*Ranodon sibiricus*) and the Siberian Newt (*Salamandrella keyserlingii*) // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 1998. Vol. 3. PP. 143–157.
29. Aoto T. A remarkable swelling of male skin of a salamander (*Hynobius retardatus* Dunn) in the breeding season // Journal of the Faculty of Science Hokkaido University, Zoology. 1950. Vol. 10, № 1. PP. 45–53.
30. Hasumi M., Iwasawa H. Wandering behavior and cutaneous changes in winter–Dormant male salamanders (*Hynobius nigrescens*) // Herpetologica. 1992. Vol. 48, № 3. PP. 279–287.
31. Maslova I.V., Rogashevskaya D.A. New data on spawning site and group egg laying of *Onychodactylus fischeri* (Boulenger, 1886) (the Southern Sikhote-Alin Range, Russia) // Russian Journal of Herpetology. 2023. Vol. 30, № 6. PP. 477–492. doi: 10.30906/1026-2296-2023-30-6-477-49

References

1. Fox H. The skin of Amphibia. In: *Biology of the Integument. 2. Vertebrates*. Bereiter-Hahn J, Matoltsy AG, Richards KS, editors. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag; 1986. pp. 78-149.
2. Wells KD. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press; 2007. 1148 p.
3. Toledo RC, Jared C. Cutaneous adaptations to water balance in amphibians. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*. 1993;1059(4):593-608. doi: 10.1016/0300-9629(93)90259-7

4. Barrionuevo JS. Skin structure variation in water frogs of the genus *Telmatobius* (Anura: Telmatobiidae). *Salamandra*. 2017;53(2):183-192.
5. Zainudin R, Deka EQ, Ojep DNA, Su'ut L, Puad ASA, Jayasilan MA, Rasit AH. Histological description of the bornean horned frog *Megophrys nasuta* (Amphibia: Anura: Megophryidae) skin structure from different body regions. *Malaysian Applied Biology*. 2018;47(1):51-56.
6. Mailho-Fontana PL, Titon JrB, Antoniazzi MM, Gomes FR, Jared C. Skin and poison glands in toads (*Rhinella*) and their role in defence and water balance. *Acta Zoologica*. 2022;103(1):112-128. doi: 10.1111/azo.12390
7. Zhang P, Chen Y-Q, Zhou H, Liu Y-F, Wang X-L, Papenfuss TJ, Wake DB. Phylogeny, evolution, and biogeography of Asiatic Salamanders (Hynobiidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2006;103(19):7360-7365. doi: 10.1073/pnas.0602325103
8. Xiong J, Dai C, Li M, Deng W, Li J. Morphological characteristics of the dorsal skin of two hynobiids and their adaptive role in aquatic and terrestrial habitats. *Asian Herpetological Research*. 2013;4(1):62-67. doi: 10.3724/SP.J.1245.2013.00062
9. Kuzmin SL. Zemnovodnye byvshego SSSR [Amphibians of the former USSR]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2012. 370 p. In Russian.
10. Yartsev VV, Evseyeva SS. Histological characteristics of the skin of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) males in the aquatic and terrestrial phases of their seasonal cycle. *Current Studies in Herpetology*. 2018;18(1-2):54-63. doi: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-54-63
11. Yartsev VV, Evseyeva SS. Histological characteristics of the skin of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae) females in the aquatic and terrestrial phases of their seasonal cycle. *Current Studies in Herpetology*. 2018;18(3-4):159-167. doi: 10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-159-167
12. Yartsev VV, Kuranova VN. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae). *Asian Herpetological Research*. 2015;6(3):169-183. doi: 10.16373/j.cnki.ahr.140033
13. Exbrayat JM. Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization. Boca Raton, London, New York: CRC Press Taylor and Francis Group; 2013. 367 p.
14. Yartsev VV. Osnovy gistologicheskoy tehniki dlya zoologov: uchebno-metodicheskoe posobie dlya biologicheskikh special'nostej vuzov [Fundamentals of histological technology for zoologists: educational and methodological manual for biological specialties of universities.]. Tomsk: Izdatelskiy dom TSU; 2019. 84 p. In Russian
15. Mihailov RE. Matematicheskie metody v biologii primenitelno k malym vyborkam [Mathematical methods in biology applied to small samples]. *Matematicheskie issledovaniya v estestvennykh naukah*. 2012;(8):100-103. In Russian
16. Nosovskiy AM, Pikhlaek AE, Logachev VA, Chursinova II, Muteva NA. Small-data statistics analysis in medical studies. *Russian Medical Journal*. 2013;(6):57-60. In Russian, English summary
17. Lazic SE. Four simple ways to increase power without increasing the sample size. *Laboratory Animals*. 2018;52(6):621-629. doi: 10.1177/0023677218767478
18. Bavrina AP. Basic concepts of statistics. *Medical Almanac*. 2020;3(64):101-111.
19. Dilmuhamedov ME. Kozhniy pokrov [Skin]. In: *Sibirskiy uglozub: Zoogeografiya. Sistematika. Morfologiya*. Moscow: Nauka; 1994. pp. 109-115.
20. Bingol-Ozakpinar O, Murathanoglu O. The morphology of the dorsal and ventral skin of *Triturus karelinii* (Caudata: Salamandridae). *Biologia*. 2011;66(2):349-356. doi: 10.2478/s11756-011-0009-2
21. Akat E, Arikan H. Morphology and biometric study of skin of *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890 (Anura, Hylidae). *Russian Journal of Herpetology*. 2013;20(4):253-258. doi: 10.30906/1026-2296-2013-20-4-253-258
22. Akat E, Arikan H, Göçmen B. Investigation of dorsal/ventral skin and the parotoid region of *Lyciasalamandra billae* and *Lyciasalamandra luschani* basoglu (Urodela: Salamandridae). *Biologia*. 2014;69(3):389-394. doi: 10.2478/s11756-013-0313-0

23. Esra A, Arikan HA. Histological study on the skin of *Hyla savignyi* (Anura: Hylidae). *Commagene Journal of Biology*. 2018;2(2):35-37. doi: 10.31594/commagene.479097
24. Noble GK. The integumentary, pulmonary, and cardiac modifications correlated with increased cutaneous respiration in the amphibia: A solution of the 'hairy frog' problem. *Journal of Morphology*. 1925;40(2):341-416. doi: 10.1002/jmor.1050400206
25. Kuzmin SL. The Clawed Salamanders of Asia. Genus *Onychodactylus*. Biology, Distribution, and Conservation. Magdeburg: Westarp Wissenschaften; 1995. 108 p.
26. Brizzi R, Delfino G, Jantra S, Alvarez BB, Sever DM. The amphibian cutaneous glands: Some aspects of their structure and adaptive role. In: *Herpetologia Candiana*. Lymberakis P, Valakos E, Pafilis P, Mylonas M, editors. Irakleio: Natural History Museum of Crete; 2001. pp. 43-49.
27. Sokolov VE. Morfologicheskie prisposobleniya kozhnogo pokrova zemnovodnykh fauny SSSR k nazemnomu obrazu zhizni [Morphological adaptations of the amphibian skin in USSR fauna to the Terrestrial mode of life]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1964;18(9):1410-1411. In Russian
28. Kobegenova SS, Kuzmin SL. A comparison of skin of the Semirechensk Salamander (*Ranodon sibiricus*) and the Siberian Newt (*Salamandrella keyserlingii*). In: *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. 1998. Vol. 3. pp. 143-157.
29. Aoto T. A remarkable swelling of male skin of a salamander (*Hynobius retardatus* Dunn) in the breeding season. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University, Zoology*. 1950;10(1):45-53.
30. Hasumi M, Iwasawa H. Wandering behavior and cutaneous changes in winter-dormant male salamanders (*Hynobius nigrescens*). *Herpetologica*. 1992;48(3):279-287.
31. Maslova IV, Rogashevskaya DA. New data on spawning site and group egg laying of *Onychodactylus fischeri* (Boulenger, 1886) (the Southern Sikhote-Alin Range, Russia). *Russian Journal of Herpetology*. 2023;30(6):477-492. doi: 10.30906/1026-2296-2023-30-6-477-49

Информация об авторах:

Евсеева София Сергеевна, аспирант кафедры зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7644-8501>

E-mail: sofiaewseewa@gmail.com

Ярцев Вадим Вадимович, канд. биол. наук, и.о. заведующего, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии, заведующий Зоологическим музеем, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет; доцент кафедры биологии и генетики, Сибирский государственный медицинский университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7789-7424>

E-mail: vadim_yartsev@mail.ru

Маслова Ирина Владимировна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории териологии, Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6240-3812>

E-mail: irinarana@yandex.ru

Рогашевская Дарья Андреевна, аспирант лаборатории териологии, Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия)

ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-1820-1385>

E-mail: daria_1844@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Sofiya S. Evseeva, PhD student of the Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7644-8501>

E-mail: sofiaewseewa@gmail.com

Vadim V. Yartsev, Cand. Sci. (Biol.), Acting Head, Assoc. Prof. of the Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Head of the Museum of Zoology, Institute of Biology, National Research Tomsk State University; Assoc. Prof. of the Department of Biology and Genetics, Siberian State Medical University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7789-7424>

E-mail: vadim_yartsev@mail.ru

Irina V. Maslova, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of Theriology, Federal Scientific Centre of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6240-3812>

E-mail: irinarana@yandex.ru

Daria A. Rogashevskaya, PhD student of the Laboratory of Theriology, Federal Scientific Centre of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-1820-1385>

E-mail: daria_1844@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 03.06.2025;
одобрена после рецензирования 28.07.2025; принята к публикации 04.09.2025*

*The article was submitted 03.06.2025;
approved after reviewing 28.07.2025; accepted for publication 04.09.2025*