

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ  
Кафедра зоологии позвоночных

*На правах рукописи*

**Горин Владислав Анатольевич**

**Филогения, систематика и историческая биогеография узкоротов  
подсемейства *Microhylinae* (Amphibia: Anura: Microhylidae)**

1.15.12 - Зоология

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук  
**ПОЯРКОВ Н.А.**  
(кафедра зоологии позвоночных  
МГУ им. М.В. Ломоносова)

Москва – 2022 г.

## Оглавление

<b>1. ВВЕДЕНИЕ</b>	<b>3</b>
АКУТАЛЬНОСТЬ ИССЛЕДОВАНИЯ И СТЕПЕНЬ РАЗРАБОТАННОСТИ ПРОБЛЕМЫ	3
ЦЕЛЬ РАБОТЫ:	4
ЗАДАЧИ:	4
<b>2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</b>	<b>13</b>
2.1 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УЗКОРОТОВ СЕМЕЙСТВА MICRONYLIDAE	13
2.2 ОБЗОР МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ СЕМЕЙСТВА MICRONYLIDAE	15
2.3 ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПОДСЕМЕЙСТВА MICRONYLINAE	23
2.4 ИССЛЕДОВАНИЯ ИСТОРИЧЕСКОЙ БИОГЕОГРАФИИ ГЕРПЕТОФАУНЫ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ	25
2.5 ИСТОРИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ ЛЯГУШЕК ПОДСЕМЕЙСТВА MICRONYLINAE	33
2.6 ОСОБЕННОСТИ СКЕЛЕТНОГО УСТРОЙСТВА ЛЯГУШЕК ПОДСЕМЕЙСТВА MICRONYLINAE	36
2.7 МИНИАТЮРИЗАЦИЯ ANURA	37
<b>3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ</b>	<b>40</b>
3.1 СБОР МАТЕРИАЛА	40
3.2 МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ	41
3.3 ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ	43
3.4. АЛГОРИТМЫ АВТОМАТИЧЕСКОГО РАЗДЕЛЕНИЯ ВИДОВ	45
3.5 АНАЛИЗ ВРЕМЕН ДИВЕРГЕНЦИИ	45
3.6 БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И РЕКОНСТРУКЦИЯ ПРЕДКОВЫХ АРЕАЛОВ	46
3.7 РЕКОНСТРУКЦИЯ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗМЕРОВ ТЕЛА В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ	48
3.8 ВИЗУАЛИЗАЦИЯ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ	49
<b>4. РЕЗУЛЬТАТЫ</b>	<b>52</b>
4.1 ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПОДСЕМЕЙСТВА MICRONYLINAE	52
4.2 ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОДСЕМЕЙСТВА MICRONYLINAE	62
4.3 ОЦЕНКИ ВРЕМЕН ДИВЕРГЕНЦИЙ ОСНОВНЫХ КЛАДОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ В ИСТОРИИ ПОДСЕМЕЙСТВА MICRONYLINAE	63
4.4 БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРЕДКОВЫХ АРЕАЛОВ ПОДСЕМЕЙСТВА MICRONYLINAE	64
4.5 ЭВОЛЮЦИЯ РАЗМЕРОВ ТЕЛА ЛЯГУШЕК ПОДСЕМЕЙСТВА MICRONYLINAE	69
4.6 РАЗНООБРАЗИЕ СКЕЛЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ В ПОДСЕМЕЙСТВЕ MICRONYLINAE	73
<b>5. ОБСУЖДЕНИЕ</b>	<b>102</b>
5.1 ФИЛОГЕНИЯ	102
5.2 СИСТЕМАТИКА	105
5.3 ИСТОРИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ	118
5.4 МИНИАТЮРИЗАЦИЯ	124
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	131
<b>6. ВЫВОДЫ</b>	<b>133</b>
БЛАГОДАРНОСТИ	134
<b>7. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b>	<b>135</b>
<b>8. ПРИЛОЖЕНИЕ</b>	<b>148</b>

## 1. ВВЕДЕНИЕ

### Актуальность исследования и степень разработанности проблемы

На данный момент в мире описано более 8300 видов амфибий (Frost, 2022). Огромное количество криптических видов было выявлено за последние 25 лет благодаря вовлечению молекулярных методов в оценку таксономического статуса амфибий и исследованию новых и ранее труднодоступных территорий по всему миру (Biju, Bossuyt, 2003, Köhler et al., 2005, Vieites et al., 2009, Hasan et al., 2012, Gehara et al., 2014, Poyarkov et al., 2015). Вместе с тем, амфибии всегда рассматривались в качестве модельных объектов для изучения биогеографии из-за своего средового консерватизма, ограниченной способности к расселению и преодолению больших расстояний и низкой толерантности к сухим условиям среды, низким температурам и солености водоемов (van der Meijden et al., 2007).

Азиатское подсемейство узкоротых лягушек (Ананьева и др., 1988) *Microhylinae* Günther, 1858 (1843) (*Anura*: *Microhylidae*) представляет собой привлекательную модельную группу для исследования закономерностей и процессов, обусловивших формирование и развитие биоразнообразия земноводных тропической Азии. Сегодня это подсемейство насчитывает 116 видов (Frost, 2022), распространенных практически по всем тропическим регионам Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии; причем ряд видов образуют широкоареальные видовые комплексы, в то время как другие являются узкоареальными эндемиками и известны исключительно из окрестностей своих типовых территорий. Лягушки этого подсемейства демонстрируют значительную морфологическую и экологическую пластичность, населяя различные биотопы и ландшафты (от почти пустынных прибрежных песчаных районов до влажных вечнозеленых тропических лесов на высотах более 2000 м н.у.м.). У них наблюдаются разнообразные стратегии размножения и развития личинок, от типичных «дождевых лягушек» или «explosive breeders», откладывающих сотни мелких икринок во временные водоемы, из которых быстро развиваются многочисленные головастики-фильтраторы, до значительной степени

эмбрионизации, сопряженной с откладкой малого количества крупных икринок в небольшие водоемы, расположенные в растениях. Кроме того, при внешнем сходстве узкороды подсемейства *Microhylinae* крайне разнообразны по размерам тела, который может колебаться от довольно крупных для бесхвостых амфибий (около 10 см) до наименьших из известных для наземных позвоночных (взрослые самцы ряда видов имеют длину около 1 см). Скелетное устройство этих лягушек существенно различается у разных групп, демонстрируя разные особенности, которые редки или вовсе отсутствуют у других клад бесхвостых амфибий (Noble, Parker, 1926; Parker, 1934; Zweifel, 1972; Zweifel, 1986; de Sá, Trueb, 1991). Наконец, незначительные способности таких небольших по размеру лягушек этого подсемейства позволяют рассматривать их как удачный модельный объект для исследования биогеографии региона.

Все это делает узкороды подсемейства *Microhylinae* крайне привлекательной модельной группой не только для изучения частных вопросов ее разнообразия, систематики и филогенетической истории, но и для исследования общих вопросов исторической биогеографии тропической Азии, а также эволюции стратегий размножения, размеров тела, образа жизни, репродуктивной биологии бесхвостых земноводных, и разработки мер по сохранению выявленного разнообразия.

### **Цель работы:**

Целью настоящей работы является оценка таксономического разнообразия, реконструкция основных биогеографических событий, а также оценка роли миниатюризации в эволюционной истории лягушек подсемейства *Microhylinae* (Anura: *Microhylidae*).

### **Задачи:**

1. Выявить филогенетические связи представителей подсемейства по данным анализа мт- и яДНК-маркеров на максимально широком наборе таксонов.

2. Оценить таксономическое разнообразие подсемейства *Microhylinae* по данным фрагмента 12S рРНК — 16S рРНК (мтДНК), основываясь на обширном оригинальном материале и данных, опубликованных ранее.
3. По полученным филогенетическим данным применить метод молекулярных калибровок для оценки вероятных времен основных кладогенетических событий в истории подсемейства *Microhylinae*
4. Провести анализ исторической биогеографии узкоротов *Microhylinae* по полученным данным о его филогении и сопоставить итоговый эволюционный сценарий для подсемейства с доступными данными о палеогеографии Азии.
5. Смоделировать эволюцию размеров тела в истории узкоротов подсемейства *Microhylinae*.

**Объект и предмет исследования:**

Лягушки подсемейства *Microhylinae* (Amphibia: Anura: Microhylidae)

**Научная новизна работы**

Результаты работы формируют новое представление об эволюционных связях, генетическом, морфологическом и таксономическом разнообразии подсемейства *Microhylinae*. Впервые на основании обширного оригинального материала по данным анализа мтДНК и яДНК предложена филогенетическая гипотеза для семейства, включающая 102 вида (около 90% от известного разнообразия). Впервые проведено масштабное исследование разнообразия *Microhylinae* по данным мт- и яДНК от 528 экземпляров из 153 локалитетов практически со всего ареала семейства. В ходе работы были формально описаны восемь новых видов и один новый род лягушек *Microhylinae*. Показано наличие существенного криптического разнообразия в подсемействе *Microhylinae*, выявлено до 30 новых форм потенциально видового статуса. Впервые на основании обширного оригинального материала по интегративным данным предложена новая система подсемейства *Microhylinae* и разработан новый палеобиогеографический сценарий. Показана базальная радиация *Microhylinae* на

три группировки в начале Палеоцена, и дифференциация на роды начиная с позднего Эоцена. Показано, что сухопутный мост между территориями Индийского субконтинента и Зондской Суши (современной Суматры) обеспечивал возможность фаунистического обмена и имел ключевое значение в эволюции всех групп Microhylinae. Представлены обновленные диагнозы по скелетным данным для всех родов подсемейства Microhylinae. Впервые продемонстрирован параллельный характер эволюции размеров тела и связанных морфологических адаптаций у подсемейства Microhylinae.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

Впервые в масштабе мировой фауны проанализировано генетическое разнообразие узкоротов подсемейства Microhylinae; получено объективное представление о таксономическом разнообразии Microhylinae. Исследование вносит вклад в инвентаризацию разнообразия герпетофауны Юго-Восточной Азии, а также в понимание закономерностей формирования фаун и разработке мер по их сохранению. Полученные результаты по моделированию эволюции размеров тела и связанных с этим изменений вносят существенный вклад в представления о развитии конвергентных адаптаций у амфибий. Данные диссертации могут быть использованы при исследовании процессов видообразования, криптических видов, миниатюризации у амфибий, а также исторической биогеографии Юго-Восточной Азии. Полученные данные могут быть полезны при преподавании курсов общей зоологии, зоологии позвоночных, герпетологии, морфологии и биогеографии в вузах.

### **Методология и методы исследования**

Данная работа выполнена на основе мультилокусного молекулярно-генетического анализа собранного материала и последующего филогенетического анализа с использованием набора современных программ и алгоритмов. При интерпретации полученных данных использована литература по изменчивости, распространению и биологии узкоротов.

Оценка видового статуса обнаруженных линий проводилась с помощью альтернативных алгоритмов разграничения видов (species delimitation) по молекулярным данным. При интерпретации результатов мы могли опираться прежде всего на данные изменчивости мтДНК, но в ряде случаев при оценке видового статуса линий амфибий в рамках концепции интегративной систематики (Vieites et al., 2009) так же были использованы и другие признаки (морфологические и этологические).

Сбор материала проводился в ходе полевых исследований на территории Вьетнама (2016 г.), Шри-Ланки (2016 и 2020 гг.), Непала (2017 г.), Мьянмы (2018 и 2019 г.) и Таиланда (2022 г.). Молекулярно-генетические эксперименты, выделение ДНК, проведение ПЦР, подготовка к секвенированию, а также обработка данных проводились на оборудовании кабинета молекулярных методов в зоологии кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ. Секвенирование ДНК проводилось на базе лаборатории ЗАО «Евроген» (Москва).

#### **Положения, выносимые на защиту:**

- (1) Таксономическое разнообразие подсемейства остается в значительной степени недооцененным в связи с широким распространением криптических видов, узкоареальным эндемизмом и неизученностью тропической Азии
- (2) Биогеографическая история подсемейства Microhylinae в значительной степени определялась процессом фаунистического обмена между Индийским субконтинентом и континентальной Азией
- (3) Подсемейство Microhylinae характеризуется динамичной эволюцией размеров тела, миниатюризация в истории подсемейства происходила параллельно и приводила к различным морфологическим конвергенциям

#### **Личный вклад автора**

Автор принимал личное непосредственное участие на всех этапах исследования: при планировании работы и разработке её методологии, сборе данных в полевых условиях в различных районах Юго-Восточной Азии, осуществлении молекулярно-генетических экспериментов, обработке полученных данных и их филогенетическом анализе, обобщении и интерпретации результатов, подготовке и публикации статей и докладов, представлении результатов работы на всероссийских и международных конференциях.

### **Степень достоверности результатов**

Достоверность полученных соискателем результатов обеспечивается большим объёмом оригинальных и сравнительных данных. Детальное описание методики молекулярно-генетических экспериментов и филогенетического анализа гарантирует воспроизводимость полученных результатов. Приготовленные скелеты депонированы в коллекции Зоомузея МГУ, а данные компьютерной томографии размещены в базе Morphosource. Использование набора современных методов анализа данных, их сопоставление с актуальными данными литературы и критический анализ результатов исследования обеспечивают корректность сделанных соискателем обобщений.

### **Апробация работы**

Материалы работы представлены на конференциях:

1. 2021 Эволюция крайней миниатюризации в подсемействе *Microhylinae* (*Microhylidae*, *Amphibia*) (Устный) Автор: **Горин В.А.** XXVIII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов 2021", МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, 12-23 апреля 2021
2. 2019 Многократная колонизация японского архипелага Рюкю узкоротыми лягушками рода *Microhyla* (*Amphibia*; *Microhylidae*) (Устный) Авторы: **Горин В.А.**..., **Окамия Х.**, **Поярков Н.А.** Вторая международная молодежная конференция герпетологов России и

сопредельных стран, посвященная 100-летию отделения герпетологии Зоологического института РАН: «Современная герпетология: проблемы и пути их решения», Санкт-Петербург, Россия, 25-28 ноября 2019

3. 2019 Phylogeny and biogeography of Narrow-mouthed frogs of the genus *Microhyla* (Amphibia: Microhylidae) (Устный) Авторы: **Gorin V.A.**, Das I., Hasan M., Karunarathna S., Solovyeva E.N., Poyarkov N.A.. XX European Congress of Herpetology, Милан, Италия, Италия, 2-6 сентября 2019
4. 2018 Филогения, историческая биогеография и миниатюризация узкоротов рода *Microhyla* (Amphibia: Microhylidae) (Устный) Авторы: **Горин В.А.**, Поярков Н.А. VII Съезд герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН "Современное состояние и перспективы изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся Евразии", Махачкала, Россия, 8-12 октября 2018

## Публикации

По теме работы автором опубликовано девять статей на английском языке, в том числе восемь статей в международных рецензируемых журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science, а также шесть тезисов конференций. Подготовка публикаций выполнена автором совместно с соавторами. Вклад автора в научных трудах составляет  $\frac{3}{4}$  за исключением работ «A new limestone-dwelling species of *Micryletta* (Amphibia: Anura: Microhylidae) from northern Vietnam» (Poyarkov et al., 2018), «A new species of the genus *Microhyla* Tschudi, 1838 (Amphibia: Anura: Microhylidae) from Tay Nguyen Plateau, Central Vietnam» (Nguyen et al., 2019) и «A new species of *Micryletta* (Amphibia: Microhylidae) from southern Thailand» (Suwannaroom et al., 2020), вклад в которые составил  $\frac{1}{4}$ . Автор принимал активное участие в постановке научных задач, анализе полученных результатов и представлении их в печати.

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова:

1. 2021 Consequences of parallel miniaturisation in Microhylinae (Anura, Microhylidae), with the description of a new genus of diminutive South East Asian frogs  
**Gorin V. A.**, Scherz M. D., Korost D. V., Poyarkov N. A. // Zoosystematics and evolution: T. 97(1). C. 21-54.
2. 2021 A new species of *Micryletta* (Amphibia: Anura: Microhylidae) from Langbian Plateau in southern Vietnam Poyarkov, N. A., Van Nguyen, T., Yang, J. H., & **Gorin, V. A.** // Zoological research. T 42(6). C. 726-733.
3. 2020 A little frog leaps a long way: compounded colonizations of the Indian Subcontinent discovered in the tiny Oriental frog genus *Microhyla* (Amphibia: Microhylidae)  
**Gorin V.A.**, Solovyeva E.N., Hasan M., Okamiya H., Karunarathna D.M.S.S, Pawangkhanant P., de Silva A., Juthong W., Milto K.D., Nguyen L.T., Suwannapoom C., Haas A., Bickford D.P., Das I., Poyarkov N.A. // PeerJ. T. 8: e9411.
4. 2020 A new species of *Micryletta* (Amphibia: Microhylidae) from southern Thailand Suwannapoom C., Nguyen T.V., Pawangkhanant P., **Gorin V.A.**, Chomdej S., Che J., Poyarkov N.A. // Zoological research T. 41. C. 1-8.
5. 2020 A new species of miniaturized narrow-mouth frog of the genus *Microhyla* Tschudi, 1838 (Amphibia: Anura: Microhylidae) from northern Tenasserim, Thailand Poyarkov N.A., Pawangkhanant P., **Gorin V.A.**, Juthong W., Suwannapoom C. // Journal of Natural History. T. 54(23-24). C. 1525-1558.
6. 2019 A new species of the genus *Microhyla* Tschudi, 1838 (Amphibia: Anura: Microhylidae) from Tay Nguyen Plateau, Central Vietnam Nguyen L.T., Poyarkov N.A., Nguyen T.T., Nguyen T.A., Nguyen V.H., **Gorin V.A.**, Murphy R.W., Nguyen S.N. // Zootaxa, T. 4543(4). C. 549-580.
7. 2019 On the road to Mandalay: a contribution to the *Microhyla* Tschudi, 1838 (Amphibia: Anura: Microhylidae) fauna of Myanmar with description of two new species

Poyarkov N.A., **Gorin V.A.**, Than Zaw, Kretova V.D., Gogoleva S.S., Pawangkhanant P., Che J. // Zoological research. Т. 40(4). С. 1-33.

8. 2018 A new limestone-dwelling species of *Micryletta* (Amphibia: Anura: Microhylidae) from northern Vietnam Poyarkov N.A., Nguyen T.V., Duong T.V., **Gorin V.A.**, Yang J.H. // PeerJ. Т. 6: e5771.

Публикации в других рецензируемых изданиях:

1. 2020 A new cryptic species of the genus *Microhyla* (Amphibia: Microhylidae) from Langbian Plateau, Vietnam Poyarkov N.A., Nguyen T.V., Trofimets A.V., **Gorin V.A.** // Taprobanica Т. 9(2). С. 136-163.

Материалы и тезисы международных и всероссийских конференций:

1. Трофимец А.В., **Горин В.А.**, Поярков Н.А. 2021 Дифференциация широкоареального комплекса *Microhyla heymonsi* Vogt, 1911 (Amphibia: Microhylidae) во времени и пространстве: to split or not to split? // Вопросы герпетологии: VIII съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии» (под редакцией Е. А. Дунаева и Н. А. Пояркова). С. 250-252.
2. **Горин В.А.**, Трофимец А.В., Суваннапум Ч., Поярков Н.А. 2021 Новый сценарий формирования разнообразия лягушек Юго-Восточной Азии на примере узкоротов рода *Micryletta* (Amphibia: Microhylidae) // Вопросы герпетологии: VIII съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии» (под редакцией Е. А. Дунаева и Н. А. Пояркова). С. 73-74.
3. Трофимец А.В., **Горин В.А.**, Поярков Н.А. 2021 Первые данные о филогеографической структуре узкоротов видового комплекса *Microhyla butleri* Boulenger, 1900 (Amphibia: Microhylidae) // Вопросы герпетологии: VIII съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии» (под редакцией Е. А. Дунаева и Н. А. Пояркова). С. 253-255.

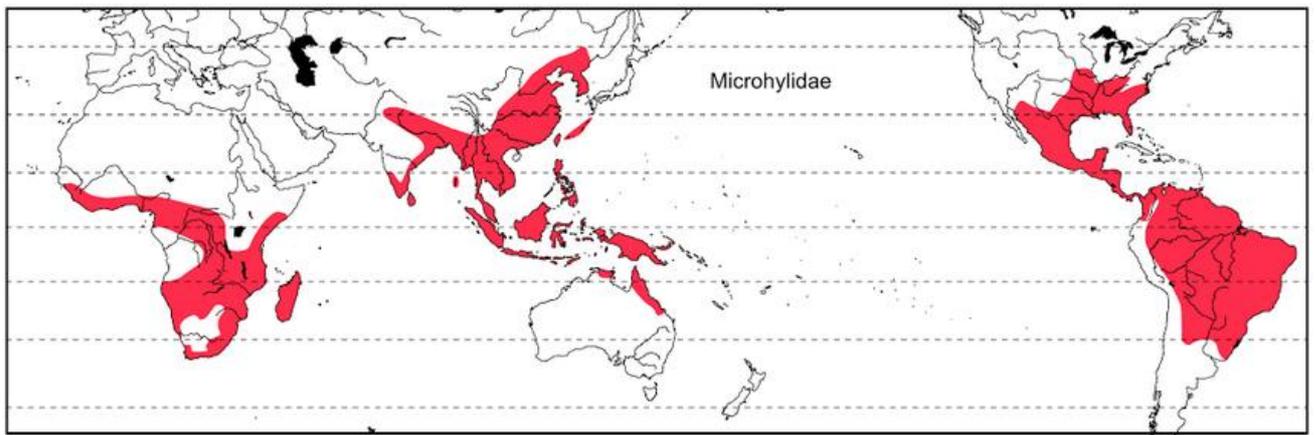
4. **Горин В.А.**, Поярков Н.А. 2021 Последствия параллельной миниатюризации узкоротых лягушек рода *Microhyla* (Amphibia: Microhylidae): конфликт традиционной и молекулярной систематики // Вопросы герпетологии: VIII съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии» (под редакцией Е. А. Дунаева и Н. А. Пояркова. С. 71-72.
5. **Gorin V.A.**, Solovyeva E.N., Karunarathna S., Hasan M., Das I., Poyarkov N.A. 2019 Phylogeny and biogeography of Narrow-mouthed frogs of the genus *Microhyla* (Amphibia: Microhylidae) // Program & Abstracts of the XX European Congress of Herpetology, Milan, 2-6 Septmeber 2019, Università degli Studi di Milano. С. 99-99.
6. **Горин В.А.**, Окамия Х., Поярков Н.А. 2019 Многократная колонизация японского архипелага Рюкю узкоротыми лягушками рода *Microhyla* (Amphibia; Microhylidae) // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Материалы Второй международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран, посвященной 100-летию отделения герпетологии Зоологического института РАН. С. 42-42.

## 2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 2.1 Общая характеристика узкоротов семейства *Microhylidae*

Циркумтропическое распространение и высокое видовое богатство делают узкоротых лягушек семейства *Microhylidae* перспективным объектом для биогеографического изучения. Это крупное семейство на данный момент насчитывает 738 видов, что составляет примерно 8% от всего видового разнообразия отряда Anura (Frost, 2022). Оно принадлежит к одной из трех филогенетических линий бесхвостых амфибий — *Neobatrachia* — и объединяется в кладу *Ranoidea* с группой семейств африканского происхождения *Afrobatrachia* (включая *Arthroleptidae*, *Brevicipitidae*, *Hemisotidae* и *Hyperoliidae*) и группой *Natatanura* (*Ranidae sensu lato*). Лягушки семейства *Microhylidae* встречаются на большинстве континентов (Африка, Евразия, Северная и Южная Америка, Австралия) и на нескольких крупных островах (Новая Гвинея, Мадагаскар, острова Зондского архипелага) (см. Рисунок 1).

На сегодняшний день выделяется 12 подсемейств *Microhylidae*, причем каждое подсемейство встречается в основном на своем отдельном массиве суши, ранее входившем в состав Гондваны: *Asterophryinae* (Австралия и Новая Гвинея, а также Филиппины и, по-видимому, Борнео и Малайский полуостров); *Cophylinae*, *Dyscophinae* и *Scaphiophryninae* (Мадагаскар); *Gastrophryninae*, *Adelastinae* и *Otophryninae* (Северная и Южная Америка); *Hoplophryninae* и *Phrynomerinae* (Африка); также *Kalophryninae*, *Melanobatrachinae* и *Microhyliinae* (Азия).



**Рисунок 1.** Распространение лягушек семейства *Microhylidae* (Zug et al., 2001).

Представителей семейства *Microhylidae* чаще всего характеризуют, как довольно толстых лягушек с относительно маленькой головой, способных закапываться и питающихся муравьями или термитами. В действительности, лягушки этого семейства гораздо более разнообразны по внешнему виду и предпочитаемым местообитаниям. Хотя большинство из них действительно роющие или наземные, однако присутствуют и древесные формы (например, роды *Sophixalus* и *Oreophryne*, семейство *Asterophryinae*). В разных подсемействах *Microhylidae* представлены практически все известные способы прохождения личиночного развития. Так, головастики лягушек подсемейства *Asterophryinae* проходят прямое развитие, когда из яйца появляется лягушонок со свободными конечностями. Напротив, головастики из подсемейства *Sophylinae* могут быть эндотрофными (например, головастики древесного рода *Platypelis*), то есть вообще не питаются до метаморфоза, и проходить развитие в заполненных водой дуплах деревьев и пазухах листьев (McDiarmid, Altig, 1999). Лягушки подсемейств *Microhylinae* и *Hoplophryinae* одновременно имеют как виды со свободно питающимися и передвигающимися головастиками, и с вовсе не питающимися, эндотрофными (например, развивающиеся в непентесах головастики *Microhyla nepenthicola* (Das, Haas, 2010) или живущие в бамбуках *Nanohyla arboricola* (Poyarkov et al., 2014b) и *Hoplophryne uluguruensis* (Harper et al., 2010) ). У некоторых видов может даже наблюдаться забота о потомстве (Günther, 2006). Чаще всего, лягушки просто охраняют свои кладки (как например *Oreophryne*,

*Callulops*, *Cophixalus*), однако известны и случаи транспортировки головастиков их родителями (например, самцами *Callulops pullifer*, *Aphantophryne pansa*, *Liophryne schlaginhaufeni* и некоторых других видов). Как и во многих других семействах, выраженного полового диморфизма в семействе Microhylidae, как правило, не наблюдается, отмечается только небольшие различия в размерах — самки в основном крупнее самцов (Parker, 1934).

Представители семейства Microhylidae морфологически весьма разнообразны. Отмечается даже, что для достоверного определения вида необходимо сравнивать пойманные экземпляры с серией экземпляров уже опознанных видов (Parker, 1934). Высокая изменчивость в морфологических признаках, в особенности черепа и плечевого пояса, элементы которого часто утрачиваются (Parker, 1934; Blommers-Schlösser, 1993), значительно уменьшила их применимость в таксономических целях (Zweifel, de la Neblina Expedition, 1986). Такое разнообразие этих элементов может быть объяснено феноменом миниатюризации (Hanken, Wake, 1993a), по всей видимости, независимо произошедшей в нескольких кладах. Роющий образ жизни, возникавший неоднократно, также мог внести свой вклад в особенности морфологии разных видов (Wild, 1995). Это высокое разнообразие и частое конвергентное происхождение морфологических признаков, а также очень сложная структура паттернов распространения разных видов, видимо, и послужило причиной такого серьезного таксономического дробления систематиками семейства Microhylidae на 12 подсемейств и огромное количество родов (58 — около 20% от всех родов Anura).

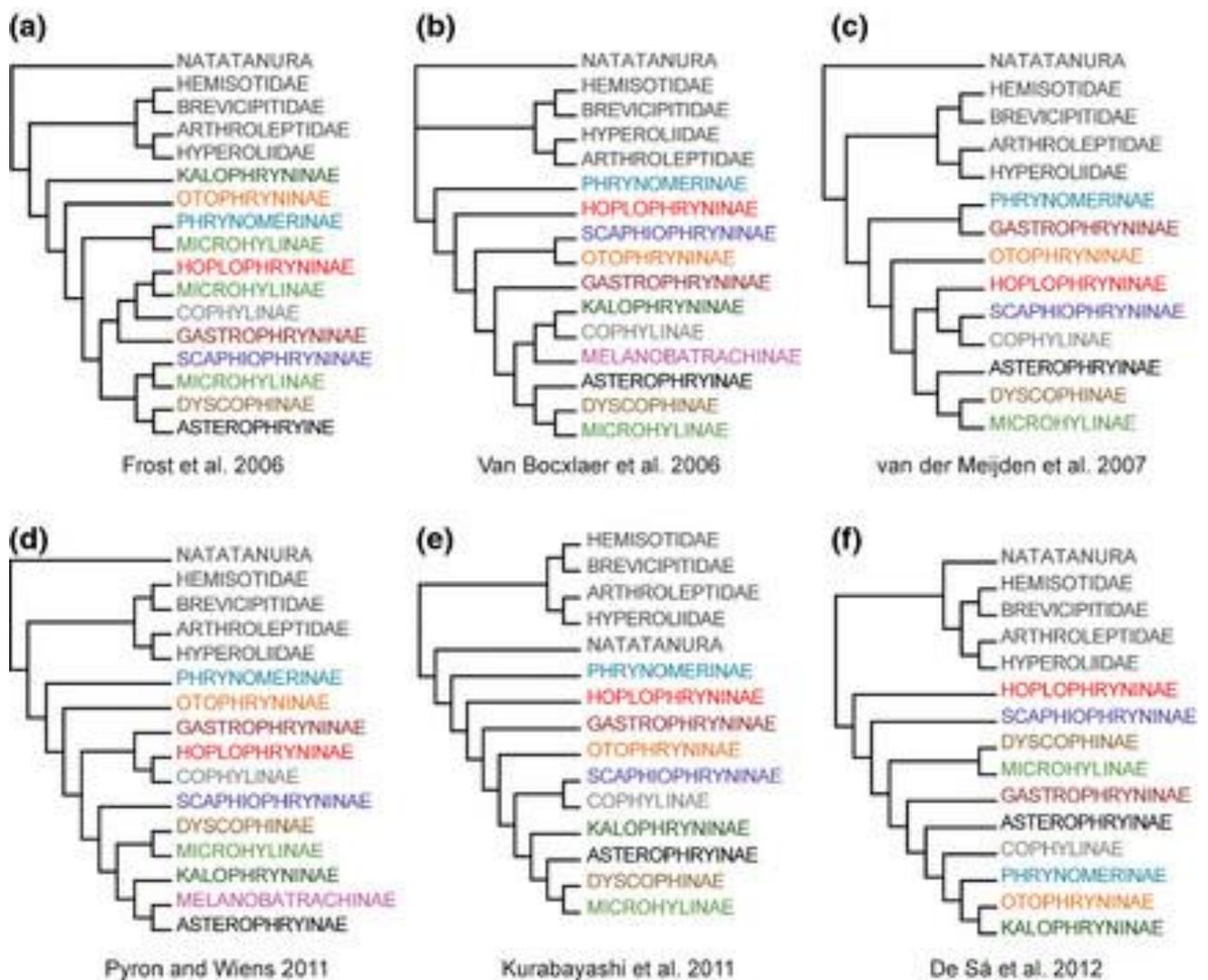
## **2.2 Обзор молекулярно-генетических исследований семейства Microhylidae**

На данный момент выделяется 12 подсемейств Microhylidae: Asterophryinae, Cophylinae, Dyscophinae, Scaphiophryninae, Gastrophryninae, Adelastinae, Otophryninae, Hoplophryninae, Phrynomerinae, Kalophryninae, Melanobatrachinae и Microhylinae (Peloso et al., 2015; Frost, 2022). Помимо этого, остаются некоторые

виды, таксономическое положение которых на уровне подсемейства до сих пор непонятно.

Выделение различных подсемейств на базе морфологических признаков долгое время основным способом изучения систематических отношений в семействе Microhylidae (Gadow, 1901; Parker, 1934; Laurent, 1986), однако настоящий переворот был сделан с помощью более современных молекулярных методов, которые позволили по-новому взглянуть на филогенетические связи внутри семейств. Тем не менее, результаты этих исследований не всегда согласуются друг с другом, а поддержки клад не всегда значимы. Последнее, видимо, указывает на довольно раннее и единовременное образование этих клад в ограниченный промежуток времени, поэтому некоторые авторы даже склонны рассматривать подсемейства на уровне отдельных семейств (Bossuyt, Roelants, 2009).

В работе ван дер Мейдена (van der Meijden et al., 2007) были проанализированы сиквенсы от 34 видов всех известных на тот момент подсемейств Microhylidae (Рис. 2). В их филогенетическом дереве разрешение базальных узлов дендрограммы получается довольно низким, тем не менее ряд линий поддерживаются довольно хорошо. Так, показано, что все представители Corylinae объединяются в кладу, так же как и Gastrophryinae, причем независимо от выбранного филогенетического анализа, то же справедливо и для Asterophryinae, хоть и с низкими поддержками. Два мадагаскарских семейства — Corylinae и Scaphiophryinae — оказываются сестринскими таксонами друг для друга. Несмотря на это, другое мадагаскарское семейство Dyscophinae, хоть и с низкой поддержкой, но группируется с азиатскими линиями Microhyliinae и Asterophryinae, формирующими отдельную кладу. Африканские подсемейства Phrynomerinae и Hoplophryinae располагаются в кладе Microhylidae базально. Примечательно, что род *Kalophrynus*, который традиционно рассматривался, как одна из линий подсемейства Microhyliinae, также занял неопределенное положение в основании Microhylidae.

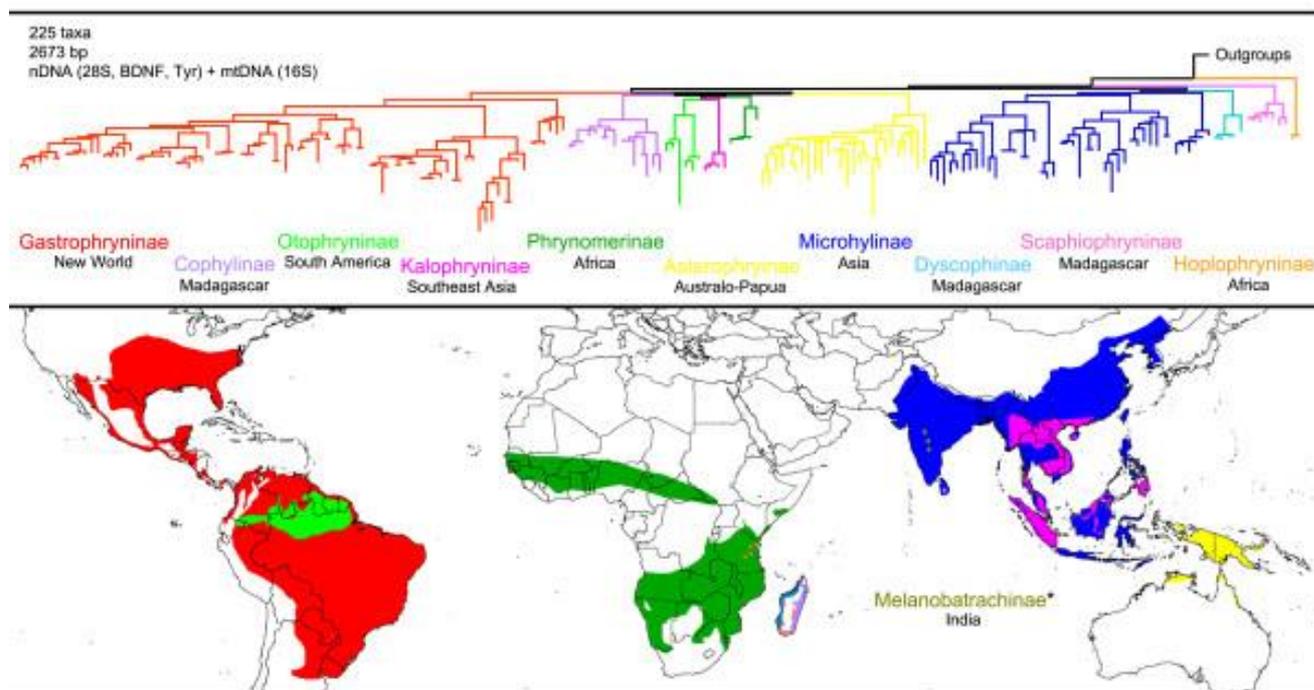


**Рисунок 2.** Различные гипотезы связей подсемейств Microhylidae (Peloso et al., 2015).

В более поздней работе Курабаяси (Kurabayashi et al., 2011a) эти результаты были уточнены и существенно дополнены. Авторами были исследованы представители только 8 из известных на тот момент подсемейств, однако длины фрагментов митохондриальной и ядерной ДНК были больше, что и позволило исследователям получить более высокое разрешение на уровне подсемейств. Африканские семейства Phrynomerinae и Hoplophryninae вновь встали базально в кладе Microhylidae. Оставшиеся подсемейства сгруппировались в 2 клады: Kalophryninae, Microhyalinae (азиатские группы), Asterophryinae (австрало-новогвинейская группа) и Dyscophinae (мадагаскарская группа) объединились в одну кладу, а другая клада включила в себя Gastrophryninae (американская группа)

и *Cophylinae* и *Scaphiophryinae* (мадагаскарские группы). Отмечается, что филогения второй группы, а также африканских подсемейств имеет не очень высокие поддержки. То же касается и подсемейства *Kalophryinae*, которое вполне может занимать и базальное положение в кладе *Microhylidae*. Что примечательно, в обеих работах высокие поддержки имеет клада, включающая *Asterophryinae* + (*Dyscophinae* + *Microhylinae*), что подтверждает их монофилию и говорит о том, что связи этих подсемейств, скорее всего, установлены достоверно. Одним из важнейших результатов этой работы было формальное отнесение рода *Gastrophrynoidea*, обитающего на территории бывшей Зондской суши (Малайский полуостров и Борнео), в подсемейство *Asterophryinae*. Этот род ранее не был доступен для молекулярно-генетического исследования, и лишь только в работе Мацуи (Matsui et al., 2011) была высказана идея, что он должен входить в эту кладу. Таким образом, молекулярные данные довольно убедительно показывают, что этот род входит в подсемейство *Asterophryinae*, видимо, являясь одной из его базальных линий, что указывает на возможный путь распространения этого подсемейства с континентальной Азии через Зондскую сушу, в противовес принятому ранее сценарию распространения через Антарктиду.

В работе де Са (de Sá et al., 2012) так же рассматриваются филогенетические связи внутри семейства *Microhylidae* (Рис. 3). Несмотря на хорошее разрешение межродовых связей американских *Microhylidae*, филогенетические связи разных подсемейств *Microhylidae* разрешены откровенно слабо. Так, согласно анализам авторов, подсемейства *Norlophryinae* и *Scaphiophryinae* группируются вместе, образуя наиболее базальное ответвление на дендрограмме, подсемейство *Microhylinae* группируется с *Dyscophinae*, а подсемейство *Asterophryinae* попадает в большую кладу с *Cophylinae*, *Phrynomerinae*, *Otophryinae* и *Kalophryinae* с подсемейством *Gastrophryinae* в качестве ближайшей группы. Такие результаты были получены из-за маленькой и не всегда удачной выборки таксонов *Microhylidae* Старого Света, а также некоторых ошибок, включающих неправильное определение видов, что оказало существенное влияние на результаты этой работы (Peloso et al., 2015).



**Рисунок 3.** Филогенетические связи и распространение подсемейств лягушек семейства Microhylidae (de Sá et al., 2012)

Также примечательна работа Пелозо (Peloso et al., 2015), в которой на примере семейства Microhylidae подробно рассматривается проблема выбора таксонов, аналитических методов и принимаемых допущений при изучении филогенетических связей амфибий. Так, авторам удалось показать, что положение некоторых клад остается неизменным вне зависимости от принятых допущений и добавления данных о разных таксонах (как например, монофилия Asterophryinae, Cophylinae, Otophryinae и несколько неоднозначных клад внутри подсемейств). В отличие от результатов предыдущих авторов, наиболее базально на дендрограмме встают подсемейства Hoplophryinae, Kalophryinae и род *Chaperina*, а подсемейства Melanobatrachinae и Phrynomerinae группируются вместе. В остальном их результаты согласуются с результатами их предшественников: мадагаскарские семейства Scaphiophryinae и Cophylinae группируются вместе с американскими подсемействами Gastrophryinae, Otophryinae и родом *Adelastes*. И вновь подтверждается близкое родство подсемейств Asterophryinae и Microhylinae+Dyscophinae.

Наконец, в работу Ту с соавторами (Tu et al., 2018) были исследованы 20 почти полных геномов, а также множество коротких сиквенсов от представителей разных подсемейств лягушек Microhylidae. В работе авторы подтверждают выделение 11 подсемейств, оставляя при этом под вопросом статус подсемейства Adelastinae, в виду его неясного филогенетического положения. Согласно их реконструкции, базальное положение в семействе занимает подсемейство Phrynomerinae. Семейство Hoplophryninae является сестринским по отношению к оставшемуся девяти. Примечательно, что согласно результатам данного исследования род *Chaperina*, ранее выделявшийся в отдельное подсемейство, попадает внутрь радиации подсемейства Microhylinae. В целом же, в работе уделяется большое внимание проблеме выделения родов, а также установления степени родства между ними. Отмечается, что, во многом, разница в разрешении связей между родами в предыдущих работах, скорее всего связана с неправильными определениями и сомнительным качеством изучаемых последовательностей ДНК

Таким образом, благодаря большому количеству полученных сиквенсов митохондриальной и ядерной ДНК от представителей самых разных клад, исследователям удается довольно достоверно реконструировать филогенетические связи представителей семейства Microhylidae, а вот связи группировок внутри подсемейств до сих пор остаются слабо разрешенными, несмотря на серьезные шаги в этом направлении.

Значительная часть молекулярно-генетических исследований этих лягушек была посвящена биогеографии, в виду трансконтинентального распространения данного семейства — относительно редкому явлению для амфибий. В настоящее время было предложено несколько сценариев для объяснения трансконтинентального распространения этих амфибий, исходя из разлома гондванской платформы и теории тектоники плит. Несмотря на использование молекулярных методов датировки и установления родства, призванных пролить свет на время дивергенции и дать высокое разрешение филогении, в этих исследованиях проанализированы разные таксоны (и, возможно, недостаточное

их количество), и потому представлены разные данные по родству и времени расхождения разных подсемейств *Microhylidae*.

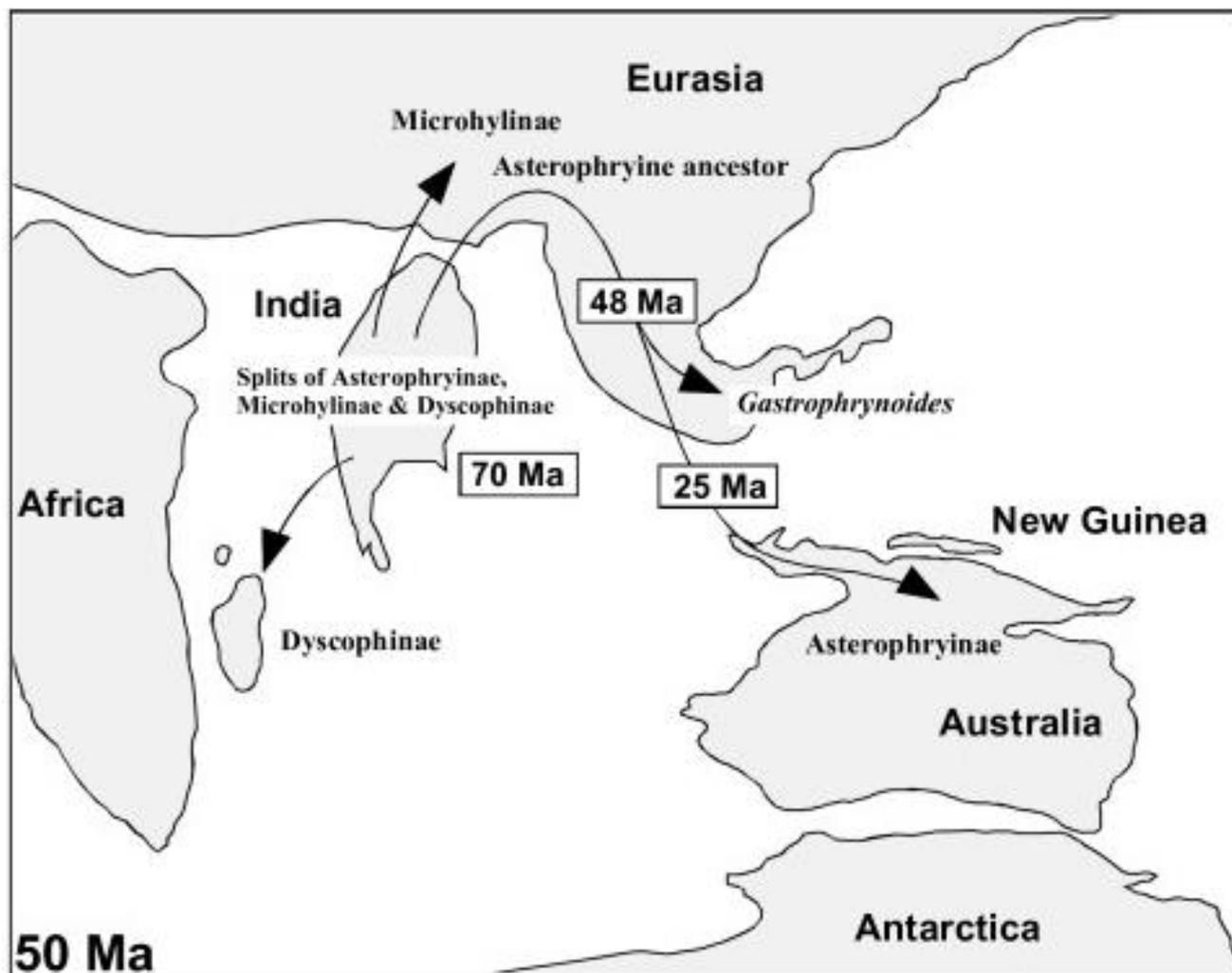
Так, согласно одним оценкам, семейства *Natatanura* и *Microhylidae* разделились где-то в раннемеловом периоде 127 млн. лет назад (95% доверительный интервал 145-100 млн. лет назад), таким образом диверсификация внутри этих клад происходила уже в позднемеловом периоде 88 млн. лет назад (100-65 млн. лет назад) и не была связана с началом раскола Гондваны, происходившем как раз в раннем мелу (Van Bocxlaer et al., 2006). При этом африканские таксоны *Phrynomantinae* и *Noplophryinae* реконструируются в качестве базальных линий семейства *Microhylidae*, другие же семейства распространялись на рецентные местообитания по маршруту Мадагаскар-Индия-Евразия трижды повторяя один и тот же путь из-за событий массовых вымираний, связанных, например, с затоплением территорий в центре и на севере Индии (Деканские траппы), происходивших как раз на границе мезозоя и кайнозоя.

Согласно другим данным, все события происходили позже: дивергенция *Natatanura* и *Microhylidae* 116 млн. лет назад (153-87 млн. лет назад), а дивергенция внутри *Microhylidae* 66 млн. лет назад (90-57 млн. лет назад) (van der Meijden et al., 2007). Базальное расположение *Phrynomantinae* и *Noplophryinae* подвергается сомнению, поскольку базальные разрешения дендрограммы не имеют высоких поддержек. Предполагается, что в раннемеловом периоде Гондвана уже была сильно фрагментирована, и, в результате вторичного контакта между Африкой и Индией, часть предковых лягушек могла попасть в Индию, откуда, после образования множества линий, некоторые группы расселились на Мадагаскар. Таким образом, трансконтинентальное распространение *Microhylidae* объясняется без привлечения сценария с частыми расселениями лягушек, к тому же, без каких-либо массовых вымираний, обосновывается положение некоторых мадагаскарских таксонов внутри индо-азиатской линии. Сходятся же исследователи в том, что австрало-новогвинейская группа *Asterophryinae*, возможно, распространилась на рецентные территории через Кергеленское плато и Антарктику, схожим сценарием с многими другими таксонами позвоночных

животных, распространенных в Австралии (например, сумчатые, бескилевые птицы, змеиношеи черепахи и квакши). Вследствие этого, единого биогеографического сценария, объясняющего сложные паттерны распространения лягушек Microhylidae, составлено не было.

В наиболее современной работе Курабаяси (Kurabayashi et al., 2011a), на основании молекулярных данных о родстве заселяющего Малайзию и Борнео рода *Gastrophrynoidea* с подсемейством Asterophryinae, был представлен новый взгляд на проблему распространения лягушек из группы Asterophryinae, предлагающий сценарий расселения через Индию в Юго-Восточную Азию и далее на Зондскую сушу, Филиппинские острова, Уоллесию, Новую Гвинею и Австралию, тем самым идущий вразрез с традиционными представлениями о путях расселения группы Asterophryinae, таким образом, еще более усложнив и без того запутанный сценарий эволюционного пути этой группы. Согласно Курабаяси (Рис. 4) дивергенция между Asterophryinae и Microhylinae (и Dyscophinae) произошло в Индии в позднем мелу (около 70 млн. лет назад), и их потомки колонизировали Азию во время столкновения Индии и Евразии. Дивергенция рода *Gastrophrynoidea* и других родов Asterophryinae произошла уже в Эоцене (около 48 млн. лет назад, то есть как раз во время столкновения). Затем предки большинства родов Asterophryinae распространялись из Азии на австрало-новогвинейские территории через острова и/или узкие перешейки приблизительно в позднем Оligоцене (около 25 млн. лет назад). При этом отмечается, что если предковые формы приобрели способность к прямому развитию, синапоморфный признак подсемейства Asterophryinae, что устраняет потребность в пресноводных водоемах для отложения икры и развития головастиков, то такой маршрут расселения мог произойти сравнительно легко. Наконец, основная радиация Asterophryinae произошла на территории современной Новой Гвинеи, откуда несколько линий расселились на территорию Австралии. Такой сценарий, в сравнении с сценарием пути через Антарктиду, хорошо объясняет низкое видовое разнообразие Asterophryinae в Австралии (19 видов, только 7% от всех известных видов подсемейства Asterophryinae (Frost,

2016)) и относительно недавнее время дивергенции этого подсемейства (меньше 25 млн. лет назад). Объяснить же распространение рода *Gastrophrynoidea* на территориях Малайского полуострова и Борнео путем расселения подсемейства *Asterophryinae* через Антарктиду представляется практически невозможным.



**Рисунок 4.** Сценарий возможного расселения лягушек Microhylidae (Kurabayashi et al., 2011a)

### 2.3 Филогенетические связи подсемейства Microhylinae

В той же работе (Kurabayashi et al., 2011a) впервые представлена попытка установить связи внутри подсемейства Microhylinae с анализом представителей всех известных на тот момент родов этой клады. Согласно их результатам, это подсемейство с высокими поддержками образуют 2 крупные клады: группа из *Microhyla* + (*Caluella* + *Glyphoglossus*) и группа, включающая *Kaloula*, *Metaphrynella*, *Phrynella* и *Ramanella*. Во второй группе с высокой поддержкой

установлена монофилия *Metaphrynella* и *Phrynella*. Тем не менее, отмечается, что для более достоверного разрешения филогенетических связей внутри семейств и родов необходимо проведение дополнительных комплексных исследований с анализом большего количества таксонов из дефицитных регионов. Выяснение филогенетического положения рода *Gastrophrynoides* весьма значимо, поскольку не только выявляет новый сценарий эволюции Asterophryinae, но и говорит о возможности существования других таксонов Microhylidae с необычной эволюционной историей.

В работе Пелозо также уделено некоторое внимание связям между родами семейства Microhylidae (Peloso et al., 2015). Что интересно, род *Kalophrynus* вновь расположился в семействе Microhylidae базально. Базальное расположение с высокой поддержкой также занимает род *Hoplophryne*, обозначенный в качестве отдельного подсемейства Hoplophryninae. Рода *Phrynomantis* и *Melanobatrachus* располагаются на дендрограмме очень близко, однако низкие поддержки не дают возможности как-то обоснованно отнести их к какому-либо подсемейству, поэтому их уже традиционно обозначают, как Phrynomerinae и Melanobatrachinae соответственно. Авторы также указывают на парафилетичность *Chaperina fusca* относительно других представителей Microhyliinae, поэтому этот монотипичный вид выделяется в новое собственное подсемейство Chaperininae. Положение рода *Adelastes* варьирует при разных анализах, сближаясь то с подсемейством Otophryninae, то с подсемейством Gastrophryninae. Такое обособленное положение и наличие аутопоморфных признаков (строение парагиоида) позволяет авторам выделить род *Adelastes* в отдельное монотипичное подсемейство.

Вместе с тем, была убедительно подтверждена монофилия рода *Microhyla*, который вновь сближается с родом *Caluella*, внутрь которого попадает *Glyphoglossus*, на что уже обращали внимание предыдущие авторы (Matsui et al., 2011; Das et al., 2014), поэтому род *Caluella* Stoliczka, 1872 должен рассматриваться в качестве младшего синонима *Glyphoglossus* Gunther, 1869.

## 2.4 Исследования исторической биогеографии герпетофауны в Юго-Восточной Азии

Исследованию герпетофауны Южной и Юго-Восточной Азии традиционно не уделяется столь же большое внимание, как исследованиям птиц и млекопитающих, большинство же работ в основном посвящается альфа-таксономии. Основное внимание при этом уделяется отдельным странам или областям, системное исследование всего региона в силу разных причин изрядно затруднено. Очевидно, что, обладая столь фрагментированными данными, тяжело определять степень эндемизма тех или иных видов (Das, van Dijk, 2013). Некоторые виды известны только по единичным находкам и, потому, сразу приобретают эндемичный статус. В редких случаях удается найти еще экземпляры в каких-то других местах, таким образом предполагая, что эти виды весьма скрытны, редки или и то, и другое, и распространены не только на маленьких территориях. Тем не менее, в большинстве случаев рептилии и амфибии действительно сильно ограничены в своем распространении, и, хоть и могут локально встречаться в изобилии, могут также полностью отсутствовать на близлежащих территориях в практически эквивалентных экологических условиях при поиске их исследователями.

Если животные не способны или серьезно ограничены в расселении через океан, для изучения исторической биогеографии все чаще используется метод молекулярных часов, преимущество которого состоит в том, что время дивергенции эндемичных в рамках определенных массивов суши групп совпадает с временем расхождения этих самых массивов (то есть, исчезновения сухопутного соединения между ними). Амфибии являются чрезвычайно хорошим модельным объектом для таких исследований, поскольку имеют крайне низкую толерантность к соленой воде, поэтому, как правило, океаны являются для них непреодолимым барьером (Van Bocxlaer et al., 2006).

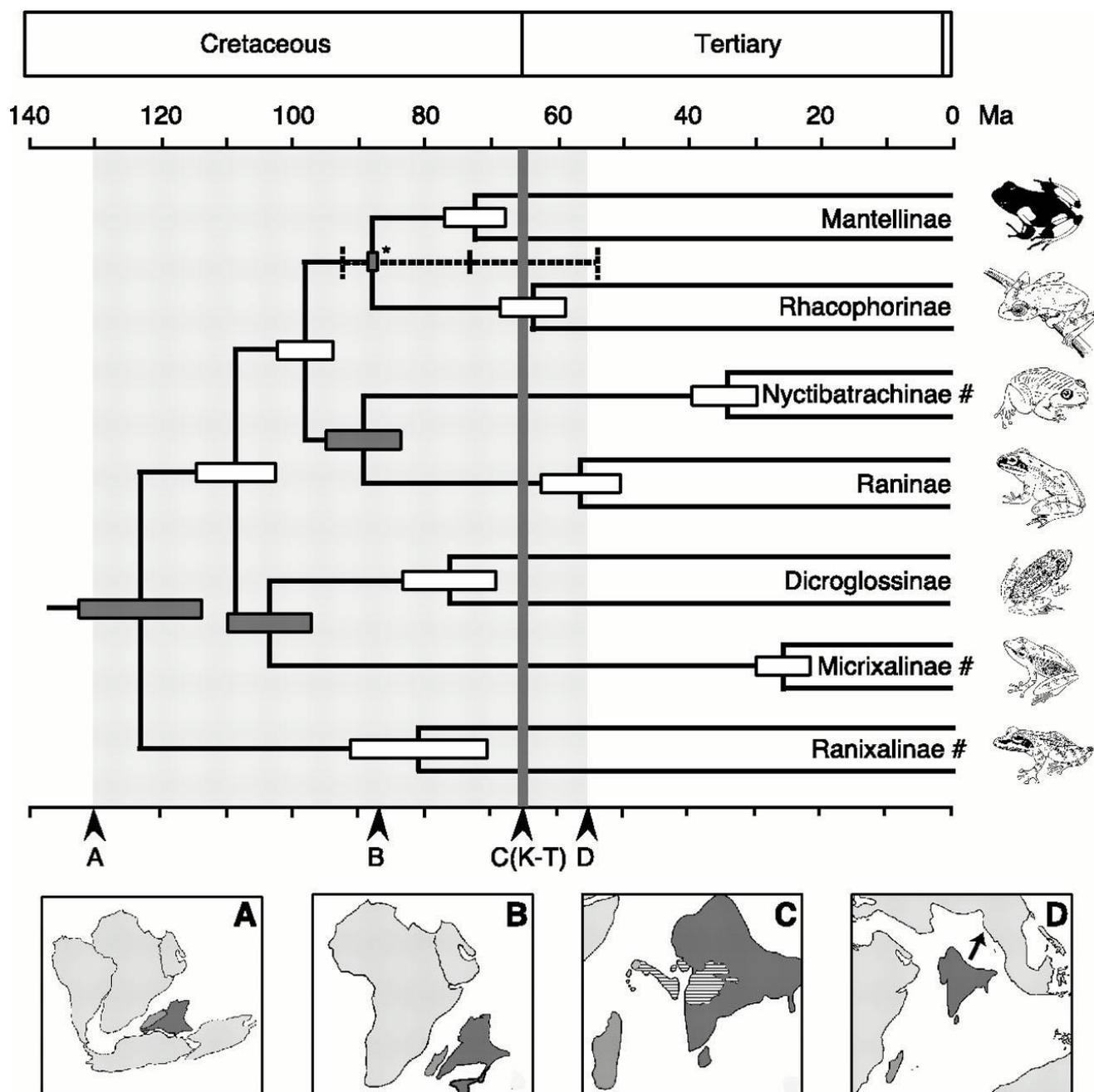
Юго-Восточная Азия это регион, включающий полуостров Индокитай, Большие и Малые Зондские острова, Филиппинский архипелаг, а также находящийся восточнее линии Уоллеса остров Сулавеси, чья амфибийная фауна

указывает на его явную связь с западными территориями (Inger, 1999). На территории Юго-Восточной Азии зарегистрировано около 900 видов амфибий (более 10% от всех видов (Frost, 2022)), и это число продолжает постоянно увеличиваться, благодаря интенсивному исследованию множества неизведанных регионов и местообитаний (например, (Poyarkov et al., 2021)). Хотя наши представления о геологической истории и паттернах распространения организмов этого региона до сих пор несовершенны, филогенетические исследования различных таксонов позволяют выдвигать разные биогеографические теории формирования герпетофауны Юго-Восточной Азии, одним из важнейших элементов которых чаще всего выступает Индийский субконтинент (например, (Bossuyt, Milinkovitch, 2001)).

Отделившись около 120 млн. лет назад от других территорий бывшей Гондваны, Индийская плита почти 100 млн. лет двигалась в сторону Евразии, с которой и произошло жесткое столкновение 25-30 млн. лет назад (согласно наиболее современным моделям (Ali, Aitchison, 2008), в отличие от традиционных представлений, в которых это событие оценивается около 50 млн. лет назад). Многие филогенетические исследования показывают, что с Индостаном в Евразию попали множество эндемичных таксонов (например, некоторые птицы (Cooper et al., 2001), амфибии (Bossuyt, Milinkovitch, 2001), рептилии (Macey et al., 2000), пресноводные рыбы (Sparks, 2004), крабы (Klaus et al., 2010) и другие) появившихся за время этого путешествия, предполагая, что этот изолированный субконтинент являлся источником биоразнообразия после столкновения с Евразией .

В исследовании филогенетических связей настоящих лягушек — практически космополитичного семейства, включающего в себя около 20% от всех известных видов амфибий (Frost, 2022) — Ranidae (Bossuyt, Milinkovitch, 2001) было показано (Рис. 5), что большинство подсемейств образовались в промежуток между 130 млн. лет назад (время отделения Индии-Мадагаскара-Сейшел от Африки) и 65 млн. лет назад (начало контакта с Евразией, по мнению авторов), видимо, на территории Индии, пережив длительную серию

вулканических извержений на территории Деканских траппов. Таким образом, датировки их возникновения объясняются одной лишь только тектоникой литосферных плит. Альтернативная же гипотеза — Африканского происхождения — предполагает независимое расселение (через Евразию или Индийский океан) как минимум шесть линий семейства Ranidae, что представляется весьма маловероятным сценарием. Отмечается, что несколько линий Ranidae образовались в период с 130 млн. лет назад по 88 млн. лет назад, поэтому высока вероятность того, что они были представлены на территории еще не отделившегося от Индии Мадагаскара. Тем не менее, с территории Мадагаскара неизвестно палеонтологических находок Ranidae, что, впрочем, не может являться весомым препятствием для гипотезы Индийского происхождения, поскольку находки амфибий того временного отрезка на территории Мадагаскара вообще крайне редки (Krause et al., 1999).



**Рисунок 5.** Филогенетические связи лягушек Ranidae, и предполагаемый сценарий движения Индии (Bossuyt, Milinkovitch, 2001).

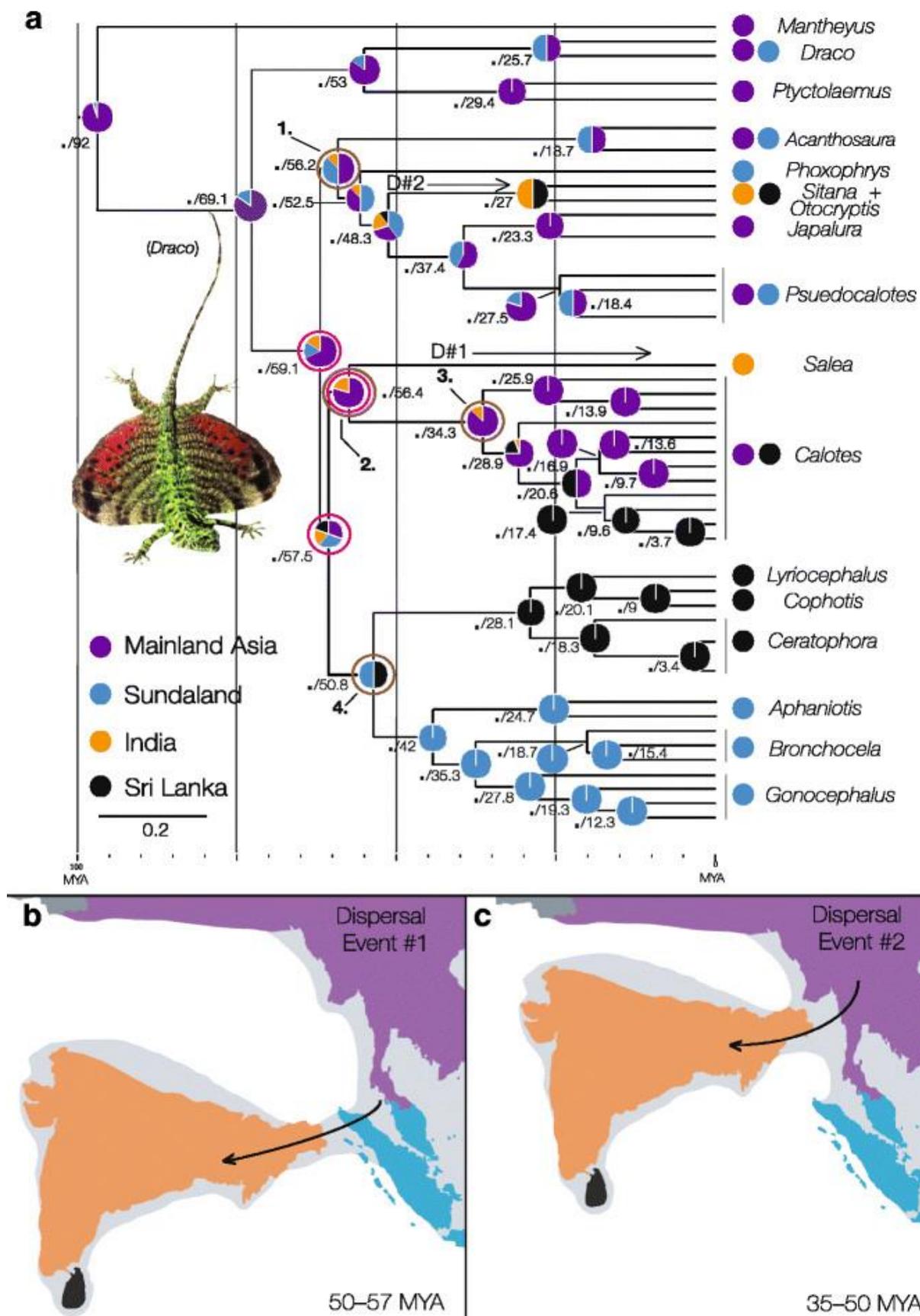
Также очень показательна история происхождения одного из самых крупных таксонов Gymnophiona — семейства рыбозмеев Ichthyophiidae — обитающего на территории Индии и большей части Юго-Восточной Азии. В основном роющие тропические червяги Gymnophiona являются, возможно, наименее изученным отрядом наземных позвоночных, и только в относительно недавнее время начали появляться данные о филогении этой группы (Hedges et al.,

1993; Wilkinson et al., 2002). В работе по исследованию филогении семейства Ichthyophiidae (Gower et al., 2002) показывается, что индийские и ланкийские линии семейства Ichthyophiidae являются более древними по отношению к юго-восточно-азиатским линиям, что указывает на Индийское происхождение этой группы. Тем не менее, стоит отметить, что авторам не удалось как-либо оценить время дивергенции разных линий из-за недостатка убедительных палеонтологических свидетельств эволюционных событий этой группы, поэтому все предположения в этой работе были сделаны на основе сравнения длин ветвей на дендрограмме, при допущении, что длины ветвей положительно коррелируют с временем дивергенции.

Однако, некоторые исследования указывают на наличие альтернативного сценария — расселения и успешной колонизации Индийского субконтинента азиатскими группами еще до столкновения последнего с Евразией 25-30 млн. лет назад. Такая гипотеза основывается на новейших геологических моделях, наиболее подробно описывающих события последних 50 млн. лет и предполагающих наличие связи между приближающейся Индией и некоторыми районами Азии еще до самого столкновения. В этих работах высказывается идея о связи между Индией и Суматрой, Малайским полуостровом и Бирмой (которые в то время были единым массивом) 34-55 млн. лет назад, таким образом, указывая на возможность обмена фауной между Евразией и Индийским субконтинентом, в то время как последний продвигался на север.

Так, в исследовании подсемейства Draconinae (крупнейшего подсемейства Agamidae, населяющего территории Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии) (Grismer et al., 2016) показано, что впервые колонизация Индии одной из линий группы Draconinae произошла еще 50-55 млн. лет назад, видимо, через мост между Индией и Зондской сушей (Рис. 6). Сейчас эта линия представлена эндемичным родом *Salea*, чей предок также дал начало индокитайскому роду *Calotes*. Второе расселение произошло приблизительно 48 млн. лет назад предковыми формами, дивергировавшими впоследствии на роды *Sitana* и *Otocryptis*, чьи ближайшие родственники — *Japalura* и *Pseudocalotes* — до сих пор обитают на Борнео и

Суматре, тем самым подтверждая наличие моста между Индией и Зондской сушей.



**Рисунок 6.** Филогенетические связи агамовых ящериц подсемейства *Draco*inae, и гипотетическое положение сухопутных мостов между Индией и Евразией по данным Гризмера с соавт. (Grismer et al., 2016).

Схожие выводы ранее получались при исследовании семейства Rhasophoridae (Li et al., 2013). Филогенетические анализы указывают на близкое родство семейства Rhasophoridae с мадагаскарским семейством Mantellidae, что говорит о гондваническом происхождении этих групп и дальнейшем расселении Rhasophoridae на дрейфующей в сторону Евразии Индийской плите. Наиболее древние события дивергенции семейства Rhasophoridae происходили в Азии 46-57 млн. лет назад, таким образом, все современные индийские представители семейства произошли последующим расселением на территорию Индии. Столь раннее попадание этого семейства на территорию Азии объясняется как раз через наличие древних мостов, соединяющих Индию с территориями Зондской Суши. А отсутствие представителей древних линий Rhasophoridae в Индии авторы объясняют через раннекайнозойское вымирание, видимо, затронувшее также и Rhasophoridae, вызванное резкими изменениями климата и множественными вулканическими извержениями, происходившими на территории Индии, что уже предполагалось ранее (Rutschmann et al., 2004; Karanth, 2006).

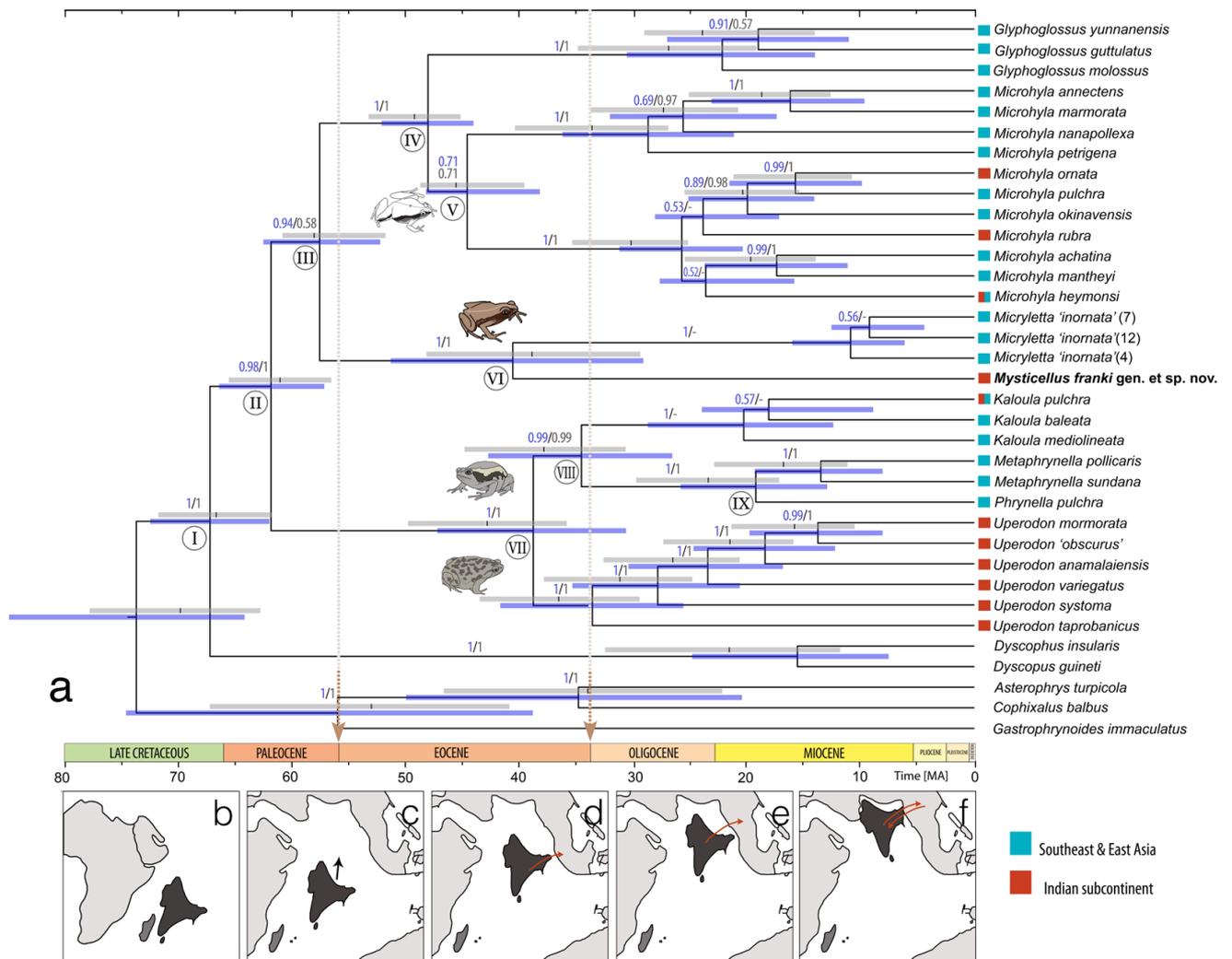
Несмотря на традиционные представления об амфибиях, как весьма консервативных, медленно расселяющихся и практически неспособных к пересечению соленых водоемов животных, некоторые исследования раскрывают этих животных с новой, неожиданной стороны. Так, в работе, посвященной филогении и биогеографии группы *Hylarana sensu lato*, (Oliver et al., 2015) впервые было получено высокое разрешение клад этого таксона. Для австрало-новогвинейских и африканских групп была убедительно показана монофилия, что свидетельствует об единоразовой колонизации этих территорий. Расселение на территории Австралии и Новой Гвинеи происходили около 10-11 млн. лет назад, причем авторы акцентируют внимание на последующем расселении по воде одного вида на Соломоновы острова и архипелаг Бисмарка. Африка была колонизирована одной из линий этой группы 18-19 млн. лет назад, причем ближайшие к ней виды обитают на территории Юго-Восточной Азии. Такая связь говорит либо о расселении на территории Африки напрямую через Индийский

океан, либо о полном вымирании этих животных на промежуточных сухих территориях.

В целом же, можно говорить о том, что молекулярные методы дали грандиозный толчок в развитии представлений о становлении герпетофауны Юго-Восточной Азии, однако, для более полного понимания путей расселения и паттернов распространения герпетофауны необходимо исследование большего количества данных и включение дополнительных таксонов из дефицитных регионов для более точного разрешения отношений между разными группами, нахождение и датировка палеонтологических свидетельств, а также применение наиболее современных и точных геологических моделей.

## **2.5 Историческая биогеография лягушек подсемейства *Microhylinae***

Биогеографические работы на примере лягушек подсемейства *Microhylinae* немногочисленны и в основном представляют собой обзоры отдельных барьеров, имеющих биогеографическое значение, в свете открытия новых таксонов или уточнения их филогенетического положения (Yuan et al., 2016; Tominaga et al., 2019; Poyarkov et al., 2020). Открытие лягушек рода *Mysticellus* послужило поводом для предварительного разбора исторической биогеографии на уровне родов (Garg, Viju, 2019). В данной работе впервые рассматриваются события ранней дифференциации подсемейства с позиции геологического взаимодействия Индийского субконтинента с Евразией через древние сухопутные мосты с Зондской суши (территории современной Суматры) (Рис. 7). Несмотря на то, что в работе отсутствуют непосредственно биогеографические реконструкции, и выводы авторы делают аналитически, данная работы представляет огромный интерес для составления предварительной картины расселения подсемейства *Microhylinae* на ранних этапах его дифференциации.



**Рисунок 7.** Предполагаемый возраст дифференциации Microhylinae и основные события расселения. (a) Датированная дендрограмма. 95% доверительные интервалы предполагаемых оценок возраста представлены синими и серыми полосами; географическое распространение видов указано рядом с таксоном. (b – f) Положение Индийского субконтинента в Кайнозое и предполагаемые события биотического обмена между Индией и Евразией. b) разделенные массивы суши Индии и Мадагаскара; (c) изоляция дрейфующего на север Индийского субконтинента (Палеоцен); (d) первый сухопутный мост эпохи Эоцена между Индией и Юго-Восточной Азией через Суматру; (e) второй сухопутный мост эпохи Эоцена между Индией и материковой частью Юго-Восточной Азии через Мьянму и Малайский полуостров; (f) окончательное столкновение Индии и Евразии (Олигоцен / Миоцен). (Garg, Biju, 2019)

Согласно результатам этой работы, предки *Microhylinae* (Азия) отделились от сестринского подсемейства *Dyscophinae* (Мадагаскар), причем это событие совпадает с разделением Мадагаскара и Индийского субконтинента, после которого последний двинулся на север. Длительная изоляция Индийского субконтинента в позднем меловом периоде (Рис. 7) привела к происхождению и диверсификации нескольких важных линий микрохилид, многие из которых, вероятно, остались были ограничены южной частью субконтинента из-за так называемых Деканских траппов, вулканических поднятий, образовавших плато на севере Индии и появившихся, видимо, на стыке мела и палеогена.

Их открытие нового рода микрохилид из Западных Гат (род *Mysticellus*) с ближайшими родственниками в Юго-Восточной Азии (род *Micryletta*) предоставляет свидетельства по крайней мере одного или даже нескольких событий фаунистического взаимодействия между Индией и Юго-Восточной Азией, задолго до того, как стал доступен современный тибетско-гималайский маршрут (Рис. 7). Согласно этой работе, последний общий предок (MRCA) *Glyphoglossus* + *Microhyla* + *Nanohyla* (~ 48,7 млн лет назад) и MRCA родов *Microhyla* и *Nanohyla*, по-видимому, использовали сухопутные мосты раннего Эоцена (~ 45,1 млн лет назад) для колонизации Юго-Восточной Азии через прямое наземное соединение с территориями Зондской Суши, такими как Суматра (считается, впрочем, что это был единый массив). Примечательно, что MRCA других линий микрохилид, таких как *Uperodon* + (*Kaloula* + *Metaphrynella* + *Phrynella*) (~ 40,8 млн лет назад) и *Micryletta* + *Mysticellus* (~ 39,7 млн лет назад), возможно, рассеялись через второй наземный мост с полуостровной Мьянмой-Малайзией позже в течение Эоцена. Поскольку точные датировки продвижения Индийского субконтинента на север остаются спорными, такие фаунистические обмены могли быть либо множественными событиями, прерываемыми короткими периодами изоляции, либо Индийский субконтинент мог «скользить» вдоль западной границы Юго-Восточной Азии, представленной последовательно Суматрой и полуостровной Мьянмой и Малайзией, соединяясь на длительные промежутки времени. Начиная примерно с Олигоцена, происходит

диверсификация линий подсемейства на уровне родов (Рис. 7). Несколько широко распространенных линий микрохилид, особенно те, которые распространены к северу от Деканских траппов (такие как *Microhyla* spp), могли бы затем использовать появившиеся возможности для расселения, чтобы перебраться в Азию. В то же время группы Юго-Восточной Азии такие, как другие *Microhyla*, *Micryletta* и *Kaloula*, вероятно, также реколонизировали Индию. Последние геотектонические события снова могли ограничить обмен фауной между Индийским субконтинентом и соседними регионами, вероятно, объясняя нынешние паттерны распространения линий на уровне видов, наблюдаемые в некоторых группах микрохилид.

Таким образом, открытие нового рода приводит авторов к выводу о существовании возможностей для фаунистических обменов между Индийским субконтинентом и Евразией задолго непосредственного контакта между этими массивами через сухопутные мосты с Зондской сушей.

## **2.6 Особенности скелетного устройства лягушек подсемейства *Microhylinae***

Первая и единственная монографическая ревизия семейства *Microhylidae*, опубликованная более 85 лет назад, в значительной степени основана на остеологических данных (Parker, 1934). В своем обзоре таксонов азиатских микрохилид Паркер сосредоточился только на наиболее изменчивых частях скелета (таких как небный регион черепа и плечевой пояс), но описание остеологии в целом не было включено в ревизию (Parker, 1934). В последние годы морфология скелета только нескольких видов *Microhylinae* была описана достаточно подробно, включая некоторых представителей рода *Uperodon* (Chandramouli, Dutta 2015; Garg et al., 2018), *Kaloula borealis* (Boring & Liu 1937; Zhang et al., 2020) и *Glyphoglossus guttulatus* (McPartlin, 2010). При этом сравнительных анализов на уровне рода и выше для азиатских микрохилид на данный момент проведено не было, в отличие от микрохилид Мадагаскара и Америки, которые уже предоставляют исследователям возможности для крупных таксономических открытий и важных фундаментальных обобщений.

При этом, необходимо отметить, что, систематические работы по молекулярно-генетическим данным (Matsui et al., 2011) показывают иную картину, нежели системы на основе морфологических данных (Parker, 1934), и на сегодняшний день две системы вступают в противоречие .

## **2.7 Миниатюризация Anura**

Размер тела является одним из важнейших факторов, определяющих функционирование организмов и их роль в экосистемах (Peters, 1983). Одной из важнейших тенденций в эволюции размеров тела является миниатюризация или уменьшение размеров тела. В случае крайней миниатюризации помимо размеров тела также затрагиваются важнейшие физиологические или экологические функции, такие как питание, локомоция или репродуктивная биология (Schmidt-Nielsen, Knut, 1984). В некоторых случаях миниатюризация может достигать пределов, ниже которого дальнейшее уменьшение размера невозможно в виду ограничений общего плана строения рассматриваемого организма. В качестве возможных механизмов миниатюризации предполагаются разные искажения онтогенеза, например, преждевременное прекращение или снижение скорости роста. Последствия миниатюризации также могут сильно варьировать в зависимости от вовлеченных процессов. Так, с морфологической точки зрения выделяют три типа изменений: редукция или упрощение организации (Hanken, 1984; Hanken, Wake, 1993b) морфологическое новообразование (Hanken, 1985) и повышенная морфологическая изменчивость (Marshall, Corruccini, 1978). В крайних случаях миниатюризация может приводить к серьезным морфо-анатомическим перестройкам и даже образованиям новых планов строения. Изучение причин и последствий миниатюризации играет важнейшую роль при объяснении особенностей биологии маленьких животных (Roth et al., 1990, Roth et al., 1992).

Среди позвоночных трудно найти группу, для которой была бы неизвестна миниатюризация. Крайнее уменьшение размеров тела известно для костных рыб (Miller, 1979), амфибий (Hanken, 1984), рептилий (Griffith, 1990), птиц (Rehkämper

et al., 1991) и млекопитающих (Garber, 1992). Однако из всех групп детально были изучены только безлегочные саламандры семейства Plethodontidae, которые предоставляют прекрасную возможность изучить как механизмы, так и последствия уменьшения размеров в ходе эволюции. Уменьшенный размер тела возникал независимо в нескольких родах (Wake, 1964); два из которых, *Thorius* и *Parvimolge*, включают саламандр с исключительно крошечными размерами взрослых особей — длиной не более 14 мм — что причисляет их к одним из самых маленьких позвоночных животных. При этом самыми маленькими известными наземными позвоночными являются лягушки семейства Microhylidae, некоторые виды которых не превышают по размеру 11 мм (Das, Haas, 2010, Rittmeyer et al., 2012). Тем не менее, исследования лягушек этой группы до сих пор носят в основном описательный характер, поэтому механизмы, которые обеспечивают достижение этими лягушками нижнего предела размеров тела, остаются не изученными.

Представителя семейства Microhylidae крайне разнообразны по внешнему виду и предпочитаемым местообитаниям. Хотя большинство из них действительно роющие или наземные, присутствуют и древесные формы (например, роды *Cophixalus* и *Oreophryne*, семейство Asterophryinae). В разных подсемействах Microhylidae представлены практически все известные способы прохождения личиночного развития. Так, головастики лягушек подсемейства Asterophryinae проходят прямое развитие, когда из яйца появляется лягушонок со свободными конечностями. Напротив, головастики из подсемейства Cophylinae могут быть эндотрофными (например, головастики древесного рода *Platypelis*), то есть вообще не питаться до метаморфоза и проходить развитие в заполненных водой дуплах деревьев и пазухах листьев (McDiarmid, Altig, 1999). Лягушки подсемейств Microhyliinae и Hoplophryinae одновременно имеют как виды со свободно питающимися и передвигающимися головастиками, и с вовсе не питающимися, эндотрофными (например, развивающиеся в непентесах головастики *Microhyla nepenthicola* (Das & Haas, 2010) или живущие в бамбуках *Microhyla arboricola* (Poyarkov et al., 2014) и *Hoplophryne uluguruensis*). У

некоторых видов может даже наблюдаться забота о потомстве. Чаще всего, лягушки просто охраняют свои кладки (как например *Oreophryne*, *Callulops*, *Cophixalus*), однако известны и случаи транспортировки головастиков их родителями (например, самцами *Callulops pullifer*, *Aphantophryne pansa*, *Liophryne schlaginhaufeni* и некоторых других видов (Gunther, 2006)). Как и во многих других семействах, выраженного полового диморфизма в семействе Microhylidae, как правило, не наблюдается, отмечается только небольшие различия в размерах — самки в основном крупнее самцов (Parker, 1934). Предполагается, что высокое разнообразие и изменчивость морфологических признаков в этом семействе может быть объяснено феноменом миниатюризации, по всей видимости, независимо произошедшей сразу во многих линиях этого семейства. Тем не менее, миниатюризация в отношении данного семейства обсуждается только в отдельных работах по конкретным видам, в то время как полноценных обзоров влияния этого феномена на эволюцию семейства сделано не было.

### 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

#### 3.1 Сбор материала

Значительная часть тканей и образцов собрана автором настоящей работы в ходе экспедиций во Вьетнам, Шри-Ланку, Непал, Таиланд и Мьянму за период с 2016 по 2022 год. Собранные образцы фиксировали в 10% растворе формалина, с последующим переносом в 70% этанол. Фиксированные материалы хранятся и принадлежат коллекциям Зоологического Музея МГУ (Россия, Москва), Зоологического института РАН (Россия, Санкт-Петербург), Школы агрокультуры и природных ресурсов Университета Пхаяо (Таиланд, Пхаяо) и Института тропической биологии (Вьетнам, Хошимин). В итоге, материалом для молекулярно-генетического анализа послужили пробы тканей от 230 экземпляров лягушек подсемейства *Microhylinae*, собранных лично автором или его коллегами, а также полученных из коллекции тканей амфибий кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ и музейных коллекций. Дополнительно исследована генетическая информация от 218 экземпляров *Microhylinae*, полученная из базы данных ГенБанк NCBI (Таблица приложения 1), а также геномные данные от 78 экземпляров из работы Ту с соавторами (Tu et al., 2018) (Таблица приложения 2). В общей сложности проанализированы молекулярные данные от 528 экземпляров представителей *Microhylinae* из 153 локалитетов практически со всего ареала семейства от 102 признанных на сегодняшний день видов.

Для молекулярно-генетического анализа из образцов отбирали части печени или бедренной мышцы и фиксировали в 95% этаноле. В филогенетические анализы также были включены ДНК из Генбанка (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Молекулярно-генетический анализ последовательностей генов, полученных от образцов тканей лягушек *Microhylinae* (список исследованных экземпляров см. в Таблице приложения 1) из Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии, проводился на базе кабинета молекулярной зоологии кафедры Зоологии Позвоночных Московского Государственного Университета имени Ломоносова.

Исследование скелетных материалов основано на образцах, хранящихся в коллекциях Зоологического Музея МГУ (Россия, Москва), Музея сравнительной зоологии Гарвардского университета (США, Кембридж) и Калифорнийской академии наук (США, Сан-Франциско). Препараты, полученные в ходе работы путем дифференцирующего двойного окрашивания, депонированы в коллекции Зоологического Музея МГУ. В ходе работы были изготовлены и изучены 30 окрашенных препаратов скелетов *Microhylinae*. Методом компьютерной томографии была получена 31 3D-модель скелетов лягушек *Microhylinae*, еще 23 модели были реконструированы по данным из базы Morphosource. Всего были исследованы оригинальные данные остеологии от 72 видов лягушек всех 10 родов подсемейства *Microhylinae* (Таблица приложения 3).

### **3.2 Молекулярно-генетические методы**

ДНК выделяли из языка и бедренных мышц лягушек, хранившихся в 95% этаноле стандартным фенол-хлороформным методом (Sambrook et al., 1989). Выделение фенол-хлороформным методом начинали с просушки материала от фиксатора. Затем образец измельчали и перетирали пестиком с 300 мкл STE в пробирке Eppendorf на 1,7 мл. Добавляли 30 мкл 10% SDS и 20 мкл протеиназы К и встряхивали пробирку. Инкубировали при 50° С 2 часа, затем при 37° С в течение суток. Затем добавляли 350 мкл смеси фенола и хлороформа (из расчета 1:1) и 10 минут перемешивали в автоматическом шейкере. Центрифугировали 10 минут при 10000 об/мин. Отбирали верхнюю фракцию, содержащую ДНК, в чистую пробирку. Добавляли к полученному раствору равный объем хлороформа и повторяли процедуру, начиная с момента перемешивания. ДНК из полученного раствора высаживали изопропиловым спиртом (8/9 от объема очищенного лизата) с добавлением 3 М ацетата натрия (1/9 часть от объема лизата). Высаживание проводили при температуре – 35° С в течение 30 минут. Полученную «медузу» ДНК осаждали центрифугированием, после чего сливали супернатант и промывали осадок 70% этанолом. Снова центрифугировали и сливали

супернатант. Осадок растворяли в буфере 1xTE (10 mM tris HCl, 1 mM ЭДТА, pH=8,0).

Также, в ряде случаев, выделение ДНК проводили с помощью набора реагентов для выделения ДНК из биологического материала Diatom DNA Prep 200 «Лаборатория Изоген».

Полученные пробы ДНК амплифицировали методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) в объеме 20 мкл. Смесь для реакции состояла из водного раствора двух праймеров (в концентрации 0.2 пмоль/мкл) общим объемом 1,2 мкл и 4 мкл 5 X окрашенной реакционной смеси Screen Mix (состоит из Taq ДНК-полимеразы, смеси дезоксинуклеозидтрифосфатов, Mg<sup>2+</sup> и реакционного буфера), выпускаемой компанией «Евроген» (5 ед./мкл). Последовательности использованных праймеров приведены в Таблице 1.

**Таблица 1.** Праймеры для ПЦР и секвенирования исследуемых генов

Ген	Название	Последовательность (5'—3')	Источник
12S	1F-12Stail	ACGCTAAAATGWACCCTAAAAAGT	Nguyen et al. (2019)
12S	600R-12Stail	TAGAGGAGCCTGTTCTATAATCGATTC	Nguyen et al. (2019)
12S— 16S	500F-12Stail	CCACTTGAACCCACGACAGCTAGRAMACAA	Nguyen et al. (2019)
12S— 16S	12SA-L	AAACTGGGATTAGATACCCCACTAT	Palumbi et al. (1991)
12S— 16S	1200R-12Stail	AGTAAAGGCGATYAAAAAATRTTTCAAAG	Nguyen et al. (2019)
12S— 16S	R-1169	GTGGCTGCTTTTAGGCCCACT	Poyarkov et al. (2014)
16S	L-2188	AAAGTGGGCCTAAAAGCAGCCA	Matsui et al. (2006)
16S	16SL-1	CTGACCGTGCAAAGGTAGCGTAATCACT	Hedges (1994)
16S	16SH-1	CTCCGGTCTGAACTCAGATCACGTAGG	Hedges (1994)
BDNF	BDNFampF1	ACCATCCTTTTCCTTACTATGG	Van der Meijden et al. 2007
BDNF	BDNFampR1	CTATCTTCCCCTTTTAATGGTC	Van der Meijden et al. 2007

### Протокол амплификации для фрагмента 12S—16S

1. Предварительная денатурация при 94 °С — 5 мин.
  - 2.1. Денатурация при 94 °С — 1 мин.
  - 2.2. Отжиг при 65—55 °С — 1 мин.
  - 2.3. Элонгация при 72 °С — 1 мин.
- X 9 циклов, понижая каждый раз температуру отжига на 1 °С
- 3.1. Денатурация при 94 °С — 1 мин.
  - 3.2. Отжиг при 55 °С — 1 мин.
  - 3.3. Элонгация при 72 °С — 1 мин.
- X 34 цикла
4. Дополнительная элонгация при 72 °С — 10 мин.

### **Протокол амплификации для гена BDNF**

1. Предварительная денатурация при 94 °С — 5 мин.
  - 2.1. Денатурация при 94 °С — 1 мин.
  - 2.2. Отжиг при 50 °С — 1 мин.
  - 2.3. Элонгация при 72 °С — 1 мин.
- X 34 цикла
4. Дополнительная элонгация при 72 °С — 10 мин.

Контроль амплификации проводился с помощью электрофореза в 1% агарозном геле с добавлением бромистого этидия.

### **3.3 Филогенетический анализ**

Чтобы оценить филогенетические связи между родами подсемейства *Microhylinae*, мы исследовали следующие маркеры мтДНК: фрагменты генов малой (12S рРНК) и большой (16S рРНК) субъединиц рибосомальной РНК, транспортной РНК валина (тРНКVal). Также исследовали ядерный ген нейротрофического фактора мозга (BDNF). В общей сложности получено 230 конкатенированных последовательностей ДНК; еще 218 последовательностей были загружены из ГенБанка. Для разрешения глубоких узлов топологии мы также включили в анализ 78 последовательностей из работы Ту с соавторами (Tu

et al., 2018), включающие 14 генов мтДНК (общей длиной 14143 пар оснований [далее — п.о.]) и 107 генов яДНК (общей длиной 98144 п.о.).

Последовательности ДНК выравнивали в программе Bioedit 7.0 (Hall, 1999) и с помощью алгоритма MAFFT (Kato, Standley, 2013) на сервере (<https://mafft.cbrc.jp>). Деление на партиции и подбор моделей эволюции производили с помощью метода MODELFINDER (Kalyaanamoorthy et al., 2017), встроенного в программу IQ-TREE 1.6.10 ((Nguyen et al., 2015)). Следуя работе Ту с соавторами (Tu et al., 2018), мы разделили митохондриальные и ядерные данные на шесть партиций, соответственно месту нуклеотида в кодоне (первое, второе и третье для мт- и яДНК). Гены 12S и 16S рРНК мтДНК, по которым мы располагаем наибольшим количеством данных, рассматривались в качестве отдельных партиций. Таким образом, все выравнивание было разделено на восемь партиций. Для каждой партиции наиболее подходящей моделью замены нуклеотидов являлась GTR+I+G.

Байесов анализ (BI) проводили в программе MrBayes3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Достоверность полученной топологии оценивали с помощью апостериорных вероятностей (BI PP). Сходимость оценивали при помощи статистики ESS (эффективный размер выборки) в Tracer 1.6 (Rambaut et al., 2007). Первые 10% деревьев были исключены из анализа в качестве «burn-in».

Анализ по методу максимального правдоподобия (MaximumLikelihood, ML) проводили в программе IQ-TREE 1.6.10. Достоверность полученных топологий оценивали с помощью бутстрепов с 10000 реплик (ML UFB) ((Minh et al., 2013)).

В всех наборах данных мы считали узлы дерева со значениями BI PP и UFB более 0,95 поддержанными достоверно. Значения BI PP и UFB от 0,95 до 0,90 рассматривались как тенденции. Считалось, что более низкие значения указывают на неразрешенные узлы.

Оценка разнообразия по гену 16S рРНК мтДНК проводилась отдельно для каждой крупной клады через межвидовые и внутривидовые некорректированные генетические р-дистанции в программе Mega 6.0 (Tamura et al., 2013) (Таблицы приложения 4, 5, 6).

### 3.4. Алгоритмы автоматического разделения видов

Чтобы оценить возможное криптическое разнообразие внутри ряда видов подсемейства *Microhylinae* мы использовали четыре алгоритма автоматического разграничения видов: алгоритм «Automatic Barcode Gap Discovery» в программе ABGD (Puillandre et al., 2012), байесовский алгоритм на основе Общей Юловой коалесценции (bGMYC) (Reid, Carstens, 2012), и алгоритмы на основе моделей пуассоновских процессов (PTP и bPTP) (Zhang et al., 2013). Эти методы позволяют эффективно определять границы разошедшихся видов на основе генетических данных и не требуют априорных гипотез о предполагаемых группировках видов, тем самым решая проблему предвзятости исследователей при оценке границ видов. Во всех случаях мы использовали ген 16S рРНК мтДНК для автоматического разграничения видов.

### 3.5 Анализ времен дивергенции

С помощью метода молекулярных калибровок в программе BEAST 1.8.4 (Drummond et al., 2012) были получены оценки вероятных времен основных кладогенетических событий в истории подсемейства *Microhylinae*. Для оценки времени дивергенций был использован сокращенный датасет, включающий только по одному сиквенсу на популяцию. Для оценки времен дивергенции мы использовали некоррелированные логнормальные расслабленные часы (uncorrelated lognormal relaxed clock). Модель Юловских процессов (Yule model) была выбрана для в качестве модели процесса видообразования, остальные параметры были выбраны по умолчанию. Запуск длился 500 млн. генераций, сходимость параметров оценивали с помощью ESS в Tracer 1.6 (Rambaut et al., 2007), первые 300 млн. генераций были исключены из анализа в качестве «burn-in». Мы использовали TreeAnnotator v1.8.0, чтобы получить консенсусное дерево с наиболее устойчивыми кладами (maximum clade credibility, msc).

Поскольку нам не удалось найти данные о каких-либо палеонтологических находках лягушек подсемейства *Microhylinae*, для калибровки мы использовали три значения, полученные из недавних крупномасштабных филогений

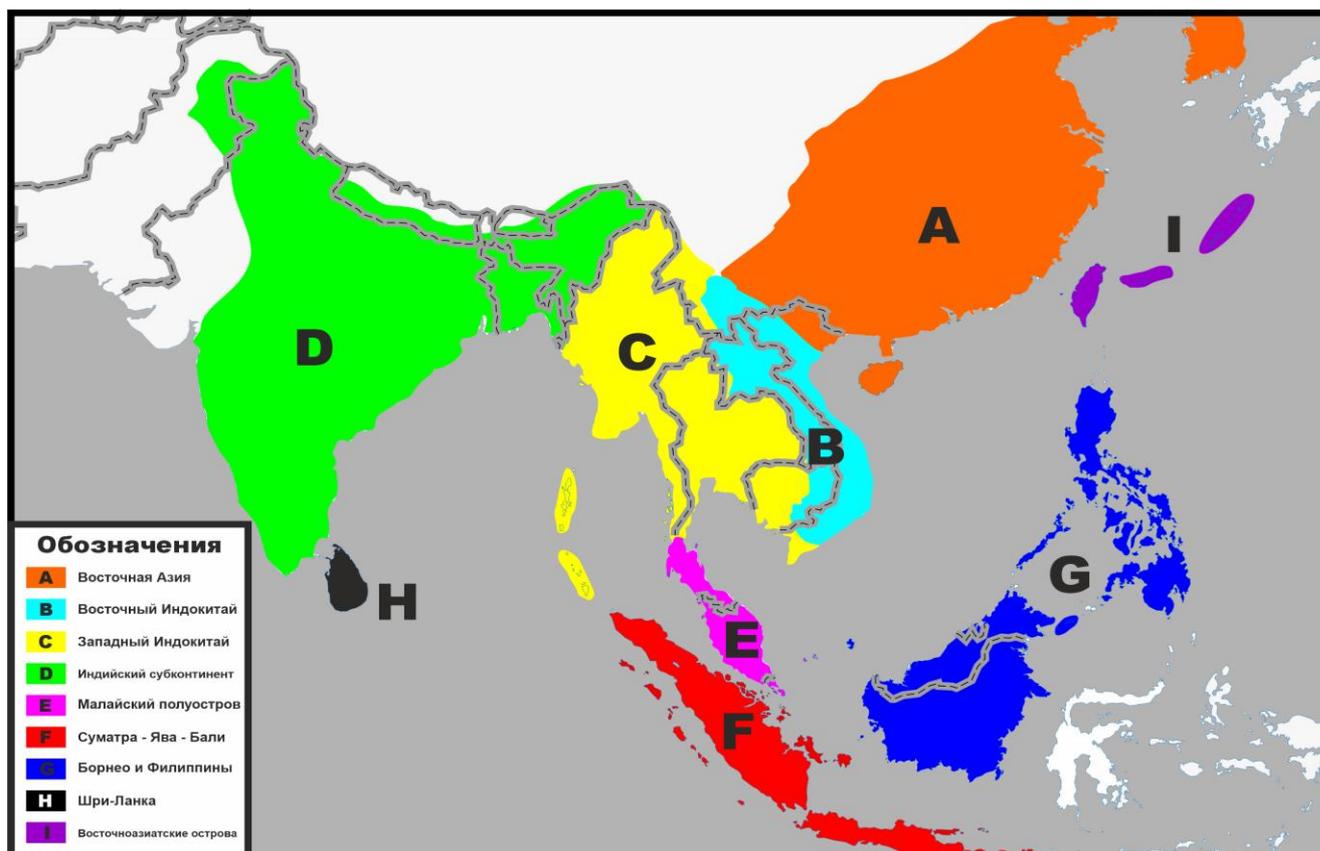
микрохилид (Kurabayashi et al., 2011b), а также палеонтологических находок Gastrophryinae (Sanchiz, 1998; Holman, 2003; De Sá et al., 2012) в качестве точек первичной калибровки. Мы также применили две дополнительные калибровочные точки, широко используемые при оценке времени расхождения Anura: максимальный возраст дивергенции между *Blommersia wittei* и *B. transmarina* с Коморских островов, который происходил 15 млн. лет назад (Vences et al., 2003), и минимальный возраст дивергенции *Alytes. muletensis* - *A. dickhilleni*, произошедший 5 млн. лет назад (Fromhage, Vences & Veith, 2004). Калибровочные точки для данного исследования приведены в Таблице приложения 7.

### 3.6 Биогеографический анализ и реконструкция предковых ареалов

Моделирование географических областей возникновения предка современных групп Microhylinae проводилось при помощи алгоритмов Statistical Dispersal-Vicariance Analysis (S-DIVA) и Lagrange (DEC) имплементированных в программу RASP 4.0 (Ree, Smith, 2008; Yu et al., 2015). Для моделирования палеогеографического сценария была использована дендрограмма, полученная с помощью байесова алгоритма.

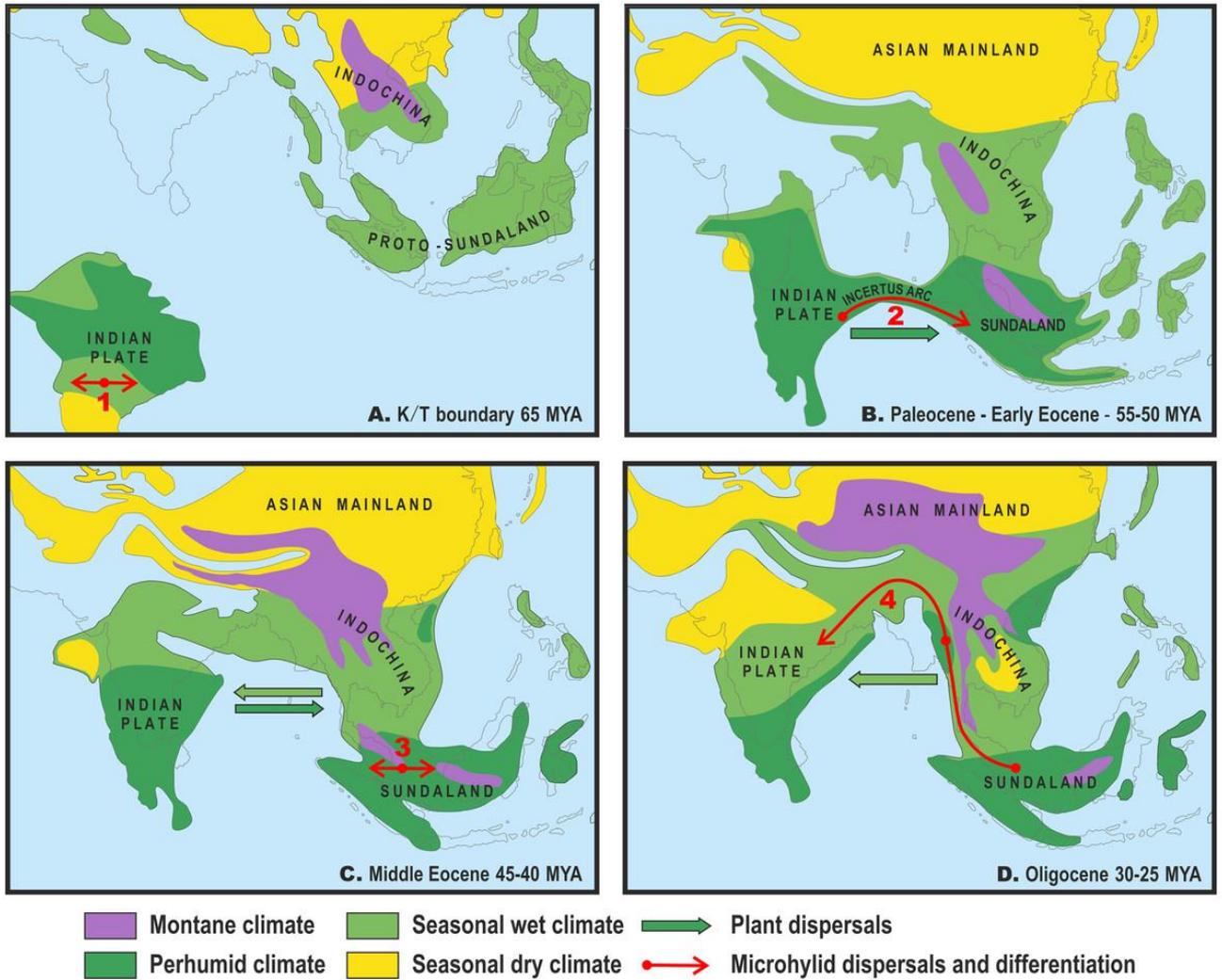
Современный ареал подсемейства Microhylinae был поделен на девять регионов согласно традиционным представлениям о биогеографических барьерах для герпетофауны Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии (см. Рисунок 8):

- 1) Восточная Азия (А) на юг до реки Меконг;
- 2) Восточный Индокитай (В) от реки Меконг до реки Красной;
- 3) Западный Индокитай (С) от реки Красной на востоке до Брахмапутры на западе и перешейка Кра на юге, включая Андаманские острова;
- 4) Индийский субконтинент (D);
- 5) Малайский полуостров (Е) до перешейка Кра на севере;
- 6) острова Суматра, Ява и Бали (F), включая Никобарские острова;
- 7) остров Борнео (G), включая архипелаг Сулу;
- 8) остров Цейлон (H);
- 9) острова Восточной Азии (Тайвань и архипелаг Рюкю) (I).



**Рисунок 8.** Схема биогеографического деления региона. Обозначения: А – Восточная Азия; В – Восточный Индокитай; С – Западный Индокитай; D – Индийский субконтинент; E – Малайский полуостров; F – Суматра-Ява-Бали; G – Борнео и Филиппины; H – Шри-Ланка; I – Восточноазиатские острова.

Для биогеографического анализа были использованы схемы гипотетической палеогеографии южной Азии (Aitchison et al., 2007; Ali, Aitchison, 2008), в которой мы выделяем четыре основных периода: от 100 до 57 миллионов лет назад — Индийская платформа не связана с Азией, затем, по последним данным, около 57-50 млн. лет назад Индостан впервые контактирует с материковой Азией в области Зондской суши, далее между 50 и 30 млн. лет назад Индийская плита продолжает смещаться к северу и широко контактирует с западным Индокитаем, наконец, после 35 млн. лет постепенно достигается конфигурация суши близкая к современной (Рис. 9).



**Рисунок 9.** Палеогеографическая гипотеза, используемая в данном исследовании. А: Конфигурация суши 65 млн. лет назад. В: Конфигурация суши 55-50 млн. лет назад. С: Конфигурация суши 45-40 млн. лет назад. D: Конфигурация суши 30-25 млн. лет назад. Рисунок из публикации (Gorin et al., 2020) с модификациями.

Максимальное количество регионов, включаемых в один предковый ареал, было ограничено тремя. Матрица возможных переходов между регионами в разные временные периоды приведена в Таблице 8 приложения.

### 3.7 Реконструкция изменения размеров тела в ходе эволюции

Чтобы оценить эволюцию размеров тела и полового диморфизма в группировке *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*, откуда известны самые

маленькие лягушки подсемейства, мы собрали данные о максимальной длине тела (SVL) отдельно для обоих полов, для каждого вида, из литературы и / или из наших собственных измерений ваучерных экземпляров. Данные о размере (SVL) для всех видов *Microhyla*, *Nanohyla* и *Glyphoglossus* обобщены в Таблице приложения 9. Сравнительный морфологический анализ проводился в R 3.6.3 (R Core Team 2014). Анализ измерений SVL проводился с использованием их натуральных логарифмов, чтобы увеличить чувствительность метода при приближении к маленьким значениям. Половой диморфизм был выражен как отношение SVL самцов к самкам (у видов, со смещением к самкам,  $> 1$ , у видов, со смещением к самцам,  $< 1$ ). Непрерывная эволюция признаков была смоделирована с помощью функции `contMap` () пакета `phytools` (Revell 2012). Филогенетический анализ методом наименьших квадратов (PGLS) логарифма мужской SVL против диморфизма был проведен с использованием пакета `sarper` package (Orme et al. 2018) и нанесен на график с помощью `ggplot2` (Wickham 2016). Все виды были разделены на четыре размерные категории (терминология соответствует схеме Scherz et al., 2019):  $\leq 13$  мм (состояние 1: «крайне миниатюризированный»); (2: 13–16 мм, «сильно миниатюризированный»); (3: 16–20 мм, «миниатюризированный»); (4: 20–24 мм, «маленький»).

### 3.8 Визуализация остеологических данных

Для изучения как костяных, так и хрящевых структур образцы были очищены и окрашены методом дифференцирующего окрашивания альциановым синим и ализариновым красным. Всего мы получили и изучили окрашенные скелеты от 25 видов подсемейства *Microhylinae*

Мы использовали наиболее чувствительную методику бескислотного окрашивания (Walker & Kimmel 2006), чтобы сохранить мельчайшие элементы скелета у самых маленьких образцов. Протокол включал:

1. Окрашивание в течении примерно 24 часов в растворе 0,05% ализаринового красного, 0,02% альцианового синего, 45мМ  $MgCl_2$  и 70% этанола.

2. Мацерация в течении 24 часов при 37 °C в насыщенном растворе тетрабората натрия с 1% трипсином.
3. Отбеливание в течении нескольких часов в растворе 1,5% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и 1% KOH.
4. Очистка путем последовательной замены растворов 25/50/75% глицерина и 0.25% KOH в течении 1/3/5 дней для каждого раствора соответственно.
5. Окончательное хранение препаратов в 99% глицерине.

Для тех лягушек, которые по каким-либо причинам нельзя было обработать методом дифференцирующего окрашивания, мы использовали метод компьютерной микротомографии (МКТ). Для исследования скелетов с помощью МКТ мы использовали снимки, полученные на томографе SkyScan 1172, принадлежащем Кафедре геологии и геохимии горючих ископаемых Геологического факультета МГУ и SkyScan 1272, принадлежащем Биологическому факультету МГУ, и данные, загруженные из базы данных MorphoSource ([www.morphosource.org](http://www.morphosource.org)) согласно пользовательскому соглашению.

Образцы закреплялись в томографе на пластине из полистирола и помещались в герметичный полиэтиленовый сосуд. Сканирование проводилось с разрешением 3-5 мкм (в зависимости от размера объекта) при напряжении 70 кВ и токе 100 мА с шагом вращения 0,1 °. Мы использовали режим аппроксимации, при котором на каждом шаге производилось три снимка, которые затем объединялись, чтобы получить более точный финальный снимок. Перевод снимков в серию поперечных срезов (стеков) производили в программе NRecon1.6. Мы использовали 3D Slicer (Kikinis и др., 2014) и Amira-Avizo 3D Software (Thermo Fisher Scientific) для построения, обработки и визуализации 3D-моделей. Всего мы исследовали 54 модели скелетов лягушек Microhylinae, полученных путем компьютерной микротомографии.

Общий список видов, которых мы исследовали, представлен в Таблице приложения 2.

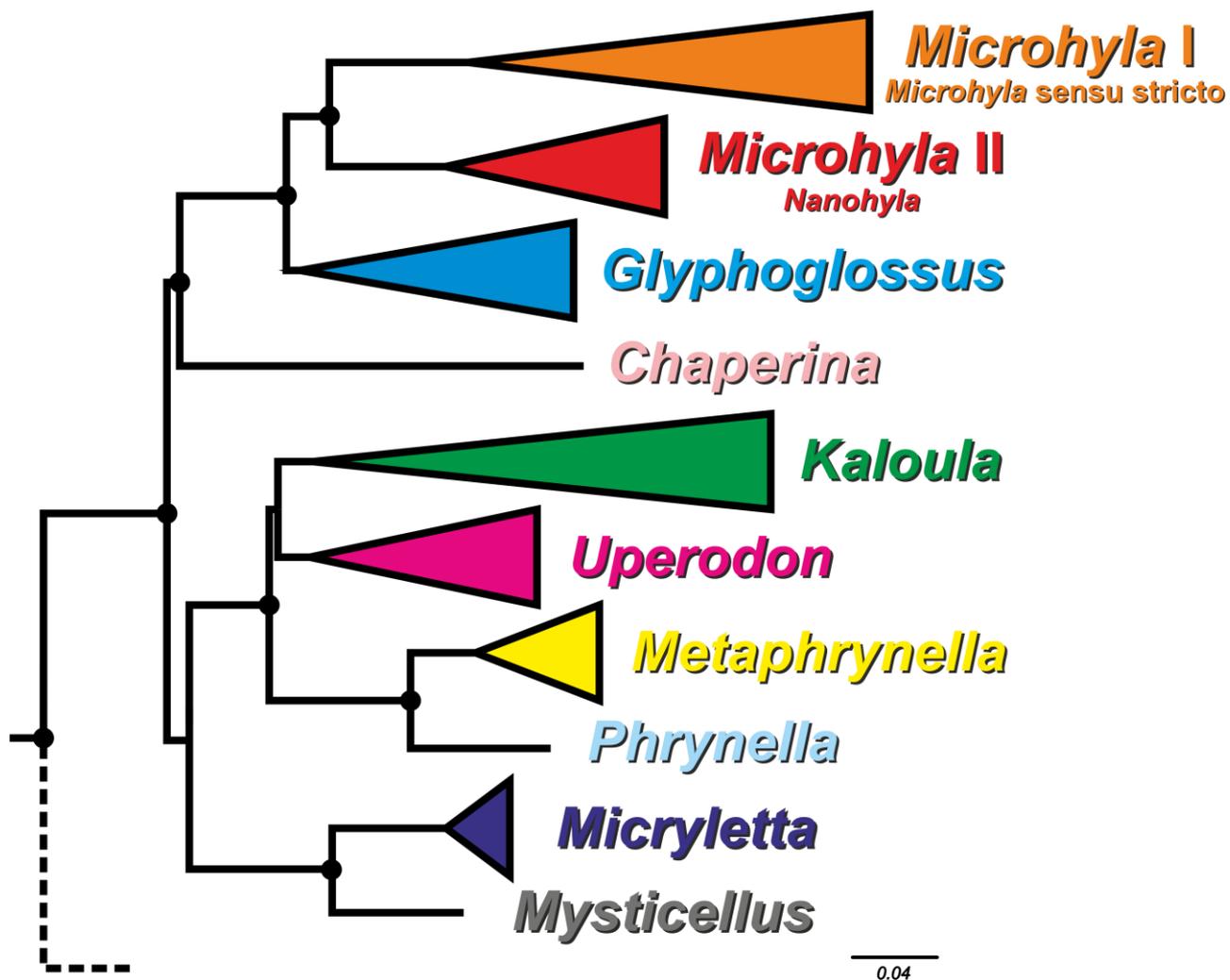
Мы использовали терминологию для описания скелетных данных, следуя работам: Trueb (1968, 1973), Scherz et al. (2017), Suwannaroom et al. (2018) и Royarkov et al., (2014, 2018a). Терминология, используемая для описания формы

концевых фаланг (простая, гантелевидная, Т-образная), проводилась согласно работам Паркера (Parker, 1927) и Garg et al. (2019). Сравнительные морфологические и остеологические данные для других родов были взяты из ряда ревизий Microhylinae (Parker 1934; Boring & Liu 1937; Duellman & Trueb 1986; Dubois 1987; Fei et al. 2009; McPartlin 2010; Chandramouli & Dutta 2015; Garg et al. 2019; Garg & Viju 2019; Poyarkov et al., 2018b; Zhang et al., 2020; Suwannapoom et al., 2020). Внешняя морфология описана по Пояркову и соавт. (Poyarkov et al., 2014, 2019); Измерения проводились с помощью штангенциркуля Mitutoyo с точностью до 0,1 мм.

## 4. РЕЗУЛЬТАТЫ

### 4.1 Филогенетические связи подсемейства *Microhylinae*

Итоговый датасет включил данные от большого количества таксонов по одним и тем же маркерам (наши данные и данные из ГенБанка, представленные в основном фрагментом 12S–16S рРНК мтДНК) и данные по множеству маркеров от ограниченного числа таксонов (геномные данные Ту с соавт. (Tu et al., 2018)). Недавние исследования показывают, что суперматрицы с большим количеством недостающих фрагментов все равно достаточно эффективны, чтобы давать хорошие оценки топологий, поддержек и длин ветвей (McMahon, Sanderson, 2006; Sanderson et al., 2010; Thomson, Shaffer, 2010; Pyron, Wiens, 2011; Burleigh et al., 2015; Zheng, Wiens, 2016). Это делает возможным объединить все возможные данные по подсемейству *Microhylinae*, чтобы построить самую полную и точную филогению. Реконструированная в нашем анализе топология (Рис. 10) в целом хорошо совпадает с предварительными схемами, предложенными в более ранних работах (Peloso et al., 2016; Tu et al., 2018).



**Рисунок 10.** Филогенетические связи подсемейства Microhylinae. Разные рода представлены соответствующими цветами. Узлы с достоверной поддержкой (VI PP/ ML UFB) показаны черными точками. Внешние группы отражены пунктиром. Развернутая версия дерева представлена в Рисунке приложения 1.

Подсемейство Microhylinae монофилетично, представлено тремя реципрочно монофилетичными кладами. Первая из этих клад включает род *Chaperina*, известный с территорий бывшей Зондской Суши и включающий единственный вид – *Chaperina fusca*, и группировку *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*, объединяющую три взаимно монофилетичных рода. Мы обозначаем их термином «группировка» ввиду генетической близости трех родов, монофилия которых даже ставилась под сомнение в предыдущих исследованиях (Matsui et al., 2011). Согласно нашим данным, в этой группировке род *Glyphoglossus* занимает

базальное положение, в то время как *Microhyla* и *Nanohyla* реконструируются в качестве ближайших родственников. При этом род *Nanohyla* был формально описан и выделен из состава *Microhyla* совсем недавно (см. далее). Следующая клада включает роды *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella* и *Phrynella*. Базальное разрешение в этой кладе, несмотря на большое количество данных, отсутствует. Тем не менее, внутри этой клады род *Kaloula* группируется с родом *Uperodon* (без поддержки), а *Metaphrynella* — с родом *Phrynella*. Последняя клада объединяет два рода — *Micryletta* и *Mysticellus*. Далее представлены развернутые части общего дерева для каждой клады по отдельности.

Байесовский анализ и метод максимального правдоподобия для *Microhyla*, *Nanohyla* и *Glyphoglossus* представлены на Рисунке приложения 1; упрощенное свернутое дерево показано на Рисунке 11.

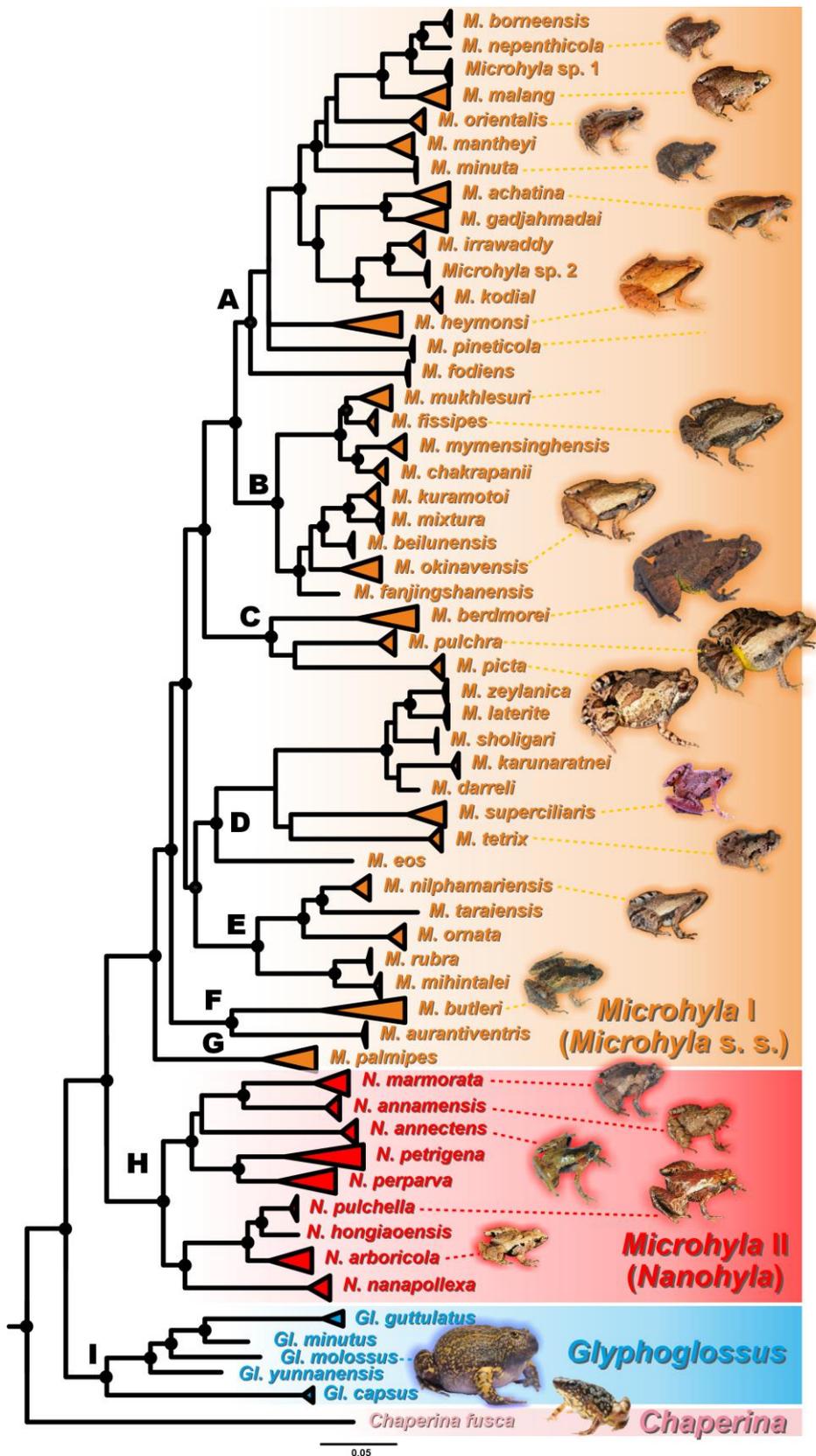


Рисунок 11. Филогенетические связи группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. Узлы с достоверными поддержками обозначены черными кружками. Узлы с тенденцией к поддержке обозначены белыми кружками. Буквы обозначают видовые группировки.

BI- и ML-анализ данных привел к тому, что большинство узлов внутри группы получили высокие значения поддержки PP и UFB (Рис. 11). Наблюдаемые топологические паттерны в составе комплекса *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* в целом совпадали в ходе анализа и хорошо согласовывались с более ранними филогенетическими представлениями о связях группировки, хотя в нашем исследовании мы получили более высокие значения поддержки узлов. Все анализы однозначно подтверждают монофилию группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* (Рис. 11). Наша топология, предполагающая монофилию *Microhyla* + *Nanohyla*, хорошо согласуется с результатами недавних мультилокусных исследований для этой группы (Peloso et al., 2016; Tu et al., 2018).

Все виды родов *Microhyla*, *Nanohyla* и *Glyphoglossus* были систематически сгруппированы в девять хорошо поддерживаемых клад (Рис. 11, А-И). Род *Microhyla* (субклада АI по Мацуи и др. (Matsui et al., 2011)) включает семь основных клад и 43 генетические линии потенциально видового статуса (т.е. признанные виды, а также популяции, которые нельзя отнести ни к одному из известных видов) (Рис. 11, А – G) лягушек размером от маленьких до средних:

(А) Клада А соответствует группе видов *M. achatina* (Рис. 11). Филогенетические отношения внутри этой группы были разрешены плохо. Филогенетическое положение *M. fodiens* из центральной Мьянмы, комплекса *M. heymonsi* и *M. pineticola* из Индокитая не выяснено. Другие виды образуют сильно поддерживаемую монофилию (1.0 / 98), которая далее подразделяется на две субклады: (А1), включающий виды из бывшей Зондской Суши (*M. borneensis*, *M. nepenthicola*, *Microhyla* sp. 1 из Сабаха, *M. malang*, *M. orientalis*, *M. mantheyi*) и южного Вьетнама (*M. minuta*) (0.97 / 68) и (А2) также с видами из территорий Зондской суши (*M. achatina*, *M. gadjahmadai*), Мьянмы (*M. irrawaddy*, *Microhyla* sp. 2 из северной Мьянмы) и юга Индии (*M. kodial*) (1.0 / 87).

(В) Клада В соответствует группе видов *M. fissipes* (1.0 / 100) и состоит из двух хорошо поддерживаемых субклад (Рис. 11): (В1) включала виды из Индокитая и южного материкового Китая и Тайваня (*M. fissipes*, *M. mukhlesuri*) и

виды из восточной Индии, Бангладеш и Андаманских островов (*M. mymensinghensis*, *M. chakrapanii*) (1.0 / 100); (B2), охватывающий виды из материкового Китая (*M. mixtura*, *M. beilunensis*, *M. fanjingshanensis*) и японского архипелага Рюкю (*M. okinavensis*, *M. kuramotoi* с архипелага Яэяма) (1.0 / 98).

(C) Клада C включает комплекс *M. berdmorei* и *M. pulchra* из Индокитая и южного Китая, а также *M. picta* из южного Вьетнама (1,0 / 100). Клада C была реконструирована как сестринская для клад A + B (1,0 / 90); о подобной схеме филогенетических отношений также сообщили Бижу с коллегами (Biju et al., 2019).

(D) Клада D включает виды из Шри-Ланки (*M. zeylanica*, *M. karunaratnei*) и южной Индии (*M. Laterite*, *M. sholigari*, *M. darreli*) (D1), а также включала виды из северо-восточной части Индии (*M. eos*), западного Таиланда (*M. tetrica* из Тенассерима) и Тайско-Малайского полуострова (*M. superciliaris*).

(E) Клада E включает виды, распространенные на Индийском субконтиненте и Шри-Ланке, в том числе комплекс *M. ornata* (E1, *M. ornata*, *M. nilphamariensis*, *M. taraiensis*) и представителей комплекса *M. rubra* (E2, *M. rubra*, *M. mihintalei*). Наши результаты помещают Кладу E как сестринскую группу к кладе D (0,95 / 91). Монофилия клады, объединяющей D + E, имела умеренную поддержку в более ранних филогениях рода (0.91 / 81, см. Biju, Garg et al., 2019).

(F) Клада F соответствует группе видов *M. butleri* и объединяет комплекс *M. butleri* из южного Китая и Юго-Восточной Азии с *M. aurantiventris* из центрального Вьетнама (1.0 / 100). Клада F была строго подтверждена как родственная линия по отношению к кладам ((A+B)+C)+(E+D) (0,96 / 67).

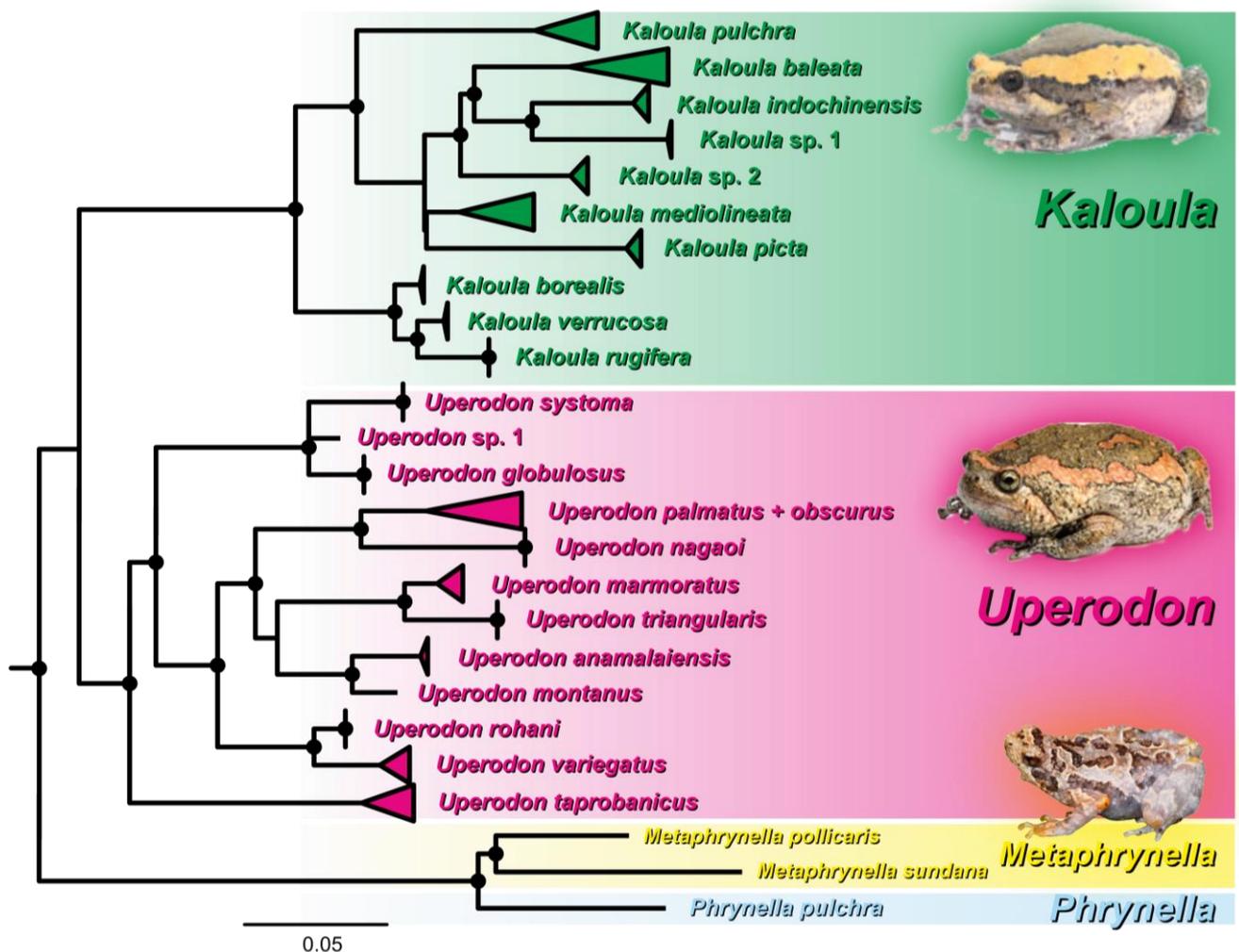
(G) Клада G представлена комплексом видов *M. palmipes* с Явы и Суматры; ее филогенетическая положение – базальное по отношению ко всем остальным видам в роде *Microhyla*, в отличие от более ранних данных, предполагающих сестринские отношения между *M. palmipes* и группой, объединяющей клады A + B + C + E (0,99 / 95; Biju et al., 2019).

Род *Nanohyla* (субклада АIII по Мацуи и др.(Matsui et al., 2011)) представлен одной кладой (Н) и включает девять номинальных видов наземных или полудревесных лягушек размером от крошечных до мелких (рис. 11):

(Н) Клада Н соответствует группе видов *N. annectens* и была далее подразделена на две субклады: (Н1) включает виды с Борнео (*N. perparva*, *N. petrigena*), Тайско-Малайского полуострова (*N. annectens*) и Аннамских гор (хребет Чыонгшог) Индокитая (*N. annamensis*, *N. marmorata* и *N. pulverata*) (1.0 / 88); другая кладка (Н2) объединяет виды из центральной (*N. nanapollexa*) и южной части Аннамских гор (*N. arboricola*, *N. pulchella*). *N. marmorata* оказалась парафилетична по отношению к *N. pulverata* (1,0 / 100).

Наконец, роющие лягушки крупного размера из рода *Glyphoglossus* (субклада АII по Matsui et al. (2011)) представлены в нашем анализе пятью из девяти признанных на сегодняшний день видов; *G. capsus* с Борнео была реконструирована как сестринская группа по отношению ко всем другим видам с Индокитая и Малайского полуострова (Рис. 11) (0.98 / 74). Самые последние филогении этой группировки не включали никаких видов *Glyphoglossus* ((Biju et al., 2019; Garg, Biju, 2019)), поэтому мы впервые представляем данные о родственных связях этого рода.

Вторая часть подсемейства Microhylinae представлена родами *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella* и *Phrynella*. Результаты филогенетического анализа для родов этой группы представлены на Рисунке 12.



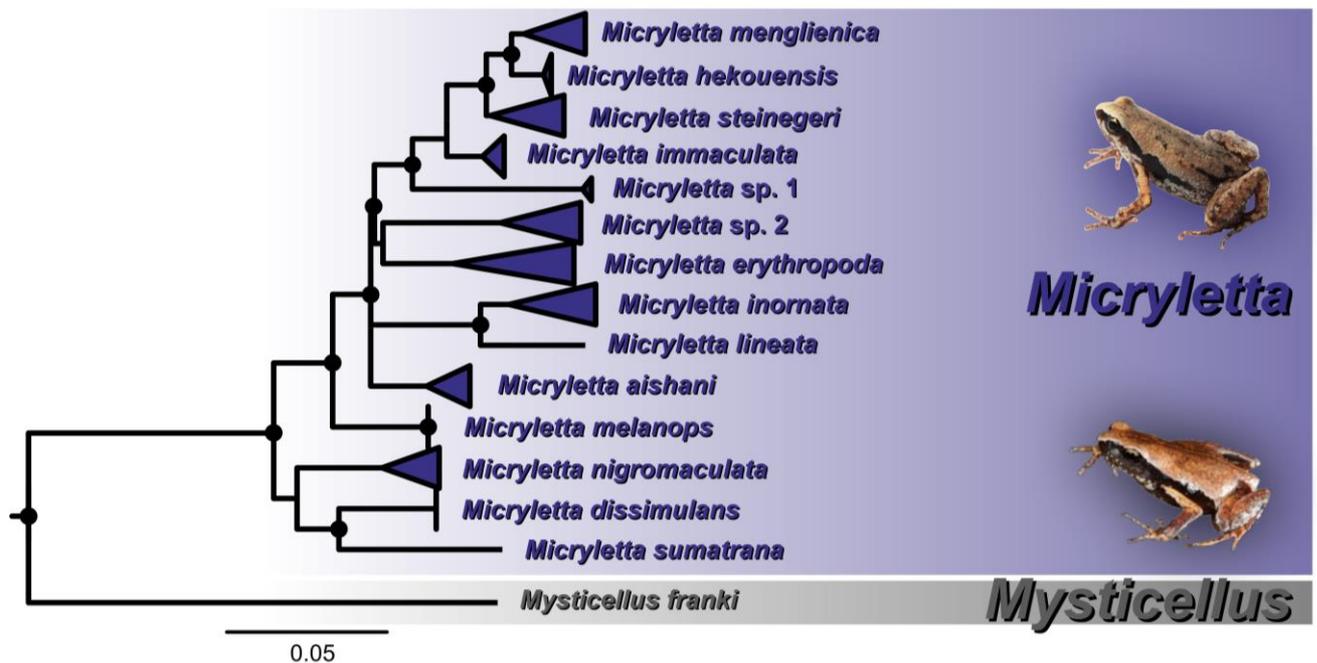
**Рисунок 12.** Филогенетические связи группировки, объединяющей рода *Micryletta*, *Mysticellus*, *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella* и *Phrynella*, а также род *Chaperina*. Узлы с достоверными поддержками обозначены черными кружками. Узлы с тенденцией к поддержке обозначены белыми кружками. Развернутая версия дерева представлена на Рисунке приложения 2.

Клада, объединяющая рода *Kaloula*, *Metaphrynella*, *Phrynella* и *Uperodon* (1.0/99), имеет очень слабое базальное разрешение и вполне может изменить свою топологию при добавлении данных (Рис. 12). Тем не менее, мы все равно представляем предварительное описание филогенетических связей этой группировки. Род *Uperodon* является монофилетичным (0.99/100) и группируется вместе с родом *Kaloula* без значительной поддержки (0.89/82). Внутри этого рода базальное положение занимает широкоарельный вид *Uperodon taprobanicus*, населяющий практически все территории полуострова Индостан (0.98/95). Среди

оставшихся видов обособленное положение занимают виды, являющиеся эндемиками острова Цейлон — *U. systoma*, *U. globulosus* и *Uperodon* sp. 1 (1.0/100). Далее идет разветвление между еще одними эндемиками Шри-Ланки, *U. rohani* и *U. variegartus*, и группой, имеющей смешанное распространение на территориях Индии и Шри-Ланки — *U. marmoratus*, *U. triangularis*, *U. anamalaiensis* и *U. Montanus* (0.99/99).

Согласно нашему анализу, рода *Phrynella* и *Metaphrynella* предсказуемо объединились в компактный клад (1.0/100). Внутри рода *Kaloula* базально расположены преимущественно китайские виды — *Kaloula borealis*, *K. verrucosa* и *K. rugifera* (1.0/99). Среди оставшихся видов обособленное положение занимает *Kaloula pulchra*, имеющая заметное генетическое разнообразие и, судя по всему, представляющая собой видовой комплекс (0.97/99). Оставшиеся виды — *Kaloula baleata*, *K. indochinensis*, *Kaloula* sp. 1 и *Kaloula* sp. 2 — распространены преимущественно по Индокитаю и прилежащим территориям, причем *Kaloula baleata* имеет значительную генетическую дифференциацию, что также может указывать на наличие неопisanного разнообразия в этом комплексе.

Наконец, последняя клада подсемейства Microhylinae включает в себя два рода: *Micryletta* и недавно описанный из южной Индии *Mysticellus* (1.0/100) (Рис. 13).



**Рисунок 13.** Филогенетические связи группировки, объединяющей рода *Micryletta*, *Mysticellus*, *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella* и *Phrynella*, а также род *Chaperina*. Узлы с достоверными поддержками обозначены черными кружками. Узлы с тенденцией к поддержке обозначены белыми кружками. Развернутая версия дерева представлена на Рисунке приложения 3.

В наш анализ вошли все известные на сегодняшний день виды рода *Micryletta*. Базально, хоть и без значимой поддержки (0.75/92), на дереве располагается клада, объединяющая *Micryletta nigromaculata* из северного Вьетнама и *Micryletta dissimulans* + *M. sumatrana* (0.98/96) из южного Таиланда и Суматры соответственно. Среди оставшихся видов на нашем дереве ответвляется сначала *M. melanops* из Вьетнама (1.0/99). Филогенетически связи остальных видов *Micryletta* остаются слабо разрешенными, однако мы можем сказать, что *M. aishani*, известная из восточной Индии и Мьянмы, занимает обособленное положение, *Micryletta inornata*, распространенная от Суматры до южного Таиланда, достоверно группируется с *M. lineata* (1.0/100), а *Micryletta steinegeri* группируется с *Micryletta hekouensis* из южного Китая и *M. menglienica* из северного Вьетнама (1.0/99).

## 4.2 Видовое разнообразие подсемейства *Microhylinae*

Полученные филогенетические схемы позволили нам провести первоначальную оценку взаимоотношений на уровне видов (Рис. 11,12,13). Некорректированные генетические *p*-дистанции по гену 16S рРНК мтДНК внутри и между видами приведены в Таблицы приложения 4, 5, 6. Помимо признанных в настоящее время таксонов, в нашей филогении также отражены по крайней мере две линии *Microhyala*, которые, вероятно, представляют нераспознанные виды (*Microhyala* spp. 1–2), две линии *Kaloula* (*Kaloula* spp. 1–2), одна линия *Uperodon* (*Uperodon* sp. 1), две линии *Micryletta* (*Micryletta* spp. 1–2), и ряд глубоких линий (обозначены в тексте термином «комплекс») ((внутривидовые генетические различия  $p > 1,5\%$ , для, например, *M. malang*, *M. achatina*, *M. gadjahmadai*, *M. heymonsi*, *M. okinavensis*, *M. berdmorei*, *M. butleri*, *M. palmipes*, *N. petrigena*, *N. perparva* и *N. arboricola*, *K. pulchra*, *K. baleata*, *K. medolineata*, *Micryletta erythropoda*, *M. inornata*), потенциально имеющие в составе криптические виды. Как правило, межвидовые дистанции были  $p > 3,0\%$ , но в некоторых случаях внутривидовые дистанции превышали даже межвидовые дистанции.

Чтобы оценить количество линий потенциально видового статуса в пределах подсемейства *Microhylinae*, мы использовали четыре альтернативных подхода к разграничению видов с помощью программ ABGD, bGMYC, PTP и bPTP (см. раздел Материалы и методы). Эти алгоритмы демонстрируют различную производительность в зависимости от размеров выборки и популяции, скорости видообразования и других параметров. Предполагается, что bGMYC демонстрирует тенденцию к избыточному разделению, в то время как ABGD часто недооценивает количество видов ; результаты сравнения с алгоритмами на основе пуассоновских процессов ранее для этих лягушек представлены не были. Несмотря на разные возможности и ограничения каждого из методов, мы предполагаем, что в случае, когда эти методы согласуются, полученное разграничение видов становится наиболее правдоподобным (Dellicour, Flot, 2018). Объединенные результаты анализов bGMYC, ABGD, PTP и bPTP (Рисунок приложения 1 и 2) позволили выделить все описанные виды группировки

*Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*, за исключением *N. pulverata*, который был неотличим от *N. marmorata*; все виды клады, объединяющей роды *Kaloula*, *Uperodon*, *Phrynella* и *Metaphrynella*, за исключением *U. Palmatus*, который был неотличим от *U. obscurus*; все виды клады, включающей роды *Micryletta* и *Mysticellus*. Этот результат также подтверждается филогенетической реконструкцией (Рис. 11,12,13), и данными генетических дистанций по гену 16S рРНК (Таблицы приложения 4, 5, 6). Все четыре анализа однозначно указывают, что видовое разнообразие в пределах подсемейства *Microhylinae* сильно недооценено: для 102 признанных видов этой группировки, включенных в нашу филогению, анализ ABGD восстановил 116 видов, bPTR — 122, PTR — 124, а bGMYS — 132 генетические линии на уровне видов. В большинстве случаев анализы давали совпадающие результаты, однако для шести видов алгоритмы PTR и bPTR предлагали больше делений, чем было установлено ABGD. Анализ bGMYS предложил больше делений для десяти видов, чем было установлено ABGD. Наш анализ разграничения видов указывает на присутствие многих нераспознанных линий потенциально видового уровня путем дальнейшего разделения *M. heymonsi* (на 6–7 видов), *M. bermodrei* (3–4 вида), *M. malang* (3 вида), *M. butleri* (2–4 вида), *K. baleata*, *U. Palmatus*, *Micryletta erythropoda* (2–3 вида) и *Microhyla gadjahmadai*, *M. palmipes*, *N. perparva*, *N. petrigena*, *M. achatina*, *N. arboricola*, *K. pulchra*, *K. mediolineata*, *Micryletta menglienica*, *M. steinegeri*, *M. inornata*, *U. taprobanicus* (до 2 видов в каждом) (Рисунки приложения 1,2,3)

#### **4.3 Оценки времен дивергенций основных кладогенетических событий в истории подсемейства *Microhylinae***

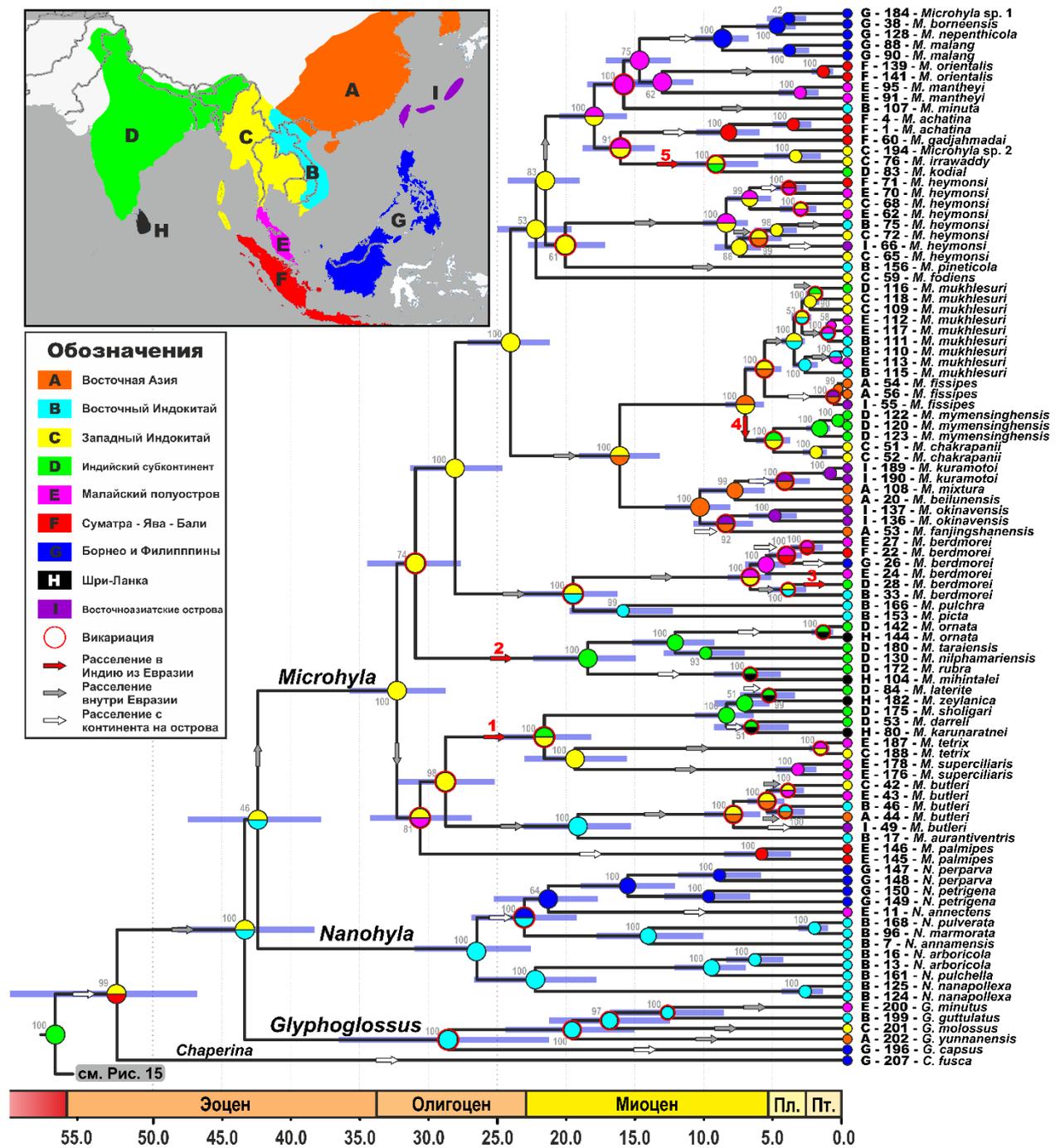
Полученная в результате анализа хронограмма немного отличается по топологии от представленной ранее дендрограммы по Байесову алгоритму (BI), по всей видимости, из-за принципиальной невозможности политомии в программе BEAST (единственно возможное ветвление – дихотомическое), в противовес алгоритму MrBayes, в котором политомия разрешена. Тем не менее, основные паттерны, наблюдаемые на филогенетическом дереве, сохраняются.

Согласно нашим результатам, последний общий предок (MRCA) *Chaperina* и *Microhyla*, *Nanohyla* и *Glyphoglossus* датируется ранним Эоценом, ок. 52,5 млн лет назад (46,0–57,9). MRCA *Microhyla*, *Nanohyla* и *Glyphoglossus* произошел между поздним Палеоценом и ранним Эоценом, ок. 50,8 млн лет (44,1–57,0), что согласуется с анализом Фына с соавторами (Feng et al., 2017), ок. 48,8 млн лет (45,9–53,2), что заметно раньше, чем оценка Гарг и Биджу (Garg, Biju, 2019) около 61,5 млн лет (56,6–66,5). Группа *Microhyla* + *Nanohyla* + *Glyphoglossus* разошлась в течение относительно небольшого периода времени в среднем Эоцене около 43,8 млн лет (38,7–49,1), что немного моложе, чем оценки Garg & Biju (2019), которые оценили это кладогенетическое событие примерно в 48,7 млн лет (44,1–53,2). Диверсификация внутри родов *Microhyla*, *Nanohyla* и *Glyphoglossus* началась в раннем и среднем Олигоцене (от 35 до 25 млн лет назад), что в целом согласуется с Garg & Biju (2019). Последний общий предок родов *Micryletta* и *Mysticellus* датируется средним Эоценом ок. 39,1 млн лет назад (33,8–44,7), что также хорошо согласуется с оценками из предыдущих работ (Garg, Biju, 2019). Дифференциация внутри рода *Micryletta* происходила начиная с среднего Миоцена, ок. 13,8 млн лет назад (8,6–17,1). Наконец, клада, объединяющая роды *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella* и *Phrynella* произошла в среднем Эоцене ок. 43,7 млн лет назад (35,9–50,5). Дифференциация рода *Uperodon* началась в среднем Олигоцене ок. 29,1 млн лет назад (24,6–34,1), а рода *Kaloula* — в начале Миоцена ок. 19,8 млн лет назад (15,4–23,9). Сестринские роды *Metaphrynella* и *Phrynella* разошлись так же в раннем Миоцене ок. 18,1 млн лет назад (14,5–22,3).

#### **4.4 Биogeографический анализ и моделирование предковых ареалов подсемейства *Microhylinae***

Мы реконструировали основные биогеографические процессы (викариция, расселение и маршруты колонизации) и предковые ареалы для группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* и рода *Chaperina* с помощью анализов S-DIVA и DEC в RASP. Оба алгоритма показали одинаковый биогеографический сценарий, но с разными значениями узловых поддержек. В виду более высоких

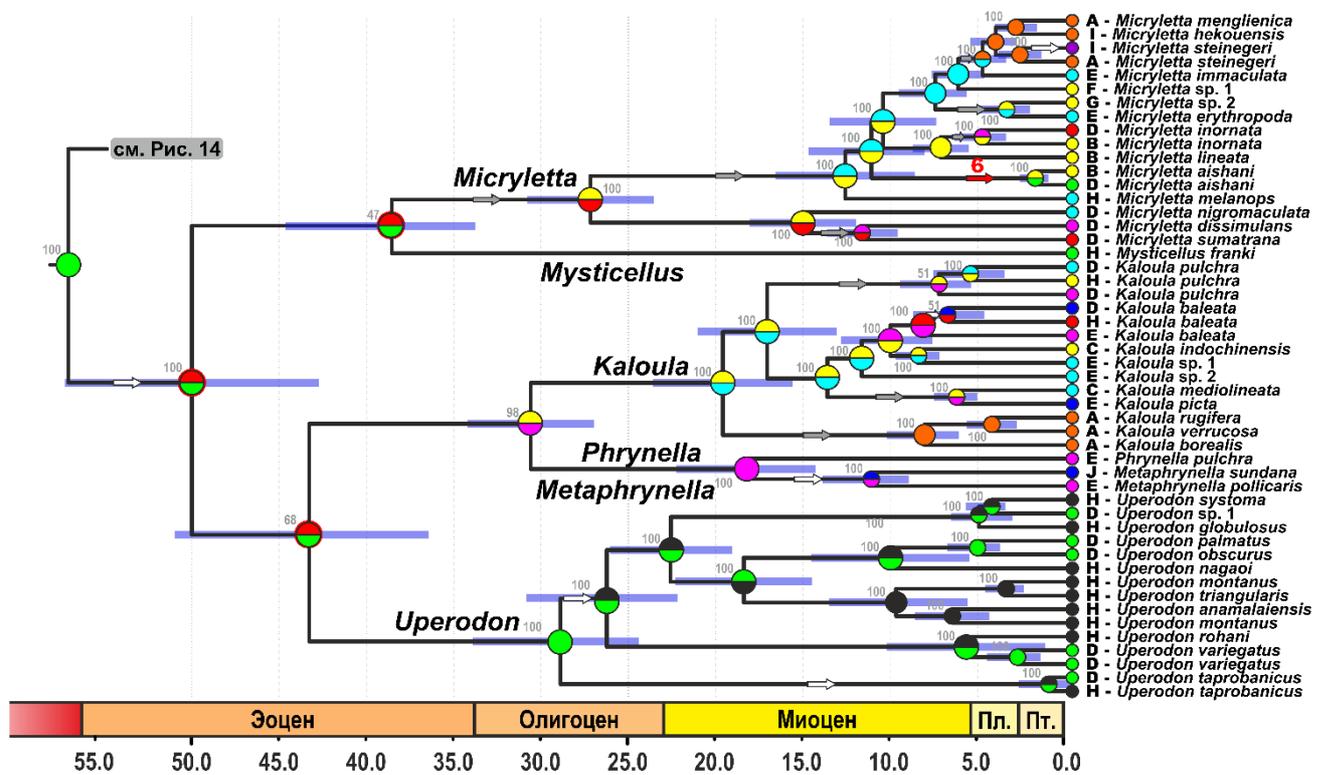
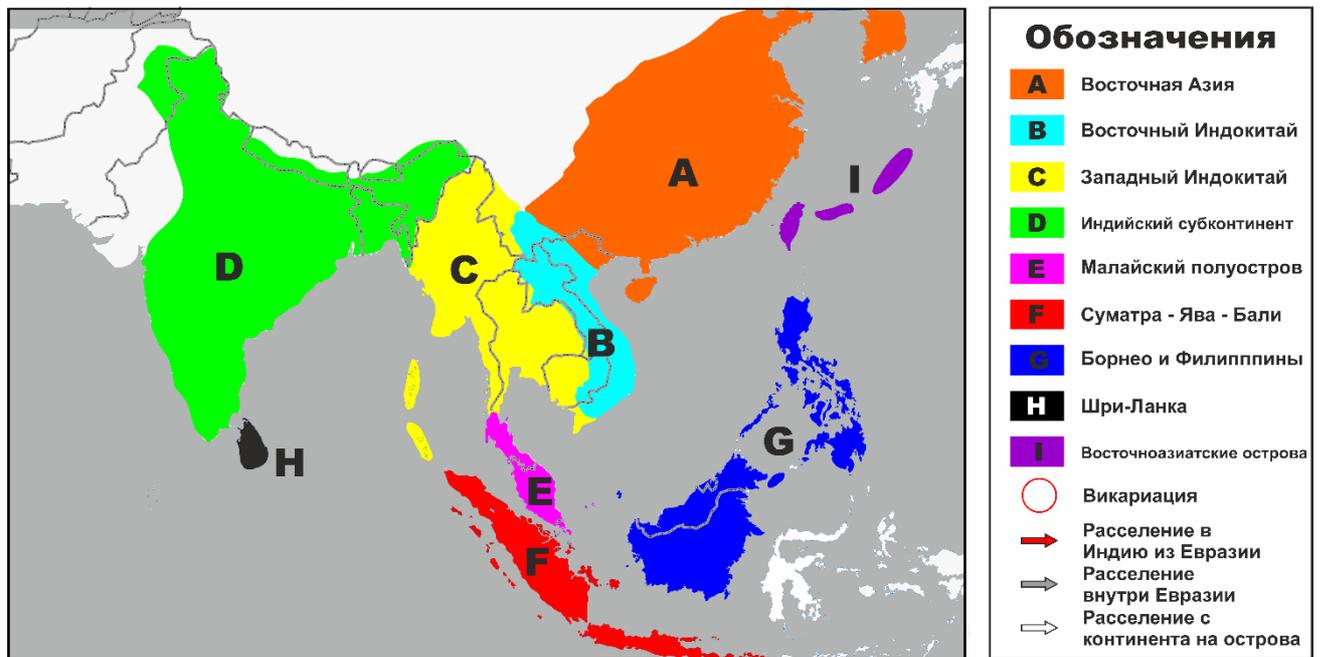
узловых поддержек, мы показываем реконструкции на основе алгоритма S-DIVA (Рис. 14). Согласно нашим результатам, последний общий предок *Microhyla* + *Nanohyla* + *Glyphoglossus*, скорее всего, обитал в Восточном Индокитае. Восточный Индокитай был также реконструирован как предковый ареал для родов *Nanohyla* и *Glyphoglossus*, а происхождение рода *Microhyla*, вероятно, было так же связано и с западным Индокитаем. Род *Nanohyla* в дальнейшем расширил свой ареал до Борнео и Малайского полуострова, в то время как род *Microhyla* распространился наиболее широко по всем биогеографическим регионам в пределах современного ареала группировки, включая по крайней мере пять независимых случаев расселения из западного Индокитая в Индийский субконтинент (Рис. 14). Результаты нашего анализа предполагают многочисленные случаи расселения с материковой части Азии на острова, включая Зондские острова, но только один случай обратного расселения (из Борнео на Малайский полуостров, см. Рис. 14).



**Рисунок 14.** Биogeографическая история группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* и рода *Chaperina*. (A) биogeографические регионы, использованные в настоящем исследовании; (B) Хронограмма из BEAST на основе данных мтДНК + яДНК с результатами реконструкции предковых ареалов в RASP. Информация на концах ветвей соответствует биogeографическому коду района (см. Рис. 8), номеру образца (обобщенному в Таблице приложения 1) и названию вида, соответственно. Цвета узлов соответствуют биogeографическим регионам; значения около узлов указывают на предельные вероятности предковых ареалов

(анализ S-DIVA); значки иллюстрируют события викариции и расселения (см. легенду). Красные стрелки от 1 до 5 соответствуют расселению к Индийскому субконтиненту из Евразии. Базовая карта создана с помощью [simplemappr.net](http://simplemappr.net). Рисунок из публикации (Gorin et al., 2020) с модификациями.

Мы реконструировали основные биогеографические процессы и предковые ареалы для родов *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella*, *Phrynella*, *Micryletta* и *Mysticellus* с помощью анализов S-DIVA и DEC в RASP. В качестве иллюстрации был использован сценарий по алгоритму S-DIVA (Рис. 15).



**Рисунок 15.** Биogeографическая история родов *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella*, *Phrynella*, *Micryletta* и *Mysticellus*. (А) биogeографические регионы, использованные в настоящем исследовании; (В) Хронограмма из BEAST на основе данных мтДНК с результатами реконструкции предковых ареалов в RASP. Информация на концах ветвей соответствует биogeографическому коду района и названию вида, соответственно. Цвета узлов соответствуют соответствующим биogeографическим регионам; значения около узлов указывают на предельные

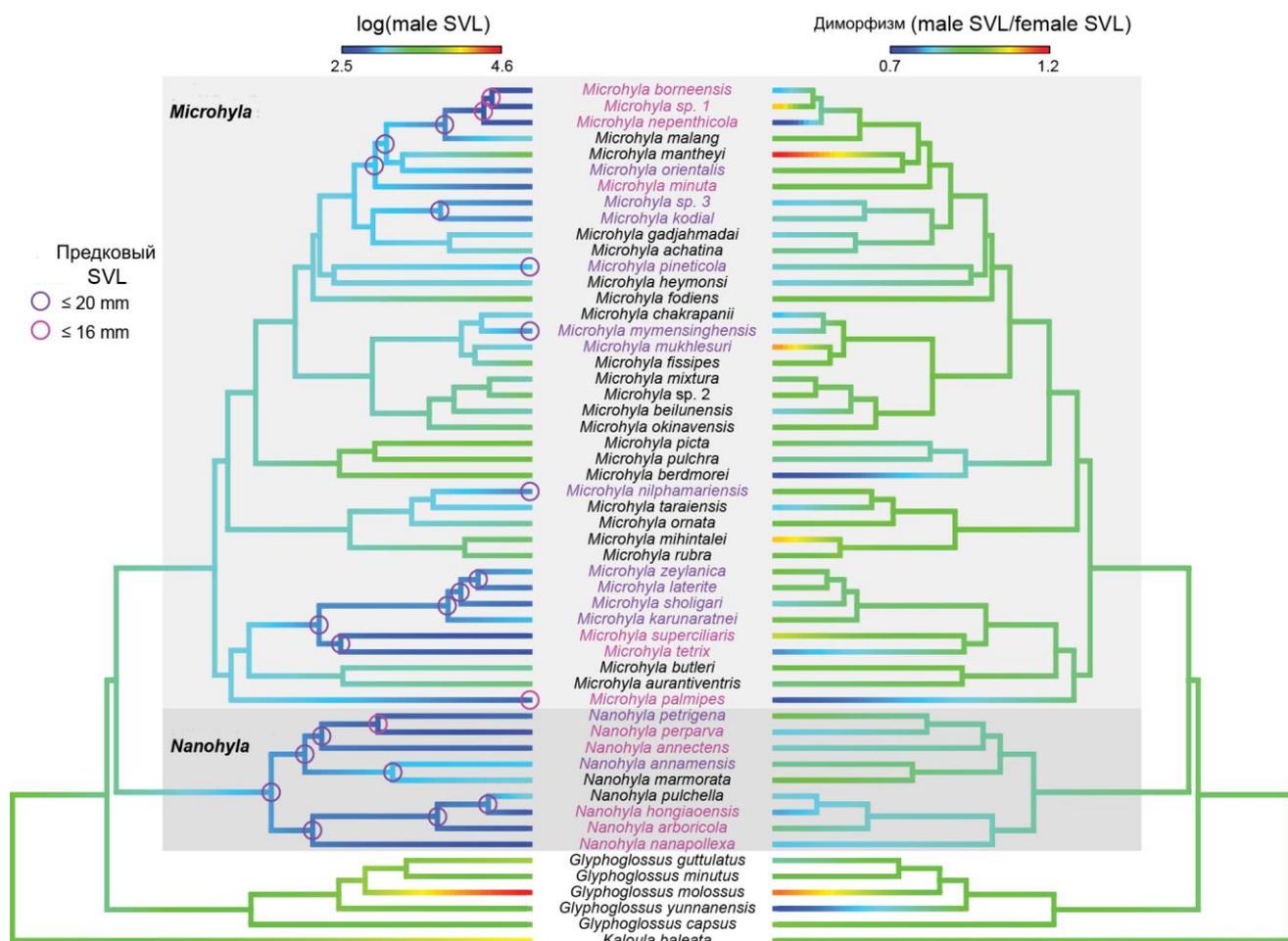
вероятности предковых ареалов (анализ S-DIVA). Базовая карта создана с помощью [simplemappr.net](http://simplemappr.net).

Согласно нашей модели, последний общий предок этой группы (Рис. 15), скорее всего, обитал на Индийском континенте, который в тот момент контактировал с Зондской сушей через Суматру. Такие же ареалы занимали общие предки *Micryletta* + *Mysticellus* и *Uperodon* + (*Kaloula* + (*Metaphrynella* + *Phrynella*)). Род *Uperodon*, согласно реконструкции, возник на территории Индии и в дальнейшем несколько раз распространялся на Шри-Ланку. Любопытно, что наш анализ не предполагает обратного расселения с острова на материк. Общий предок родов *Kaloula* и *Metaphrynella* + *Phrynella*, видимо, населял Малайский полуостров и западный Индокитай. В дальнейшем, предок *Metaphrynella* также расселился на территории Борнео, которые, видимо, никак не отделялись от материковой Азии. Центром возникновения рода *Kaloula* реконструируется Индокитай, причем в дальнейшем представители рода расселились очень широко, колонизировав как Восточную Азию с ее островами, так и Зондские острова (Борнео и Суматру) и Филиппины. Общий предок родов *Mysticellus* и *Micrylleta*, по-видимому, викариировал, «оставив» лягушек рода *Mysticellus* на территории Индии, в то время как MRCA рода *Micryletta* через дугу *Incertus* расселился на азиатские территории — Зондскую сушу и Индокитай. Затем предковые формы *Micryletta* продолжили дифференцироваться уже в Индокитае, заселив Восточную Азию и оттуда острова, в то время как реликтовые группы — *Micryletta sumatrana* и *Micryletta dissimulans* остались в пределах предкового ареала.

#### 4.5 Эволюция размеров тела лягушек подсемейства *Microhylinae*

Ввиду того, что мы располагаем гораздо более полными данными по группировке *Microhyala-Nanohyla-Glyphoglossus*, а также поскольку лягушки именно этих трех родов имеют наибольший размерный диапазон, мы смоделировали эволюцию и половой диморфизм размеров тела данной группировки. В качестве дендрограммы было использовано дерево, полученное ранее в программе BEAST. Результаты нашего анализа предполагают, что

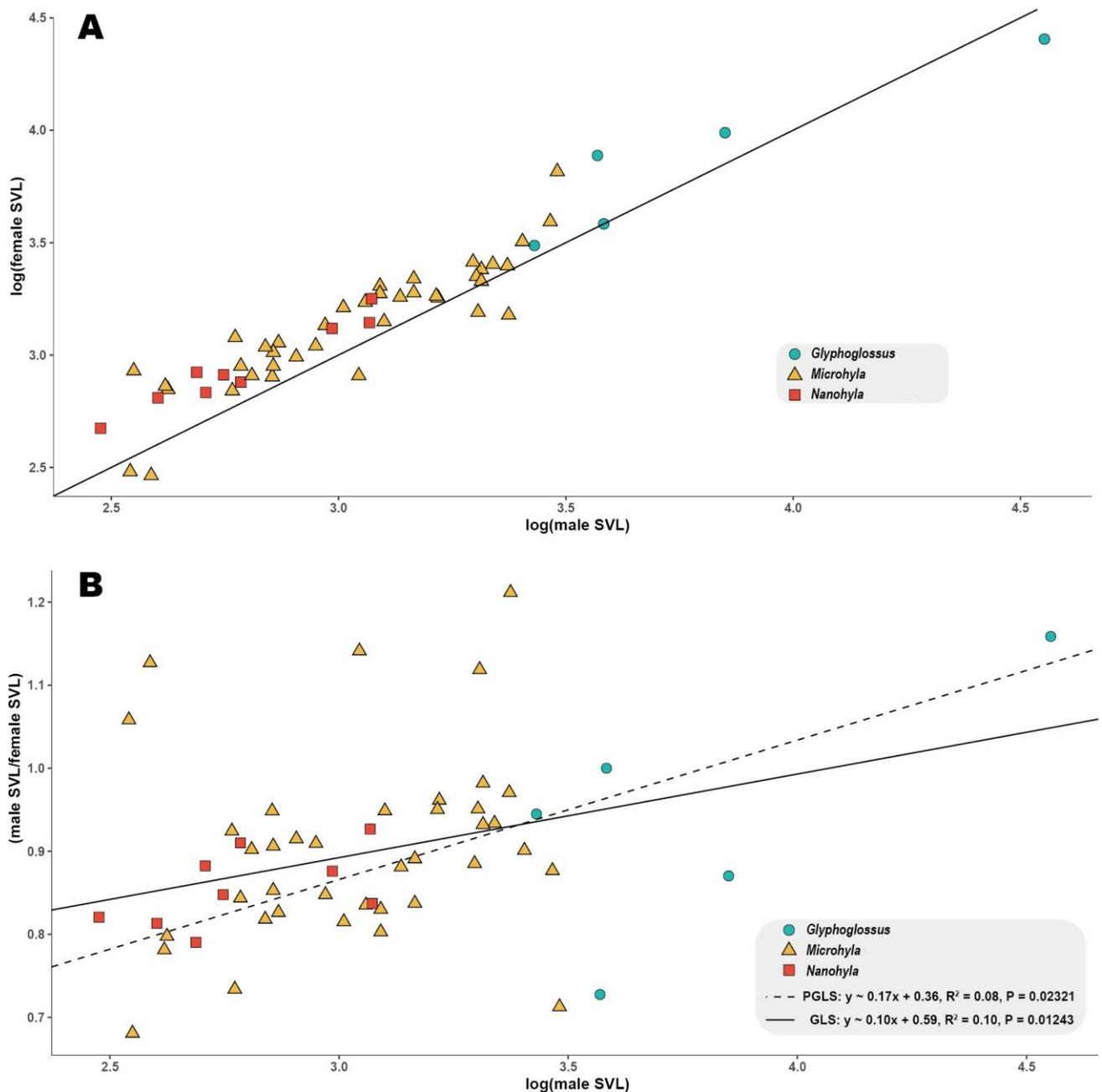
*Microhyla* и *Nanohyla* независимо уменьшились в размерах от умеренно небольшого общего предка (самцы оцениваются в 25,3 мм, 95% доверительный интервал 18,8–34,2; Рис. 16). Внутри рода *Microhyla* как минимум две клады произошли от миниатюризированных общих предков: группа видов *Microhyla superciliaris* (общий предок оценивается в 17,7 мм) и группа видов *M. achatina* (общий предок оценивается в 19,6 мм; внутри нее клада, состоящая из *Microhyla* sp. 3 и *M. kodial*, которые вероятно независимо уменьшились в размерах с общим предком размером 18,3 мм). Несколько линий также независимо уменьшили размер тела ниже 20 мм (Рис. 16), что дало в общей сложности восемь переходов к SVL <20 мм. Общий предок всех видов рода *Nanohyla* был, по-видимому, уже миниатюризирован (SVL самцов оценивается в 18,1 мм), и в большинстве линий размеры продолжили уменьшаться. Две линии, *N. annamensis* + *N. marmorata* и *N. pulchella*, независимо и неоднократно увеличивали размер тела от миниатюрных предков до их современных размеров. У рода *Microhyla* группа видов *M. berdmorei* существенно увеличилась в размерах. Среди рода *Glyphoglossus* лягушки вида *G. molossus* резко выделяются по размеру тела, и в целом представители этой клады значительно больше, чем другие клады группировки. Во всей группировке значение SVL самцов демонстрирует значительный филогенетический сигнал ( $\lambda$  Пагеля = 1,00).



**Рисунок 16.** Реконструкция предкового состояния размеров тела (SVL) самцов (слева) и полового диморфизма размеров (справа) в комплексе *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. В названиях видов, выделенных фиолетовым, указан хотя бы один пол с максимальной SVL  $\leq 20$  мм, в цвете фуксии - хотя бы один пол с максимальной SVL  $\leq 16$  мм. Круги в узлах обозначают предковую миниатюризацию. Рисунок из публикации (Gorin et al., 2021) с модификациями.

Половой диморфизм размеров тела не показывает филогенетического сигнала ( $\lambda = 7,2 \times 10^{-5}$  Пагеля), спорадически меняется по всему дереву и слабо положительно коррелирует с  $\log$  (SVL самцов) (PGLS,  $F_{1,51} = 5,478$ , скорректированный  $R^2 = 0,07928$ ,  $P = 0,02321$ ; Рис. 17B). Большинство видов *Microhyla* и *Nanohyla* демонстрируют существенный диморфизм размеров, смещенный в сторону самок (выше линии  $y = x$  на Рисунке 17A), и среди них виды с самыми маленькими самцами демонстрируют наибольшую степень диморфизма (Рис. 17B). Только для шести видов наблюдается диморфизм размеров со

смещением на самцов (*Microhyla* sp. 1, *M. mantheyi*, *M. mukhlesuri*, *M. superciliaris*, *M. mihintalei* и *G. molossus*), включая как самые крупные (*G. molossus*), так и самые маленькие (*Microhyla* sp. 1) виды в нашем наборе данных.



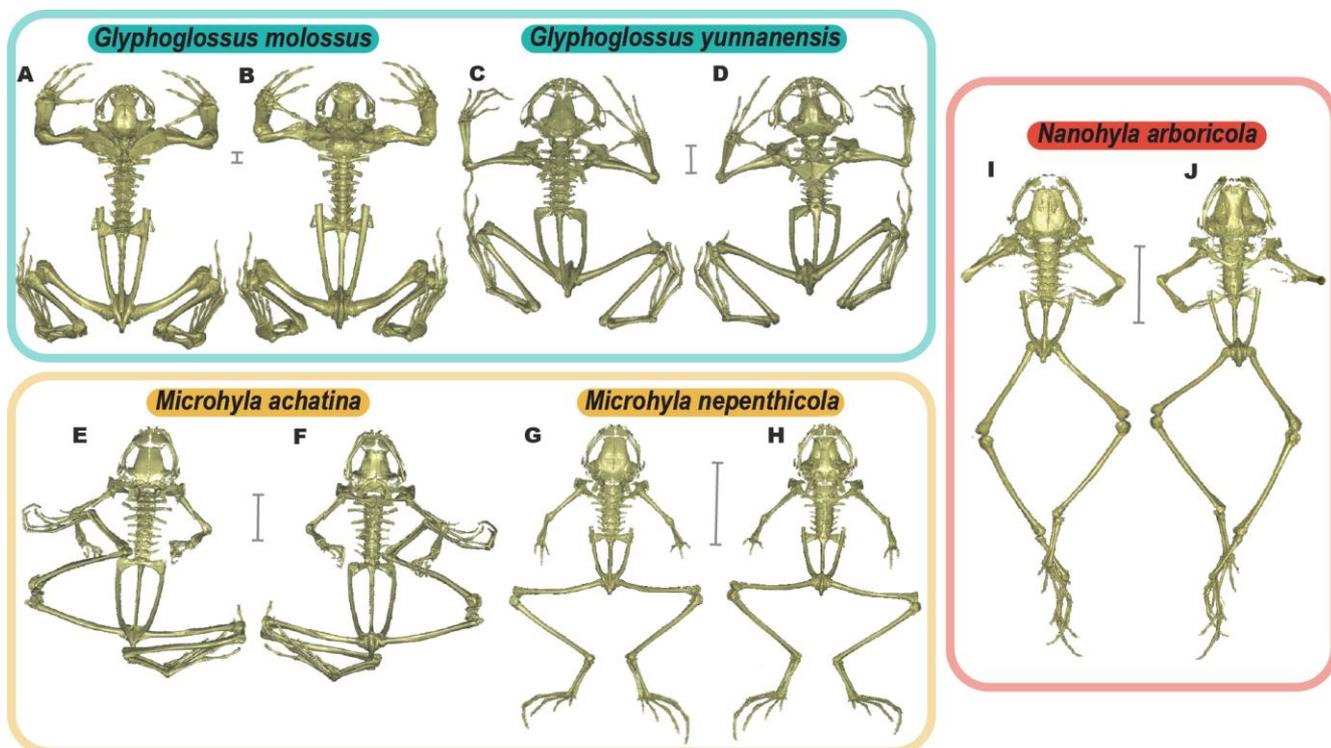
**Рисунок 17.** Зависимость между размером тела SVL у разных полов (A), а также между размером тела самцов и половым диморфизмом (B) у *Microhyla*, *Nanohyla* и *Glyphoglossus*. Линия в (A) представляет  $x = y$ . Рисунок из публикации (Gorin et al., 2021) с модификациями.

#### 4.6 Разнообразие скелетных признаков в подсемействе *Microhylinae*

Изучены 72 вида, представители всех известных родов *Microhylinae*. Нами была исследована изменчивость остеологических признаков и проведена оценка сходств и различий в устройстве скелета между разными родами, а также внутри них, представлены обновленные остеологические диагнозы для родов подсемейства *Microhylinae*. Общая морфология скелета и основные остеологические особенности представителей каждой клады показаны на Рисунках 17–25. Ниже мы приводим сравнительные остеологические описания всех родов подсемейства *Microhylinae*.

##### (A) *Microhyla*

Род *Microhyla* является типовым родом подсемейства, включает в себя наибольшее количество видов, которые при этом распространены наиболее широко и экологически и морфологически крайне разнообразны. В этот род в основном входят наземные виды малого и среднего размера, наряду с несколькими крупными видами; они могут быть адаптированы к роющему (*M. picta*) или полуроющему (*M. fodiens*, *M. rubra*, *M. mihintalei*) образу жизни. Это разнообразие также отражается в остеологических особенностях, которые демонстрируют заметные различия между видами (Рисунок 18; Таблица приложения 3). Мы исследовали 26 видов из 46 признанных на сегодняшний день. Из-за выраженной остеологической изменчивости комплексная морфологическая диагностика этой специфической группы остается сложной задачей; ниже мы обобщаем имеющуюся информацию об устройстве скелета.

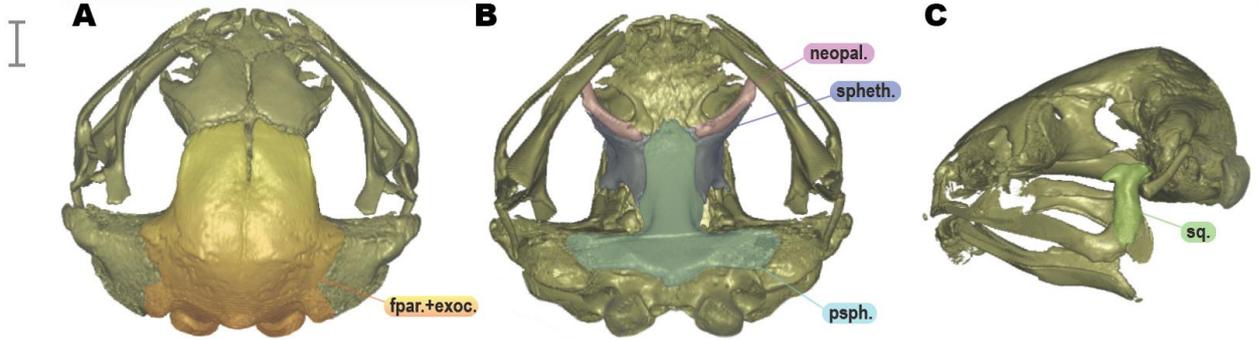


**Рисунок 18.** Скелеты представителей группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. Полные скелеты показаны для *Glyphoglossus molossus* (A – со спинной стороны, B – с брюшной стороны), *Glyphoglossus yunnanensis* (C – с спинной стороны, D – с брюшной стороны), *Microhyla achatina* (E – со спинной стороны, F – с брюшной стороны), *Microhyla nepenthicola* (G – со спинной стороны, H – с брюшной стороны) и *Nanohyla arboricola* (I – со спинной стороны, J – с брюшной стороны). Масштабная линейка равна 5 мм. Рисунок из публикации (Gorin et al., 2021) с модификациями.

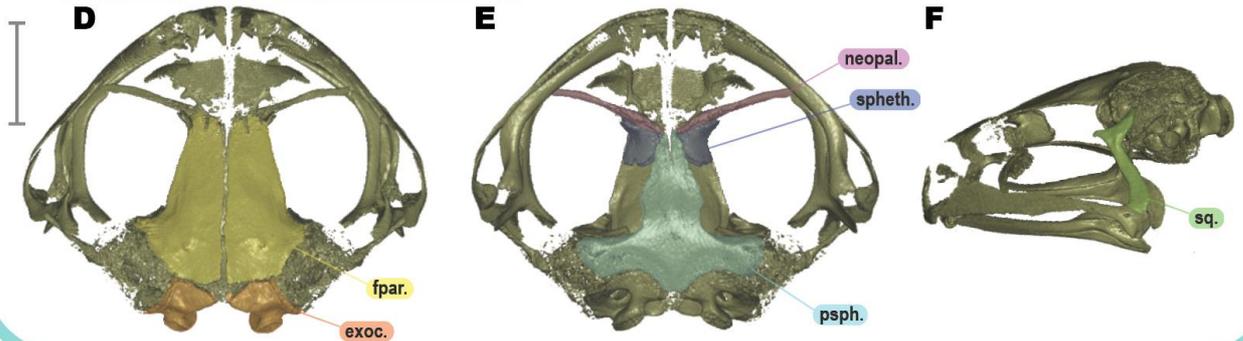
У видов *Microhyla* череп может быть вытянутым вширь, в длину или почти в равных пропорциях (Рис. 19; Таблица 2). Наиболее широкая часть черепа расположена сзади и придает голове треугольную или трапециевидную форму (Рис. 19). Лобно-теменные кости вытянуты в длину, сужаются кпереди, соприкасаются по медиальному краю, но не слиты, без гребней; частично сливаются или полностью отделены с боковыми затылочными сзади и с переднеушными заднелатерально. Боковые затылочные всегда разделены, контактируют медиально. Носовые кости большие и широко расставленные, по периферии хондрифицированы; processus paraorbitalis широкий, у некоторых

видов тупой, задний край вогнутый, передний край выпуклый (Рис. 19). Сфенетмоид хорошо окостеневший, всегда четко отделен от парасфеноида, с вогнутым задним краем. Переднеушные окостеневают антеромедиально; *crista parotica* хрящевые с минерализованным задним краем. Чешуйчатые кости окостеневшие, с хорошо развитым вентральным отростком и слабо развитыми слуховым и скуловым отростками. Оперкулюм окостеневают слабо. Большая часть колумеллы (стремечка) минерализована, с хрящевой только *pars externa plectra*; барабанное кольцо полностью хондрифицировано (Рисунок приложения 4G,H). Предчелюстная хорошо окостеневшая, ее крыловидный отросток ориентирован немного вперед, дистальная часть изгибается в стороны. Верхнечелюстная хорошо окостеневшая; спереди в контакте с лабиальной частью предчелюстной кости (элеутерогнатийное состояние); зубы отсутствуют; *pars facialis* при виде сбоку умеренно высокий. Квадратно-скуловая редуцированная, с хондрифицированным задним сочленением с суставом; контакт с верхней челюстью отсутствует. Опора для верхней челюсти заменена крыловидной костью с длинным передним отростком, широким задним отростком и коротким медиальным отростком. Сошники мелкие, широко расставленные, треугольной формы. Небные кости присутствуют или отсутствуют. Носовые капсулы минерализованы сзади или полностью хрящевые. Ментомеккелевы окостенели, соединены с зубными костями и друг с другом через меккелев хрящ. Парасфеноид гладкий; антеромедиальный отросток парасфеноида сужается кпереди, заканчивается на уровне сфенетмоида хондрифицированной выемкой (Рис. 19). Гиоид полностью хрящевой, имеются переднебоковые (крылатые) отростки гиоида, изогнутые, заднебоковые отростки тонкие, заднемедиальные отростки сильно окостеневшие, удлиненные, прямые, более широкие на проксимальных концах, хондрифицированные на дистальных концах, разделенные хондрифицированной мышцей (Рисунок приложения 4M).

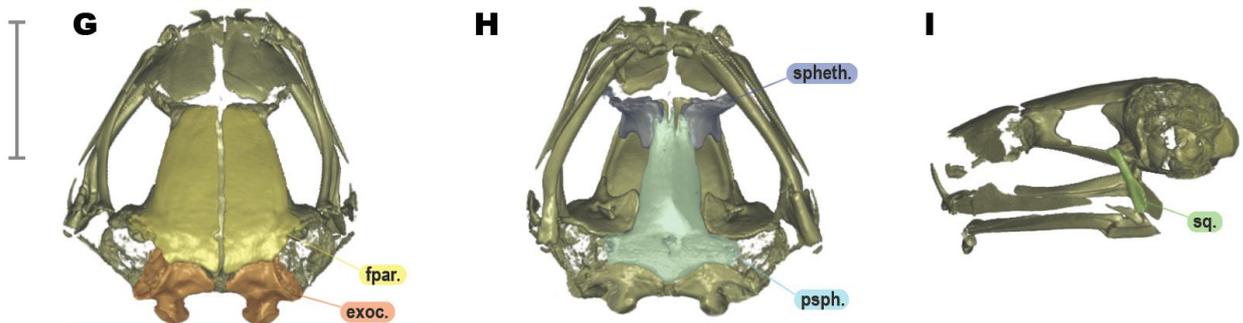
***Glyphoglossus molossus***



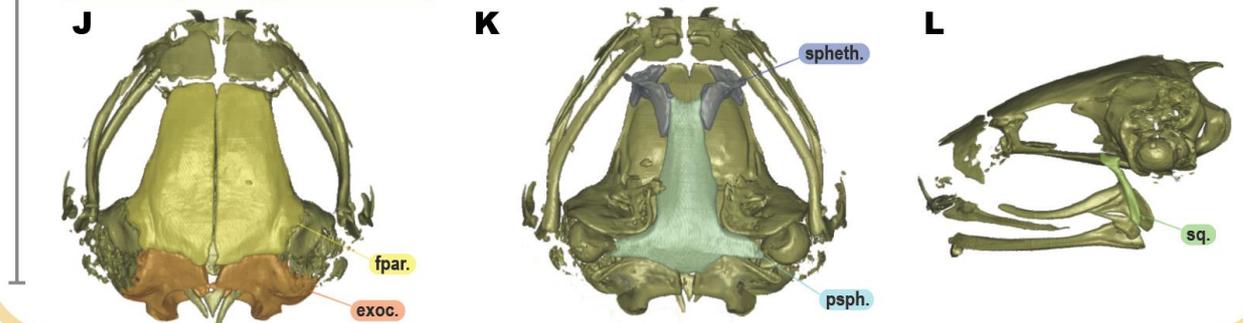
***Glyphoglossus yunnanensis***



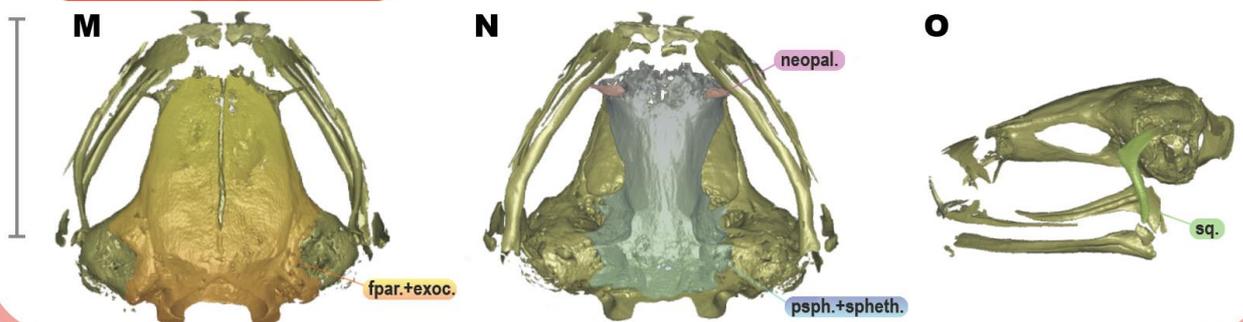
***Microhyla achatina***



***Microhyla nepenthicola***

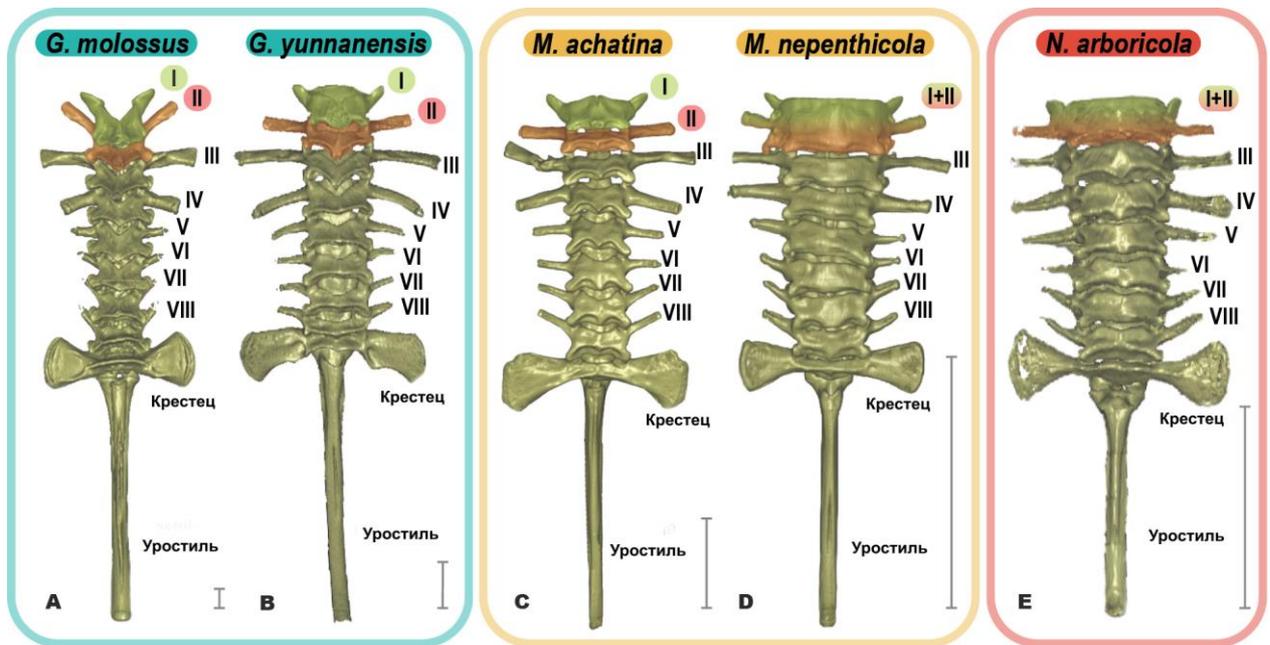


***Nanohyla arboricola***



**Рисунок 19.** Черепа представителей группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. Черепа показаны на дорсальной / вентральной / боковой проекциях для *Glyphoglossus molossus* (A / B / C соответственно), *Glyphoglossus yunnanensis* (D / E / F соответственно), *Microhyla achatina* (G / H / I соответственно), *Microhyla nepenthicola* (J / K / L соответственно) и *Nanohyla arboricola* (M / N / O соответственно). Масштабная линейка равна 3 мм. Рисунок из публикации (Gorin et al., 2021) с модификациями.

Позвонки диплазиоцельные, позвоночный столб обычно состоит из восьми пресакральных позвонков (PSV) (Рис. 20), за исключением крайне миниатюризированных видов вроде *M. nepenthicola*, у которых слились PSV I и II (Рис. 20D). PSV II – VII процельные, а VIII амфицельный. Поперечные отростки PSV II – IV длиннее и шире, чем V – VIII, поперечные отростки PSV VI – VIII ориентированы антеролатерально; ориентация поперечных отростков по отношению к другим позвонкам различна (Рисунок приложения 4J,K,L). Поперечные отростки крестца умеренно расширены, дистальный конец примерно вдвое шире проксимального. Уростиль короче позвонков туловища, со слабым спинным гребнем, который сужается кзади и исчезает на 2/3 длины уростиля (Рис. 20); его сочленение с крестцом двучленное.



**Рисунок 20.** Аксиальный скелет представителей группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. Позвоночные столбы показаны на виде сверху для *Glyphoglossus molossus* (A), *Glyphoglossus yunnanensis* (B), *Microhyla achatina* (C), *Microhyla nepenthicola* (D) и *Nanohyla arboricola* (E). Цифры (I – VIII) соответствуют номерам пресакральных позвонков (PSV); I + II обозначает слияние двух первых PSV. Масштабная линейка равна 3 мм. Рисунок из публикации (Gorin et al., 2021) с модификациями.

Плечевой пояс фирмистернальный. Имеются коракоиды, лопатки и надлопаточные кости; первые два полностью окостенели; suprascapula в значительной степени хондрифицирована. Коракоиды мощные, с широким проксимальным концом. Омостернум обычно отсутствует, за исключением *M. richra*, где присутствует крошечный хрящевой омостернум (Рисунок приложения 4F). Прокоракоиды неясны. Ключицы отсутствуют. Хрящевая грудина большая, частично минерализованная, веерообразная или раздвоенная (Рисунок приложения 4D,E); xiphisternum полностью хрящевой. Скелет кисти включает семь в значительной степени кальцифицированных элементов запястья: carapale distale II, carapale distale III – V, слитые в один большой элемент, преполлекс (состоящий из двух элементов), элемент Y, radiale и ulnare присутствуют (Рис. 21С

– D). Пястные кости длинные и полностью окостеневшие; формула фаланги передней конечности: 2-2-3-3; все фаланги окостенели; дистальная фаланга III пальца простая, гантелевидная или Т-образная. Скелет стопы с четырьмя элементами предплюсны, включая окостеневшие tarsale distale II – III, centrale; prehallux минерализовался у всех исследованных видов (Рисунок приложения 4А,В). Плюсны полностью окостеневшие, длинные и относительно более массивные, чем пястные кости; формула фаланги задней конечности: 2-2-3-4-3; все фаланги окостенели. Концевые фаланги III пальца задней конечности Т-образные или простые.

### (В) *Nanohyla*

Род *Nanohyla* представляет собой компактную кладу из девяти видов, от самых миниатюризированных до маленьких наземных или полудревесных форм, населяющих горные леса Индокитая и Зондских островов. Род *Nanohyla* довольно единообразен в своем скелетном строении, при этом имеет ряд специфических черт, отделяющих его от других клад группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. Из девяти известных на сегодняшний день видов мы исследовали шесть. В виду определенной морфологической схожести родов *Microhyla* и *Nanohyla* мы суммировали основные диагностические признаки для группировки в Таблице 2.

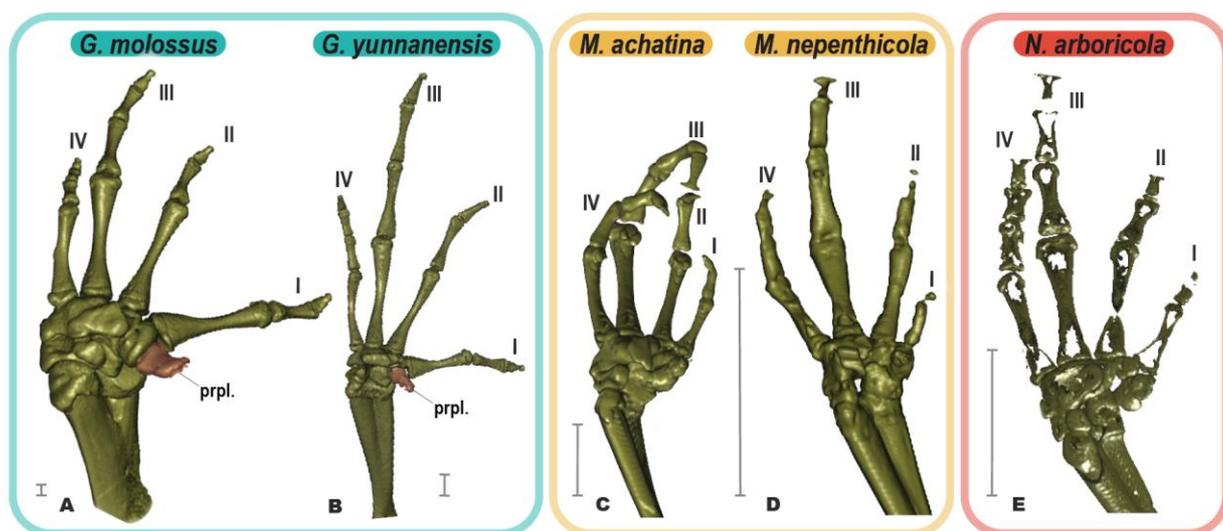
Череп скорее длинный, чем широкий, или почти равный (Рис. 19); самая широкая часть сзади, придающая голове треугольную форму. Лобно-теменные кости длиннее своей ширины, сужаются кпереди, соприкасаются по медиальному краю и сливаются сзади, без каких-либо дорсальных гребней; кзади срастаются с боковыми затылочными. Боковые затылочные полностью срослись друг с другом (Рис. 19), за исключением *N. pulchella* (частично). Носовые кости большие, широко расставленные, по периферии хондрифицированы, processus paraorbitalis узкий, задний край вогнутый, передний край скошенный (Рис. 19). Сфенетмоиды окостенели, полностью срослись с парасфеноидом (у *N. pulchella* латерально остается нечеткий шов, поэтому слияние частичное), распространяются кзади вентрально почти до уровня переднеушных вдоль парасфеноида. Переднеушные

окостенели переднемедиально, *crista parotica* полностью хрящевая. Чешуйчатые кости окостеневшие, с хорошо развитыми длинными вентральным и слуховым отростком и слабо развитым скуловым отростком. Оперкулюм минерализованный. Колумелла в значительной степени минерализована с хрящевой только *pars externa plectra*, барабанное кольцо полностью хондрифицировано (Рисунок приложения 4G,H). Предчелюстные хорошо окостеневшие, крыловидный отросток ориентирован немного вперед, дистальная часть изгибается в стороны. Верхнечелюстная хорошо окостеневшая; спереди в контакте с лабиальной частью предчелюстной кости; зубы отсутствуют; *pars facialis* при виде сбоку умеренно высокий. Квадратноскуловая даже меньше, чем у *Microhyla*, не в контакте с верхней челюстью; опоры верхней челюсти принимает крыловидная кость. Крыловидная кость с длинным и саблевидным передним отростком, широким задним отростком и коротким медиальным отростком. Сошники мелкие, широко расставленные, треугольной формы. Небные кости представлены очень тонкими элементами. Ментомеккелевы окостенели, соединены с зубными костями и друг с другом через меккелев хрящ. Парасфеноид гладкий; антеромедиальный отросток парасфеноида широкий, полностью сливается с сфенетмоидом (Рис. 19O), оканчивается на уровне небных костей хондрифицированной выемкой. Гиоид полностью хрящевой, переднебоковые отростки гиоида изогнуты, заднебоковые отростки тонкие, заднемедиальные отростки сильно окостеневшие, удлиненные, прямые, хондрифицированные на дистальных концах, более широкие на проксимальных концах, разделенные хондрифицированной мышцей.

Позвонки диплоциельные, позвоночный столб включает восемь пресакральных позвонков, за исключением одного из самых маленьких видов группы, *N. arboricola*, у которого слились PSV I и II (Рис. 20E). PSV II – VII процельные, а VIII амфицельный. Поперечные отростки PSV II – IV длиннее и шире, чем у PSV V – VIII; поперечные отростки PSV II, VII и VIII ориентированы антеролатерально, IV и V постеролатерально, III и VI перпендикулярно оси позвоночника, за исключением *N. marmorata*, у которого есть поперечные

отростки PSV VI, ориентированные передне-латерально. Поперечные отростки крестца заметно расширены, дистальный конец более чем в 2 раза шире проксимального. Уростиль короче позвонков туловища, со слабым спинным гребнем, сужающийся кзади; полностью исчезает на 2/3 длины уростиля (Рис. 20E).

Плечевой пояс фирмистернальный. Имеются коракоиды, лопатки и надлопаточные кости; коракоид и лопатка полностью окостенели; *suprascapula* в значительной степени хондрифицирована. Коракоиды мощные, с широким проксимальным концом. Присутствует хрящевой омостернум (Рисунок приложения 4F). Прокоракоиды неявные. Ключицы отсутствуют. Грудина большая, хрящевая, частично минерализованная, раздвоенная или веерообразная; *xiphisternum* полностью хрящевой. Скелет кисти с семью в значительной степени кальцифицированными элементами, включая *carpale distale II*, *carpale distale III – V* (слитые в один большой элемент), преполлекс (состоящий из двух отдельных элементов), элемент Y, *radiale* и *ulnare* (Рис. 21E). Пястные кости длинные и полностью окостеневшие; фаланговая формула: 2-2-3-3; все фаланги окостенели, за исключением *N. arboricola*, у которого пястные кости и фаланги окостенели только периферически (рис. 21E); дистальная фаланга III пальца Т-образная. Скелет стопы с четырьмя элементами предплюсны, включая окостеневшие *tarsale distale II – III*, *centrale*; *prehallux* хрящевой у всех исследованных видов (Рисунок приложения 4B). Плюсны полностью окостеневшие, удлиненные и намного массивнее пястных костей; фаланговая формула: 2-2-3-4-3; все фаланги окостенели. Концевые фаланги III пальца стопы Т-образные.



**Рисунок 21.** Скелет передней конечности у представителей группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. Кисти показаны на виде снизу для *Glyphoglossus molossus* (A), *Glyphoglossus yunnanensis* (B), *Microhyla achatina* (C), *Microhyla nepenthicola* (D) и *Nanohyla arboricola* (E). Масштабная линейка равна 1 мм. Рисунок из публикации (Gorin et al., 2021) с модификациями.

**Таблица 2.** Сводная таблица изменчивых признаков для диагностики трех близких родов из группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. Наиболее эффективные диагностические признаки для определения рода *Nanohyla* выделены жирным. Звездочка (\*) обозначает состояния, которые наблюдаются только у *G. molossus*. Полная версия таблицы представлена в Приложении (Таблица приложения 3).

Признак	<i>Glyphoglossus</i>	<i>Microhyla</i>	<i>Nanohyla</i>
Череп по форме	Широкий	Широкий, длинный или равный	Длинный
Лобнотеменные и боковые затылочные	Разделены	Разделены	<b>Сроснены</b>
Боковые затылочные	Разделены	Разделены	<b>Сроснены, иногда не полностью</b>
Носовые капсулы	Окостеневают	Окостеневают, минерализованные, хрящевые	Окостеневают, минерализованные, хрящевые

Небные кости	Неясные	Присутствуют или отсутствуют	Присутствуют
Зубы на верхней челюсти	Присутствуют или отсутствуют*	Отсутствуют	Отсутствуют
Сошники	Крупные	Маленькие	Маленькие
Зубы на сошниках	Присутствуют или отсутствуют*	Отсутствуют	Отсутствуют
Передний отросток крыловидной	Тонкий и тупой или широкий и тупой*	Тонкий и тупой	Тонкий и заостренный
Сфенетмоид и парасфеноид	Разделены	Разделены	Срощены, иногда не полностью
Слуховой отросток чешуйчатой	Длинный	Короткий	<b>Длинный</b>
Тимпанальное кольцо	Присутствует	Присутствует или редуцировано	Присутствует
Стремечко	Окостеневаает	Слабо минерализовано	Слабо минерализовано
Crista parotica	Окостеневаает	Слабо минерализованный	<b>Хрящевой</b>
Ключицы	Присутствуют или отсутствуют*	Отсутствуют	Отсутствуют
Omosternum	Отсутствует	Отсутствует	<b>Присутствует</b>
Предпервый палец	Окостеневаает	Минерализован	Хрящевой
Концевая фаланга III пальца	Простая	Т-образная, гантелевидная или простая	Т-образная
Расстояние между сошниками	Узкое	Широкое	Широкое

(C) *Glyphoglossus*

Род *Glyphoglossus* в нашем анализе был представлен только тремя видами (из девяти признанных), поэтому разнообразие скелетных признаков в этом роде может быть недооценено. Все виды *Glyphoglossus* адаптированы к роющему образу жизни и легко отличаются от всех других членов группировки большим размером тела, коренастым и шаровидным габитусом и увеличенным внутренним пястным бугорком, используемым для рытья земли. Виды *Glyphoglossus* населяют

низины на территориях южного материкового Китая, Индокитая и Зондских островов. Мы отметили очень широкий диапазон морфологических состояний: *G. molossus* заметно отличается от *G. yunnanensis* и *G. guttulatus* (до недавнего времени оба были известны как представители рода *Calluella* Stoliczka, 1872 г., который теперь считается младшим синонимом *Glyphoglossus* на основании их филогенетических отношений; Peloso et al., 2016). Вследствие специфической уникальности *G. molossus*, морфологические особенности этого вида отмечены звездочкой (\*).

Череп заметно широкий (Рис. 19). Череп наиболее широкий на своей середине, придает голове широкую и округлую форму. Лобно-теменные кости вытянутые, сужаются кпереди, соединяются швом медиально по всей длине или спереди, разделены или слиты \* (Рис. 19А) медиально, без дорсальных гребней, разделены или слиты \* с боковыми затылочными (отдельными) сзади. Носовые кости большие, отдельные, по периферии хондрифицированы; *processus paraorbitalis* хорошо развит, заострен сбоку или спереди \* (рис. 19). Сфенетмоид отдельный, хорошо окостеневший, ограничен передней третью нейрокраниума или почти закрывает латерально нейрокраниум \* (рис. 19С). Переднеушные окостенели переднемедиально или полностью \*, *crista parotica* минерализовалась медиально или полностью \*. Чешуйчатые кости окостеневшие, с хорошо развитой вентральным отростком и менее развитыми, но отчетливыми слуховым и скуловым отростками. Оперкулум хрящевой или окостеневший \*. Колумелла в значительной степени окостеневшая, с хрящевой только *pars externa plectra*; барабанное кольцо полностью хондрифицировано. Предчелюстная хорошо окостеневшая, крыловидный отросток ориентирован немного назад, дистальная часть прямая или изгибается латерально \*. Верхнечелюстная кость хорошо окостеневшая, спереди соприкасается с лабиальной частью предчелюстной кости; зубы есть или отсутствуют \*; *pars facialis* от умеренного до заметно высокого и ориентировано в сторону параорбитального отростка носа \*. Квадратно-скуловая кость крепкая, с закругленным хрящевым сочленением с *angulospleniale*, сочленяется спереди или сливается \* с верхнечелюстной костью. Крыловидная

кость массивная, с длинным передним отростком, широким задним отростком и коротким медиальным отростком. Сошники большие, имеют сложную или U-образную форму \*, оформляя низ носовой капсулы. Небные кости скрыты постхоанальными отростками сошника, полностью сливаются или замещаются \*. Носовые капсулы минерализованы сзади или закрыты постхоанальными отростками сошника \*. Ментомеккелевы окостенели, соединены с зубными костями и друг с другом через меккелев хрящ. У *G. molossus* вентральная часть ментомеккелевого хряща выступает и сильно минерализуется, образуя уникальную бородавчатую структуру, формирующую характерно уплощенный профиль морды \*. Парасфеноид гладкий, его антеромедиальный отросток широкий, сужающийся кпереди или не сужающийся \*, оканчивающийся на уровне сфенетмоида или носовой капсулы \*, с хондрифицированной выемкой. Гиоид полностью хрящевой, его переднебоковые отростки хорошо развиты, загнуты назад, заднебоковые отростки тонкие, заднемедиальные отростки сильно окостеневшие, удлиненные, прямые, хондрифицированные на дистальных концах, более широкие на проксимальных концах, разделенные хондрифицированной мышцей. Каждый заднемедиальный отросток несет два костистых выроста; один ориентирован латерально, другой - медиально.

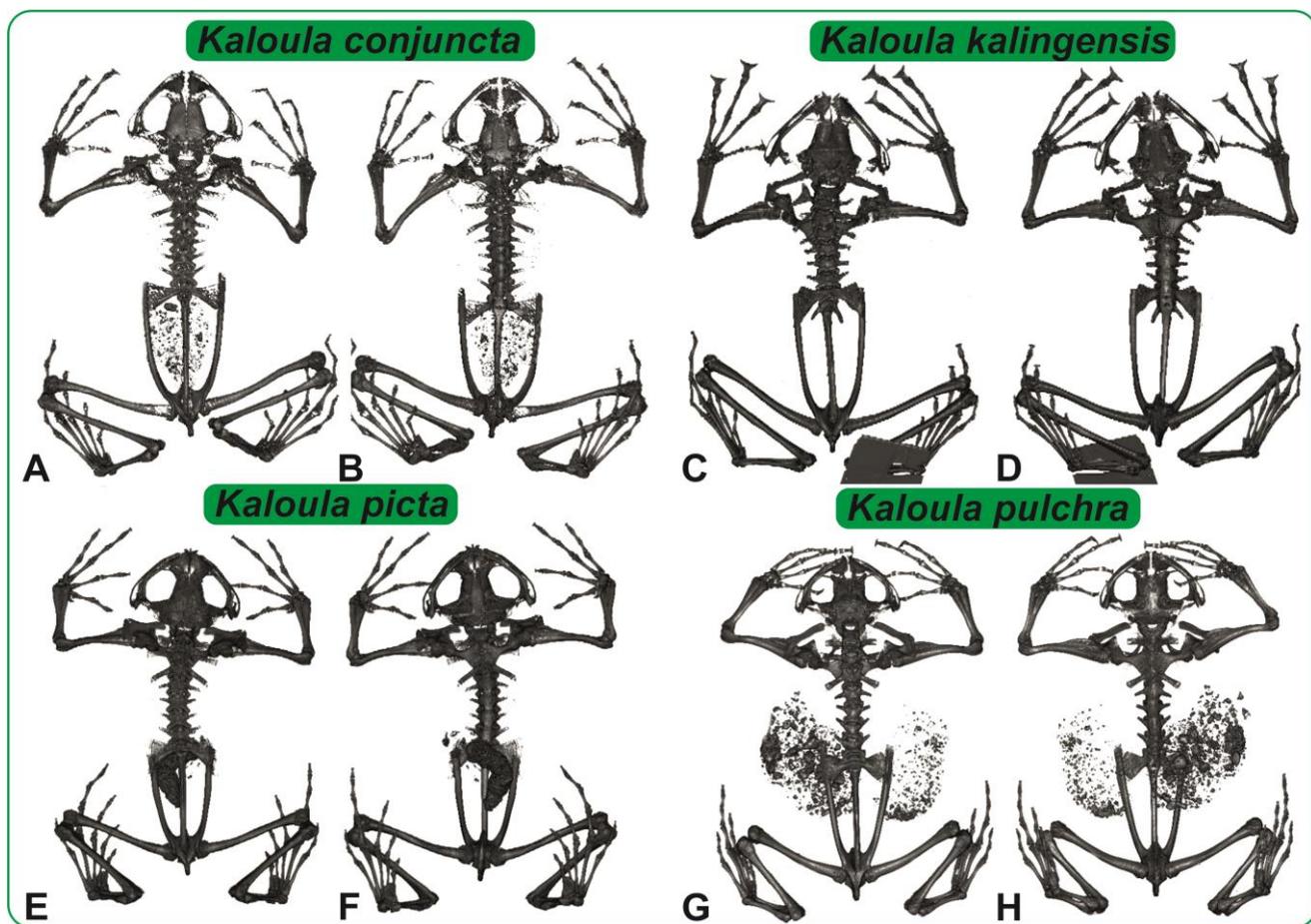
Позвонки диплоциельные, позвоночный столб с восемью пресакральными позвонками. PSV II – VII процельные, PSV VIII амфицельный. PSV I очень необычной формы у *G. molossus*, с сильно вытянутыми сочленовными отростками. Поперечные отростки PSV II – IV длиннее и шире, чем V – VIII, поперечные отростки PSV II, VII и VIII ориентированы антеролатерально, IV и V постеролатерально, III и VI - под прямым углом к оси позвоночника. У *G. molossus* поперечные отростки PSV сильно укорочены, II и VI – VIII ориентированы антеролатерально, IV постеролатерально, III и V - под прямым углом к оси тела \* (Рис. 20А). Крестцовые поперечные отростки умеренно расширены, дистальный конец примерно вдвое шире проксимального. Уростиль заметно короче позвонков туловища (Рис. 20), имеет спинной гребень, который сужается кзади и исчезает

примерно на одной трети длины уростиля (Рис. 20В) или продолжается почти до конца уростиля \* (Рис. 20А).

Плечевой пояс фирмистернальный. Имеются коракоиды, лопатки и надлопаточные кости; первые два полностью окостенели; *suprascapulae* в значительной степени хондрифицированы. Коракоиды мощные, с расширенными проксимальным или обоими концами \*. Омостернум отсутствует. Прокоракоиды есть или отсутствуют \*. Ключицы есть или отсутствуют \*. Грудина хрящевая большая, частично минерализованная, веерообразная; *xiphisternum* полностью хрящевой. Скелет кисти с шестью в значительной степени кальцифицированными элементами запястья: *carpale distale II*, *carpale distale III – V*, слитые в один большой элемент, преполлекс (состоящий из двух элементов), элемент *Y*, *radiale* и *ulnare* (Рис. 21А – В). Пястные кости длинные и полностью окостеневшие; фаланговая формула: 2-2-3-3; все фаланги окостенели, заметно укорочены у *G. molossus* \*; дистальная фаланга III пальца простая. Ступня с четырьмя элементами предплюсны, включая окостеневшую *tarsale distale II – III*, *centrale* и *prehallux*; прехаллюкс увеличен и окостенел (Рисунок приложения 4С). Плюсны полностью окостеневшие, длинные, более массивные, чем пястные кости; фаланговая формула: 2-2-3-4-3; все фаланги окостенели. Терминальная фаланга III пальца стопы простая, коническая.

#### (D) *Kaloula*

Род *Kaloula* представляет собой интереснейшую группировку, в которой на сегодняшний день насчитывается 19 видов, распространенных преимущественно в Восточной и Юго-Восточной Азии. К сожалению, в нашем распоряжении есть данные только о семи видах этого рода, поэтому наши результаты следует считать предварительными. В виду ограниченности наших данных мы представляем только краткий обзор скелетного устройства лягушек этого рода (Рис. 22).



**Рисунок 22.** Скелеты представителей рода *Kaloula*. Полные скелеты показаны для *Kaloula conjuncta* (A – со спинной стороны, B – с брюшной стороны), *Kaloula kalingensis* (C – с спинной стороны, D – с брюшной стороны), *Kaloula picta* (E – со спинной стороны, F – с брюшной стороны), *Kaloula pulchra* (G – со спинной стороны, H – с брюшной стороны).

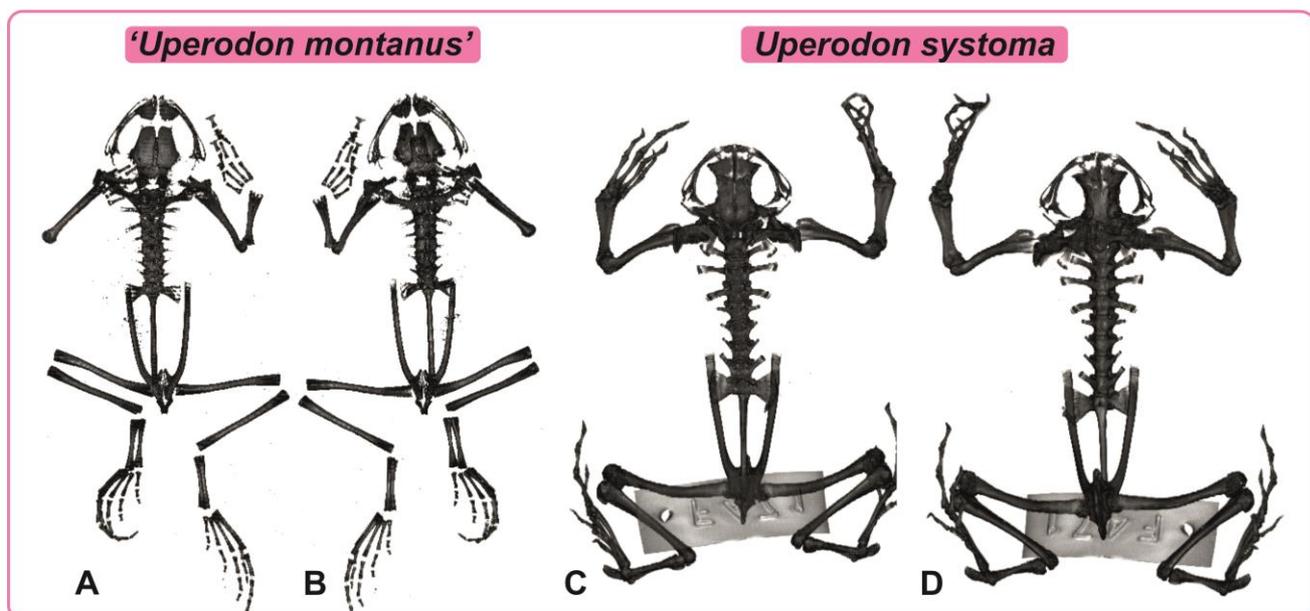
Череп заметно широкий (Рис. 22), довольно сильно окостеневает. Лобнотеменные вытянутые, соприкасаются друг с другом медиально, но не срастаются, отделены от боковых затылочных (Рисунки приложения 5, 6 и 7). Боковые затылочные не срастаются, соприкасаются постеромедиально. Мощные носовые кости соприкасаются медиально. Носовые капсулы полностью окостеневают. Небные кости присутствуют в редуцированном виде. Сошники развитые, постхоанальная часть присутствует. Верхнечелюстная кость мощная, соприкасается с верхнечелюстной спереди и с квадратно-скуловой сзади, pars fascialis выражен слабо. Зубов нет. Крыловидная кость мощная, с выраженным

передним отростком. Чешуйчатая кость имеет все три отростка, но только скуловой развит хорошо. Переднеушные кости сильно минерализованы, *crista parotica* присутствует.

Плечевой пояс фирмистернальный (Рис. 22), ключицы отсутствуют, прокоракоиды выражены слабо, коракоиды мощные. Грудина крупная, хрящевая, омостернум тоже хрящевой. В кисти присутствуют все элементы, концевые фаланги пальцев простые, гантелевидные или Т-образные, фаланги удлинённые, фаланговая формула 2-2-3-3 (Рисунок приложения 8). Плечевые кости, а также локтевые кости мощные и вытянутые. Позвоночник диплоидный, позвонков обычно восемь (Рис. 22), поперечные отростки небольшие, варьируют по направлению. Задние конечности мощные, но относительно короткие, в стопе присутствуют все элементы, фаланги удлинённые, терминальные фаланги простые или гантелевидные, фаланговая формула 2-2-3-4-3. Мощный *prehallux* сильно минерализован и представлен всего одним элементом.

#### (E) *Uperodon*

Род *Uperodon* включает 12 признанных видов, включая лягушек, ранее относившихся к роду *Ramanella*. Представители этого рода заселяют Южную Азию, а также заходят в западные части Индокитая, и имеют определенное внешнее сходство с родом *Kaloula*, который им приходится ближайшим родственником. В нашем распоряжении имеются данные только о трех видах из 12 известных, при этом по одному из них, скорее всего, данные имеются только от ювенильной особи. В виду ограниченности наших данных мы представляем только краткий обзор устройства скелета у лягушек этого рода.



**Рисунок 23.** Скелеты представителей рода *Uperodon*. Полные скелеты показаны для '*Uperodon montanus*' (А – со спинной стороны, В – с брюшной стороны) и *Uperodon systoma* (С – с спинной стороны, D – с брюшной стороны).

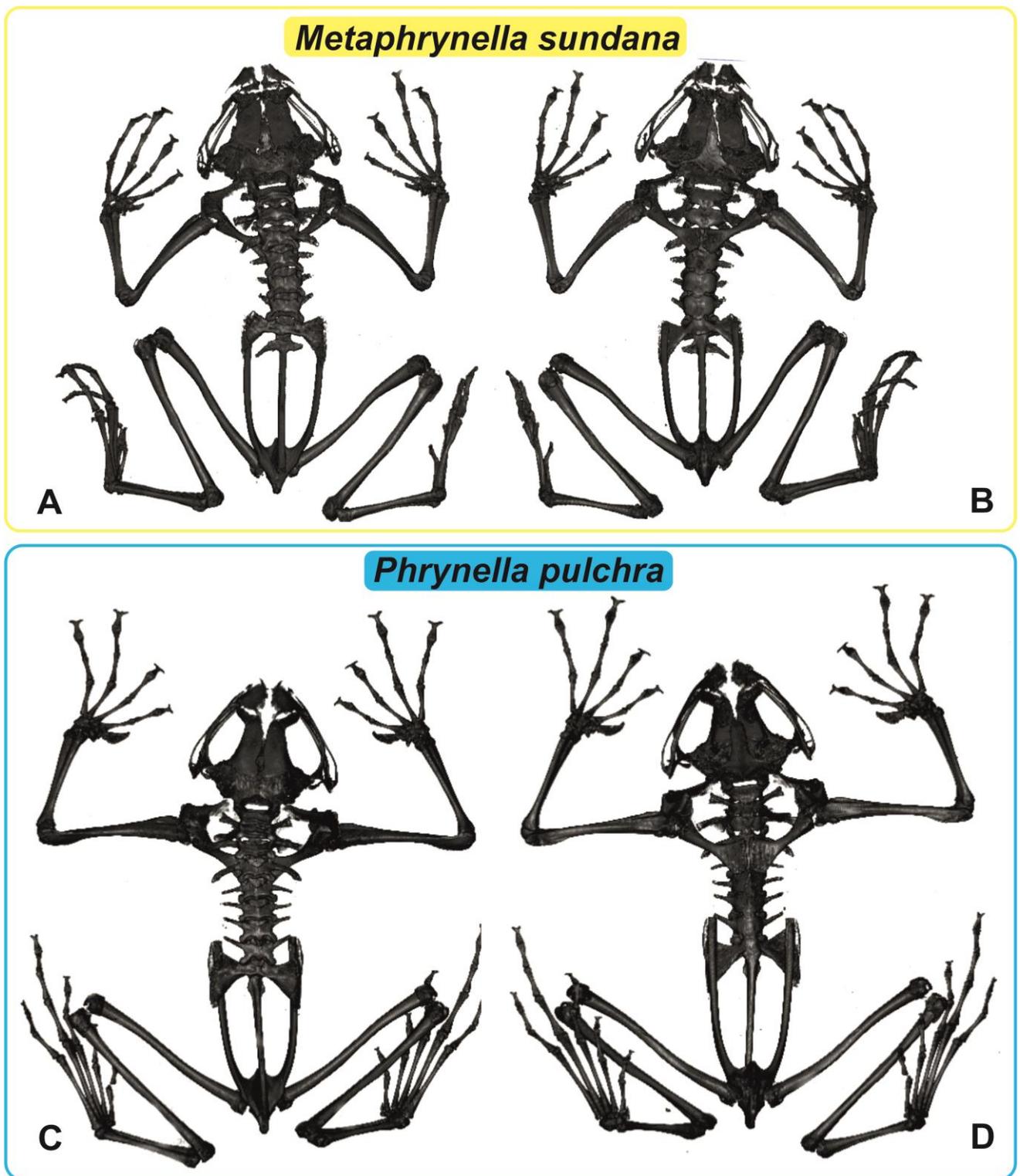
Череп заметно широкий (Рис. 23), довольно сильно окостеневаает. Лобнотеменные вытянутые, почти соприкасаются друг с другом медиально, касаются боковых затылочных. Боковые затылочные не срастаются, соприкасаются постеромедиально. Мощные носовые кости почти соприкасаются медиально. Носовые капсулы полностью окостеневают. Небные кости присутствуют в сильно редуцированном виде или отсутствуют. Сошники развитые, разделены на две части или объединены. Верхнечелюстная кость мощная, соприкасается с верхнечелюстной спереди и с квадратно-скуловой сзади, *pars fascialis* выражен слабо. Зубов нет. Крыловидная кость мощная, с выраженным передним отростком. Чешуйчатая кость имеет все три отростка, но только скуловой развит хорошо. Переднеушные кости сильно минерализованы, *crista parotica* присутствует.

Плечевой пояс фирмистернальный (Рис. 23), ключицы отсутствуют, прокоракоиды и омостернум отсутствуют, коракоиды мощные. Грудина крупная, хрящевая. В кисти присутствуют все элементы, концевые фаланги пальцев Т-образные или простые, фаланги удлинённые, фаланговая формула 2-2-3-3.

Плечевые кости, а также локтевые кости мощные и вытянутые. Позвоночник диплоциальный, позвонков обычно восемь, (Рис. 23), поперечные отростки небольшие, варьируют по направлению. Задние конечности мощные, но относительно короткие, в стопе присутствуют все элементы, фаланги удлиненные, терминальные фаланги Т-образные, гантелевидные или простые, фаланговая формула 2-2-3-4-3. Мощные *prehallux* минерализованы и представлен двумя элементами.

(F) *Metaphrynella*

Род *Metaphrynella* включает в себя всего два вида, оба из которых присутствуют в нашем анализе. Представители этого рода имеют относительно небольшие размеры, ведут древесный образ жизни и размножаются с использованием дупел, в которых скапливается дождевая вода (фитотелматах). Отмечается, что род *Metaphrynella* имеет большое сходство с родом *Phrynella*.



**Рисунок 24.** Скелеты представителей родов *Metaphrynella* и *Phrynella*. Полные скелеты показаны для *Metaphrynella sundana* (А – со спинной стороны, В – с брюшной стороны) и *Phrynella pulchra* (С – с спинной стороны, D – с брюшной стороны).

Череп в длину почти как в ширину, характерно треугольный (Рис. 24). Лобно-теменные кости длиннее своей ширины, сужаются кпереди, не соприкасаются, без каких-либо дорсальных гребней; кзади срастаются с боковыми затылочными с наличием шва, спереди срастаются с этмосфеноидом (Рисунок приложения 9). Боковые затылочные полностью срослись друг с другом (Рис. 24), а также с переднеушными. Носовые кости большие, широко расставленные, по периферии хондрифицированы, *processus paraorbitalis* узкий. Сфенетмоиды крупные, сильно окостенели. Переднеушные окостенели, *crista parotica* минерализована. Чешуйчатые кости окостеневшие, с хорошо развитыми длинными вентральным и слуховым отростком и слабо развитым скуловым отростком. Оперкулюм минерализованный. Колумелла в значительной степени минерализована с хрящевой только *pars externa plectra*, барабанное кольцо полностью хондрифицировано. Предчелюстная хорошо окостеневшая, крыловидный отросток ориентирован немного вперед. Верхнечелюстная хорошо окостеневшая; спереди в контакте с лабиальной частью предчелюстной кости; зубы отсутствуют; *pars facialis* выражен слабо. Квадратноскуловая в контакте с верхнечелюстной. Крыловидная кость с длинным и саблевидным передним отростком, широким задним отростком и коротким медиальным отростком. Сошники небольшие, разделенные, треугольной формы. Небные кости присутствуют, либо отсутствуют. Ментомеккелевы окостенели, соединены с зубными костями и друг с другом через меккелев хрящ. Парасфеноид гладкий; антеромедиальный отросток парасфеноида широкий, заканчивается на уровне сфенетмоида.

Позвонки процельные, позвоночный столб включает шесть (*M. pollicaris*) или семь (*M. sundana*) пресакральных позвонков, по-видимому, слились PSV I и II (Рис. 24). Поперечные отростки PSV II – IV длиннее и шире, чем у PSV V – VIII; поперечные отростки PSV VII и VIII ориентированы антеролатерально, IV и V постеролатерально, II, III и VI перпендикулярно оси позвоночника. Поперечные отростки крестца заметно расширены, дистальный конец более чем в 2 раза шире проксимального. Уростиль короче позвонков туловища, со слабым спинным гребнем, сужающийся кзади; полностью исчезает на 1/2 длины уростиля.

Плечевой пояс фирмистернальный. Имеются коракоиды, лопатки и надлопаточные кости; коракоид и лопатка полностью окостенели; *suprascapula* в значительной степени хондрифицирована. Коракоиды мощные, с широким проксимальным концом. Ключицы, прокоракоиды и омостернум отсутствуют. Грудина большая, хрящевая, частично минерализованная, раздвоенная или веерообразная; *xiphisternum* полностью хрящевой. Скелет кисти с семью в значительной степени кальцифицированными элементами, включая *carpale distale II*, *carpale distale III – V* (слитые в один большой элемент), преполлекс (состоящий из двух отдельных элементов), элемент *Y*, *radiale* и *ulnare* (Рисунок приложения 10). Пястные кости длинные и полностью окостеневшие; фаланговая формула: 2-2-3-3; все фаланги вытянутые, хорошо окостеневают, дистальная фаланга III пальца Т-образная. Скелет стопы с четырьмя элементами предплюсны, включая окостеневшие *tarsale distale II – III*, *centrale*; *prehallux* хрящевой. Плюсны полностью окостеневшие, удлиненные и намного массивнее пястных костей; фаланговая формула: 2-2-3-4-3; все фаланги окостенели. Концевые фаланги III пальца стопы Т-образные.

#### (G) *Phrynella*

Род *Phrynella* является монотипическим, с единственным представителем – *Phrynella pulchra*. Представители этого рода имеют довольно широкое распространение в южном Таиланде, Малайзии и на Суматре, где обычно встречаются в лесах и болотах на низких высотах. Для них характерен полудревесный образ жизни и размножение в фитотелматах.

Череп в длину почти как в ширину, челюстной сустав отнесен кзади, придавая черепу округло-треугольную форму (Рис. 24). Лобно-теменные кости длиннее своей ширины, сужаются кпереди, не соприкасаются, без каких-либо дорсальных гребней; кзади срастаются с боковыми затылочными с наличием шва, спереди срастаются с этмосфеноидом (Рисунок приложения 9). Боковые затылочные полностью срослись друг с другом (Рис. 24), а также с переднеушными. Носовые кости большие, по периферии хондрифицированы, *processus paraorbitalis* узкий. Сфенетмоиды разросшиеся, сильно окостенели.

Переднеушные окостенели, *crista parotica* окостеневает. Чешуйчатые кости окостеневшие, с хорошо развитыми длинными вентральным и слуховым отростком и слабо развитым скуловым отростком. Оперкулюм минерализованный. Колумелла в значительной степени минерализована с хрящевой только *pars externa plectra*, барабанное кольцо полностью хондрифицировано. Предчелюстная хорошо окостеневшая, крыловидный отросток ориентирован немного вперед. Верхнечелюстная хорошо окостеневшая; спереди в контакте с лабиальной частью предчелюстной кости; зубы отсутствуют; *pars facialis* выражен слабо. Квадратноскуловая в контакте с верхнечелюстной. Крыловидная кость с длинным и саблевидным передним отростком, широким задним отростком и коротким медиальным отростком. Сошники небольшие, постхоанальная часть отсутствует. Небные кости отсутствуют. Ментомеккелевы окостенели, соединены с зубными костями и друг с другом через меккелев хрящ. Парасфеноид гладкий; антеромедиальный отросток парасфеноида широкий, полностью сливается с сфенетмоидом, оканчивается на уровне сфенетмоида хондрифицированной выемкой.

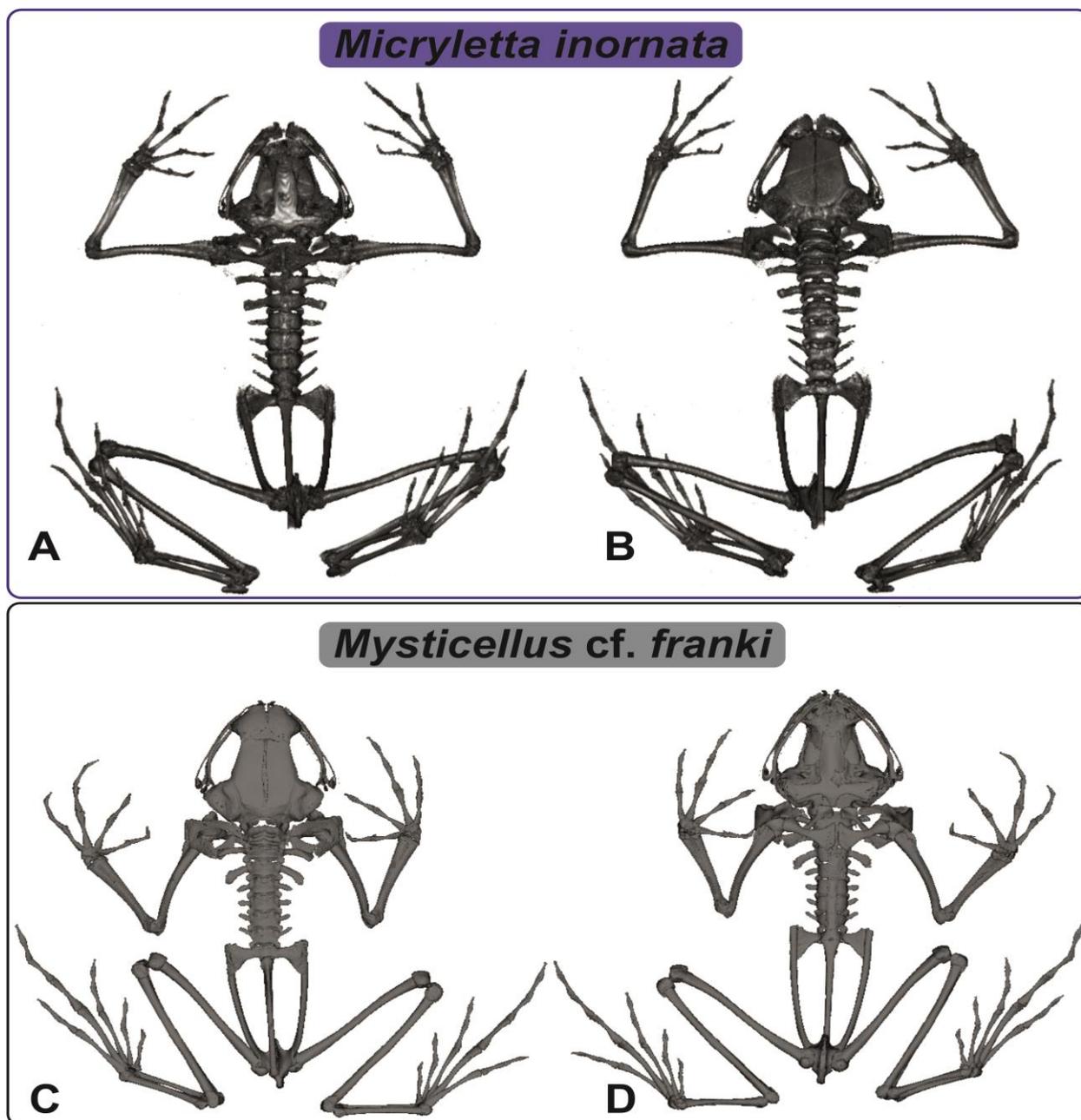
Позвонки процельные, позвоночный столб включает восемь пресакральных позвонков, PSV I и II находятся в более тесном, чем другие позвонки, контакте (Рис. 24). Поперечные отростки PSV II – IV длиннее и шире, чем у PSV V – VIII; поперечные отростки PSV VII и VIII ориентированы антеролатерально, IV и V постеролатерально, II, III и VI перпендикулярно оси позвоночника. Поперечные отростки крестца заметно расширены, дистальный конец более чем в 2 раза шире проксимального. Уростиль короче позвонков туловища, со слабым спинным гребнем, сужающийся кзади; полностью исчезает на 1/2 длины уростиля (Рис. 24).

Плечевой пояс фирмистернальный. Имеются коракоиды, лопатки и надлопаточные кости; коракоид и лопатка полностью окостенели; *suprascapula* в значительной степени хондрифицирована. Коракоиды мощные, с широким проксимальным концом. Прокоракоиды очень маленькие, располагаются у медиального конца коракоидов. Ключицы и омостернум отсутствуют. Грудина большая, хрящевая, частично минерализованная, раздвоенная или веерообразная;

xiphisternum полностью хрящевой. Скелет кисти с семью в значительной степени кальцифицированными элементами, включая *carpale distale II*, *carpale distale III – V* (слитые в один большой элемент), преполлекс (состоящий из двух отдельных элементов), элемент *Y*, *radiale* и *ulnare* (Рисунок приложения 10). Пястные кости длинные и полностью окостеневшие; фаланговая формула: 2-2-3-3; все фаланги вытянутые, хорошо окостеневают, дистальная фаланга III пальца T-образная. Скелет стопы с четырьмя элементами предплюсны, включая окостеневшие *tarsale distale II – III*, *centrale*; *prehallux* хрящевой. Плюсны полностью окостеневшие, удлиненные и намного массивнее пястных костей; фаланговая формула: 2-2-3-4-3; все фаланги вытянутые, окостеневшие. Концевые фаланги III пальца стопы T-образные.

(H) *Micryletta*

Род *Micryletta* насчитывает 10 признанных на сегодняшний день видов. Лягушки этого рода населяют разнообразные биотопы в Восточной и Юго-Восточной Азии и даже известны из восточной части Индии. В нашем анализе присутствует восемь видов этого рода.



**Рисунок 25.** Скелеты представителей родов *Micryletta* и *Mysticellus*. Полные скелеты показаны для *Micryletta inornata* (А – со спинной стороны, В – с брюшной стороны) и *Mysticellus cf. franki* (С – с спинной стороны, D – с брюшной стороны).

Череп скорее длинный, чем широкий (Рис. 25). Лобнотеменные вытянутые, почти соприкасаются друг с другом медиально, касаются боковых затылочных. Боковые затылочные срастаются постеромедиально (Рисунок приложения 11). Мощные носовые кости почти соприкасаются медиально. Носовые капсулы минерализованы в задней части. Небные кости отсутствуют.

Сошники маленькие, постхоанальная часть редуцирована. Верхнечелюстная кость соприкасается с предчелюстной спереди и почти дотягивается до квадратно-скуловой сзади, pars fascialis выражен слабо. Зубов нет. Крыловидная кость с выраженным передним отростком. Чешуйчатая кость имеет все три отростка, но только скуловой развит хорошо. Переднеушные кости минерализованы, crista parotica хрящевая.

Плечевой пояс фирмистернальный (Рис. 25), ключицы отсутствуют, прокоракоиды и омостернум отсутствуют, коракоиды мощные. Грудина крупная, хрящевая. В кисти присутствуют все элементы, концевые фаланги пальцев простые, фаланговая формула 2-2-3-3. Позвоночник диплоциельный, позвонков восемь (Рис. 25), поперечные отростки PSV II, VI, VII и VIII направлены антеролатерально, отросток PSV V ориентирован постеролатерально, а отростки PSV III и IV — почти перпендикулярно позвоночному столбу. В стопе присутствуют все элементы, фаланги удлинённые, терминальные фаланги простые, фаланговая формула 2-2-3-4-3. Prehallux полностью хрящевой.

#### (I) *Mysticellus*

Род *Mysticellus* является монотипическим, с единственным представителем *Mysticellus franki*, описанным совсем недавно (Garg, Biju, 2019). Этот род известен только из восточной части Индии и является близким родственником роду *Micryletta*. В нашем анализе представлены данные из базы данных Morphosource с названием *Mysticellus* sp., который мы обозначаем, как *Mysticellus* cf. *franki*.

Череп скорее длинный, чем широкий (Рис. 25). Лобнотеменные вытянутые, почти соприкасаются друг с другом медиально, срастаются постеромедиально, касаются боковых затылочных (Рисунок приложения 11). Боковые затылочные почти срастаются постеромедиально. Мощные носовые кости почти соприкасаются медиально. Носовые капсулы минерализованы постеромедиально. Небные кости отсутствуют. Сошники маленькие, постхоанальная часть редуцирована. Верхнечелюстная кость соприкасается с предчелюстной спереди и почти дотягивается до квадратно-скуловой сзади, pars fascialis выражен слабо. Зубов нет. Крыловидная кость с выраженным передним

отростком. Чешуйчатая кость имеет все три отростка, но только скуловой развит хорошо. Переднеушные кости минерализованы, *crista parotica* полностью хрящевая.

Плечевой пояс фирмистернальный (Рис. 25), ключицы, прокоракоиды и омостернум отсутствуют, коракоиды развитые. Грудина крупная, хрящевая. В кисти присутствуют все элементы, концевые фаланги пальцев простые, вытянутые, фаланговая формула 2-2-3-3. Позвоночник диплоидиоцельный, позвонков семь, PSV I и II практически полностью слились, (Рис. 25), поперечные отростки PSV II, VII и VIII направлены антеролатерально, отростки PSV III, IV и V направлены постеролатерально, а отростки PSV VI — почти перпендикулярно позвоночному столбу. В стопе присутствуют все элементы, фаланги удлинённые, терминальные фаланги простые, фаланговая формула 2-2-3-4-3. Prehallux полностью хрящевой.

#### (J) *Chaperina*

Еще один монотипический род — *Chaperina* — представлен единственным видом *Chaperina fusca*, известным от южного Таиланда и Малайзии до Борнео и Филиппин. Представители этого вида зачастую размножаются во временных водоемах и фитотелматах.

*Chaperina fusca*

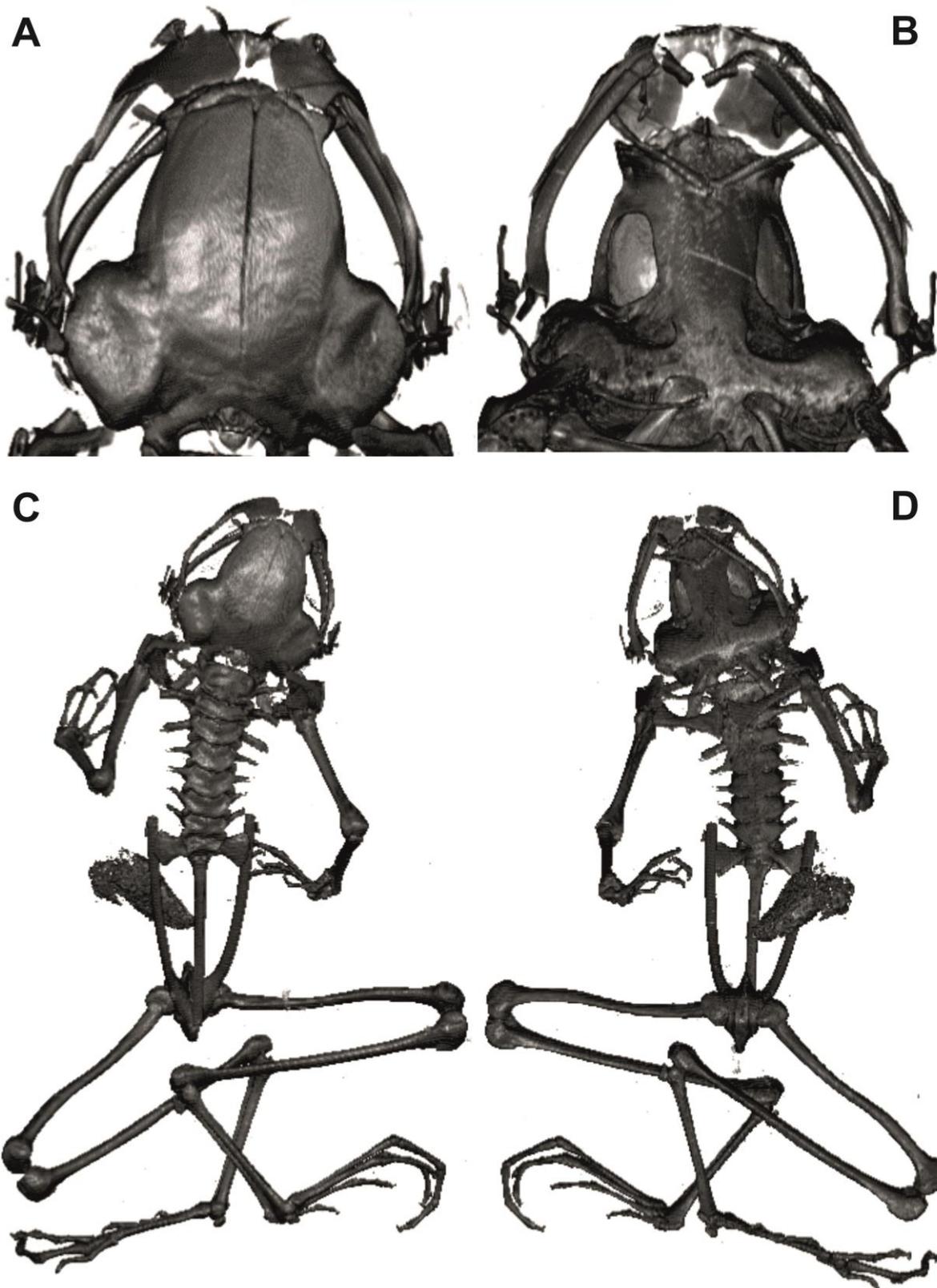


Рисунок 26. Скелет *Chaperina fusca*. Черепа показаны сверху (А – со спинной стороны, В – с брюшной стороны), а полные скелеты в нижней части (С – с спинной стороны, D – с брюшной стороны).

Череп более длинный, чем широкий (Рис. 26). Лобно-теменные кости длиннее своей ширины, сужаются кпереди, соприкасаются медиально, срастаются постеромедиально, без каких-либо дорсальных гребней; кзади срастаются с боковыми затылочными. Боковые затылочные полностью срослись друг с другом (Рис. 26), а также с переднеушными. Носовые кости большие, широко расставленные, по периферии хондрифицированы, *processus paraorbitalis* узкий. Сфенетмоиды крупные, сильно окостеневшие, срастаются с парасфеноидом. Переднеушные полностью окостеневшие, *crista parotica* хрящевая. Чешуйчатые кости окостеневшие, с хорошо развитыми длинными вентральным и слуховым отростком и слабо развитым скуловым отростком. Оперкулум сильно минерализованный. Колумелла в значительной степени минерализована с хрящевой только *pars externa plectra*, барабанное кольцо полностью хондрифицировано. Предчелюстная хорошо окостеневшая, крыловидный отросток ориентирован немного вперед, ближе к концу загибается латерально. Верхнечелюстная хорошо окостеневшая; спереди в контакте с лабиальной частью предчелюстной кости; зубы отсутствуют; *pars facialis* выражен слабо. Квадратноскуловая редуцированная. Опора для верхней челюсти заменена крыловидной костью. Крыловидная кость с длинным и саблевидным передним отростком, широким задним отростком и коротким медиальным отростком. Сошники небольшие, постхоанальная часть отсутствует. Небные кости развиты хорошо, зубов не несут. Ментомеккелевы окостенели, соединены с зубными костями и друг с другом через меккелев хрящ. Парасфеноид гладкий; антеромедиальный отросток парасфеноида широкий, заканчивается на уровне сфенетмоида, с которым срастается (Рис. 26).

Позвонки диплоциельные, позвоночный столб включает семь пресакральных позвонков, по-видимому, слились PSV I и II (Рис. 26). Поперечные отростки PSV II – IV длиннее и шире, чем у PSV V – VIII; поперечные отростки PSV II, VII и VIII ориентированы антеролатерально, IV и V постеролатерально, III и VI перпендикулярно оси позвоночника. Поперечные отростки крестца заметно

расширены, дистальный конец более чем в 2 раза шире проксимального. Уростиль короче позвонков туловища, спинной гребень не выражен (Рис. 26).

Плечевой пояс фирмистернальный. Имеются коракоиды, лопатки и надлопаточные кости; коракоид и лопатка полностью окостенели; *suprascapula* в значительной степени хондрифицирована. Коракоиды мощные, с широким проксимальным концом. Ключицы и прокоракоиды присутствуют. Омостернум отсутствует. Грудина хрящевая, частично минерализованная; *xiphisternum* полностью хрящевой. Скелет кисти с семью в значительной степени кальцифицированными элементами, включая *carpale distale II*, *carpale distale III – V* (слитые в один большой элемент), преполлекс (состоящий из двух отдельных элементов), элемент *Y*, *radiale* и *ulnare*. Пястные кости длинные и полностью окостеневшие; фаланговая формула: 2-2-3-3; все фаланги вытянутые, хорошо окостеневают, дистальная фаланга III пальца гантелевидная. Скелет стопы с четырьмя элементами предплюсны, включая окостеневшие *tarsale distale II – III*, *centrale*; *prehallux* хрящевой. Плюсны полностью окостеневшие, удлинненные и намного массивнее пястных костей; фаланговая формула: 2-2-3-4-3; все фаланги окостенели. Концевые фаланги III пальца стопы Т-образные.

## 5. ОБСУЖДЕНИЕ

### 5.1 Филогения

На сегодняшний день уже многими исследователями маленькие лягушки считаются источником удивительно высокого и при этом неопisanного разнообразия на самых разных таксономических уровнях из-за неполноты филогенетических гипотез и широко распространенных гомоплазий в морфологии (Hanken, Wake, 1993; Rittmeyer et al., 2012; Scherz et al., 2019). До недавнего времени большинство групп мелких лягушек мало привлекали внимание систематиков (Rakotoarison et al., 2017). Это также верно и для подсемейства *Microhylinae*, в котором сразу несколько родов имеют крайне миниатюризированные формы. Наши результаты показывают, что более ранние схемы классификации этой группы (Parker, 1934; Dubois, 1987) не отражают реальных филогенетических взаимоотношений между видами *Microhylinae*, скорее всего, из-за высокой частоты гомоплазий как на взрослой стадии, так и у головастиков.

В настоящей работе мы представляем обновленную и почти полную филогению подсемейства, а также используем методами определения границ видов, чтобы разрешить несколько давних проблем в подсемействе *Microhylinae*. По нашим данным, подсемейство *Microhylinae* глубоко дифференцировано на три линии: линия, объединяющая роды *Chaperina*, *Microhyla*, *Nanohyla*, *Glyphoglossus*; линия, включающая роды *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella*, *Phrynella*; и линия, включающая роды *Micryletta* и *Mysticellus*.

Род *Chaperina*, ранее выделявшийся в отдельное подсемейство (Peloso et al., 2016), по нашим данным оказывается в составе *Microhylinae*, в качестве ближайшего родственника группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*. В этой же группировке мы выявили глубокую дифференциацию между тремя линиями – *Microhyla* I (*Microhyla sensu stricto*), *Microhyla* II (*Nanohyla*, см. раздел «Систематика») и *Glyphoglossus*. Согласно нашим датировкам, эта дифференциация между *Microhyla* I (*Microhyla sensu stricto*), *Microhyla* II

(*Nanohyla*, см. раздел «Систематика») произошла существенно раньше [43.8 млн.л.н.], чем дифференциация между любыми другими двумя сестринскими родами в подсемействе Microhylinae (*Micryletta* и *Mysticellus* [39.1 млн.л.н.], *Metaphrynella* и *Phrynella* [18,1 млн.л.н.]). Напротив, дивергенция *Metaphrynella* и *Phrynella* происходила существенно позже, чем дивергенция других родов (см. выше). Хотя возраст таксонов редко принимается во внимание при определении рангов высокого уровня, предпочтительно, чтобы таксоны одинакового ранга были сколько-нибудь близки по возрасту (Vences et al., 2013).

Наш анализ показывает, что, несмотря на недавний прогресс в таксономии этого подсемейства, текущее количество признанных видов в родах *Microhyla*, *Nanohyla*, *Micryletta*, *Kaloula* и *Uperodon* все еще сильно недооценено. На основе анализа разграничения видов, от 14 (оценка ABGD) до 30 линий (оценка bGMYC), вероятно, представляют собой новые виды, требующие формального описания. Однако из-за возможного перекрытия уровней внутривидовой и межвидовой дифференциации определение видов у этих лягушек только на основе генетической дифференциации представляется не слишком эффективным и перспективным (Garg et al., 2019). Для дальнейшего прогресса в разрешении таксономических вопросов подсемейства Microhylinae необходимо применять интегративный подход, включающий также морфологию и акустику (Rakotoarison et al., 2017).

Даже с учетом ограниченности наших данных по родам *Kaloula* и *Uperodon*, наши результаты показывают наличие неопisanного разнообразия в этих родах, а также подчеркивают генетическую дифференциацию ряда видов (вроде *Kaloula baleata*, *K. pulchra*), которая потенциально можно указывать на наличие криптических видов.

Наконец, филогенетические реконструкции, полученные нами в ходе работы, позволяют не только оценить разнообразие и родство разных линий, но и изучать на их основании эволюцию разных аспектов биологии лягушек. В данной работе на основе филогенетических данных представлены данные о биогеографии и миниатюризации (см. ниже). Особенный интерес представляет сравнение нашей

схемы по данным филогенетического анализа, с системой на основе данных внешней морфологии и остеологии (Parker, 1934). Наши результаты убедительно показывают, что многие признаки, считавшиеся информативными (как, например, строение плечевого пояса и небного региона), на самом деле могут эволюционировать конвергентно, и одни и те же состояния могут возникать в разных линиях независимо. Такое сравнение двух схем позволяет нам выявить признаки, имеющие филогенетический сигнал и построить интегративную систему, с использованием как молекулярно-генетических, так и морфологических данных. Хотя мы и не оценивали специальным образом эволюцию образа жизни и экологических предпочтений в этом подсемействе, даже умозрительные построения в этой малоизученной области представляют большой интерес. Так, филогенетические связи подсемейства *Microhylinae* предполагают, что разные эволюционные линии этих лягушек неоднократно адаптировались к полудревесному и роющему образу жизни независимо друг от друга. Можно предположить, что эти переходы происходили от более генерализированного наземного образа жизни, однако, палеонтологические находки *Microhylinae* не известны, так что наверняка рассуждать об образе жизни общего предка этих лягушек затруднительно. Не менее четырех раз в ходе эволюции подсемейства независимо возникали полудревесные формы (род *Chaperina*, триба *Kaloulini*, *Microhyla nepenthicola* и *Nanohyla arboricola*). Не менее пяти раз независимо в ходе эволюции возникали роющие формы (ряд видов рода *Kaloula*, некоторые виды рода *Uperodon*, *Microhyla picta*, *M. fodiens*, *M. mihintalei*). По всей видимости, есть и обратные переходы к наземному образу жизни (у *Kaloula rigida* и, возможно, некоторых *Microhyla*). Даже такие предварительные наблюдения явно показывают, что дальнейшее изучение эволюции экологических предпочтений, а также связанных с ними морфологических адаптаций, у лягушек подсемейства *Microhylinae* имеют огромную перспективу.

## 5.2 Систематика

В своей монографии Хэмптон Вайлдман Паркер (Parker, 1934) впервые представил полноценную систему лягушек семейства Microhylidae. На основе остеологических данных, он исследовал 152 вида микрохилид (из 184 известных на тот момент). Подсемейство Microhylinae, исследуемое в данной работе, по Паркеру насчитывало 70 видов и включало в себя 17 родов: *Kaloula*, *Glyphoglossus*, *Uperodon*, *Microhyla*, *Metaphrynella*, *Phrynella*, *Ramanella*, *Gastrophrynoides*, *Elachistocleis*, *Chiasmocleis*, *Ribeirina*, *Hypopachus*, *Gastrophryne*, *Stenophryne*, *Chaperina*, *Otophryne* и *Kalophrynus*. С тех пор ряд родов был отнесен к другим подсемействам: *Gastrophryne*, *Stenophryne*, *Hypopachus*, *Chiasmocleis*, *Elachistocleis* — *Gastrophryinae*; *Kalophrynus* — *Kalophryinae*; *Gastrophrynoides* — *Asterophryinae*; *Otophryne* — *Otophryinae*. Некоторые роды были сведены в синонимы: *Ribeirina* — *Stereocyclops*; *Ramanella* — *Uperodon*. Два рода — *Micryletta* Dubois, 1987 и *Nanohyla* Poyarkov, Gorin, & Scherz, 2021 — были выделены из состава рода *Microhyla* Tschudi, 1838, а род *Mysticellus* Garg & Biju, 2019 был найден и описан спустя более чем 80 лет после написания Паркером монографии.

Работа Паркера заложила основы систематики микрохилид. Несмотря на некоторые изменения, систематика Паркера во многом до сих пор актуальна, а представленные им остеологические диагнозы подсемейств и родов все еще используются. С тех пор известное разнообразие семейства Microhylidae существенно выросло — с 184 до 738 видов (Frost, 2022), а разнообразие подсемейства Microhylinae — с 70 до 116 видов (Frost, 2022). Несмотря на существенный прирост известного разнообразия, со времен Паркера ни одна из обзорных работ не включала даже половины от известных видов подсемейства (Matsui et al., 2011; Garg et al., 2018). При этом сами работы основывались на молекулярно-генетических данных, остеологические данные исследованы не были. Текущая работа — это первая за почти 90 лет попытка сделать полноценный обзор систематики и разнообразия подсемейства Microhylinae с использованием данных как молекулярно-генетического, так и морфологического подхода. В

текущей работе мы исследовали 102 вида по молекулярно-генетическим данным, при этом для 72 из них были получены оригинальные данные об устройстве скелета.

Несмотря на то, что мы не проводили каких-либо статистических анализов, даже только лишь описания разнообразия признаков представляют огромные интерес. Наиболее информативные части скелета — небный регион черепа и плечевой пояс, на которых строились ранние попытки систематизировать микрохилид (Parker, 1928; Parker, 1934), судя по нашим данным эффективно работают только для диагностики таксонов высокого порядка — уровня подсемейства и выше. Сошники, представленные у микрохилид двумя частями, которые могут по-разному редуцироваться или разъединяться, достаточно изменчивы как между, так и в пределах родов *Kaloula* и *Uperodon*, несмотря на их близкое родство. Небные кости могут как отсутствовать, так и присутствовать в разной степени развитости, в пределах родов *Microhyla*, *Uperodon* и *Phrynella*. Кости плечевого пояса также крайне вариабельны, причем мы обнаружили, что ключицы, прокоракоиды и оостернум могут присутствовать или отсутствовать внутри родов даже у близких видов, как например в родах *Nanohyla* и *Glyphoglossus*. Скорее всего такая высокая изменчивость связана с адаптациями к экологическим особенностям среды обитания конкретных животных, и, таким образом, сильно затрудняет классификацию микрохилид по остеологическим признакам. Особенно характерный пример такого «хаоса» в состояниях признаков демонстрируют лягушки рода *Microhyla*, что, возможно, объясняется их огромным разнообразием, которое составляет почти половину всего разнообразия подсемейства, а также процессами миниатюризации, происходящими независимо в нескольких видовых группировках. Такие конвергенции, по всей видимости, происходили в ходе эволюции подсемейства *Microhylinae* достаточно часто. Диагностика по скелетным данным в данном случае серьезно затрудняется. Так, использование разных признаков потенциально позволяет объединить почти любые два произвольно взятых рода (см. Таблицу Приложения 3), а в некоторых случаях, в виду адаптации к специфическому образу жизни (роды *Microhyla* и

*Glyphoglossus*), затруднительно даже привести непротиворечивый диагноз для родов. В таком случае наибольшую информацию, по нашим данным, могут нести признаки, которые ранее в силу каких-либо причин исследователями для систематики не использовались, вроде отростков и формы крыловидной, чешуйчатой и верхнечелюстной костей, а также некоторые другие. В целом же, непротиворечивая диагностика родов подсемейства *Microhyliinae* возможно только с использованием комбинаций признаков.

К сожалению, для некоторых родов, вроде *Uperodon* и *Kaloula*, мы располагаем слишком малым количеством данных, чтобы достоверно оценить разнообразие их признаков и задуматься о возможных закономерностях в их скелетном устройстве. Другие роды, вроде *Phrynella*, *Chaperina* и *Mysticellus*, по сути, представляют собой реликтовые группы, для которых не известно ни видового разнообразия, ни, соответственно, разнообразия остеологических признаков, и которые, представляя собой довольно древние и обособленные линии, тем не менее могут давать важные свидетельства об эволюции отдельных признаков на разных этапах эволюции подсемейства.

В процессе выполнения данной работы мы обнаружили огромное количество новых таксонов, часть из которых нам уже удалось описать. Список описанных в ходе данной работы групп включает следующие таксоны:

1. Вид *Micryletta nigromaculata* Poyarkov, Nguyen, Duong, Gorin, & Yang, 2018  
Мы описали новый вид рода *Micryletta* из карстовых местообитаний на острове Катьба, Вьетнам, на основании молекулярно-генетических и морфологических данных. Данный вид известен с острова Катьба, а также из некоторых провинций северного Вьетнама.
2. Вид *Microhyla aurantiventris* Nguyen, Poyarkov, Nguyen, Nguyen, Tran, Gorin, Murphy, & Nguyen, 2019  
Мы описали новую, глубоко дифференцированную линию *Microhyla* из провинции Зялай, Вьетнам, в качестве нового вида на основании молекулярно-генетических, морфологических и акустических данных.

*Microhyla aurantiventris* населяет горные тропические леса на высоте около 1200 м н.у.м. и на сегодняшний день известна только с типовой территории.

3. Вид *Microhyla fodiens* Poyarkov, Gorin, Zaw, Kretova, Gogoleva, Pawangkhanant, & Che, 2019

В ходе экспедиции в Мьянме мы обнаружили популяцию *Microhyla* с крупным лопатовидным пяточным бугром и значительной генетической обособленностью. Мы описали эту популяцию в качестве нового вида, на сегодняшний день эти лягушки известны из сезонно засушливых местообитаний в долине реки Иравади.

4. Вид *Microhyla irrawaddy* Poyarkov, Gorin, Zaw, Kretova, Gogoleva, Pawangkhanant, & Che, 2019

В ходе экспедиции в Мьянме мы обнаружили популяцию небольших по размеру лягушек *Microhyla*, не похожую ни на один из известных на тот момент видов. На основании молекулярно-генетических, морфологических и акустических данных, мы описали этих лягушек в качестве нового вида. На сегодняшний день эти лягушки известны из сезонно засушливых местообитаний в долине реки Иравади.

5. Вид *Microhyla tetrax* Poyarkov, Pawangkhanant, Gorin, Juthong, & Suwannaroom, 2020

Интегративный таксономический подход позволил нам выявить новую линию, сестринскую к *Microhyla superciliaris*, известную из нескольких провинций южного Таиланда. Новый вид является одним из самых маленьких видов *Microhyla* и характеризуется редукцией пальцев передней конечности, среди которых достаточно хорошо развит только третий палец.

6. Вид *Microhyla neglecta* Poyarkov, Nguyen, Trofimets, & Gorin, 2020

В ходе разбора типовой серии *Microhyla pineticola* мы обнаружили ряд морфологически отличающихся экземпляров. Данные молекулярно-генетического анализа продемонстрировали существенную генетическую обособленность исследуемых лягушек, на основании чего мы описали

криптический вид, обитающий, судя по всему, в зоне вторичной симпатрии с сестринским видом *Microhyla pineticola*, из которого он был описан.

7. Вид *Micryletta dissimulans* Suwannaroom, Nguyen, Pawangkhanant, Gorin, Chomdej, Che, & Poyarkov, 2020

Мы обнаружили генетически и морфологически обособленную популяцию лягушек рода *Micryletta* в южном Таиланде, которую и описали в качестве нового вида. На сегодня этот вид известен только с типовой территории из низинных лесов провинции Сонгхла и, по-видимому, представляет собой одну из базальных линий рода *Micryletta*.

8. Вид *Micryletta melanops* Poyarkov, Nguyen, Yang, & Gorin, 2021

Мы описали новый вид микрохилид рода *Micryletta* из южного Вьетнама на основании молекулярно-генетических и морфологических свидетельств. На сегодняшний день лягушки этого вида известны только с типовой территории, которая представлена вечнозеленым горным лесом в Национальном парке Бидуп-Нуйба, на высоте около 450 м н.у.м.

9. Род *Nanohyla* Poyarkov, Gorin, & Scherz, 2021

Совокупные данные остеологии, внешней морфологии, генетической дифференциации, а также молекулярного датирования указывали на глубокую и древнюю дифференциацию внутри рода *Microhyla*, а также на возможную парафилию входящих в нее групп относительно рода *Glyphoglossus* (Matsui et al., 2011). Признание двух клад как отдельных родов может повысить диагностируемость и позволит отразить информацию о разных аспектах их биологии. Альтернативные решения включают в себя рассмотрение трех клад (*Microhyla* I, *Microhyla* II и *Glyphoglossus*) в качестве одного рода и признание двух клад *Microhyla sensu lato* в качестве подродов. Первый вариант был бы наиболее стабилен с точки зрения монофилии, однако серьезно затруднял бы диагностику рода. Второй же вариант, хоть и отражает монофилию и позволяет эффективно диагностировать две клады, не оптимален с точки зрения древнего возраста этих клад. Таким образом, чтобы стабилизировать таксономическую

систему, а также отобразить существенную морфологическую дифференциацию, древность расхождения филогенетических линий и разную биогеографическую историю этих групп, мы выделили новый род *Nanohyla* из рода *Microhyla* Tschudi, 1838. Представители этого рода населяют преимущественно горные лесные местообитания и характеризуются очень маленькими размерами тела, на сегодняшний день известно девять видов этого рода.

Помимо описания новых таксонов, мы также предлагаем и синонимизацию некоторых выделенных ранее групп. Вид *Nanohyla pulverata*, описанный из Аннамских гор в центральном Вьетнаме (Bain, Nguyen, 2004), согласно оригинальному описанию, очень похож на вид *Nanohyla marmorata*, описанного в той же работе, от которого отличается окраской брюшной стороны. По нашим данным, *Nanohyla pulverata* попадает внутрь радиации *Nanohyla marmorata*. Отсутствие существенных морфологических и генетических различий позволяет нам убедительно показать, что названия *N. pulverata* и *N. marmorata* являются синонимами. Согласно Принципу приоритета Международного кодекса зоологической номенклатуры, *Nanohyla pulverata* (Bain and Nguyen, 2004), описанная в оригинальной публикации после *N. marmorata* (Bain and Nguyen, 2004), должен рассматриваться в качестве младшего синонима *N. marmorata*.

Род *Metaphrynella*, выделенный из состава *Phrynella* (Parker, 1934), согласно нашим данным, генетически близок роду *Phrynella*. Лягушки этих двух родов по внешней морфологии также очень схожи, а данные остеологии, традиционно используемые в диагностике семейства Microhylidae, не позволяют эффективно различать этих лягушек. Несмотря на то, что число пресакральных позвонков в этих группах разнится (6-7 у *Metaphrynella* против 8 у *Phrynella*), примеры родов *Microhyla* и *Nanohyla*, некоторые виды которых так же независимо уменьшили число пресакральных позвонков, указывают на то, что этот признак не обязательно является существенным при диагностике таксона уровня рода. Лягушки этих родов ведут очень схожий образ жизни – полудревесный, размножаясь в фитотелматах. Наконец, род *Metaphrynella* известен из

континентальной Малайзии и острова Борнео, в то время как род *Phrynella* распространен в Малайзии, южном Таиланде и на островах Суматра и Ментавай, то есть, распространение двух родов существенно перекрывается. Наконец, по нашим оценкам, время дивергенции двух родов [18,1 млн.л.н.] позже времени дивергенции любых двух других сестринских родов подсемейства. Таким образом, наши данные показывают, что эти два рода — *Phrynella* и *Metaphrynella* — достаточно близки генетически, морфологически, экологически и географически. Выделение двух родов, в состав которых входит всего три вида, при отсутствии каких-либо различий не экономично и не эффективно. В связи с этим мы предлагаем рассматривать *Metaphrynella* Parker, 1934 в качестве младшего синонима *Phrynella* Boulenger, 1887, который, в итоге, включает в себя три вида — *Phrynella pollicaris*, *P. pulchra*, *P. sundana*.

В ряде недавних работ (Matsui et al., 2011) предполагалось, что род *Calluella* Stoliczka, 1872 может быть сестринским или даже парафилетичным по отношению к роду *Glyphoglossus* Gunther, 1869 "1868". Относительно недавно Пелозо с соавторами (Peloso et al., 2016) формально свели в синонимы род *Calluella*. Несмотря на существенные различия в морфологии (см. раздел Результаты, Разнообразие скелетных признаков в подсемействе Microhylinae), наши результаты по анализам молекулярно-генетических данных полностью поддерживают это решение. По всей видимости, этот случай (удивительная морфология *G. molossus*) наглядно демонстрирует, что морфология может изменяться для адаптации к специфическому образу жизни настолько, что установление родственных связей с ее помощью становится практически невозможным. В таком случае необходимо использовать дополнительные свидетельства — морфологию головастика, поведенческие и прочие признаки.

По нашим данным, выделение девяти родов (с учетом *Nanohyla* и за вычетом *Metaphrynella*) в составе подсемейства Microhylinae полностью оправдано. Тем не менее, такая система никак не отражает родственные связи внутри данного подсемейства. В связи с этим мы предлагаем использование промежуточных между подсемейством и родом рангов. Согласно полученным

филогенетическим данным, в этом подсемействе следует выделить трибы, соответствующие основным линиям. Мы выделяем следующие трибы в составе подсемейства Microhylinae: Триба Microhylini Günther, 1858 (1843) (роды *Chaperina*, *Microhyla*, *Nanohyla*, *Glyphoglossus*), триба Kaloulini Noble, 1931 (роды *Kaloula*, *Uperodon*, *Metaphrynella*, *Phrynella*) и триба Micrylettini Dubois, Ohler & Pyron, 2021 (*Micryletta* и *Mysticellus*).

В результате проведенной работы нам удалось частично пересмотреть и существенно обновить существующую систему подсемейства Microhylinae. К сожалению, нам не удалось получить никаких данных от ряда видов: *Microhyla maculifera*, *M. darevskii*, *Glyphoglossus brooksi*, *G. flavus*, *G. smithi*, *G. voltzi*, *G. huadianensis*, *K. assamensis*, *K. ghoshi*, *K. kokaccii*, *K. latidisca*, *K. meridionalis*, *K. nonggangensis* и *K. walteri*. Некоторые из этих видов были описаны из крайне труднодоступных регионов, попасть в которые сейчас объективно затруднительно, также большинство этих видов были описаны довольно давно и без использования молекулярно-генетических методов. Тем не менее, в данной работе мы не поднимаем вопрос об их таксономическом статусе, который еще будет необходимо уточнить в будущем.

Надо заметить, что мы рассматриваем недавно опубликованную «кладономию» Дюбуа с соавторами (Dubois et al., 2021) как необоснованную, в виду отсутствия каких-либо данных кроме генетических, и дестабилизирующую таксономическую систему, а потому — невалидную, и не следуем ей в настоящей работе. Согласно интегративным данным, на сегодняшний день система подсемейства Microhylinae должна выглядеть следующим образом (таксоны перечислены в алфавитном порядке):

Класс Amphibia Linnaeus, 1758

Отряд Anura Fischer von Waldheim, 1813

Семейство Microhylidae Günther, 1858 (1843)

Подсемейство Microhylinae Günther, 1858 (1843)

Триба Microhylini Günther, 1858 (1843)

1. Род *Chaperina* Mocquard, 1892

- 1.1. *Chaperina fusca* Mocquard, 1892
2. Род *Glyphoglossus* Gunther, 1869 "1868"
  - 2.1. *Glyphoglossus brooksi* (Boulenger, 1904)
  - 2.2. *Glyphoglossus capsus* (Das, Min, Hsu, Hertwig, & Haas, 2014)
  - 2.3. *Glyphoglossus flavus* (Kiew, 1984)
  - 2.4. *Glyphoglossus guttulatus* (Blyth, 1856)
  - 2.5. *Glyphoglossus huadianensis* Zhang, Liu, Zhang, Hui, Xiao, and Rao, 2021
  - 2.6. *Glyphoglossus minutus* (Das, Yaakob, & Lim, 2004)
  - 2.7. *Glyphoglossus molossus* Günther, 1869
  - 2.8. *Glyphoglossus smithi* (Barbour & Noble, 1916)
  - 2.9. *Glyphoglossus volzi* (Van Kampen, 1905)
  - 2.10. *Glyphoglossus yunnanensis* (Boulenger, 1919)
3. Род *Microhyla* Tschudi, 1838
  - 3.1. *Microhyla achatina* Tschudi, 1838
  - 3.2. *Microhyla aurantiventris* Nguyen, Poyarkov, Nguyen, Nguyen, Tran, Gorin, Murphy, and Nguyen, 2019
  - 3.3. *Microhyla beilunensis* Zhang, Fei, Ye, Wang, Wang, and Jiang, 2018
  - 3.4. *Microhyla berdmorei* (Blyth, 1856)
  - 3.5. *Microhyla borneensis* Parker, 1928
  - 3.6. *Microhyla butleri* Boulenger, 1900
  - 3.7. *Microhyla chakrapanii* Pillai, 1977
  - 3.8. *Microhyla daklakensis* Hoang, Nguyen, Ninh, Luong, Pham, Nguyen, Orlov, Chen, Wang, Ziegler, & Jiang, 2021
  - 3.9. *Microhyla darevskii* Poyarkov, Vassilieva, Orlov, Galoyan, Tran, Le, Kretova, & Geissler, 2014
  - 3.10. *Microhyla darreli* Garg, Suyesh, Das, Jiang, Wijayathilaka, Amarasinghe, Alhadi, Vineeth, Aravind, Senevirathne, Meegaskumbura, & Biju, 2018 "2019"
  - 3.11. *Microhyla eos* Biju, Garg, Kamei, & Maheswaran, 2019
  - 3.12. *Microhyla fanjingshanensis* Li, Zhang, Xu, Lv, & Jiang, 2019

- 3.13. *Microhyla fissipes* Boulenger, 1884
- 3.14. *Microhyla fodiens* Poyarkov, Gorin, Zaw, Kretova, Gogoleva, Pawangkhanant, & Che, 2019
- 3.15. *Microhyla gadjahmadai* Atmaja, Hamidy, Arisuryanti, Matsui, & Smith, 2018
- 3.16. *Microhyla heymonsi* Vogt, 1911
- 3.17. *Microhyla irrawaddy* Poyarkov, Gorin, Zaw, Kretova, Gogoleva, Pawangkhanant, & Che, 2019
- 3.18. *Microhyla karunaratnei* Fernando & Siriwardhane, 1996
- 3.19. *Microhyla kodial* Vineeth, Radhakrishna, Godwin, Anwasha, Rajashekhar, & Aravind, 2018
- 3.20. *Microhyla kuramotoi* Matsui & Tominaga, 2020
- 3.21. *Microhyla laterite* Seshadri, Singal, Priti, Ravikanth, Vidisha, Saurabh, Pratik, & Gururaja, 2016
- 3.22. *Microhyla maculifera* Inger, 1989
- 3.23. *Microhyla malang* Matsui, 2011
- 3.24. *Microhyla mantheyi* Das, Yaakob, & Sukumaran, 2007
- 3.25. *Microhyla mihintalei* Wijayathilaka, Garg, Senevirathne, Karunarathna, Biju, & Meegaskumbura, 2016
- 3.26. *Microhyla minuta* Poyarkov, Vassilieva, Orlov, Galoyan, Tran, Le, Kretova, & Geissler, 2014
- 3.27. *Microhyla mixtura* Liu & Hu, 1966
- 3.28. *Microhyla mukhlesuri* Hasan, Islam, Kuramoto, Kurabayashi, & Sumida, 2014
- 3.29. *Microhyla mymensinghensis* Hasan, Islam, Kuramoto, Kurabayashi, & Sumida, 2014
- 3.30. *Microhyla nakkavaram* Garg, Sivaperuman, Gokulakrishnan, Chandramouli, & Biju, 2022
- 3.31. *Microhyla neglecta* Poyarkov, Nguyen, Trofimets, & Gorin, 2020
- 3.32. *Microhyla nepenthicola* Das & Haas, 2010

- 3.33. *Microhyla nilphamariensis* Howlader, Nair, Gopalan, & Merilä, 2015
- 3.34. *Microhyla ninhthuanensis* Hoang, Nguyen, Ninh, Luong, Pham, Nguyen, Orlov, Chen, Wang, Ziegler, & Jiang, 2021
- 3.35. *Microhyla okinavensis* Stejneger, 1901
- 3.36. *Microhyla orientalis* Matsui, Hamidy, & Eto, 2013
- 3.37. *Microhyla ornata* (Duméril & Bibron, 1841)
- 3.38. *Microhyla palmipes* Boulenger, 1897
- 3.39. *Microhyla picta* Schenkel, 1901
- 3.40. *Microhyla pineticola* Poyarkov, Vassilieva, Orlov, Galoyan, Tran, Le, Kretova, & Geissler, 2014
- 3.41. *Microhyla pulchra* (Hallowell, 1861)
- 3.42. *Microhyla rubra* (Jerdon, 1853)
- 3.43. *Microhyla sholigari* Dutta & Ray, 2000
- 3.44. *Microhyla sriwijaya* Eprilurahman, Hamidy, Smith, Garg, & Biju, 2021
- 3.45. *Microhyla superciliaris* Parker, 1928
- 3.46. *Microhyla taraiensis* Khatiwada, Shu, Wang, Thapa, Wang, & Jiang, 2017
- 3.47. *Microhyla tatrix* Poyarkov, Pawangkhanant, Gorin, Juthong, & Suwannapoom, 2020
- 3.48. *Microhyla zeylanica* Parker & Osman-Hill, 1949
4. Род *Nanohyla* Poyarkov, Gorin, & Scherz, 2021
- 4.1. *Nanohyla annamensis* (Smith, 1923)
- 4.2. *Nanohyla annectens* (Boulenger, 1900)
- 4.3. *Nanohyla arboricola* (Poyarkov, Vassilieva, Orlov, Galoyan, Tran, Le, Kretova, & Geissler, 2014)
- 4.4. *Nanohyla hongiaoensis* (Hoang, Luong, Nguyen, Orlov, Chen, Wang, & Jiang, 2020)
- 4.5. *Nanohyla marmorata* (Bain & Nguyen, 2004)
- 4.6. *Nanohyla nanapollexa* (Bain & Nguyen, 2004)
- 4.7. *Nanohyla perparva* (Inger & Frogner, 1979)
- 4.8. *Nanohyla petrigena* (Inger & Frogner, 1979)

4.9. *Nanohyla pulchella* (Poyarkov, Vassilieva, Orlov, Galoyan, Tran, Le, Kretova, & Geissler, 2014)

Триба Kaloulini Noble, 1931

5. Род *Kaloula* Gray, 1831

5.1. *Kaloula assamensis* Das, Sengupta, Ahmed, & Dutta, 2005

5.2. *Kaloula aureata* Nutphand, 1989

5.3. *Kaloula baleata* (Müller, 1836)

5.4. *Kaloula borealis* (Barbour, 1908)

5.5. *Kaloula conjuncta* (Peters, 1863)

5.6. *Kaloula ghoshi* Cherchi, 1954

5.7. *Kaloula indochinensis* Chan, Blackburn, Murphy, Stuart, Emmett, Ho, & Brown, 2013

5.8. *Kaloula kalingensis* Taylor, 1922

5.9. *Kaloula kokacii* Ross & Gonzales, 1992

5.10. *Kaloula latidisca* Chan, Grismer, & Brown, 2014

5.11. *Kaloula mediolineata* Smith, 1917

5.12. *Kaloula meridionalis* Inger, 1954

5.13. *Kaloula nonggangensis* Mo, Zhang, Zhou, Chen, Tang, Meng, & Chen, 2013

5.14. *Kaloula picta* (Duméril & Bibron, 1841)

5.15. *Kaloula pulchra* Gray, 1831

5.16. *Kaloula rigida* Taylor, 1922

5.17. *Kaloula rugifera* Stejneger, 1924

5.18. *Kaloula verrucosa* Boulenger, 1904

5.19. *Kaloula walteri* Diesmos, Brown, & Alcalá, 2002

6. Род *Phrynella* Boulenger, 1887

6.1. *Phrynella pollicaris* (Boulenger, 1890)

6.2. *Phrynella pulchra* Boulenger, 1887

6.3. *Phrynella sundana* (Peters, 1867)

7. Род *Uperodon* Duméril & Bibron, 1841

- 7.1. *Uperodon anamalaiensis* (Rao, 1937)
- 7.2. *Uperodon globulosus* (Günther, 1864)
- 7.3. *Uperodon montanus* (Jerdon, 1853)
- 7.4. *Uperodon mormoratus* (Rao, 1937)
- 7.5. *Uperodon nagoi* (Manamendra-Arachchi & Pethiyagoda, 2001)
- 7.6. *Uperodon obscurus* (Günther, 1864)
- 7.7. *Uperodon palmatus* (Parker, 1934)
- 7.8. *Uperodon rohani* Garg, Senevirathne, Wijayathilaka, Phuge, Deuti, Manamendra-Arachchi, Meegaskumbura, & Biju, 2018
- 7.9. *Uperodon systoma* (Schneider, 1799)
- 7.10. *Uperodon taprobanicus* (Parker, 1934)
- 7.11. *Uperodon triangularis* (Günther, 1876)
- 7.12. *Uperodon variegatus* (Stoliczka, 1872)

Триба *Micrylettini* Dubois, Ohler & Pyron, 2021

8. Род *Micryletta* Dubois, 1987

- 8.1. *Micryletta aishani* Das, Garg, Hamidy, Smith, & Biju, 2019
- 8.2. *Micryletta dissimulans* Suwannapoom, Nguyen, Pawangkhanant, Gorin, Chomdej, Che, & Poyarkov, 2020
- 8.3. *Micryletta erythropoda* (Tarkhnishvili, 1994)
- 8.4. *Micryletta hekouensis* Liu, Hou, Mo, & Rao, 2021
- 8.5. *Micryletta immaculata* Yang & Poyarkov, 2021
- 8.6. *Micryletta inornata* (Boulenger, 1890)
- 8.7. *Micryletta lineata* (Taylor, 1962)
- 8.8. *Micryletta melanops* Poyarkov, Nguyen, Yang, & Gorin, 2021
- 8.9. *Micryletta menglienica* (Yang & Su, 1980)
- 8.10. *Micryletta nigromaculata* Poyarkov, Nguyen, Duong, Gorin, & Yang, 2018
- 8.11. *Micryletta steinegeri* (Boulenger, 1909)
- 8.12. *Micryletta subaraji* Sankar, Law, Law, Shivaram, Abraham, & Chan, 2022
- 8.13. *Micryletta sumatrana* Munir, Hamidy, Matsui, Kusriani, & Nishikawa, 2020

## 9. Род *Mysticellus* Garg & Biju, 2019

### 9.1. *Mysticellus franki* Garg & Biju, 2019

## 5.3 Историческая биогеография

Происхождение азиатских микрохилид, включая подсемейство *Microhylinae*, так или иначе связано с распадом Гондваны и последующим столкновением Индийского субконтинента с Евразией (Van Bocxlaer et al., 2006; Van der Meijden et al., 2007). Скорее всего, предки азиатских подсемейств *Microhylidae* (*Microhylinae* и *Asterophryinae*) разошлись и диверсифицировались на Индийской плите во время ее длительной изоляции и дрейфа на север в конце мела и Палеоцена (Bossuyt & Milinkovitch, 2001; Kurabayashi et al., 2011; De Sá et al., 2012). Базальная дивергенция подсемейства *Microhylinae*, скорее всего, имела место на Индийской плите до его первого контакта с Евразией, и Индийский субконтинент рассматривался в качестве первоначального источника разнообразия *Microhylinae* (Garg & Biju, 2019). Однако именно Юго-Восточная Азия в настоящее время является местом распространения наибольшего числа линий и видов *Microhylinae* (Frost, 2022).

Несколько недавних биогеографических исследований показали, что столкновение Индийского субконтинента с материковой частью Азии было более сложным процессом, чем предполагалось ранее, и таким образом предполагает более ранние возможности для обмена фауной между Индийским субконтинентом и современной Юго-Восточной Азией (Klaus et al., 2010; Li et al., 2013; Grismer et al., 2016). Сценарий происхождения фауны из Индии с ранним расселением из Индийского субконтинента на Зондскую сушу через кратковременное сухопутное сообщение в раннем Эоцене уже был предложен для *Microhylinae* (Garg, Biju, 2019). Недавний прогресс в моделировании тектонических плит еще раз подтверждает возможность биотического обмена между Индийским субконтинентом и Зондской сушей через сухопутный мост — дугу *Incertus*, начиная с 55–50 млн лет назад, хотя точное время и конфигурация массивов суши остаются предметом споров (Hall, 2012; Ding et al., 2017).

Интересно, что палеоклиматические реконструкции предполагают, что современные мегатермные тропические леса с преобладанием покрытосеменных растений также возникли в Индийском субконтиненте. Позже они расселились оттуда и обосновались по всей Зондской Суше, начиная уже с 50 млн лет назад (Morley, 2018), что совпало с наступлением постоянно влажного климата в Юго-Восточной Азии.

Наши результаты полностью подтверждают гипотезу о существовании сухопутных мостов между Индией и Евразией до непосредственного столкновения. Последний общий предок *Kaloula*, *Uperodon* и *Phrynella*, последний общий предок *Micryletta* и *Mysticellus*, а также ряд предковых форм, соответствующих важным базальным узлам на дендрограмме, согласно нашей реконструкции, населяли как раз территории Индии и Суматры, которые были связаны напрямую на ранних стадиях эволюции подсемейства. При этом некоторые группы, такие как *Mysticellus* и *Uperodon*, остались в пределах своего предкового ареала, другие же — такие как *Kaloula* и *Micryletta* — расселились через Индокитай по всей Юго-Восточной и Восточной Азии. К сожалению, наша выборка по трибам *Kaloulini* и *Micrylettini* в значительной степени неполна, что мешает нам с уверенностью обсуждать частные закономерности расселения разных родов и их видов. Тем не менее, даже такая реконструкция убедительно свидетельствует в пользу гипотезы происхождения фауны из Индии (см. раздел Обзор литературы). Любопытно, что, расселяясь по Азии из Индии, лягушки подсемейства *Microhylinae* даже смогли преодолеть линию Уоллеса. Сразу несколько видов *Kaloula* встречаются на Филиппинских островах. К сожалению, у нас есть только остеологические данные, генетических данных от этих видов нет, что не дает возможности сделать какие-либо выводы об их филогенетическом положении или времени расселения на Филиппины.

Последний общий предок трибы *Microhylini*, по всей видимости, विकриировал на территории Западного Индокитая и острова Суматры, которые, в то время, были связаны. Наш анализ показывает, что диверсификация общего предка группировки *Microhyala-Nanohyla-Glyphoglossus* произошла в течение

короткого периода времени в среднем Эоцене (около 43,8 млн лет), немного позже, чем предыдущие оценки (48,7 млн лет; (Garg, Viju, 2019)). Наш биогеографический анализ довольно явно свидетельствует о том, что последний общий предок *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*, а также предок *Microhyla + Nanohyla* населяли Восточный Индокитай, который в то время напрямую был связан с Зондской Сушей. Таким образом, наши результаты подтверждают юго-восточноазиатское происхождение группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* в отличие от гипотезы индийских исследователей (Garg et al., 2018), которая предполагала распространение *Microhyla* из Индийского субконтинента в Азию в период с Олигоцена до Миоцена.

Род *Nanohyla* остался в основном в пределах своего предкового ареала, при этом большинство представителей этой группы населяют Восточный Индокитай, а несколько видов расселились до Борнео и Малайского полуострова. По сравнению с видами рода *Microhyla*, представители рода *Nanohyla* обычно невелики и связаны с влажными горными вечнозелеными лесами или тропическими лесами; они не встречаются в низинных сезонно засушливых районах. Фактически в Индокитае их распространение ограничено горными районами (Parker, 1934; Poyarkov et al., 2014a).

Напротив, представители рода *Microhyla* широко расселились и достигли панориентального распространения. Представители этой клады разнообразны в экологическом и морфологическом отношении. Они различаются по размеру тела от умеренных размеров до самых маленьких из всей группировки, занимают разнообразные биотопы, включая даже сезонно засушливые саванны (Parker, 1934), а некоторые виды в роде *Microhyla* развили адаптацию к рытью и пережиданию неблагоприятных условий (*M. rubra*, *M. mihintalei*, *M. picta* и *M. fodiens*) (Poyarkov et al., 2019). Предполагается, что последний общий предок *Microhyla* населял западный Индокитай, тот же регион, реконструированный в качестве предкового для всех основных внутренних узлов внутри радиации рода *Microhyla*, а также для ряда отдельных линий (как, например, видовые группировки *M. heymonsi*, *M. fissipes*, *M. berdmorei* и *M. superciliaris*).

Дрейф Индийского субконтинента на север в итоге привел к столкновению Индийской плиты с Евразией в период с Оligоцена до Mioцена (Aitchison, Ali, 2012; Hall, 2012). В то же время поднятие Гималаев, совпадающее с термальным максимумом в среднем Mioцене, инициировало последующее усиление муссонного климата и повлекло за собой распространение сезонно засушливых условий на северные части Индийского полуострова и Индокитай. Это привело к исчезновению тропических лесов на большей части Индийского субконтинента (Morley, 2000). Начиная с Оligоцена, Индокитай стал источником вечнозеленых и сезонно засушливых растительных сообществ, которые распространились в Индию вместе с продолжающейся аридификацией климата (Morley, 2000). Эти условия предположительно способствовали колонизации Индийского субконтинента разными линиями рода *Microhyla*.

Наш биогеографический анализ выявил по крайней мере пять независимых случаев расселения разных линий *Microhyla* из Западного Индокитая в Индийский субконтинент. Два из них происходили в позднем Оligоцене – раннем Mioцене: группа видов *M. superciliaris* (29,2–22,5 млн лет) и группа видов *M. ornata* (31,4–18,8 млн лет). Обе линии претерпели значительную диверсификацию в Индийском субконтиненте и достигли юга Шри-Ланки. Три других случая колонизации Индии линиями *Microhyla* включают более недавние события расселения в позднем Mioцене – плиоцене видом *M. berdmorei* (6.9–4.1 млн лет) и представителями группы видов *M. fissipes* (*M. mymensinghensis*, 7.2–5.1 млн лет назад) на северо-восток Индии и Бангладеш, с единственным случаем расселения на южную часть Индостана - видом группы *M. achatina* в среднем Mioцене (*M. kodial*, 16,2–8,9 млн лет назад). Неясное филогенетическое положение *M. kodial* в группе видов *M. achatina* в Юго-Восточной Азии изначально вдохновило гипотезу о том, что это могло быть результатом опосредованного человеком распространения и интродукции (Vineeth et al., 2018). Однако последующее открытие родственных ему видов *M. irrawaddy* и *Microhyla* sp. 2 в центральной части Мьянмы сделали гипотезу о естественном расселении представителей группы видов *M. achatina* из Юго-Восточной Азии в Индийский субконтинент

более правдоподобной. Интересно, что *M. irrawaddy* населяет сезонно засушливые районы саванн с минимальным количеством осадков (Poyarkov et al., 2019). В последствии, прогрессирующая аридификация северной и центральной частей Индостана, начиная с позднего Миоцена (Deepak, Karanth, 2018), могла создать подходящие местообитания, потенциально способствующие расселению предков *M. kodial*. В целом, западный Индокитай играл важную роль для рода *Microhyla*, поскольку эта территория, вероятно, представляет собой переходный регион, соединяющий Юго-Восточную Азию и Индийский субконтинент.

Диверсификация на уровне групп видов *Microhyla* началась в позднем Олигоцене – раннем Миоцене и инициировала многократные расселения с материковой части Азии на современные острова и архипелаги. К ним относятся многочисленные колонизации Зондской суши как с Индокитая, так и с Малайского полуострова (группы видов *M. palmipes*, *M. berdmorei* и *M. achatina*). Это неудивительно, поскольку считается, что эти территории были единым массивом суши на протяжении большей части Кайнозоя (Cannon et al., 2009; Woodruff, 2010; Hall, 2012). Группы видов *Microhyla superciliaris* и *M. ornata* демонстрируют по крайней мере четыре независимых случая расселения из юга Индии на Шри-Ланку, подтверждая результаты недавних исследований и предполагая сложную историю расселения между этими регионами (Harikrishnan et al., 2012; Pyron et al., 2013; Agarwal et al., 2017; Karunarathna et al., 2019). Наше исследование подтверждает положение *M. chakrapanii* с Андаманских островов в группе видов *M. fissipes* Юго-Восточной и Восточной Азии в качестве сестринского вида к *M. tumentingensis* из Бангладеш (см. Garg et al., 2019). Это подтверждает фаунистическое сходство Андаманских островов скорее с Юго-Восточной Азией, нежели чем с полуостровной Индией (см. Das, 1994, 1999). Наконец, представители групп видов *M. achatina*, *M. butleri* и *M. fissipes* несколько раз расселялись с материковой части Азии на восточноазиатские острова: Тайвань (*M. fissipes*, *M. heymonsi* и *M. butleri*) и два раза независимо колонизировали архипелаг Рюкю (*M. okinavensis* и *M. kuramotoi*). Эти результаты также подтверждают данные, свидетельствующие об обмене фауной между

евразийским континентом и восточноазиатскими островами, и требуют дальнейшего изучения (Lee et al., 2016; Tominaga et al., 2019).

Любопытно, что наша филогения предполагает многочисленные случаи расселения с азиатского материка на острова, при этом почти никогда обратно на материк. Так, происхождение рода *Micryletta* связано, вероятно, с викариантным событием в конце Эоцена между территориями Индийского субконтинента и Зондской Суши, разделившим предков *Micryletta* и предков сестринского рода *Mysticellus*, населяющего Западные Гаты в Индии. Таким образом, последний общий предок рода *Micryletta* скорее всего населял территории Зондской суши, откуда, вероятно, начиная с Олигоцена шло вторичное заселение территорий Индокитая, северо-восточной Индии, южного Китая, Хайнаня и Тайваня, где возникли новые центры разнообразия рода *Micryletta*. Такой результат свидетельствует в пользу альтернативной гипотезы расселения — с островов на континент, при которой заселение ЮВА происходило, вероятно, с территорий Зондской Суши. Другой пример такого сценария — предок *N. annectens*, который предположительно расселился с Борнео на Малайский полуостров. В целом же, мы наблюдаем гораздо больше случаев расселения с материка на острова, нежели наоборот. Наиболее явный пример, подтверждающий эту тенденцию — лягушки рода *Uperodon*, несколько раз колонизировавшие остров Цейлон, но, судя по всему, ни одна из линий в дальнейшем так и не смогла расселиться обратно на территории Индии. Все эти примеры подтверждают результаты исследований (De Bruyn et al., 2014), которые продемонстрировали, что события колонизации с более молодых азиатских островов сравнительно редки.

В целом, сценарий происхождения и расселения лягушек группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* свидетельствует в пользу гипотезы происхождения фауны из Азии (см. раздел Обзор литературы). Наши результаты по биогеографическим сценариям для трех триб подсемейства Microhylinae дают взаимно противоположную картину и иллюстрируют как гипотезу происхождения фауны из Индии (трибы Kaloulini и Micrylettini), так и гипотезу происхождения фауны из Азии (триба Microhylini). Очевидно, это связано прежде

всего с тем, что картина, основанная на противопоставлении разных гипотез, является умозрительной и необходима исключительно для понимания конкретных процессов, происходивших в конкретное время и на конкретной территории. Если рассматривать историю происхождения какой-либо фауны в целом, то, очевидно, на разных этапах ее формирования неизбежно важность отдельных временных промежутков и произвольно выбранных регионов будет сильно варьировать. И наши результаты по исторической биогеографии подсемейства *Microhylinae* наглядно показывают, что представители этого подсемейства являются идеальными кандидатами для такого рода реконструкций и позволяют продемонстрировать всю огромную сложность происходивших за обозреваемый нами промежуток времени фаунистических процессов.

#### **5.4 Миниатюризация**

Среди позвоночных многочисленные клады рыб, лягушек и чешуйчатых рептилий соревнуются за звание рекордсмена по наименьшему абсолютному размеру тела, при этом сходясь на значениях (хоть и определяемых совершенно по-разному в этих кладах) около 8–12 мм (Hanken, Wake 1993). Этот кажущийся размерный предел привел исследователей к мысли о том, что должны существовать некие физиологические ограничения, препятствующие эволюции меньших размеров тела (Alexander, 1996; Hedges, Thomas, 2001; Scherz et al., 2019). Таким образом, виды, у которых наблюдается феномен миниатюризации, предоставляют обширные возможности для изучения размерных ограничений в физиологии и развитии позвоночных животных, в то время как клады, демонстрирующие миниатюризированные планы строения, предлагают возможности для понимания динамики эволюции размеров. Более того, миниатюризация часто связана с серьезными морфологическими перестройками и, как считается, сыграла значительную роль в формировании важнейших структур, таких как, например, внутреннее ухо млекопитающих (Lautenschlager et al., 2018). Поэтому понимание последствий миниатюризации имеет огромное значение и должно быть исследовано на самых разных примерах.

Лягушки, и особенно микрохилиды, имеют особую склонность к миниатюризации, при этом некоторые микрохилиды из различных подсемейств достигают на взрослой стадии размеров 12 мм или даже меньше (Clarke, 1996; Lehr, Coloma, 2008; Das, Haas, 2010; Rittmeyer et al., 2012; Oliver et al., 2017; Rakotoarison et al., 2017; Scherz et al., 2019). Несмотря на огромное разнообразие, на удивление мало исследований, в которых миниатюризация рассматривалась в сравнительном контексте внутри Microhylidae (например, фрагментарные данные об американских видах (de Sá et al. 2012; de Sá et al. 2019)). В данной работе мы продемонстрировали, что подсемейство Microhylinae представляют собой особенно интересную группировку для изучения миниатюризации, поскольку представители этого подсемейства неоднократно и независимо приходили к крайне малым размерам тела.

Довольно типичным образом для лягушек (Shine, 1979), большинство представителей группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* демонстрируют небольшой размерный диморфизм, смещенный в сторону самок. Существует слабая, но значимая положительная корреляция между логарифмом SVL самцов и половым диморфизмом размера, причем те виды, у которых имеются самые маленькие самцы имеют самый сильный смещенный в сторону самок диморфизм размера, и диморфизм уменьшается с увеличением SVL самцов. Таким образом, они подчиняются правилу Ренша (Rensch, 1950). Это может свидетельствовать, что в случае самок имеются более серьезные ограничители на изменения размера тела, связанные с, возможно, с необходимостью выделить большие ресурсы для размножения, поскольку даже у самых маленьких видов как правило наблюдаются кладки из нескольких десятков икринок. Лишь немногие виды перешли, по-видимому, быстро и независимо к диморфизму, ориентированному на самцов. Примечательно, что даже виды с крайне маленькими самцами могут быть иметь диморфизм смещенный в сторону самцов, например *Microhyla* sp. 1. Обычно считается, что диморфизм, смещенный в сторону самцов, связан с территориальностью и физической борьбой между самцами лягушек (Shine, 1979). Эти переходы к диморфизму, ориентированному на самцов, могут, таким образом,

быть связаны с изменениями в образе жизни в этих линиях. Тем не менее, такое состояние не кажется эволюционно стабильным, потому что мы не видим ни одного случая, где хотя бы пара сестринских видов имела диморфизм, смещенный в сторону самцов. Тем не менее, стоит заметить, что в настоящее время об экологии этих видов известно слишком мало, чтобы понять общие причины этих изменений.

Наши результаты ясно показывают, что группировка *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* подвергалась многократным событиям миниатюризации, причем сначала миниатюризировалась клада *Nanohyla*, причем независимо от сестринской клады *Microhyla*; их последним общим предком была небольшая лягушка (около 25,3 мм у самцов). Внутри рода *Microhyla* две большие клады независимо пришли к диапазону минимальных размеров, а также еще шесть других линий независимо стали миниатюризированными (пересекая порог SVL <20 мм). Эти повторные случаи миниатюризации дают возможность понять взаимосвязь определенных морфологических особенностей с крайним уменьшением размеров тела. Миниатюризация рода *Nanohyla*, по-видимому, связана с редукцией первого пальца, который у представителей *Nanohyla* часто уменьшается до размера бугорка, тогда как у *Microhyla* первый палец никогда не бывает меньше половины второго. Это напоминает паттерны, наблюдаемые у лягушек рода *Stumpffia* Voettger, 1881 с Мадагаскара, где уменьшение числа пальцев является отличительной чертой каждой крупной клады и где первый палец всегда сокращается первым, относительно других пальцев (Rakotoarison et al., 2017). Другой случай уменьшения фаланг у лягушек семейства Microhylidae был зарегистрирован для миниатюризованного южноамериканского рода *Chiasmocleis* Mehely, 1904 г. (de Sa et al., 2019). Однако, в отличие от *Stumpffia* и *Chiasmocleis*, даже в случае самые маленьких *Microhyla* и *Nanohyla* не наблюдается уменьшения второго и четвертого пальцев, хотя *Microhyla tatrix* имеет причудливую морфологию руки с особенно толстым и длинным третьим пальцем (Pouarkov et al., 2020), что схоже с примечательной особенностью самых маленьких видов *Stumpffia*, когда из всех пальцев остается только третий. Тем не

менее, ни *Nanohyla*, ни *Microhyla* в ходе эволюции не потеряли фаланги, даже когда пальцы были уменьшены в длину, тогда как у других миниатюризированных лягушек часто наблюдается уменьшение фаланговой формулы (Alberch, Gale 1983; Alberch, Gale 1985; Scherz et al. 2019). Тем не менее, существует тенденция перехода формы концевой фаланги первого от Т-образной к гантелевидной и к простой в ходе миниатюризации, что свидетельствует о сильной редукции, даже несмотря на то, что этот элемент до конца не исчезает.

В позвоночнике *Microhyla nepenthicola* и *Nanohyla arboricola* обнаруживается срастание первых двух пресакральных позвонков, что потенциально может быть связано с их крайне маленьким размером тела. Случаи частичного или полного сращения пресакральных позвонков не редкость у бесхвостых амфибий и традиционно рассматриваются как адаптация к водным (Cannatella, Trueb, 1988; Trueb et al., 2000) или полуроющим образом жизни. Ни то, ни другое не было зарегистрировано для *M. nepenthicola* и *N. arboricola*. Чрезвычайно маленький размер тела может служить еще одним многообещающим объяснением сращения позвонков. Известно, что несколько независимых линий семейства Microhylidae имеют сросшиеся позвонки, будучи при этом от маленьких до крайне маленьких размеров тела (Walker, 1973; Rittmeyer et al. 2012; Klages et al. 2013; de Sá et al. 2019). Тем не менее, некоторые другие явно миниатюризированные микрохилиды (Forlani et al. 2017; Scherz, Hawlitschek et al. 2017; Scherz et al. 2019) не демонстрируют никаких свидетельств слияния позвонков. Наиболее любопытны в этом плане случаи других лягушек, которые размножаются в фитотелматах, таких как жабы *Blythophryne beryet* (Chandramouli et al., 2016) и микрохилиды *Melanophryne carpish* (Lehr et al., 2007), у которых срослись по крайней мере первые два позвонка, при этом сами лягушки остались среднего размера (SVL до 27,4 мм и 34,5 мм, соответственно), и которые говорят в пользу такой закономерности. Крайне любопытно, что сращение позвонков также наблюдается и в роде *Phrynella*, которая и ведет древесный образ жизни, и размножается в фитотелматах, при этом оставаясь не слишком маленькими по размеру (SVL > 20 мм). Такое несоответствие может означать, что

слияние пресакральных позвонков, наблюдаемое у *M. nepenthicola* и *N. arboricola*, может служить адаптацией к их особому образу жизни, а не самой миниатюризацией. По всей видимости переход к определенному образу жизни у *Microhylinae* связан с специфической морфологией. У лягушек, размножающихся в фитотелматах, заметны независимые изменения в строении позвоночника, выраженные как в укорочении тел позвонков, так и в полном сращении некоторых из них. По всей видимости, это может быть связано с эмбрионизацией, характерной для таких лягушек. В таком случае, вследствие гетерохронии процессов развития, разные элементы скелета нередко срастаются.

Еще одна заметная особенность скелета – наличие ключиц у лягушек родов *Chaperina* и *Glyphoglossus*, за исключением *G. molossus*, и полное их отсутствие у всех других родов. Как было показано ранее (Emerson, 1984), фирмистернальное устройство плечевого пояса может поддерживать структурную целостность и без ключиц, одна из основных функций которых заключается в стабилизации сустава во время приземления (Jenkins Jr, 1974). В случае редукции ключиц, их функции берут на себя коракоиды. Поскольку чем меньше масса тела, тем ниже требуется жесткость скелета (Currey, 1967), ключицы являются очевидным кандидатом для полной или частичной редукции в ходе эволюции у лягушек небольшого размера. Согласно нашей реконструкции, общий предок *Nanohyla* и *Microhyla* был умеренно маленьким (около 25 мм), что дает нам возможность размышлять о причине редукции ключиц в ходе эволюции этих лягушек. Такое объяснение так же имеет некоторую перспективу в случае миниатюрных лягушек родов *Micryletta*, *Mysticellus* и *Phrynella*, однако плохо применимо к крупным лягушкам родов *Kaloula* и *Uperodon*, а также к гигантскому *Glyphoglossus molossus*. Отсутствие биомеханической модели и каких бы то ни было палеонтологических находок не дают возможности с уверенностью рассуждать об эволюции структур плечевого пояса у этих лягушек.

В черепе и *Nanohyla*, и *Microhyla* демонстрируют смещение вперед челюстного сочленения у миниатюризированных видов, но другие особенности уникальны для каждой клады, включая длинный слуховой отросток чешуйчатой

кости *Nanohyla* (по сравнению с уменьшением слухового отростка в роде *Microhyla*), или срастание сфенетмоида у *Nanohyla* с парасфеноидом (по сравнению с отсутствием срастания между этими структурами у *Microhyla*).

Широкий спектр общих черт и различий как внутри этих клад, так и по сравнению между этими кладами и другими миниатюризированными лягушками, подчеркивает степень, в которой миниатюризация происходит за счет как параллельных процессов и закономерностей, так и случайности. В линиях *Nanohyla* и *Microhyla*, по-видимому, независимо происходит уменьшение квадратно-скуловой кости и потеря ее связи с верхнечелюстной костью, и, как следствие, переход на поддержку суспензориума крыловидной костью. Такая особенность устройства челюсти иногда наблюдается у других миниатюризированных видов микрохилид (например, *Anodonthyla eximia* Scherz, Hutter, Rakotoarison, Riemann, Rödel, Ndriantsoa, Glos, Roberts, Crottini, Vences & Glaw (Scherz et al., 2019), но, что удивительно, в данном случае потеря сочленения квадратно-скуловой кости с верхнечелюстной костью не связана с размером тела; даже самые крупные виды *Microhyla* из группы *M. berdmorei* также демонстрируют устройство челюсти с поддержкой через крыловидную кость, но согласно нашим результатам не предполагается, что они прошли через процесс крайнего уменьшения размеров тела, которое, как можно было бы ожидать, привело к таким характерным изменениям. Таким образом, этот случай является крайне информативным, поскольку всегда необходимо с осторожностью интерпретировать наблюдаемые особенности как возможные последствия миниатюризации, поскольку они на самом деле могли возникнуть из-за других факторов отбора. Интересно, что некоторые виды в пределах *Nanohyla* и *Microhyla* снова увеличили размер тела по сравнению с размером тела предков, который был <18 мм. Эти виды заслуживают дальнейшего исследования, потому что случаи увеличения размеров тела после миниатюризации могут демонстрировать отличительные черты (например, потенциально безвозвратную потерю анатомических особенностей, таких как пальцы), что может привести к морфологическим инновациям (Hanken, Wake, 1993b).

Наконец, хотя они не миниатюризированы, стоит также упомянуть об особенностях остеологии *Glyphoglossus* и особенно причудливого вида *G. molossus*. Остеология *G. yunnanensis* довольно типична для крупноразмерной микрохилиды с длинными тонкими костями конечностей и почти треугольным черепом, как, например, представители рода *Kaloula* и некоторые виды *Uperodon*. *Glyphoglossus molossus*, однако, демонстрирует радикальную остеологическую модификацию, связанную с его более роющим образом жизни, от утолщенных костей задних и передних конечностей до небольшого округлого черепа и сильно измененного первого пресакрального позвонка. Своеобразная приплюснутая морда у этого вида образована большой хондрифицированной структурой, напоминающей бороду, которая не срослась с какими-либо костями передней части черепа и челюстей. Его особенности в строении конечностей и черепа напоминают других хорошо роющих лягушек, например, *Breviceps gibbosus* (Linnaeus, 1758) и *Barygenys maculata* Menzies & Tyler (Van Dijk, 2001; Menzies, 2020), и, очевидно, заслуживают дополнительных и более глубоких исследований, поскольку особенности, возникающие при эволюционном увеличении размеров тела, могут представлять не меньший интерес, чем миниатюризация.

## Заклучение

В данной работе мы представляем обновленную филогенетическую гипотезу для подсемейства *Microhylinae*. Исчерпывающая таксономическая ревизия для этой группы крайне затруднительна из-за большого количества узкоареальных или эндемичных видов в труднодоступных частях Южной и Юго-Восточной Азии. В настоящем исследовании, мы изучили данные мтДНК и яДНК от 102 из 116 признанных видов *Microhylinae* (90% всего разнообразия), при этом девять таксонов было описаны нами в ходе выполнения данной работы. Проведенная работа позволила получить наиболее полные данные о филогении для *Microhylinae* на сегодняшний день. Наши данные также подчеркивают важность полномасштабных исследований для оценки глобального биоразнообразия, филогенетических отношений и эволюционных паттернов в таких интересных для науки группах, как микрохилиды.

Мы впервые предлагаем подробный биогеографический сценарий для лягушек подсемейства *Microhylinae*. По нашим данным ранние этапы дифференциации подсемейства связаны с Индийским субконтинентом и Зондской сушей. Последний общий предок *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* очень рано проник в Индокитай, откуда затем происходило расселение по всем территориям Восточной и Юго-Восточной Азии, а также вторичная колонизация Индостана и Шри-Ланки. Общий предок родов *Kaloula*, *Uperodon* и *Phrynella* и родов *Micryletta* и *Mysticellus* напротив дифференцировался на территориях Индийского субконтинента, и оттуда в дальнейшем расселялся по всей Восточной и Юго-Восточной Азии и даже на Филиппины. Таким образом, подсемейство *Microhylinae* является идеальной модельной группой для изучения закономерностей формирования фауны, а полученные нами результаты демонстрируют сложную двустороннюю направленность фаунистических обменов между Индией и Евразией.

Группировка *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* демонстрирует очень динамичную эволюцию размеров тела и склонность к миниатюризации, по крайней мере, с девятью независимыми событиями миниатюризации,

реконструируемыми для *Microhyla* и *Nanohyla*. Конвергенция размеров тела у этих двух родов породила некоторое количество гомоплазий, но оба рода имеют уникальные апоморфные признаки. Ясно, однако, что для того, чтобы получить более полное представление о эволюции размеров у этих лягушек, необходима более обширная выборка. Наши результаты наглядно показывают, что лягушки Microhylidae представляют идеальную группу для изучения эволюции миниатюризации.

## 6. ВЫВОДЫ

1. Новая предлагаемая система подсемейства *Microhylinae* включает три трибы, девять родов и 116 видов (нами исследовано 102 из 116 номинальных видов подсемейства). На основании интегративного таксономического подхода показана родовая самостоятельность двух линий рода *Microhyla* sensu lato и описан новый для науки род — *Nanohyla*.
2. Роды *Microhyla*, *Nanohyla*, *Micryletta* и *Kaloula* характеризуются высоким уровнем генетической дифференциации и криптического разнообразия. По данным нашей работы описано восемь новых для науки видов в родах *Microhyla* и *Micryletta*, а один из видов *Nanohyla* сведен в младшие синонимы.
3. Подсемейство *Microhylinae* обособилось на границе мела и Палеоцена, стволовая радиация подсемейства происходила начиная с Эоцена. По нашим результатам, группировка *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* дифференцировалась в короткий промежуток времени в среднем Эоцене, а формирование остальных родов происходило начиная с позднего Эоцена.
4. Ранние этапы дифференциации *Microhylinae* определялись взаимодействием между Индийским субконтинентом и Зондской сушей. Последний общий предок трибы *Microhylini* происходит из Индокитая, откуда он расселился по территориям Восточной, Юго-Восточной Азии и Южной Азии. Происхождение триб *Kaloulini* и *Micrylettini* связано с Индийским субконтинентом, откуда в дальнейшем происходило их расселение в Восточную и Юго-Восточную Азию.
5. Миниатюризация в разных линиях *Microhylinae* происходила параллельно и привела к конвергенции по ряду морфологических признаков. Наиболее миниатюризированные формы наблюдаются в родах *Microhyla* и *Nanohyla* и их размеры могут быть связаны с особенностями экологии и размножения.

## **Благодарности**

Выражаю благодарность Н.А. Пояркову за ценные советы, наставления и помощь на всех этапах работы, А.А. Банниковой, Е.Н. Соловьевой, И.В. Артюшину, Т.В. Зыонгу, А.Н. Кузнецову, В.В. Шахпаронову и М.Д. Шерцу за ценные замечания, консультации, критику и помощь в выборе методов обработки материала, а также всем сотрудникам молекулярного кабинета кафедры Зоологии Позвоночных за содействие при выполнении данной работы. Благодарен А.Б. Васильевой, Е.А. Галояну, Н.Л. Орлову, К.Д. Мильто, А. Хаасу, Т. Амарасингхе, Д.М.С.С. Карунаратне, Тан Зо, Мэй Ту Чит, Тун Тун Оо, П. Павангкхананту, Ч. Суваннапуму, М. Хасану, Л.Т. Нгуену, Х. Оками, И. Дасу, С. Шонлебену и Д. Бикфорду за помощь в сборе материалов для генетической части данной работы. Крайне признателен В.Ф. Орловой и Р.А. Назарову за предоставление доступа к коллекциям Зоомузея МГУ, Д.В. Коросту, А.А. Полилову и Н.В. Крюковой за помощь с получением остеологических данных.

Работа была выполнена при поддержке гранта РНФ (22-14-00037) и гранта РФФИ (19-34-90167).

## 7. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананьева Н., Боркин Л., Даревский И., Орлов Н. Пятиязычный словарь названий животных // Амфибии и рептилии. М.: Русский язык. – 1988. – P. 560.
2. Agarwal I., Biswas S., Bauer A. M., Greenbaum E., Jackman T. R., Silva A. D., Batuwita S. Cryptic species, taxonomic inflation, or a bit of both? New species phenomenon in Sri Lanka as suggested by a phylogeny of dwarf geckos (Reptilia, Squamata, Gekkonidae, Cnemaspis) // *Systematics and Biodiversity*. – 2017. – V. 15, № 5. – P. 427-439.
3. Aitchison J. C., Ali J. R., Davis A. M. When and where did India and Asia collide? // *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*. – 2007. – V. 112, № B5. – P.
4. Alexander R. M. Biophysical problems of small size in vertebrates // – 1996. – V. № 69. – P. 3-14.
5. Ali J. R., Aitchison J. C. Gondwana to Asia: plate tectonics, paleogeography and the biological connectivity of the Indian sub-continent from the Middle Jurassic through latest Eocene (166–35 Ma) // *Earth-Science Reviews*. – 2008. – V. 88, № 3. – P. 145-166.
6. Bain R. H., Nguyen Q. T. Three new species of narrow-mouth frogs (genus: *Microhyla*) from Indochina, with comments on *Microhyla annamensis* and *Microhyla palmipes* // *Copeia*. – 2004. – V. 2004, № 3. – P. 507-524.
7. Biju S., Garg S., Kamei R. G., Maheswaran G. A new *Microhyla* species (Anura: Microhylidae) from riparian evergreen forest in the eastern Himalayan state of Arunachal Pradesh, India // *Zootaxa*. – 2019. – V. 4674, № 1. – P. 17-38.
8. Blommers-Schlösser R. M. Systematic relationships of the Mantellinae Laurent 1946 (Anura Ranoidea) // *Ethology Ecology & Evolution*. – 1993. – V. 5, № 2. – P. 199-218.
9. Bossuyt F., Milinkovitch M. C. Amphibians as indicators of early tertiary "out-of-India" dispersal of vertebrates // *Science*. – 2001. – V. 292, № 5514. – P. 93-95.
10. Bossuyt F., Roelants K. Frogs and toads (Anura) // *The Timetree of Life*. Oxford University Press, New York. – 2009. – V. 1 – № 1 – P. 357-364.

11. Cannatella D. C., Trueb L. Evolution of pipoid frogs: morphology and phylogenetic relationships of Pseudhymenochirus // *Journal of Herpetology*. – 1988. – V. № – P. 439-456.
12. Cannon C. H., Morley R. J., Bush A. B. The current refugial rainforests of Sundaland are unrepresentative of their biogeographic past and highly vulnerable to disturbance // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2009. – V. 106, № 27. – P. 11188-11193.
13. Chandramouli S., Vasudevan K., Harikrishnan S., Dutta S. K., Janani S. J., Sharma R., Das I., Aggarwal R. K. A new genus and species of arboreal toad with phytotelmonous larvae, from the Andaman Islands, India (Lissamphibia, Anura, Bufonidae) // *ZooKeys*. – 2016. – V. № 555. – P. 57.
14. Clarke B. Small size in amphibians--Its ecological and evolutionary implications // – 1996. – V. № 69. – P. 201-224.
15. Cooper A., Lalueza-Fox C., Anderson S., Rambaut A., Austin J., Ward R. Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution // *Nature*. – 2001. – V. 409, № 6821. – P. 704-707.
16. Currey J. The failure of exoskeletons and endoskeletons // *Journal of morphology*. – 1967. – V. 123, № 1. – P. 1-16.
17. Das I., Haas A. New species of *Microhyla* from Sarawak: Old World's smallest frogs crawl out of miniature pitcher plants on Borneo (Amphibia: Anura: Microhylidae) // *Zootaxa*. – 2010. – V. 2571, № – P. 37-52.
18. Das I., Min P. Y., Hsu W. W., Hertwig S. T., Haas A. Red Hot Chili Pepper. A New *Calluella* Stoliczka, 1872 (Lissamphibia: Anura: Microhylidae) from Sarawak, East Malaysia (Borneo) // *Zootaxa*. – 2014. – V. 3785, № 4. – P. 550-560.
19. Das I., van Dijk P. P. Species richness and endemism of the herpetofauna of South and Southeast Asia // *The Raffles Bulletin of Zoology*. – 2013. – V. № 29. – P. 269-277.
20. De Bruyn M., Stelbrink B., Morley R. J., Hall R., Carvalho G. R., Cannon C. H., van den Bergh G., Meijaard E., Metcalfe I., Boitani L. Borneo and Indochina are major

evolutionary hotspots for Southeast Asian biodiversity // *Systematic Biology*. – 2014. – V. 63, № 6. – P. 879-901.

21. de Sá R. O., Streicher J. W., Sekonyela R., Forlani M. C., Loader S. P., Greenbaum E., Richards S., Haddad C. F. Molecular phylogeny of microhylid frogs (Anura: Microhylidae) with emphasis on relationships among New World genera // *BMC Evolutionary Biology*. – 2012. – V. 12, № 1. – P. 1-21.

22. Deepak V., Karanth P. Aridification driven diversification of fan-throated lizards from the Indian subcontinent // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2018. – V. 120, № – P. 53-62.

23. Dellicour S., Flot J. F. The hitchhiker's guide to single-locus species delimitation // *Molecular Ecology Resources*. – 2018. – V. 18, № 6. – P. 1234-1246.

24. Drummond A. J., Suchard M. A., Xie D., Rambaut A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 // *Molecular biology and evolution*. – 2012. – V. 29, № 8. – P. 1969-1973.

25. Dubois A. *Miscellanea taxinomica batrachologica (I)* // *Alytes*. – 1987. – V. 5, № – P. 7-95.

26. Dubois A., Ohler A., Pyron R. A. New concepts and methods for phylogenetic taxonomy and nomenclature in zoology, exemplified by a new ranked cladonomy of recent amphibians (Lissamphibia) // *Megataxa*. – 2021. – V. 5, № 1. – P. 1-738.

27. Emerson S. B. Morphological variation in frog pectoral girdles: testing alternatives to a traditional adaptive explanation // *Evolution*. – 1984. – V. № – P. 376-388.

28. Feng Y.-J., Blackburn D. C., Liang D., Hillis D. M., Wake D. B., Cannatella D. C., Zhang P. Phylogenomics reveals rapid, simultaneous diversification of three major clades of Gondwanan frogs at the Cretaceous–Paleogene boundary // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2017. – V. 114, № 29. – P. 5864-5870.

29. Frost D. R. *Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0* (28.12.2016). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA // – 2016.

30. Frost D. R. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (08/23/20) // Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA. – 2022.
31. Gadow H. Amphibia and reptiles. The Cambridge natural history. Vol. 8 // London, Macmillan. – 1901. – V. 13, № 668. – P. 181.
32. Garber P. A. Vertical clinging, small body size, and the evolution of feeding adaptations in the Callitrichinae // American Journal of Physical Anthropology. – 1992. – V. 88, № 4. – P. 469-482.
33. Garg S., Biju S. New microhylid frog genus from Peninsular India with Southeast Asian affinity suggests multiple Cenozoic biotic exchanges between India and Eurasia // Scientific reports. – 2019. – V. 9, № 1. – P. 1-13.
34. Garg S., Suyesh R., Das A., Jiang J., Wijayathilaka N., Amarasinghe A. T., Alhadi F., Vineeth K. K., Aravind N., Senevirathne G. Systematic revision of Microhyla (Microhylidae) frogs of South Asia: a molecular, morphological, and acoustic assessment // Vertebrate Zoology. – 2018. – V. 69, № 1. – P. 1-71.
35. Gorin V. A., Scherz M. D., Korost D. V., Poyarkov N. A. Consequences of parallel miniaturisation in Microhylinae (Anura, Microhylidae), with the description of a new genus of diminutive South East Asian frogs // Zoosystematics and Evolution. – 2021. – V. 97, № – P. 21.
36. Gorin V. A., Solovyeva E. N., Hasan M., Okamiya H., Karunarathna D. S., Pawangkhanant P., de Silva A., Juthong W., Milto K. D., Nguyen L. T. A little frog leaps a long way: compounded colonizations of the Indian Subcontinent discovered in the tiny Oriental frog genus Microhyla (Amphibia: Microhylidae) // PeerJ. – 2020. – V. 8, – e9411.
37. Gower D. J., Kupfer A., Oommen O. V., Himstedt W., Nussbaum R. A., Loader S. P., Presswell B., Müller H., Krishna S. B., Boistel R. A molecular phylogeny of ichthyophiid caecilians (Amphibia: Gymnophiona: Ichthyophiidae): out of India or out of South East Asia? // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. – 2002. – V. 269, № 1500. – P. 1563-1569.

38. Griffith H. Miniaturization and elongation in Eumeces (Sauria: Scincidae) // *Copeia*. – 1990. – V. № – P. 751-758.
39. Grismer J. L., Schulte J. A., Alexander A., Wagner P., Travers S. L., Buehler M. D., Welton L. J., Brown R. M. The Eurasian invasion: phylogenomic data reveal multiple Southeast Asian origins for Indian Dragon Lizards // *BMC evolutionary biology*. – 2016. – V. 16, № 1. – P. 43.
40. Günther R. Derived reproductive modes in New Guinean anuran amphibians and description of a new species with paternal care in the genus *Callulops* (Microhylidae) // *Journal of Zoology*. – 2006. – V. 268, № 2. – P. 153-170.
41. Hall R. Late Jurassic–Cenozoic reconstructions of the Indonesian region and the Indian Ocean // *Tectonophysics*. – 2012. – V. 570, № – P. 1-41.
42. Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // – 1999. – V. 41, № 41. – P. 95-98.
43. Hanken J. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1984. – V. 23, № 1. – P. 55-75.
44. Hanken J. Morphological novelty in the limb skeleton accompanies miniaturization in salamanders // *Science*. – 1985. – V. 229, № – P. 871-875.
45. Hanken J., Wake D. B. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1993a. – V. № – P. 501-519.
46. Hanken J., Wake D. B. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1993b. – V. 24, № 1. – P. 501-519.
47. Harikrishnan S., Vasudevan K., De Silva A., Deepak V., Kar N. B., Naniwadekar R., Lalremruata A., Prasoon K. R., Aggarwal R. K. Phylogeography of *Dasia Gray, 1830* (Reptilia: Scincidae), with the description of a new species from southern India // *Zootaxa*. – 2012. – V. 3233, № 1. – P. 37-51.
48. Harper E. B., Measey G. J., Patrick D. A., Menegon M., Vonesh J. R., Swilla I. Field guide to the amphibians of the Eastern Arc Mountains and Coastal Forests of

Tanzania and Kenya // Nairobi, Kenya: Camerapix Publishers International. – 2010. – V. 114, P – 148.

49. Hedges S. B., Nussbaum R. A., Maxson L. R. Caecilian phylogeny and biogeography inferred from mitochondrial DNA sequences of the 12S rRNA and 16S rRNA genes (Amphibia: Gymnophiona) // Herpetological Monographs. – 1993. – V. № – P. 64-76.

50. Hedges S. B., Thomas R. At the lower size limit in amniote vertebrates: a new diminutive lizard from the West Indies // Caribbean journal of Science. – 2001. – V. 37, № 3/4. – P. 168-173.

51. Inger R. F. Distribution of amphibians in southern Asia and adjacent islands // Patterns of distribution of amphibians: a global perspective. – 1999. – V. № – P. 445-482.

52. Jenkins Jr F. A. The movement of the shoulder in clavicate and a clavicate mammals // Journal of Morphology. – 1974. – V. 144, № 1. – P. 71-83.

53. Kalyaanamoorthy S., Minh B. Q., Wong T. K., Von Haeseler A., Jermin L. S. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nature methods. – 2017. – V. 14, № 6. – P. 587-589.

54. Karanth P. K. Out-of-India Gondwanan origin of some tropical Asian biota // Current Science. – 2006. – V. 90, № 6. – P. 789-792.

55. Karunarathna S., Poyarkov N. A., De Silva A., Madawala M., Botejue M., Gorin V. A., Surasinghe T., Gabadage D., Ukuwela K., Bauer A. M. Integrative taxonomy reveals six new species of day geckos of the genus *Cnemaspis* Strauch, 1887 (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) from geographically isolated hill forests in Sri Lanka // Vertebrate Zoology. – 2019. – V. 64, № – P. 247-298.

56. Katoh K., Standley D. M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // Molecular biology and evolution. – 2013. – V. 30, № 4. – P. 772-780.

57. Klaus S., Schubart C. D., Streit B., Pfenninger M. When Indian crabs were not yet Asian-biogeographic evidence for Eocene proximity of India and Southeast Asia // BMC Evolutionary Biology. – 2010. – V. 10, № 1. – P. 287.

58. Krause D. W., Rogers R. R., Forster C. A., Hartman J. H., Buckley G. A., Sampson S. D. The Late Cretaceous vertebrate fauna of Madagascar: implications for Gondwanan paleobiogeography // *GSA Today*. – 1999. – V. 9, № 8. – P. 1-7.
59. Kurabayashi A., Matsui M., Belabut D. M., Yong H.-S., Ahmad N., Sudin A., Kuramoto M., Hamidy A., Sumida M. From Antarctica or Asia? New colonization scenario for Australian-New Guinean narrow mouth toads suggested from the findings on a mysterious genus *Gastrophrynoidea* // *BMC evolutionary biology*. – 2011a. – V. 11, № 1. – P. 1.
60. Kurabayashi A., Matsui M., Belabut D. M., Yong H.-S., Ahmad N., Sudin A., Kuramoto M., Hamidy A., Sumida M. From Antarctica or Asia? New colonization scenario for Australian-New Guinean narrow mouth toads suggested from the findings on a mysterious genus *Gastrophrynoidea* // *BMC Evolutionary Biology*. – 2011b. – V. 11, № 1. – P. 175.
61. Laurent R. Sous-classe des lissamphibiens (Lissamphibia). Systématique // *Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie*. – 1986. – V. 14, № – P. 594-797.
62. Lautenschlager S., Gill P. G., Luo Z.-X., Fagan M. J., Rayfield E. J. The role of miniaturization in the evolution of the mammalian jaw and middle ear // *Nature*. – 2018. – V. 561, № 7724. – P. 533-537.
63. Lee K. H., Shaner P. J. L., Lin Y. P., Lin S. M. Geographic variation in advertisement calls of a Microhylid frog—testing the role of drift and ecology // *Ecology and Evolution*. – 2016. – V. 6, № 10. – P. 3289-3298.
64. Lehr E., Coloma L. A. A minute new ecuadorian Andean frog (Anura: Strabomantidae, *Pristimantis*) // *Herpetologica*. – 2008. – V. 64, № 3. – P. 354-367.
65. Lehr E., Trueb L., Venegas P. J., Arbeláez E. Descriptions of the tadpoles of two Neotropical microhylid frogs, *Melanophryne carpish* and *Nelsonophryne aequatorialis* (Anura: Microhylidae) // *Journal of Herpetology*. – 2007. – V. 41, № 4. – P. 581-589.
66. Li J.-T., Li Y., Klaus S., Rao D.-Q., Hillis D. M., Zhang Y.-P. Diversification of rhacophorid frogs provides evidence for accelerated faunal exchange between India

and Eurasia during the Oligocene // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2013. – V. 110, № 9. – P. 3441-3446.

67. Macey J. R., Schulte J. A., Larson A., Ananjeva N. B., Wang Y., Pethiyagoda R., Rastegar-Pouyani N., Papenfuss T. J. Evaluating trans-Tethys migration: an example using acrodont lizard phylogenetics // *Systematic Biology*. – 2000. – V. 49, № 2. – P. 233-256.

68. Marshall L. G., Corruccini R. S. Variability, evolutionary rates, and allometry in dwarfing lineages // *Paleobiology*. – 1978. – V. 4, № 2. – P. 101-119.

69. Matsui M., Hamidy A., Belabut D. M., Ahmad N., Panha S., Sudin A., Khonsue W., Oh H.-S., Yong H.-S., Jiang J.-P. Systematic relationships of Oriental tiny frogs of the family Microhylidae (Amphibia, Anura) as revealed by mtDNA genealogy // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2011. – V. 61, № 1. – P. 167-176.

70. McDiarmid R. W., Altig R. Tadpoles: the biology of anuran larvae University of Chicago Press, 1999. –

71. McPartlin C. Osteology of *Calluella guttulata* (Blyth 1855) and associated commentary on evolution in the family Microhylidae (Anura) // – 2010. – V. № – P.

72. Menzies J. I. The musculoskeletal system and natural history of *Barygenys maculata* (Anura, Microhylidae) a burrowing frog of New Guinea // *Transactions of the Royal Society of South Australia*. – 2020. – V. 144, № 1. – P. 27-65.

73. Minh B. Q., Nguyen M. A. T., von Haeseler A. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // *Molecular biology and evolution*. – 2013. – V. 30, № 5. – P. 1188-1195.

74. Morley R. J. Origin and evolution of tropical rain forests John Wiley & Sons, 2000. P – 131.

75. Nguyen L.-T., Schmidt H. A., Von Haeseler A., Minh B. Q. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Molecular biology and evolution*. – 2015. – V. 32, № 1. – P. 268-274.

76. Oliver L. A., Prendini E., Kraus F., Raxworthy C. J. Systematics and biogeography of the *Hylarana* frog (Anura: Ranidae) radiation across tropical

Australasia, Southeast Asia, and Africa // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2015. – V. 90, № – P. 176-192.

77. Oliver P. M., Iannella A., Richards S. J., Lee M. S. Mountain colonisation, miniaturisation and ecological evolution in a radiation of direct-developing New Guinea Frogs (*Choerophryne*, *Microhylidae*) // *PeerJ*. – 2017. – V. 5, № 1 – P. e3077.

78. Parker H. LXIII.—The *Brevicipitid* frogs of the Genus *Microhyla* // *Journal of Natural History*. – 1928. – V. 2, № 11. – P. 473-499.

79. Parker H. W. *Monograph of the frogs of the family Microhylidae* // – 1934. – V. № – P.

80. Peloso P. L., Frost D. R., Richards S. J., Rodrigues M. T., Donnellan S., Matsui M., Raxworthy C. J., Biju S., Lemmon E. M., Lemmon A. R. The impact of anchored phylogenomics and taxon sampling on phylogenetic inference in narrow-mouthed frogs (*Anura*, *Microhylidae*) // *Cladistics*. – 2015. – V. 1 № 1 – P 1–19.

81. Peloso P. L., Frost D. R., Richards S. J., Rodrigues M. T., Donnellan S., Matsui M., Raxworthy C. J., Biju S., Lemmon E. M., Lemmon A. R. The impact of anchored phylogenomics and taxon sampling on phylogenetic inference in narrow-mouthed frogs (*Anura*, *Microhylidae*) // *Cladistics*. – 2016. – V. 32, № 2. – P. 113-140.

82. Poyarkov J. N., Gorin V., Zaw T., Kretova V., Gogoleva S., Pawangkhanant P., Che J. On the road to Mandalay: contribution to the *Microhyla* Tschudi, 1838 (*Amphibia: Anura: Microhylidae*) fauna of Myanmar with description of two new species // *Zoological research*. – 2019. – V. 40, № 4. – P. 244-276.

83. Poyarkov N. A., Pawangkhanant P., Gorin V. A., Juthong W., Suwannapoom C. A new species of miniaturised narrow-mouth frog of the genus *Microhyla* Tschudi, 1838 (*Amphibia: Anura: Microhylidae*) from northern Tenasserim, Thailand // *Journal of Natural History*. – 2020. – V. 54, № 23-24. – P. 1525-1558.

84. Poyarkov N. A., Van Nguyen T., Popov E. S., Geissler P., Pawangkhanant P., Neang T., Suwannapoom C., Orlov N. L. Recent progress in taxonomic studies, biogeographic analysis, and revised checklist of amphibians in Indochina // *Russian Journal of Herpetology*. – 2021. – V. 28, № 3A. – P. 1-110.

85. Poyarkov N. A., Vassilieva A. B., Orlov N. L., Galoyan E. A., Dao T. T. A., Le D. T. T., Kretova V. D., Geissler P. Taxonomy and distribution of narrow-mouth frogs of the genus *Microhyla* Tschudi, 1838 (Anura: Microhylidae) from Vietnam with descriptions of five new species // *Russian Journal of Herpetology*. – 2014a. – V. 21, № 2. – P 15-57 .
86. Poyarkov N. A., Vassilieva A. B., Orlov N. L., Galoyan E. A., Tran D., Le D. T. T., Kretova V. D., Geissler P. Taxonomy and distribution of narrow-mouth frogs of the genus *Microhyla* Tschudi, 1838 (Anura: Microhylidae) from Vietnam with descriptions of five new species // *Russian Journal of Herpetology*. – 2014b. – V. 21, № 2. – P. 89-148.
87. Puillandre N., Lambert A., Brouillet S., Achaz G. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation // *Molecular ecology*. – 2012. – V. 21, № 8. – P. 1864-1877.
88. Pyron R. A., Kandambi H. D., Hendry C. R., Pushpamal V., Burbrink F. T., Somaweera R. Genus-level phylogeny of snakes reveals the origins of species richness in Sri Lanka // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2013. – V. 66, № 3. – P. 969-978.
89. Rakotoarison A., Scherz M. D., Glaw F., Koehler J., Andreone F., Franzen M., Glos J., Hawlitschek O., Jono T., Mori A. Describing the smaller majority: integrative taxonomy reveals twenty-six new species of tiny microhylid frogs (genus *Stumpffia*) from Madagascar // *Vertebrate Zoology*. – 2017. – V. 67, № 3. – P. 271-398.
90. Rambaut A., Drummond A., Suchard M. Tracer v1. 6 <http://beast.bio.ed.ac.uk> // Tracer (visited on 2017-06-12). – 2007.
91. Ree R. H., Smith S. A. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis // *Systematic Biology*. – 2008. – V. 57, № 1. – P. 4-14.
92. Rehkämper G., Schuchmann K.-L., Schleicher A., Zilles K. Encephalization in hummingbirds (Trochilidae) // *Brain, behavior and evolution*. – 1991. – V. 37, № 2. – P. 85-91.

93. Rensch B. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße // *Bonner Zoologische Beiträge*. – 1950. – V. 1, № – P. 58-69.

94. Rittmeyer E. N., Allison A., Gründler M. C., Thompson D. K., Austin C. C. Ecological guild evolution and the discovery of the world's smallest vertebrate // *PLoS one*. – 2012. – V. 7, № 1. – P. e29797.

95. Rutschmann F., Eriksson T., Schönenberger J., Conti E. Did Crypteroniaceae really disperse out of India? molecular dating evidence from rbc L, ndh F, and rpl 16 intron sequences // *International Journal of Plant Sciences*. – 2004. – V. 165, № S4. – P. S69-S83.

96. Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. *Molecular cloning: a laboratory manual* Cold spring harbor laboratory press, 1989. P – 280

97. Scherz M. D., Hutter C. R., Rakotoarison A., Riemann J. C., Rödel M.-O., Ndriantsoa S. H., Glos J., Hyde Roberts S., Crottini A., Vences M. Morphological and ecological convergence at the lower size limit for vertebrates highlighted by five new miniaturised microhylid frog species from three different Madagascan genera // *Plos one*. – 2019. – V. 14, № 3. – P. e0213314.

98. Schmidt-Nielsen K., Knut S.-N. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge university press, 1984. –

99. Shine R. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia // *Copeia*. – 1979. – V. № – P. 297-306.

100. Sparks J. S. Molecular phylogeny and biogeography of the Malagasy and South Asian cichlids (Teleostei: Perciformes: Cichlidae) // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2004. – V. 30, № 3. – P. 599-614.

101. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 // *Molecular biology and evolution*. – 2013. – V. 30, № 12. – P. 2725-2729.

102. Tominaga A., Matsui M., Shimoji N., Khonsue W., Wu C. S., Toda M., Eto K., Nishikawa K., Ota H. Relict distribution of Microhyla (Amphibia: Microhylidae) in the Ryukyu Archipelago: high diversity in East Asia maintained by insularization // *Zoologica Scripta*. – 2019. – V. 48, № 4. – P. 440-453.

103. Trueb L., Pugener A., Maglia A. Ontogeny of the bizarre // *Herpetological Review*. – 2000. – V. 31, № 1. – P. 8.
104. Tu N., Yang M., Liang D., Zhang P. A large-scale phylogeny of Microhylidae inferred from a combined dataset of 121 genes and 427 taxa // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2018. – V. 126, № – P. 85-91.
105. Van Bocxlaer I., Roelants K., Biju S., Nagaraju J., Bossuyt F. Late Cretaceous vicariance in Gondwanan amphibians // *PloS one*. – 2006. – V. 1, № 1. – P. e74.
106. van der Meijden A., Vences M., Hoegg S., Boistel R., Channing A., Meyer A. Nuclear gene phylogeny of narrow-mouthed toads (Family: Microhylidae) and a discussion of competing hypotheses concerning their biogeographical origins // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2007. – V. 44, № 3. – P. 1017-1030.
107. Van Dijk D. Osteology of the ranoid burrowing African anurans *Breviceps* and *Hemisus* // *African Zoology*. – 2001. – V. 36, № 2. – P. 137-141.
108. Vences M., Guayasamin J. M., Miralles A., De La Riva I. To name or not to name: criteria to promote economy of change in Linnaean classification schemes // *Zootaxa*. – 2013. – V. 3636, № 2. – P. 201–244-201–244.
109. Vineeth K. K., Radhakrishna U., Godwin R., Anwasha S., Rajashekhar K. P., Aravind N. A new species of *Microhyla* Tschudi, 1838 (Anura: Microhylidae) from West Coast of India: an integrative taxonomic approach // *Zootaxa*. – 2018. – V. 4420, № 2. – P. 151-179.
110. Wake D. B. Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae University of Southern California, 1964. –
111. Wild E. R. New genus and species of Amazonian microhylid frog with a phylogenetic analysis of New World genera // *Copeia*. – 1995. – V. № – P. 837-849.
112. Wilkinson M., Sheps J. A., Oommen O. V., Cohen B. L. Phylogenetic relationships of Indian caecilians (Amphibia: Gymnophiona) inferred from mitochondrial rRNA gene sequences // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2002. – V. 23, № 3. – P. 401-407.

113. Woodruff D. S. Biogeography and conservation in Southeast Asia: how 2.7 million years of repeated environmental fluctuations affect today's patterns and the future of the remaining refugial-phase biodiversity // *Biodiversity and Conservation*. – 2010. – V. 19, № 4. – P. 919-941.
114. Yu Y., Harris A. J., Blair C., He X. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2015. – V. 87, № – P. 46-49.
115. Yuan Z.-Y., Suwannapoom C., Yan F., Poyarkov Jr N. A., Nguyen S. N., Chen H.-m., Chomdej S., Murphy R. W., Che J. Red River barrier and Pleistocene climatic fluctuations shaped the genetic structure of *Microhyla fissipes* complex (Anura: Microhylidae) in southern China and Indochina // *Current Zoology*. – 2016. – V. 62, № 6. – P. 531-543.
116. Zhang J., Kapli P., Pavlidis P., Stamatakis A. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements // *Bioinformatics*. – 2013. – V. 29, № 22. – P. 2869-2876.
117. Zug G. R., Vitt L., Caldwell J. P. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles* Academic Press, 2001. –
118. Zweifel R. G., de la Neblina Expedition C. A new genus and species of microhylid frog from the Cerro de la Neblina region of Venezuela and a discussion of relationships among New World microhylid genera. *American Museum novitates*; no. 2863 // – 1986. – V. 1 – P 1-15.

## 8. ПРИЛОЖЕНИЕ

**Таблица приложения 1.** Список исследованных проб подсемейства *Microhylinae*, звездочкой (\*) обозначены пробы для датирования и биогеографического анализа.

Вид	Локалитет	Музейный номер	12S рPHK	16S рPHK	BDNF	Источник
<i>Microhyla achatina</i> *	Indonesia, Java, Ungaran	MZB Amp 16402	AB634598	AB634656	KM509299	Matsui et al., 2011
<i>Microhyla achatina</i>	Indonesia, Java, Gede Pangrango	MDK 24	AB634599	AB634657		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla achatina</i>	Indonesia, Java, Ungaran	–	KM509162			Peloso et al., 2015
<i>Microhyla achatina</i> *	Indonesia, Java, Ujung Kulong	ZMMU A5070	MN534670	MN534462 & MN534563	MN534402	наши данные
<i>Microhyla achatina</i>	Indonesia, Java, Ujung Kulong	ZMMU A5054-1	MN534671	MN534463 & MN534564		наши данные
<i>Microhyla achatina</i>	Indonesia, Java, Ujung Kulong	ZMMU A5054-2	MN534672	MN534464 & MN534565		наши данные
<i>Microhyla annamensis</i> *	Vietnam, Lam Dong, Bidoup, Nui Ba NP	ZMMU A5075-06	MN534748	MN534533 & MN534639	MN534443	наши данные
<i>Microhyla annamensis</i>	Vietnam, Dak Lak, Chu Yang Sin NP	ZMMU A4899-99	MN534749	MN534534 & MN534640		наши данные
<i>Microhyla annectens</i>	Malaysia, Pahang, Cameron	KUHE 52438	AB634601	AB634659		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla annectens</i>	Malaysia, Selangor, Genting	KUHE 53373	AB634600	AB634658		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla annectens</i> *	Malaysia, Selangor, Genting	ZMMU A6042-1	MN534746	MN534531 & MN534637	MN534442	наши данные
<i>Microhyla annectens</i>	Malaysia, Selangor, Genting	ZMMU A6042-2	MN534747	MN534532 & MN534638		наши данные
<i>Microhyla arboricola</i> *	Vietnam, Dak Lak, Lak, Chu Yang Sin NP	ZMMU A4845-60	MN534759	MN534543 & MN534650	MN534446	наши данные
<i>Microhyla arboricola</i>	Vietnam, Dak Lak, Lak, Chu Yang Sin NP	ZMMU A5051	MN534758	MN534542 & MN534649		наши данные
<i>Microhyla arboricola</i>	Vietnam, Khanh Hoa, Hon Ba NR, Hon Ba mt.	ZMMU A5052-65	MN534760	MN534544 & MN534651		наши данные
<i>Microhyla arboricola</i> *	Vietnam, Khanh Hoa, Hon Ba NR, Hon Ba mt.	ZMMU A5052-67	MN534761	MN534545 & MN534652	MN534447	наши данные
<i>Microhyla aurantiventris</i> *	Vietnam, Gia Lai, Kon Ka Kinh NP	ITBCZ-4360	MN534727	MH286427	MN534431	Nguyen et al., 2019
<i>Microhyla aurantiventris</i>	Vietnam, Gia Lai, Kon Ka Kinh NP	ITBCZ-4361	MN534728	MH286426		Nguyen et al., 2019
<i>Microhyla beilunensis</i>	China, Zhejiang, Ningbo, Beilun, Chaiqiao	CIB BL003	MH234522	MH234536		Zhang et al., 2018

<i>Microhyla beilunensis</i> *	China, Sichuan	CIB 20070248	AB634611	AB634669		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla berdmorei</i>	Malaysia, Selangor, Gombak	KUHE 52034	AB598314	AB598338		Matsui, 2011
<i>Microhyla berdmorei</i> *	Indonesia, Sumatra, Bengkulu	MZB Amp 16413	AB634602	AB634660	KC180094	Matsui et al., 2011
<i>Microhyla berdmorei</i>	Indonesia, Kalimantan, Paramasan	MZB Amp 15270	AB634603	AB634661		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla berdmorei</i> *	Malaysia, Terengganu, Besut	KUHE 52373	AB634604	AB634662		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla berdmorei</i>	Thailand, Phrae, Mae Yom	KUHE 21992	AB634609	AB634667		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla berdmorei</i> *	Malaysia, Borneo, Sabah	RMBR 2153	MN534706	MN534498 & MN534599	KC180094	наши данные
<i>Microhyla berdmorei</i> *	Malaysia, Taman Negara NP	ZMMU NAP-06744	MN534707	MN534499 & MN534600	KC180094	наши данные
<i>Microhyla berdmorei</i> *	Bangladesh, Bandarban	IABHU-3862	MN534709	MN534501 & MN534602	KC180094	наши данные
<i>Microhyla berdmorei</i>	Bangladesh, Sylhet	DFBGBAU Msp G-7	MN534708	MN534500 & MN534601		наши данные
<i>Microhyla berdmorei</i>	Thailand, Suratthani, Khao Sok NP	ZMMU NAP-04133	MN534711	MN534503 & MN534604		наши данные
<i>Microhyla berdmorei</i>	Vietnam, Tay Ninh, Lo Go, Xa Mat NP	ZMMU NAP-03595	MN534710	MN534502 & MN534603		наши данные
<i>Microhyla berdmorei</i>	Vietnam, Lam Dong, Bidoup, Nui Ba NP, Giang Ly	ZMMU A5073-21	MN534714	MN534505 & MN534607		наши данные
<i>Microhyla berdmorei</i> *	Vietnam, Kon Tum, Kon Plong	ZPMSU 06364	MN534712	MN534504 & MN534605	KC180094	наши данные
<i>Microhyla berdmorei</i>	Laos, Khammouan, Nakai-Nam Theun	ZISP FN-00237	MN534713	MN534606		наши данные
<i>Microhyla bermodrei</i>	Bangladesh, Sylhet, Golapganj	DFBGBAU 418		AB530540		Hasan et al., 2012
<i>Microhyla bermodrei</i>	Bangladesh, Sylhet, Golapganj	DFBGBAU 419		AB530542		Hasan et al., 2012
<i>Microhyla bermodrei</i>	Malaysia, Gombak FSC	IABHU 21019		AB530638		Hasan et al., 2014
<i>Microhyla borneensis</i> *	Malaysia, Sarawak, Kidi	FN 1874ZAC600		MN534550 & MN534657	MN534394	наши данные
<i>Microhyla butleri</i>	Vietnam, Thua Thien-Hue, A Roang, A Luoi	KUHE 40591	AB634606	AB634664		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla butleri</i>	China, Taiwan, Tainan	KUHE 44203	AB634607	AB634665		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla butleri</i>	Malaysia, Kuala Lumpur	–		KT285802		Yong et al., 2016

<i>Microhyla butleri</i> *	Myanmar, Kachin, Indawgyi, In Gyin Taung mt.	ZMMU A6036	MK208937		MN534435	Poyarkov et al., 2019
<i>Microhyla butleri</i> *	Malaysia, Tasik Pedu Lake, Kedah	ZMMU NAP-06827	MN534734	MN534521 & MN534625	MN534434	наши данные
<i>Microhyla butleri</i> *	Vietnam, Hai Phong, Cat Ba NP	ZMMU A6037	MN534729	MN534516 & MN534620	MN534432	наши данные
<i>Microhyla butleri</i>	Vietnam, Hai Phong, Cat Ba NP	ZMMU A6038	MN534731	MN534518 & MN534622		наши данные
<i>Microhyla butleri</i> *	Vietnam, Ba Ria, Vung Tau, Binh Chau, Phuok Buu NP	ZMMU A4922-64	MN534732	MN534519 & MN534623	MN534433	наши данные
<i>Microhyla butleri</i>	Vietnam, Lam Dong, Bao Loc, Loc Bao forestry	ZMMU NAP-02815	MN534733	MN534520 & MN534624		наши данные
<i>Microhyla butleri</i>	Vietnam, Quang Binh, Ke Go	ZMMU A5549-96	MN534730	MN534517 & MN534621		наши данные
<i>Microhyla butleri</i> *	China, Taiwan, Kaohsiung, Yanchao, Zhongliao-shan mt.	ZMMU A5335-40	MN534735	MN534626	MN534436	наши данные
<i>Microhyla chakrapanii</i> *	India, Andaman Island, Havelock	ZISP 13874	MN534698	MN534490 & MN534591	MN534422	наши данные
<i>Microhyla chakrapanii</i> *	India, Andaman Island, Rangat	ZISP 13857	MN534697	MN534489 & MN534590	MN534421	наши данные
<i>Microhyla darreli</i> *	India, Kerala, Thiruvananthapuram, Karamana	ZSI/WGRC/V/A/962		MH807390	MH807429	Garg et al., 2019
<i>Microhyla eos</i> *	India, Arunachal Pradesh, Rani Jheel	ZSI A 14399		MN160599		Biju et al., 2019
<i>Microhyla fanjingshanensis</i> *	China, Guizhou	-	MF538787			Zhao et al., 2017
<i>Microhyla fissipes</i>	China, Sichuan	KUHE 27705	LC465675			Tominaga et al., 2019
<i>Microhyla fissipes</i> *	China, Anhui, Huang-shan mt.	KUHE 32943	AB201174	AB201185		Matsui et al., 2005
<i>Microhyla fissipes</i> *	China, Taiwan, Kaohsiung, Zhongliao-shan mt.	ZMMU A5333	MN534695	MN534487 & MN534588	MN534419	наши данные
<i>Microhyla fissipes</i> *	China, Zhejiang, Hangzhou, Da Tong Lu, Qi-shan NP	ZMMU NAP-6603	MN534696	MN534488 & MN534589	MN534420	наши данные
<i>Microhyla fodiens</i>	Myanmar, Magway, Pakoku	CAS 215851	KM509166			Peloso et al., 2015
<i>Microhyla fodiens</i>	Myanmar, Magway, Kan Pauk	ZMMU A5960	MK208926			наши данные

<i>Microhyla fodiens</i> *	Myanmar, Magway, Kan Pauk	ZMMU A5961	MK208927		MN534401	наши данные
<i>Microhyla gadjahmadai</i> *	Indonesia, Sumatra, Lampung	MZB Amp 15291	AB634622	AB634680		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla gadjahmadai</i>	Indonesia, Sumatra, Bengkulu	MZB Amp 16328	AB634623	AB634681		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla heymonsi</i> *	Thailand, Ranong	KUHE 23856	AB598312	AB598336	EF396020	Matsui, 2011
<i>Microhyla heymonsi</i>	Thailand, Kanchanaburi	KUHE UN (K1845)	AB201179	AB201190		Matsui et al., 2005
<i>Microhyla heymonsi</i>	China	–	NC006406			Zhang et al., 2005
<i>Microhyla heymonsi</i> *	Myanmar, Kachin, Indawgyi, In Gyin Taung mt.	ZMMU NAP-08277	MK208932		MN534404	наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i> *	China, Taiwan, Pingtung, Yongchin, Qi Kong	ZMMU A4975	MN534679	MN534471 & MN534572	MN534407	наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i>	China, Taiwan, Kaohsiung, Yanchao, Zhongliao-shan mt.	ZMMU A5334-45	MN534682	MN534474 & MN534575		наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i> *	Vietnam, Kien Giang, Phu Quoc island, Phu Quoc NP	ZMMU NAP-03780	MN534678	MN534470 & MN534571	MN534406	наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i>	Malaysia, Taman Negara NP	ZMMU NAP-06740	MN534684	MN534476 & MN534577		наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i> *	Malaysia, Taman Negara NP	ZMMU NAP-06741	MN534685	MN534477 & MN534578	MN534409	наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i> *	Indonesia, Sumatra, West Sumatra, Bukittinggi	ZMMU NAP-06887	MN534686	MN534478 & MN534579	MN534410	наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i> *	Thailand, Prachuap Khiri Khan	ZMMU A6045	MN534677	MN534469 & MN534570	MN534405	наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i>	Vietnam, Hai Phong, Cat Ba NP	ZMMU A6044	MN534681	MN534473 & MN534574		наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i>	Laos, Khammouan, Nakai-Nam Theun	ZISP FN-00101	MN534680	MN534472 & MN534573		наши данные
<i>Microhyla heymonsi</i> *	Vietnam, Kon Tum, Dak Glei, Ngoc Linh mt.	ZPMSU 04424	MN534683	MN534475 & MN534576	MN534408	наши данные
<i>Microhyla irrawaddy</i> *	Myanmar, Magway, Pakkoku	ZMMU A5966	MK208928		MN534403	наши данные
<i>Microhyla irrawaddy</i>	Myanmar, Magway, Pakkoku	ZMMU A5967	MK208929			наши данные

<i>Microhyla irrawaddy</i>	Myanmar, Magway, Kan Pauk	ZMMU A5975	MK208930			наши данные
<i>Microhyla irrawaddy</i>	Myanmar, Magway, Kan Pauk	ZMMU A5976	MK208931			наши данные
<i>Microhyla karunaratnei*</i>	Sri Lanka, Sinharaja FR	–	MN534738	MN534524 & MN534629	MN534438	наши данные
<i>Microhyla karunaratnei</i>	Sri Lanka, Sinharaja FR	–	MN534739	MN534525 & MN534630		наши данные
<i>Microhyla kodial</i>	India, Karnataka, Mangaluru	–		MF919453		Vineeth et al., 2018
<i>Microhyla kodial*</i>	India, Karnataka, Mangaluru	–		MF919454	MH807431	Vineeth et al., 2018
<i>Microhyla laterite*</i>	India, Karnataka, Udupi, Manipal	BNHS 5965	KT600670	KT600663	MH807432	Seshadri et al., 2016
<i>Microhyla laterite</i>	India, Karnataka, Udupi, Manipal	BNHS 5967	KT600671	KT600664		Seshadri et al., 2016
<i>Microhyla malang</i>	Malaysia, Sarawak, Serapi	KUHE 53018	AB598295	AB598319		Hamidy and Matsui, 2010
<i>Microhyla malang</i>	Malaysia, Sabah, Tawau	BORNEENSIS 9211	AB598301	AB598325		Hamidy and Matsui, 2010
<i>Microhyla malang*</i>	Indonesia, Kalimantan, Balikpapan	MZB Amp 16364	AB634619	AB634677		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla malang</i>	Malaysia, Sarawak, Kubah NP	–	MN534661	MN534453 & MN534554		наши данные
<i>Microhyla malang*</i>	Malaysia, Sarawak, Kubah NP	ZMMU A6043	MN534662	MN534454 & MN534555	MN534396	наши данные
<i>Microhyla mantheyi*</i>	Malaysia, Pahang, Temerloh	KUHE 52556	AB598310	AB598334	KM509300	Matsui, 2011
<i>Microhyla mantheyi</i>	Malaysia, Selangor, Gombak	KUHE 15726	AB598309	AB598333		Matsui, 2011
<i>Microhyla mantheyi</i>	Malaysia, Selangor, Gombak	KUHE 15726	KM509163			Peloso et al., 2015
<i>Microhyla mantheyi</i>	Malaysia, Taman Negara NP	ZMMU NAP-6745	MN534665	MN534457 & MN534558		наши данные
<i>Microhyla mantheyi*</i>	Malaysia, Taman Negara NP	ZMMU NAP-6746	MN534666	MN534458 & MN534559	MN534398	наши данные
<i>Microhyla marmorata</i>	Laos, Houapan, Xamneua	KUHE 32455	AB634610	AB634668	AB611951	Matsui et al., 2011
<i>Microhyla marmorata*</i>	Vietnam, Kon Tum, Kon Plong	ZPMSU 04854	MN534750	MN534535 & MN534641	MN534445	наши данные
<i>Microhyla marmorata</i>	Vietnam, Kon Tum, Kon Plong, Hieu	ZPMSU 00644	MN534751	MN534536 & MN534642		наши данные

<i>Microhyla marmorata</i>	Vietnam, Quang Nam	ZMMU NAP-04195	MN534752	MN534537 & MN534643		наши данные
<i>Microhyla marmorata</i>	Vietnam, Kon Tum, Kon Plong, Mang Canh	ZPMSU 08824	MN534753	MN534538 & MN534644		наши данные
<i>Microhyla marmorata</i>	Vietnam, Quang Tri	ZMMU A5072	MN534754	MN534645		наши данные
<i>Microhyla mihintalei</i>	Sri Lanka, Rathambaldama	–	MN534724	MN534513 & MN534617		наши данные
<i>Microhyla mihintalei</i>	Sri Lanka, Rathambaldama	–	MN534725	MN534514 & MN534618		наши данные
<i>Microhyla mihintalei*</i>	Sri Lanka, Rathambaldama	–	MN534726	MN534515 & MN534619	MN534430	наши данные
<i>Microhyla minuta</i>	Vietnam, Dong Nai, Cat Tien NP	ZMMU A6025	MN534669	MN534461 & MN534562		наши данные
<i>Microhyla minuta</i>	Vietnam, Dong Nai, Cat Tien NP	ZMMU A5048-91	MN534667	MN534459 & MN534560		наши данные
<i>Microhyla minuta*</i>	Vietnam, Dong Nai, Cat Tien NP	ZMMU A5048-96	MN534668	MN534460 & MN534561	MN534400	наши данные
<i>Microhyla mixtura</i>	China, Sichuan	CIB 2013051806	LC465668			Tominaga et al., 2019
<i>Microhyla mixtura</i>	China, Sichuan	CIB 2013051807	LC465669			Tominaga et al., 2019
<i>Microhyla mixtura*</i>	China, Sichuan, Wanyuan, Hua'e-shan mt.	CIB 20170526001	MH234529	MH234540		Zhang et al., 2018
<i>Microhyla mukhlesuri*</i>	Thailand, Bangkok	KUHE 22064	AB634608	AB634666	MH807433	Matsui et al., 2011
<i>Microhyla mukhlesuri*</i>	Vietnam, Ba Ria-Vung Tau, Con Dao NP, Con Son	ZMMU A4633	MN534688	MN534480 & MN534581	MN534412	наши данные
<i>Microhyla mukhlesuri*</i>	Vietnam, Dak Lak, Yok Don NP	ZMMU A4686-15	MN534690	MN534482 & MN534583	MN534414	наши данные
<i>Microhyla mukhlesuri*</i>	Thailand, Suratthani, Khao Sok NP	ZMMU NAP-04108	MN534691	MN534483 & MN534584	MN534415	наши данные
<i>Microhyla mukhlesuri*</i>	Thailand, Satun, Thale Ban NP	ZMMU NAP-04121	MN534687	MN534479 & MN534580	MN534411	наши данные
<i>Microhyla mukhlesuri</i>	Laos, Khammouan, Nakai-Nam Theun	ZISP FN-00236	MN534693	MN534485 & MN534586		наши данные
<i>Microhyla mukhlesuri*</i>	Vietnam, Quang Binh, Ke Go	ZMMU A5550	MN534689	MN534481 & MN534582	MN534413	наши данные
<i>Microhyla mukhlesuri*</i>	Bangladesh, Chittagong	IABHU-3959	MN534692	MN534484 & MN534585	MN534416	наши данные

<i>Microhyla mukhlesuri</i> *	Malaysia, Tasik Pedu Lake, Kedah	ZMMU NAP-6829	MN534694	MN534486 & MN534587	MN534417	наши данные
<i>Microhyla mukhlesuri</i> *	Myanmar, Kachin, Indawgyi, In Gyin Taung mt.	ZMMU NAP-8311	MK208934		MN534418	наши данные
<i>Microhyla mukhlesuri</i>	Myanmar, Magway, Pakkoku	ZMMU A6041	MK208933			наши данные
<i>Microhyla mymensinghensis</i> *	Bangladesh, Mymensingh, Char Nilokhia	IABHU F5012 BdMsp 77		AB530534	MH807434	Hasan et al., 2012
<i>Microhyla mymensinghensis</i>	Bangladesh, Mymensingh, Char Nilokhia	IABHU F5012 BdMsp 78		AB530535		Hasan et al., 2012
<i>Microhyla mymensinghensis</i> *	Bangladesh, Mymensingh, BAUC campus	DFBGBAU Msp 306		AB530536		Hasan et al., 2012
<i>Microhyla mymensinghensis</i> *	Bangladesh, Mymensingh	IABHU-4129	MN534699	MN534491 & MN534592	MN534423	наши данные
<i>Microhyla nanapollexa</i> *	Vietnam, Quang Nam, Tra My, Ngoc Linh mt.	AMNH 163686 / AMCC 106460	KM509164		KM509301	Peloso et al., 2015
<i>Microhyla nanapollexa</i> *	Vietnam, Kon Tum, Kon Plong	ZMMU A5635	MN534757	MN534541 & MN534648	MN534444	наши данные
<i>Microhyla nepenthicola</i>	Malaysia, Borneo, Sarawak, Serapi	KUHE 53165	AB598305	AB598329		Matsui, 2011
<i>Microhyla nepenthicola</i>	Malaysia, Borneo, Sarawak, Serapi	KUHE 53938	AB634605	AB634663		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla nepenthicola</i> *	Malaysia, Borneo, Sarawak, Kubah NP	ZMMU A6028-1	MN534658	MN534450 & MN534551	MN534393	наши данные
<i>Microhyla nepenthicola</i>	Malaysia, Borneo, Sarawak, Kubah NP	ZMMU A6028-2	MN534659	MN534451 & MN534552		наши данные
<i>Microhyla nilphamariensis</i> *	Bangladesh, Dinajpur, Parbatipur	DB-Hi-FROG 12005	AB201176	AB201187	MH807435	Matsui et al., 2005
<i>Microhyla nilphamariensis</i>	Bangladesh, Dinajpur, Parbatipur	IABHU 22135		AB530537		Hasan et al., 2012
<i>Microhyla nilphamariensis</i>	Bangladesh, Dinajpur, Parbatipur	IABHU 22136		AB530538		Hasan et al., 2012
<i>Microhyla nilphamariensis</i>	Nepal, Narayani, Jhuwani, Chitwan	JRK201522		KY655947		Khatiwwada et al., 2017
<i>Microhyla nilphamariensis</i>	Bangladesh, Nilphamari	IABHU-4212	MN534721	MN534614		наши данные
<i>Microhyla nilphamariensis</i>	Bangladesh, Dinajpur	IABHU 22137	MN534720	MN534613		наши данные
<i>Microhyla okinavensis</i> *	Japan, Amami island	KUHE 12840	AB201173	AB201184	AB611959	Matsui et al., 2005

<i>Microhyla okinavensis</i> *	Japan, Okinawa island, Yomitan son, Kina	ZMMU A6027-1	MN534704	MN534496 & MN534597	MN534426	наши данные
<i>Microhyla okinavensis</i>	Japan, Okinawa island, Yomitan son, Kina	ZMMU A6027-2	MN534705	MN534497 & MN534598		наши данные
<i>Microhyla orientalis</i> *	Indonesia, Bali, Batu Karu	MZB Amp 16259	AB634621	AB634679		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla orientalis</i>	Indonesia, Java, Yogyakarta	ZMMU A5067-1	MN534663	MN534455 & MN534556		наши данные
<i>Microhyla orientalis</i> *	Indonesia, Java, Yogyakarta	ZMMU A5067-2	MN534664	MN534456 & MN534557	MN534397	наши данные
<i>Microhyla ornata</i> *	India, Karnataka	ZSIK-A9119	AB201177	AB201188	MH807436	Matsui et al., 2005
<i>Microhyla ornata</i>	Sri Lanka, Rathambaldama	-	MN534722	MN534511 & MN534615		наши данные
<i>Microhyla ornata</i> *	Sri Lanka, Rathambaldama	-	MN534723	MN534512 & MN534616	MN534428	наши данные
<i>Microhyla palmipes</i> *	Indonesia, Bali, Bedegul	MZB Amp 16255	AB634612	AB634670		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla palmipes</i> *	Indonesia, Sumatra, Bengkulu	MZB Amp 16323	AB634613	AB634671		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla perparva</i> *	Indonesia, Kalimantan, Balikpapan	KUHE UN	AB634614	AB634672		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla perparva</i> *	Malaysia, Sarawak, Mulu	KUHE 53675	AB634615	AB634673		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla petrigena</i> *	Malaysia, Sabah, Maliau Basin	BORN 22412	AB634616	AB634674	KM509302	Matsui et al., 2011
<i>Microhyla petrigena</i> *	Malaysia, Sarawak, Bukit Kana	KUHE 53743	AB634617	AB634675		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla petrigena</i>	Malaysia, Sarawak, Bukit Kana	KUHE 53743	KM509165			Peloso et al., 2015
<i>Microhyla picta</i>	Vietnam, Ba Ria-Vung Tau, Binh Chau, Phuok Buu NP	ZMMU A4918-43	MN534718	MN534509 & MN534611		наши данные
<i>Microhyla picta</i> *	Vietnam, Ba Ria-Vung Tau, Binh Chau, Phuok Buu NP	ZMMU A4918-45	MN534719	MN534510 & MN534612	MN534427	наши данные
<i>Microhyla pineticola</i>	Vietnam, Lam Dong, Bidoup - Nui Ba NP, Bidoup Mt.	ZMMU A5043	MN534676	MN534468 & MN534569		наши данные
<i>Microhyla pineticola</i>	Vietnam, Lam Dong, Bidoup - Nui Ba NP, Giang Ly	ZMMU A4331-16	MN534674	MN534466 & MN534567		наши данные
<i>Microhyla pineticola</i> *	Vietnam, Lam Dong, Bidoup - Nui Ba NP, Giang Ly	ZMMU A5080-50	MN534673	MN534465 & MN534566	MN534399	наши данные

<i>Microhyla pineticola</i>	Vietnam, Dak Lak, Lak, Chu Yang Sin NP	ZMMU A6029	MN534675	MN534467 & MN534568		наши данные
<i>Microhyla pulchella</i>	Vietnam, Lam Dong, Bidoup - Nui Ba NP, Giang Ly	ZMMU A5068-24	MN534762	MN534546 & MN534653		наши данные
<i>Microhyla pulchella</i>	Vietnam, Lam Dong, Bidoup - Nui Ba NP, Hon Giao	ZMMU A5079-84	MN534764	MN534548 & MN534655		наши данные
<i>Microhyla pulchella</i>	Vietnam, Dak Lak, Lak, Chu Yang Sin NP	ZMMU A6040	MN534763	MN534547 & MN534654		наши данные
<i>Microhyla pulchella*</i>	Vietnam, Lam Dong, Bidoup - Nui Ba NP, Ca Hoi	ZMMU A5045	MN534765	MN534549 & MN534656	MN534448	наши данные
<i>Microhyla pulchra</i>	Thailand, Kanchaburi, Pilok	KUHE 22113	AB634618	AB634676		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla pulchra</i>	Thailand, Loei, Phu Luan	KUHE 35119	AB201180	AB201191		Matsui et al., 2005
<i>Microhyla pulchra</i>	China, Guangdong, Dongguan, Yingping mt.	-		NC 024547		Wu et al., 2014
<i>Microhyla pulchra</i>	Vietnam, Dak Lak, Yok Don NP	ZMMU A4682-10	MN534717	MN534506 & MN534610		наши данные
<i>Microhyla pulchra*</i>	Laos, Khammouan, Nakai-Nam Theun	ZISP FN-00154	MN534716	MN534507 & MN534609	EF396021	наши данные
<i>Microhyla pulchra</i>	Vietnam, Quang Binh, Ke Go	ZMMU A5548-79	MN534715	MN534508 & MN534608		наши данные
<i>Microhyla pulverata*</i>	Vietnam, Kon Chu Rang	ZMMU A6026-1	MN534755	MN534539 & MN534646	MN534445	наши данные
<i>Microhyla pulverata</i>	Vietnam, Kon Chu Rang	ZMMU A6026-2	MN534756	MN534540 & MN534647		наши данные
<i>Microhyla rubra</i>	India, Karnataka	-	AB201181	AB201192	MH807437	Matsui et al., 2005
<i>Microhyla rubra</i>	India, Andhra Pradesh, Bapatla	ZMMU A5006-18		MK208935	MN534429	Poyarkov et al., 2019
<i>Microhyla rubra*</i>	India, Andhra Pradesh, Bapatla	ZMMU A5006-19		MK208936		Poyarkov et al., 2019
<i>Microhyla sholigari</i>	India, Karnataka, Udupi District, Manipal	ATREE MISH 1	KT600667	KT600674		Seshadri et al., 2016
<i>Microhyla sholigari</i>	India, Karnataka, Udupi District, Manipal	ATREE MISH 2	KT600668	KT600675		Seshadri et al., 2016
<i>Microhyla sholigari*</i>	India, Karnataka, Udupi District, Manipal	ATREE MISH 3	KT600669	KT600676	MH807438	Seshadri et al., 2016
<i>Microhyla superciliaris*</i>	Malaysia, Pahang, Temerloh	KUHE 52558	AB634624	AB634682		Matsui et al., 2011

<i>Microhyla superciliaris</i>	Malaysia, Negeri Sembilan, Kenaboi	KUHE 53371	AB634625	AB634683		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla superciliaris</i> *	Thailand, Songkhla	ZMMU A6024-1	MN534744	MN534530 & MN534635	MN534441	наши данные
<i>Microhyla superciliaris</i>	Thailand, Songkhla	ZMMU A6024-2	MN534745	MN534636		наши данные
<i>Microhyla taraiensis</i> *	Nepal, Mechi, Jamun Khadi, Jhapa	–	MF496241			Wang et al., 2017
<i>Microhyla zeylanica</i>	Sri Lanka, Central Province, Nuwara Eliya	–	MN534736	MN534522 & MN534627		наши данные
<i>Microhyla zeylanica</i> *	Sri Lanka, Central Province, Nuwara Eliya	–	MN534737	MN534523 & MN534628	MN534437	наши данные
<i>Microhyla</i> sp. 1	Malaysia, Borneo, Sabah, Crocker	BORN 8480	AB634620	AB634678		Matsui et al., 2011
<i>Microhyla</i> sp. 1*	Malaysia, Borneo, Sabah	RMBR 2171	MN534660	MN534452 & MN534553	MN534395	наши данные
<i>Microhyla tetrix</i> *	Thailand, Suratthani, Khao Sok NP	ZMMU A6032	MN534740	MN534526 & MN534631		наши данные
<i>Microhyla tetrix</i>	Thailand, Suratthani, Khao Sok NP	ZMMU A6033	MN534741	MN534527 & MN534632		наши данные
<i>Microhyla tetrix</i>	Thailand, Suratthani, Khao Sok NP	ZMMU A6034	MN534742	MN534528 & MN534633	MN534439	наши данные
<i>Microhyla tetrix</i>	Thailand, Phetchaburi, Kaeng Krachan	ZMMU A6035	MN534743	MN534529 & MN534634	MN534440	наши данные
<i>Microhyla kuramotoi</i> *	Japan, Okinawa, Ishigaki Isl.	–	MN534700	MN534492 & MN534593	MN534424	наши данные
<i>Microhyla kuramotoi</i>	Japan, Okinawa, Iriomote Isl.	–	MN534702	MN534494 & MN534595	MN534425	наши данные
<i>Microhyla kuramotoi</i>	Japan, Okinawa, Iriomote Isl.	ZMMU NAP-06340	MN534703	MN534495 & MN534596		наши данные
<i>Microhyla kuramotoi</i>	Japan, Okinawa, Ishigaki Isl.	ZMMU NAP-06341	MN534701	MN534493 & MN534594		наши данные
<i>Microhyla kuramotoi</i>	Japan, Okinawa, Ishigaki Isl.	IABHU5263		AB303950		Igawa et al., 2008
<i>Microhyla</i> sp. 2*	Myanmar, Sagaing	USNM 523975		MG935884		Mulcahy et al., 2018
<i>Microhyla</i> sp. 2*	Myanmar, Sagaing	USNM 537450		MG935885		Mulcahy et al., 2018
<i>Glyphoglossus capsus</i> *	Malaysia, Sarawak, Padawan, Gunung Penrissen mt.	UNIMAS MYS:9389		KJ488544		Das et al., 2014

<i>Glyphoglossus capsus</i>	Malaysia, Sarawak, Padawan, Gunung Penrissen mt.	UNIMAS MYS:P0610		KJ488545		Das et al., 2014
<i>Glyphoglossus guttulatus</i>	Vietnam, Gia Lai, Ankhe	FMNH 252957		KC822483		Blackburn et al., 2014
<i>Glyphoglossus guttulatus*</i>	Thailand, Kanchanaburi, Pilok	KUHE 35163	AB634627	AB634685		Matsui et al., 2011
<i>Glyphoglossus minutus*</i>	Malaysia, Pahang, Temerloh	KUHE 52463	AB598316	AB598340		Matsui, 2011
<i>Glyphoglossus molossus*</i>	Thailand, Tak, Barrntak	KUHE 35182	AB201182	AB201193		Matsui et al., 2005
<i>Glyphoglossus yunnanensis*</i>	China, pet trade	KUHE 44148	AB634626	AB634684		Matsui et al., 2011
<i>Chaperina fusca*</i>	Malaysia, Sabah, Crocker	BORN 8478	AB598318	AB598342	AB611868	Matsui, 2011
<i>Kaloula baleata</i>		KUHE32313		AB634629		Matsui, 2011
<i>Kaloula baleata</i>	Indonesia, Sumba			GU154880		Das, Haas, 2010
<i>Kaloula baleata*</i>	Indonesia, Borneo	KUHE, 32313		AB634687		Matsui et al., 2011
<i>Kaloula baleata*</i>	Indonesia, Sumatra	JANE, 001				наши данные
<i>Kaloula baleata</i>	-	JAM3573		KY132185		Khatiwada et al., 2017
<i>Kaloula baleata</i>	Thailand, KhaoSok	NAP, 04134				наши данные
<i>Kaloula baleata*</i>	Thailand, ThaLeBan	NAP, 03996				наши данные
<i>Kaloula borealis*</i>	-	KUHE, 33139		AB634688		Matsui et al., 2011
<i>Kaloula borealis</i>	-	NIBRAM-100348		JQ815298		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula borealis</i>	-	NIBRAM-000123		JQ815297		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula borealis</i>	-	-		JQ692869		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula borealis</i>	-	KIZHERP0173		JX678908		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula borealis</i>	-	KIZHERP0174		JX678909		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula indochinensis*</i>	Vietnam, Yok Don	NAP04262	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula indochinensis</i>	Vietnam, Yok Don	NAP04263	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula indochinensis</i>	Vietnam, Gia Lai	ROM, 32932	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula indochinensis</i>	Vietnam, Gia Lai	ZISP1	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula indochinensis</i>	Vietnam, Gia Lai	ZISP2	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula mediolineata*</i>	Vietnam, YokDon	NAP-02309	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula mediolineata</i>	Vietnam, YokDon	NAP, 02366	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula mediolineata</i>	Vietnam, YokDon	NAP, 02373	неопубликовано			наши данные

<i>Kaloula mediolineata</i>	Vietnam, Binh Chau	NAP, 03123	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula mediolineata</i>	Vietnam, Binh Chau	NAP, 03895	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula mediolineata</i>	Thailand	KUHE, 35178		AB634689	Matsui et al., 2011
<i>Kaloula picta</i> *	Philippines	KUHE, UN		AB634686	Matsui et al., 2011
<i>Kaloula picta</i>	Philippines	USFS, 56931		KC180019	de Sa et al., 2012
<i>Kaloula pulchra</i>	Thailand	KUHE, 22206		AB634690	Matsui et al., 2011
<i>Kaloula pulchra</i>	Thailand	KUHE35171		AB201194	Matsui et al., 2011
<i>Kaloula pulchra</i> *	Myanmar	USFS-34083,		KC180025	de Sa et al., 2012
<i>Kaloula pulchra</i> *	Vietnam, Catba	NAP03356	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, Catba	NAP03555	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Bangladesh	-		AB530544	Matsui et al., 2011
<i>Kaloula pulchra</i> *	Bangladesh	-		AB530543	Matsui et al., 2011
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam	NAP, 04090,	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam	NAP, 04091	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam	NAP, 04149	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, NangRong	NAP, 03962	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, MaDa	NAP, 01567	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, CatTien	NAP, 01962	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, Yok Don	NAP, 02361,	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, Yok Don	NAP, 02362	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0439		JX678910	Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	Kaohsiung	Кр, 001	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, CatBa	NAP, 03555	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, LoGo-XaMat	NAP, 03627	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, LoGo-XaMat	NAP, 03628	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, PhuQuoc	NAP, 03813	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, BinhChau	NAP, 03091	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Vietnam, BinhChau	NAP, 03092	неопубликовано		наши данные
<i>Kaloula pulchra</i>	Sulawesi	Кpul		AB530639	Matsui et al., 2011
<i>Kaloula pulchra</i>	Thailand	Кpul		AB530633	Matsui et al., 2011

<i>Kaloula pulchra</i>	Malaysia	KalPul0677		EF017955		Van Bocxlaer et al., 2006
<i>Kaloula pulchra</i>	-			NC006405		Zhang et al., 2005
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0121		JX678902		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0122		JX678903		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0123		JX678904		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0124		JX678905		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0125		JX678906		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0126		JX678907		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0127		JX678908		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0128		JX678909		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula pulchra</i>	-	KIZHERP0129		JX678910		Jeong et al., 2013
<i>Kaloula sp. 1</i>	Vietnam, CatTien	NAP-00630	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula sp. 1</i>	Vietnam, CatTien	NAP-00631	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula sp. 1</i>	Vietnam, CatTien	NAP-00632	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula sp. 1</i>	Vietnam, CatTien	NAP-00633	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula sp. 1</i>	Vietnam, CatTien	NAP-00634	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula sp. 1</i>	Vietnam, CatTien	NAP-00635	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula sp. 1*</i>	Vietnam, CatTien	NAP-00636	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula sp. 2*</i>	Laos, Khammouane	ZISP-199	неопубликовано			наши данные
<i>Kaloula sp. 2</i>	Laos, Khammouane	ZISP-200	неопубликовано			наши данные
<i>Metaphrynella pollicaris*</i>	Malaysia, Pahang, Fraser's Hill	KUZ 21655	AB634634	AB634692	AB611930	Matsui et al., 2011
<i>Metaphrynella sundana*</i>	Malaysia, Borneo, Sabah, Crocker	BORN 8191	AB634635	AB634693	AB611938	Matsui et al., 2011
<i>Micrletta lineata*</i>	Thailand, KhaoSok	NAP-04109	неопубликовано			наши данные
<i>Micrletta lineata</i>	Malaysia, Kedah, TasikPedu	NAP-06825	неопубликовано			наши данные
<i>Micrletta lineata</i>	Malaysia, Kedah, TasikPedu	NAP-06826	неопубликовано			наши данные
<i>Micrletta lineata</i>	NakhonSiThammarat	M, I, M	неопубликовано			наши данные
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand, Satun, ThaLeBan	NAP-03999	неопубликовано			наши данные
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587917		MT609053		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587918		MT609054		Mulcahy et al., 2018

<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587919		MT609055		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587920		MT609056		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587921		MT609057		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587922		MT609058		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587923		MT609059		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587924		MT609060		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587925		MT609061		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587926		MT609062		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587927		MT609063		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587928		MT609064		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587929		MT609065		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587930		MT609066		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587931		MT609067		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587932		MT609068		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587933		MT609069		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587934		MT609070		Mulcahy et al., 2018
<i>Micrletta lineata</i>	Thailand	SNM-Herp-587935		MT609071		Mulcahy et al., 2018
<i>Micryletta aishani</i> *	Myanmar, Kachin, Indawgyi	NAP-09448	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta aishani</i>	Myanmar, Kachin, Indawgyi	NAP-09449	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta aishani</i>	Myanmar, Sagaing, ZalonTaung	NAP-09584	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta aishani</i>	Myanmar, Kachin, Indawgyi	NAP-08412	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta aishani</i> *	India	SDBDU3920		MK889218		Garg et al., 2019
<i>Micryletta aishani</i>	Bangladesh	M.a.	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta dissimulans</i> *	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01691				наши данные
<i>Micryletta dissimulans</i>	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01692				наши данные
<i>Micryletta dissimulans</i>	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01693				наши данные
<i>Micryletta dissimulans</i>	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01694				наши данные

<i>Micryletta dissimulans</i>	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01695				наши данные
<i>Micryletta dissimulans</i>	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01696				наши данные
<i>Micryletta dissimulans</i>	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01697				наши данные
<i>Micryletta dissimulans</i>	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01698				наши данные
<i>Micryletta dissimulans</i>	Thailand, Songkhla, SabaYoi	AUP-01699				наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Myanmar, Tanintharyi, Kawthaung	CAS-247206		KM509167		Peloso et al., 2015
<i>Micryletta erythropoda</i>	Thailand, Ranong	KUHE-23858		AB634695		Matsui et al., 2011
<i>Micryletta erythropoda*</i>	Vietnam, MaDa	ZMMU-A4721		MH756147		наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, MaDa	ZMMU-A4721		MH756146		наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, CatLoc	NAP-01601	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, LocBao	NAP-03382	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, LocBao	NAP-03381	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, CatTien	NAP-02935	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, CatTien	M, e, 001	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, CatLoc	NAP-01636	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, CatTien	NAP-01584,	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, PhuQuoc	NAP-03777,	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, PhuQuoc	NAP-03778	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, BinhChau	NAP-03706	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Vietnam, BinhChau	NAP-03896	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta erythropoda</i>	Cambodia, PnomPenh	M, e, 002	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta hekouensis*</i>	Vietnam, DienBien	NAP-05023	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta hekouensis</i>	China, Yunnan, Xishuanbanna	KFY576				
<i>Micryletta immaculata*</i>	China, Hainan	KFY3731				наши данные
<i>Micryletta immaculata</i>	China, Hainan	KFY3730				наши данные
<i>Micryletta inornata*</i>	Indonesia, Sumatra	2006, 2401		KR827951		Grosjean et al., 2015
<i>Micryletta inornata</i>	Indonesia, Sumatra	2005, 0179		KR827952		Grosjean et al., 2015

<i>Micryletta inornata</i>	Indonesia, Sumatra, Medan	, MZB-23947		LC208136		Alhadi, 2017
<i>Micryletta inornata</i>	Indonesia, Sumatra, Medan	MZB-23948		LC208137		Alhadi, 2017
<i>Micryletta inornata</i>	Indonesia, Sumatra, Medan	, MZB-23949,		LC208135		Alhadi, 2017
<i>Micryletta inornata</i>	Indonesia, Sumatra, Aceh	MZB-27242		LC208138		Alhadi, 2017
<i>Micryletta inornata</i>	Indonesia, Sumatra, Aceh	KFY3729				наши данные
<i>Micryletta inornata*</i>	Thailand	USNM-Herp-587901		MT609034,		Mulcahy et al., 2018
<i>Micryletta inornata</i>	Thailand	USNM-Herp-587625		MT609033		Mulcahy et al., 2018
<i>Micryletta melanops*</i>	Vietnam, Bidoup	NAP-01381-1				наши данные
<i>Micryletta melanops</i>	Vietnam, Bidoup	NAP-01381-2				наши данные
<i>Micryletta melanops</i>	Vietnam, Bidoup	ZMMU, A7583				наши данные
<i>Micryletta menglienica*</i>	Thailand, DoiTung	AUP-01801	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03343				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata*</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03344				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03345				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03346				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03347				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03348				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03349				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03350				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03351				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03352				наши данные
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CucPhuong			CP201818		Alhadi, 2017
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CucPhuong			CP201819		Alhadi, 2017
<i>Micryletta nigromaculata</i>	Vietnam, CucPhuong			CP201820		Alhadi, 2017
<i>Micryletta sp</i>	Thailand, Phrae	KUHE-20497		AB598341		Matsui et al., 2011
<i>Micryletta sp</i>	-			AF215375		Ziegler, 2000
<i>Micryletta sp</i>	Thailand, ChiangMai, DoiChiangDao			KR827953		Grosjean et al., 2015
<i>Micryletta sp</i>	Laos, Luangprabang	K-3246		KC180027		de Sa et al., 2012
<i>Micryletta sp</i>	Laos, Khammouan	FMNH-255121		KC179997,		de Sa et al., 2012

<i>Micryletta sp</i>	Laos, Khammouan	FMNH-255121		KC822494		de Sa et al., 2012
<i>Micryletta sp*</i>	Laos, Nakai, LomYan	NAP-09126,	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Laos, Nakai, LomYan	NAP-09125	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Laos, Nahin	K196	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Laos, Khammouan, Nakai	FMNH255122	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Laos, Nahin	K198	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, KeGo	TZ98110		AF285207		Ziegler, 2000
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, KeGo	TZ9892		AF285206		Ziegler, 2000
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, KonKaKinh	NAP-06962	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, KonKaKinh	NAP-06963	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, KonKaKinh	NAP-06964	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, KonChuRang	NAP-07674	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, KonChuRang	NAP-07073	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, QuangBinh	NAP-05221	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, QuangBinh	NAP-05223	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, QuangBinh	NAP-05222	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Vietnam, QuangBinh	NAP-05224	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Thailand	KUHE-35133		AB611968		Matsui et al., 2011
<i>Micryletta sp*</i>	Thailand, Umphang	NAP-06665	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Thailand, Umphang	NAP-06666	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	Thailand, Umphang	NAP-06667	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp</i>	ThongPhaPhum	NAP-09666	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp.</i>	Cambodia, AngkorWat	NAP-07478	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sp.</i>	Laos, Khammouan, Nakai	FMNH255123		KC822493		de Sa et al., 2012
<i>Micryletta steinegeri</i>	Taiwan, Tainan	Ms001	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta steinegeri</i>	Taiwan, Noutou	Ms002	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta steinegeri</i>	Taiwan, Noutou	Ms003	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta steinegeri</i>	Taiwan, Noutou	Ms004	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta steinegeri*</i>	Taiwan Kaohsiung	NAP-05135	неопубликовано			наши данные

<i>Micryletta steinegeri</i>	Taiwan Kaohsiung	NAP-05136	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta steinegeri</i>	Taiwan Kaohsiung	NAP-05137	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta steinegeri</i>	Taiwan Yunling	KUHE-35937		AB634696	-	Matsui et al., 2011
<i>Micryletta steinegeri</i> *	Vietnam, CucPhuong	DTU310	MH879840			наши данные
<i>Micryletta steinegeri</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03580	MH879845			наши данные
<i>Micryletta steinegeri</i>	Vietnam, CatBa	NAP-03352	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta steinegeri</i>	Vietnam, CucPhuong	-		CP201814	-	Alhadi, 2017
<i>Micryletta steinegeri</i>	Vietnam, CucPhuong	-		CP201815	-	Alhadi, 2017
<i>Micryletta steinegeri</i>	Vietnam, CucPhuong	-		CP201816	-	Alhadi, 2017
<i>Micryletta steinegeri</i>	Vietnam, PuMat	NAP-07790	неопубликовано			наши данные
<i>Micryletta sumatrana</i> *	Indonesia, Sumatra	MZBAmph30594		MN727065	-	Munir et al., 2020
<i>Mysticellus franki</i> *				MK285340	-	Garg, Biju, 2019
<i>Phrynella pulchra</i> *	Malaysia, Trengganu, Hulu Trengganu	UKMHC 820	AB634636	AB634694	AB611972	Matsui et al., 2011
<i>Uperodon anamalaiensis</i>	Sri Lanka			MG557911	-	Biju, Garg, 2014
<i>Uperodon anamalaiensis</i> *	Sri Lanka	SDBDU, 2012, 1995		MG557910	-	Biju, Garg, 2015
<i>Uperodon globulosus</i>	Sri Lanka			MG557914	-	Biju, Garg, 2016
<i>Uperodon globulosus</i>	Sri Lanka			MG557913	-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon montanus</i> *	India	No, M04		AB612000	-	Matsui et al., 2011
<i>Uperodon montanus</i>	Sri Lanka			MG557934	-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon montanus</i>	Sri Lanka			MG557933	-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon montanus</i>	Sri Lanka			MG557923	-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon nagaoui</i> *	Sri Lanka	DZ, 1367	MG557936		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon nagaoui</i>	Sri Lanka	DZ, 1356	MG557935		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon obscurus</i> *	Sri Lanka	MM5980		KC822504	-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon obscurus</i>	Sri Lanka	MM5981		KC180006	-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon obscurus</i>	Sri Lanka	-	AF215382		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon obscurus</i>	Sri Lanka	DZ, 1408	MG557939		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon obscurus</i>	Sri Lanka	DZ, 1365	MG557938		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon palmatus</i> *	Sri Lanka	DZ, 1331	MG557941		-	Biju, Garg, 2017

<i>Uperodon palmatus</i>	Sri Lanka	DZ, 1371	MG557942		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon rohani</i> *	Sri Lanka	DZ, 1449	MG557948		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon rohani</i>	Sri Lanka	DZ, 1448	MG557947		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon sp. 1</i> *	Sri Lanka	T1		KC180072	-	de Sa et al., 2012
<i>Uperodon systoma</i>	India	IND-06		KM509209, 1	-	Peloso et al., 2015
<i>Uperodon systoma</i> *	Sri Lanka	1151UpeSys		EF017960, 1	-	Van Bocxlaer et al., 2006
<i>Uperodon taprobanicus</i>	Bangladesh	Ktap, Bd		AB530545	-	Matsui et al., 2011
<i>Uperodon taprobanicus</i> *	India	KUHE, 37252		AB634691	-	Matsui et al., 2011
<i>Uperodon taprobanicus</i> *	Sri Lanka			AY948729	-	Roelants et al., 2007
<i>Uperodon taprobanicus</i>	India	CDZMTU447		MT983197, 1	-	Khatriwada et al., 2017
<i>Uperodon triangularis</i>	Sri Lanka	SDBDU, 2014, 2595	MG557962		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon triangularis</i>	Sri Lanka	DBDU, 2014, 2627	MG557961		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon variegatus</i> *	India	SDBDU, 2005, 4727	MG557965		-	Biju, Garg, 2017
<i>Uperodon variegatus</i> *	India	DBDU, 2002, 524	MG557964		-	Biju, Garg, 2017

**Внешние группы**

<i>Ctenophryne geayi</i>	Brasil, Pará, Rio Xingu, Fazenda Caracol	MPEG 25397	KM509124		AB611884	Peloso et al., 2015
<i>Dyscophus guineti</i>	Pet trade	KUHE 33150	AB634648	AB634706	KM509260	Matsui et al., 2011
<i>Dyscophus insularis</i>	Pet trade	KUHE 35001	AB634649	AB634707		Matsui et al., 2011
<i>Gastrophryne carolinensis</i> *	USA, Florida, Camel Lake	CAS 214349	KM509133		KM509266	Peloso et al., 2015
<i>Gastrophryne olivacea</i> *	USA, Texas, Dimmit	KUHE 33224	AB634650	AB634708	AB611899	Matsui et al., 2011
<i>Gastrophrynoides immaculatus</i>	Malaysia, Negeri Sembilan	UKM HC 279	AB634647	AB634705	AB611904	Matsui et al., 2011
<i>Kalophrynus pleurostigma</i>	Indonesia, Sumatra, Lampung	MZB Amp 15295	AB634642	AB634700	AB611920	Matsui et al., 2011
<i>Kalophrynus yongi</i>	Malaysia, Pahang, Cameron	KUHE 15531	AB634646	AB634704		Matsui et al., 2011
<i>Oreophryne monticola</i>	Indonesia, Bali, Batu Karu	MZB Amp 16265	AB634651	AB634709	KM509307	Matsui et al., 2011
<i>Otophryne robusta</i>	Guyana, District 8, Wokomung Mt.	ROM 42963	KM509171		KM509309	Peloso et al., 2015
<i>Phrynomantis bifasciatus</i>	Pet trade	KUHE 33277	AB634652	AB634710	KM509312	Matsui et al., 2011
<i>Rhacophorus schlegelii</i> *	Japan, Hiroshima	-	AB202078	AB202078		Sano et al., 2005
<i>Scaphiophryne gottlebei</i>	Pet trade	KUHE 34977	AB634653	AB634711	KM509335	Matsui et al., 2011

<i>Synapturanus salsei</i>	Brazil, Amazonas, Manaus	MZUSP	KM509207		KM509348	Peloso et al., 2015
<i>Alytes dickhilleni</i> *	Spain, Sierra Nevada, Parejo	–	AY333672	AY333710	EF407511	Fromhage et al., 2004
<i>Alytes muletensis</i> *	Spain, Mallorca	ZFMK 44683	AY333671	AY333709	EF407510	Fromhage et al., 2004
<i>Mantidactylus sp.</i> *	Comoro Islands	ZSM 652 2000	AY341585	AY341639	EF396017	Fromhage et al., 2004
<i>Blommersia wittei</i> *	Madagascar, Montagne d'Ambre	2002 876	AY341586	AY848105	EF396018	Fromhage et al., 2004

**Таблица приложения 2.** Список образцов взятых из работы Ту с соавт. (Ту et al., 2018).

<i>Chaperina fusca</i>	Microhylinae
<i>Calluella capsa</i>	Microhylinae
<i>Calluella guttulata</i>	Microhylinae
<i>Calluella minuta</i>	Microhylinae
<i>Calluella yunnanensis</i>	Microhylinae
<i>Dyscophus antongilii</i>	Dyscophinae
<i>Dyscophus guineti</i>	Microhylinae
<i>Dyscophus insularis</i>	Microhylinae
<i>Glyphoglossus molossus</i>	Microhylinae
<i>Glyphoglossus yunnanensis</i>	Microhylinae
<i>Kalophrynus pleurostigma</i>	Kalophryninae
<i>Kaloula baleata</i>	Microhylinae
<i>Kaloula borealis</i>	Microhylinae
<i>Kaloula conjuncta</i>	Microhylinae
<i>Kaloula kalingensis</i>	Microhylinae
<i>Kaloula kokacii</i>	Microhylinae
<i>Kaloula mediolineata</i>	Microhylinae
<i>Kaloula picta</i>	Microhylinae
<i>Kaloula pulchra</i>	Microhylinae
<i>Kaloula rigida</i>	Microhylinae
<i>Kaloula rugifera</i>	Microhylinae
<i>Kaloula sp. East Luzon</i>	Microhylinae
<i>Kaloula sp. Palawan</i>	Microhylinae
<i>Kaloula sp. Panay</i>	Microhylinae
<i>Kaloula sp. Peninsular Malaysia</i>	Microhylinae
<i>Kaloula sp. Samar &amp; Leyte</i>	Microhylinae
<i>Kaloula sp. Sibuyan</i>	Microhylinae
<i>Kaloula sp. Sulawesi</i>	Microhylinae
<i>Kaloula sp. Vietnam</i>	Microhylinae
<i>Kaloula taprobanica</i>	Microhylinae
<i>Kaloula verrucosa</i>	Microhylinae

<i>Kaloula walteri</i>	Microhylinae
<i>Liophryne schlaginhaufeni</i>	Asterophryinae
<i>Mantophryne lateralis</i>	Asterophryinae
<i>Metaphrynella pollicaris</i>	Microhylinae
<i>Metaphrynella sundana</i>	Microhylinae
<i>Microhyla achatina</i>	Microhylinae
<i>Microhyla annectens</i>	Microhylinae
<i>Microhyla bermorei</i>	Microhylinae
<i>Microhyla borneensis</i>	Microhylinae
<i>Microhyla butleri</i>	Microhylinae
<i>Microhyla fissipes</i>	Microhylinae
<i>Microhyla fowleri</i>	Microhylinae
<i>Microhyla heymonsi</i>	Microhylinae
<i>Microhyla laterite</i>	Microhylinae
<i>Microhyla malang</i>	Microhylinae
<i>Microhyla mantheyi</i>	Microhylinae
<i>Microhyla marmorata</i>	Microhylinae
<i>Microhyla mixtura</i>	Microhylinae
<i>Microhyla mukhlesuri</i>	Microhylinae
<i>Microhyla mymensinghensis</i>	Microhylinae
<i>Microhyla nanapollexa</i>	Microhylinae
<i>Microhyla nepenthicola</i>	Microhylinae
<i>Microhyla nilphamariensis</i>	Microhylinae
<i>Microhyla okinavensis</i>	Microhylinae
<i>Microhyla ornata</i>	Microhylinae
<i>Microhyla palmipes</i>	Microhylinae
<i>Microhyla perparva</i>	Microhylinae
<i>Microhyla petrigena</i>	Microhylinae
<i>Microhyla pulchra</i>	Microhylinae
<i>Microhyla rubra</i>	Microhylinae
<i>Microhyla sholigari</i>	Microhylinae
<i>Microhyla sp. BOR 8480</i>	Microhylinae
<i>Microhyla sp. MM-2013</i>	Microhylinae
<i>Microhyla sp. MZB Amp 15291</i>	Microhylinae
<i>Microhyla sp. MZB Amp 16259</i>	Microhylinae
<i>Microhyla sp. MZB Amp 16328</i>	Microhylinae
<i>Microhyla sp. Rds 05</i>	Microhylinae
<i>Microhyla superciliaris</i>	Microhylinae
<i>Micryletta inornata</i>	Microhylinae
<i>Micryletta steinegeri</i>	Microhylinae
<i>Phrynella pulchra</i>	Microhylinae
<i>Ramanella montana</i>	Microhylinae
<i>Ramanella obscura</i>	Microhylinae
<i>Ramanella sp. IND13</i>	Microhylinae
<i>Ramanella variegata</i>	Microhylinae

<i>Uperodon sp. T1</i>	Microhylinae
<i>Uperodon systoma</i>	Microhylinae

**Таблица приложения 3.** Видовое разнообразие остеологических признаков лягушек подсемейства Microhylinae. Звездочкой (\*) указаны виды, исследованные также с помощью дифференцирующего окрашивания (помимо МКТ).

	<i>Chaperina fusca</i>	<i>Kaloula conjuncta</i>	<i>Kaloula indochinensis*</i>	<i>Kaloula kalingensis</i>	<i>Kaloula picta</i>
<b>источник</b>	наши данные, Morphosource	Morphosource	наши данные	Morphosource	Morphosource
<b>череп</b>	вытянутый	широкий	широкий	широкий	широкий
<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exooccipitale</b>	сращены	разделены	сращены	разделены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	развит	развит	развит	развит	развит
<b>nasal capsule</b>	хрящевой	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Neopalatinum</b>	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют
<b>Pars fascialis maxilla</b>	средний	средний	средний	средний	средний
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer</b>	маленькие	крупные	крупные	крупные	крупные

<b>Vomer dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>anterior ramus pterygoideum</b>	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>	срослены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>otic ramus squamosum</b>	длинный	короткий	короткий	короткий	короткий
<b>tympanal annulus</b>	редуцирован	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют
<b>Columella</b>	костяной	костяной	костяной	костяной	костяной
<b>Crista parotica</b>	хрящевой	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает
<b>Clavicle</b>	присутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>sternum</b>	?	?	?	?	?
<b>omosternum</b>	?	?	?	?	?
<b>presacral vertebrae</b>	7	8	8	8	8
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>	IV,V				

<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	III	II, III, VI	II, III, VI	II, III, VI	II, III, VI
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II, VI, VII, VIII	IV, V, VII, VIII	IV, V, VII, VIII	IV, V, VII, VIII	IV, V, VII, VIII
<b>Prepollex</b>		костяной	минерализован	минерализован	костяной
<b>Prehallux</b>	хрящевой	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Terminal finger phalanges</b>	T	T	гантелевидные	гантелевидные	T
<b>Terminal toe phalanges</b>	T	простые	простые	простые	простые
	<i>Kaloula pulchra</i>	<i>Kaloula rigida</i>	<i>Kaloula sp. 1</i>	<i>Glyphoglossus guttulatus*</i>	<i>Glyphoglossus yunnanensis</i>
<b>источник</b>	<i>Morphosource</i>	<i>Morphosource</i>	наши данные	наши данные, <i>Morphosource</i>	<i>Morphosource</i>
<b>череп</b>	широкий	широкий	широкий	широкий	широкий
<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exooccipitale</b>	срослены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	развит	развит	развит	невыражен	невыражен

<b>nasal capsule</b>	минерализован	минерализован	минерализован	окостеневае	окостеневае
<b>Neopalatinum</b>	присутствуют	присутствуют	присутствуют	неявный	неявный
<b>Pars fascialis maxilla</b>	средний	средний	средний	средний	средний
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	присутствуют	присутствуют
<b>Vomer</b>	крупные	крупные	крупные	крупные	крупные
<b>Vomer dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	присутствуют	присутствуют
<b>anterior ramus pterygoideum</b>	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>otic ramus squamosum</b>	короткий	короткий	короткий	длинный	длинный
<b>tympanal annulus</b>	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют	?
<b>Columella</b>	костяной	костяной	костяной	костяной	костяной
<b>Crista parotica</b>	окостеневае	окостеневае	окостеневае	минерализован	минерализован
<b>Clavicle</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	присутствуют	присутствуют
<b>sternum</b>	?	?	?	веерообразный	?

	?	?	?	отсутствуют	?
<b>omosternum</b>					
<b>presacral vertebrae</b>	8	8	8	8	8
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>				IV,V	IV,V
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	II, III, VI	II, III, VI	II, III, VI	III,VI	III,VI
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	IV, V, VII, VIII	IV, V, VII, VIII	IV, V, VII, VIII	II,VII,VIII	II,VII,VIII
<b>Prepollex</b>	костяной	костяной	минерализован	хрящевой	хрящевой
<b>Prehallux</b>	минерализован	минерализован	минерализован	костяной	костяной
<b>Terminal finger phalanges</b>	простые	T	гантелевидные	простые	простые
<b>Terminal toe phalanges</b>	простые	простые	простые	простые	простые
	Glyphoglossus molossus	Microhyla achatina	Microhyla berdmorei	Microhyla butleri	Microhyla daklakensis
<b>источник</b>	Morphosource	Morphosource	наши данные	наши данные	наши данные

	широкий	примерно равный	примерно равный	вытянутый	вытянутый
<b>череп</b>					
<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	срослены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	развит	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>nasal capsule</b>	окастеневаает	окастеневаает	окастеневаает	окастеневаает	окастеневаает
<b>Neopalatinum</b>	неявный	отсутствуют	присутствуют	присутствуют	отсутствуют
<b>Pars fascialis maxilla</b>	высокий	средний	средний	средний	средний
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer</b>	крупные	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие
<b>Vomer dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>anterior ramus pterygoideum</b>	толстый	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>otic ramus squamosum</b>	длинный	короткий	короткий	короткий	короткий

	присутствуют	?	присутствуют	присутствуют	редуцирован
<b>tympanal annulus</b>					
<b>Columella</b>	костяной	?	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Crista parotica</b>	окостеневаает	минерализован сзади	минерализован сзади	минерализован сзади	минерализован сзади
<b>Clavicle</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>sternum</b>	всеорообразный	?	всеорообразный	всеорообразный	всеорообразный
<b>omosternum</b>	отсутствуют	?	невыражен	невыражен	невыражен
<b>presacral vertebrae</b>	8	8	8	8	8
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>	IV	IV, V	IV		III, IV, V
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	III, V	II, VI	III, V	IV, V	VI
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II, VI, VII, VIII	III, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, III, VI, VII, VIII	II, VII, VIII
<b>Prepollex</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Prehallux</b>	костяной	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Terminal finger phalanges</b>	простые	T	T	T	T

<b>Terminal toe phalanges</b>	простые	T	T	T	T
	<i>Microhyla darevskii</i>	<i>Microhyla fissipes*</i>	<i>Microhyla fodiens</i>	<i>Microhyla heymonsi*</i>	<i>Microhyla irrawaddy</i>
<b>источник</b>	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные, Morphosourc e	наши данные
<b>череп</b>	примерно равный	широкий	примерно равный	вытянутый	примерно равный
<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>nasal capsule</b>	окостеневае	окостеневае	окостеневае	окостеневае	окостеневае
<b>Neopalatinum</b>	присутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Pars fascialis maxilla</b>	средний	средний	средний	средний	средний
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer</b>	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие
<b>Vomer dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют

<b>anterior ramus pterygoideum</b>	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>otic ramus squamosum</b>	короткий	короткий	короткий	короткий	короткий
<b>tympanal annulus</b>	присутствуют	присутствуют	?	редуцирован	?
<b>Columella</b>	минерализован	минерализован	?	минерализован	?
<b>Crista parotica</b>	минерализован сзади	минерализован сзади	минерализован сзади	минерализован сзади	минерализован сзади
<b>Clavicle</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>sternum</b>	веерообразный	веерообразный	?	веерообразный	?
<b>omosternum</b>	невыражен	невыражен	?	невыражен	?
<b>presacral vertebrae</b>	8	8	8	8	8
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>	IV		IV, V	III, IV, V	IV, V
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	III, V	IV, V	II, VI	VI	II, VI
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II, VI, VII, VIII	II, III, VI, VII, VIII	III, VII, VIII	II, VII, VIII	III, VII, VIII

	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Prepollex</b>					
	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Prehallux</b>					
	Т	Т	простые	Т	Т
<b>Terminal finger phalanges</b>					
	Т	простые	простые	Т	Т
<b>Terminal toe phalanges</b>					
	Microhyla karunaratnei	Microhyla malang	Microhyla mihintalei	Microhyla minuta*	Microhyla mukhlesuri
	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные
<b>источник</b>					
	вытянутый	широкий	примерно равный	вытянутый	примерно равный
<b>череп</b>					
	разделены	разделены	разделены	разделены	срослены
<b>frontoparietale + exoccipitale</b>					
	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exoccipitale</b>					
	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>processus paraorbitalis nasale</b>					
	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает
<b>nasal capsule</b>					
	присутствуют	отсутствуют	отсутствуют	присутствуют	отсутствуют
<b>Neopalatinum</b>					
	средний	средний	средний	средний	средний
<b>Pars fascialis maxilla</b>					

	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Maxillary dent.</b>					
	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие
<b>Vomer</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer dent.</b>					
	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный
<b>anterior ramus pterygoideum</b>					
	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>					
	короткий	короткий	короткий	короткий	короткий
<b>otic ramus squamosum</b>					
	редуцирован	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют
<b>tympanal annulus</b>					
	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Columella</b>					
	минерализован сзади				
<b>Crista parotica</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Clavicle</b>					
	раздвоенный	раздвоенный	веерообразный	?	веерообразный
<b>sternum</b>					
	невыражен	невыражен	присутствуют	невыражен	невыражен
<b>omosternum</b>					
	8	8	8	8	8
<b>presacral vertebrae</b>					

<b>posteriorly oriented transverse processes</b>		IV, V	IV	IV	
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	IV, V	II, III	III, V	III, V	IV, V
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II, III, VI, VII, VIII	VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, III, VI, VII, VIII
<b>Prepollex</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Prehallux</b>	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Terminal finger phalanges</b>	гантелевидные	T	простые	T	гантелевидные
<b>Terminal toe phalanges</b>	гантелевидные	T	простые	гантелевидные	гантелевидные
	<i>Microhyla nepenthicola*</i>	<i>Microhyla nilphamariensis*</i>	<i>Microhyla okinavensis</i>	<i>Microhyla orientalis*</i>	<i>Microhyla ornata</i>
<b>источник</b>	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные
<b>череп</b>	вытянутый	примерно равный	широкий	вытянутый	примерно равный
<b>frontoparietale + exoccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exoccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен

	окостеневае	минерализован	окостеневае	поп-окостеневае	окостеневае
<b>nasal capsule</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	присутствуют	отсутствуют
<b>Neopalatinum</b>					
	средний	средний	средний	средний	средний
<b>Pars fascialis maxilla</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Maxillary dent.</b>					
	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие
<b>Vomer</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer dent.</b>					
	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный
<b>anterior ramus pterygoideum</b>					
	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>					
	короткий	короткий	короткий	короткий	короткий
<b>otic ramus squamosum</b>					
	редуцирован	редуцирован	присутствуют	редуцирован	присутствуют
<b>tympanal annulus</b>					
	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Columella</b>					
	минерализован сзади				
<b>Crista parotica</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Clavicle</b>					

	раздвоенный	раздвоенный	раздвоенный	раздвоенный	веерообразный
<b>sternum</b>					
	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	присутствуют
<b>omosternum</b>					
	7	8	8	8	8
<b>presacral vertebrae</b>					
		IV	IV	IV,V	IV
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>					
	III,IV,V	III,V	III,V	III	III,V
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>					
	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>					
	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Prepollex</b>					
	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Prehallux</b>					
	T	T	простые	простые	простые
<b>Terminal finger phalanges</b>					
	T	гантелевидные	простые	простые	простые
<b>Terminal toe phalanges</b>					
	<i>Microhyla picta</i>	<i>Microhyla pineticola</i>	<i>Microhyla pulchra</i>	<i>Microhyla rubra</i>	<i>Microhyla kuramotoi*</i>
<b>источник</b>	наши данные	наши данные	наши данные	Morphosource	наши данные
<b>череп</b>	широкий	вытянутый	примерно равный	примерно равный	примерно равный

<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	сроснены	разделены	разделены	разделены	сроснены
<b>exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>nasal capsule</b>	минерализован	минерализован	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает
<b>Neopalatinum</b>	отсутствуют	присутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Pars fascialis maxilla</b>	средний	средний	средний	средний	средний
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer</b>	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие
<b>Vomer dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>anterior ramus pterygoideum</b>	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>otic ramus squamosum</b>	короткий	короткий	короткий	короткий	короткий
<b>tympanal annulus</b>	присутствуют	редуцирован	присутствуют	присутствуют	присутствуют

<b>Columella</b>	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Crista parotica</b>	минерализован сзади				
<b>Clavicle</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>sternum</b>	веерообразный	раздвоенный	веерообразный	веерообразный	раздвоенный
<b>omosternum</b>	невыражен	невыражен	присутствуют	присутствуют	невыражен
<b>presacral vertebrae</b>	8	8	8	8	8
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>			IV	IV	IV, V
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	III, IV, V	III, IV, V	III, V	III, V	
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II, VI, VII, VIII	II, III, VI, VII, VIII			
<b>Prepollex</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Prehallux</b>	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован
<b>Terminal finger phalanges</b>	простые	T	простые	простые	гантелевидные
<b>Terminal toe phalanges</b>	простые	T	простые	простые	простые

	<i>Microhyla superciliaris*</i>	<i>Microhyla tatrix*</i>	<i>Microhyla zeylanica</i>	<i>Micryletta aishani</i>	<i>Micryletta erythropoda*</i>
<b>источник</b>	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные, Morphosour e	наши данные
<b>череп</b>	вытянутый	вытянутый	вытянутый	примерно равный	примерно равный
<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>nasal capsule</b>	окостеневае	окостеневае	окостеневае	окостеневае	окостеневае
<b>Neopalatinum</b>	присутствуют	присутствуют	присутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Pars fascialis maxilla</b>	средний	средний	средний	маленький	маленький
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer</b>	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие
<b>Vomer dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>anterior ramus pterygoideum</b>	затупленный	затупленный	затупленный	заостренный	заостренный

<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>otic ramus squamosum</b>	короткий	короткий	короткий	короткий	короткий
<b>tympanal annulus</b>	редуцирован	редуцирован	редуцирован	присутствуют	присутствуют
<b>Columella</b>	минерализован	минерализован	минерализован	костяной	костяной
<b>Crista parotica</b>	минерализован сзади	минерализован сзади	минерализован сзади	хрящевой	хрящевой
<b>Clavicle</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>sternum</b>	раздвоенный	раздвоенный	раздвоенный	?	?
<b>omosternum</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>presacral vertebrae</b>	8	8	8	8	8
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>				IV	IV
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	IV,V	IV,V	IV,V	III,V	III,V
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II,III,VI,VII,VIII	II,III,VI,VII,VIII	II,III,VI,VII,VIII	II,VI,VII,VIII	II,VI,VII,VIII
<b>Prepollex</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой

	минерализован	минерализован	минерализован	хрящевой	хрящевой
<b>Prehallux</b>					
<b>Terminal finger phalanges</b>	гантелевидные	гантелевидные	гантелевидные	простые	простые
<b>Terminal toe phalanges</b>	гантелевидные	гантелевидные	гантелевидные	простые	простые
	Micryletta hekouensis	Micryletta lineata	Micryletta inornata*	Micryletta nigromaculata	Micryletta steinegeri
<b>источник</b>	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные
<b>череп</b>	примерно равный	примерно равный	примерно равный	примерно равный	примерно равный
<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	срослены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>nasal capsule</b>	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает
<b>Neopalatinum</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Pars fascialis maxilla</b>	маленький	маленький	маленький	маленький	маленький
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют

	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие
<b>Vomer</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer dent.</b>					
	заостренный	заостренный	заостренный	заостренный	заостренный
<b>anterior ramus pterygoideum</b>					
	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>					
	короткий	короткий	короткий	короткий	короткий
<b>otic ramus squamosum</b>					
	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют
<b>tympanal annulus</b>					
	костяной	костяной	костяной	костяной	костяной
<b>Columella</b>					
	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Crista parotica</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Clavicle</b>					
	?	?	?	?	?
<b>sternum</b>					
	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>omosternum</b>					
	8	8	8	8	8
<b>presacral vertebrae</b>					
	IV	IV	IV	IV	IV
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>					

<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	III, V	III, V	III, V	III, V	III, V
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII	II, VI, VII, VIII
<b>Prepollex</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Prehallux</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Terminal finger phalanges</b>	простые	простые	простые	простые	простые
<b>Terminal toe phalanges</b>	простые	простые	простые	простые	простые
	Micryletta melanops	Micryletta sp. 1	Micryletta sp. 2	Mysticellus franki	Nanohyla annamensis*
<b>источник</b>	наши данные	наши данные	наши данные	Morphosourc e	наши данные
<b>череп</b>	примерно равный	примерно равный	примерно равный	примерно равный	вытянутый
<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	срослены
<b>exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	срослены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>nasal capsule</b>	окостеневае	окостеневае	окостеневае	окостеневае	минерализова н

	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	присутствуют
<b>Neopalatinum</b>					
<b>Pars fascialis maxilla</b>	маленький	маленький	маленький	маленький	средний
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer</b>	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие
<b>Vomer dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>anterior ramus pterygoideum</b>	заостренный	заостренный	заостренный	затупленный	заостренный
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	сращены
<b>otic ramus squamosum</b>	короткий	короткий	короткий	короткий	длинный
<b>tympanal annulus</b>	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют
<b>Columella</b>	костяной	костяной	костяной	костяной	минерализован
<b>Crista parotica</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Clavicle</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>sternum</b>	?	?	?	?	?

	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	?
<b>omosternum</b>					
<b>presacral vertebrae</b>	8	8	8	8	8
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>	IV	IV	IV	III,IV,V	IV,V
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	III,V	III,V	III,V	VI	III,VI
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II,VI,VII,VIII	II,VI,VII,VIII	II,VI,VII,VIII	II,VI,VIII	II,VII,VIII
<b>Prepollex</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Prehallux</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Terminal finger phalanges</b>	простые	простые	простые	простые	T
<b>Terminal toe phalanges</b>	простые	простые	простые	простые	T
	Nanohyla annectens*	Nanohyla arboricola	Nanohyla marmorata-pulverata*	Nanohyla pulchella*	Phrynella pollicaris*
<b>источник</b>	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные	наши данные, Morphosource
<b>череп</b>	вытянутый	вытянутый	примерно равный	примерно равный	примерно равный
<b>frontoparietale + exoccipitale</b>	срослены	срослены	срослены	срослены	разделены

	срослены	срослены	срослены	разделены	срослены
<b>exooccipitale</b>					
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
	окостеневаает	окостеневаает	неокостеневаает	неокостеневаает	окостеневаает
<b>nasal capsule</b>					
<b>Neopalatinum</b>	присутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствуют	отсутствуют
	средний	средний	средний	средний	средний
<b>Pars fascialis maxilla</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Maxillary dent.</b>					
	маленькие	маленькие	маленькие	маленькие	крупные
<b>Vomer</b>					
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer dent.</b>					
	заостренный	заостренный	заостренный	заостренный	затупленный
<b>anterior ramus pterygoideum</b>					
<b>Sphenethmoideum + parasphenoideum</b>	срослены	срослены	срослены	разделены	разделены
	длинный	длинный	длинный	длинный	короткий
<b>otic ramus squamosum</b>					
	присутствуют	?	присутствуют	присутствуют	?
<b>tympanal annulus</b>					
	минерализован	?	минерализован	минерализован	костяной
<b>Columella</b>					

	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	
<b>Crista parotica</b>						
	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	
<b>Clavicle</b>						
	раздвоенный	?	веерообразный	веерообразный	?	
<b>sternum</b>						
	присутствуют	?	присутствуют	присутствуют	?	
<b>omosternum</b>						
	8	7	8	8	7	
<b>presacral vertebrae</b>						
	IV,V	IV,V	IV,V	IV,V	IV,V	
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>						
	III,VI	III,VI	III	III,VI	III	
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>						
	II,VII,VIII	II,VII,VIII	II,VI,VII,VIII	II,VII,VIII	II,VII,VIII	
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>						
	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	костяной	
<b>Prepollex</b>						
	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	минерализован	
<b>Prehallux</b>						
	T	T	T	T	T	
<b>Terminal finger phalanges</b>						
	T	T	T	T	T	
<b>Terminal toe phalanges</b>						
	<i>Phrynella pulchra</i>	<i>Phrynella sundana</i>	<i>Uperodon montanus</i>	<i>Uperodon systoma</i>	<i>Uperodon rohani</i>	<i>Uperodon sp.</i>

	<i>Morphosource</i>	<i>Morphosource</i>	<i>Morphosource</i>	<i>Morphosource</i>	<i>наши данные</i>	<i>Morphosource</i>
<b>источник</b>						
<b>череп</b>	примерно равный	примерно равный	широкий	широкий	широкий	примерно равный
<b>frontoparietale + exooccipitale</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>exooccipitale</b>	срощены	срощены	разделены	разделены	разделены	разделены
<b>processus paraorbitalis nasale</b>	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен	невыражен
<b>nasal capsule</b>	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает	окостеневаает
<b>Neopalatinum</b>	отсутствуют	отсутствуют	присутствуют	присутствуют	присутствую т	присутствуют
<b>Pars fascialis maxilla</b>	средний	средний	средний	средний	средний	средний
<b>Maxillary dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>Vomer</b>	крупные	крупные	крупные	крупные	крупные	крупные
<b>Vomer dent.</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>anterior ramus pterygoideum</b>	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный	затупленный
<b>Sphenethmoide um + parasphenoideu m</b>	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены	разделены

<b>otic ramus squamosum</b>	короткий	короткий	короткий	короткий	короткий	короткий
<b>tympanal annulus</b>	?	?	?	?	?	?
<b>Columella</b>	костяной	костяной	костяной	костяной	костяной	?
<b>Crista parotica</b>	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой	хрящевой
<b>Clavicle</b>	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют	отсутствуют
<b>sternum</b>	?	?	?	?	?	?
<b>omosternum</b>	?	?	?	?	?	?
<b>presacral vertebrae</b>	8	6	8	8	8	8
<b>posteriorly oriented transverse processes</b>	IV, V	IV, V	IV, V	IV, V	IV, V	IV, V
<b>perpendicularly oriented transverse processes</b>	III	III	III	III	III	III
<b>anteriorly oriented transverse processes</b>	II, VII, VIII	II, VII	II, VII, VIII	II, VII, VIII	II, VII, VIII	II, VII, VIII
<b>Prepollex</b>	костяной	костяной	минерализован	минерализован	минерализован	минерализован

	минерализован	минерализован	минерализован	костяной	минерализован	костяной
<b>Prehallux</b>						
<b>Terminal finger phalanges</b>	Т	Т	Т	простые	Т	простые
<b>Terminal toe phalanges</b>	Т	Т	гантелевидные	простые	гантелевидные	простые

**Таблица приложения 4.** Некорректированные генетические *p*-дистанции группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus*.

	вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<b>1</b>	<i>M. nepenthicola</i>															
<b>2</b>	<i>M. borneensis</i>	3,5%														
<b>3</b>	<i>Microhyla sp. 1</i>	2,9%	5,3%													
<b>4</b>	<i>M. malang</i>	2,4%	5,9%	3,5%												
<b>5</b>	<i>M. orientalis</i>	4,8%	8,4%	6,1%	5,2%											
<b>6</b>	<i>M. mantheyi</i>	5,3%	8,0%	5,2%	6,2%	5,3%										
<b>7</b>	<i>M. minuta</i>	5,1%	7,7%	6,4%	5,4%	6,0%	6,4%									
<b>8</b>	<i>M. achatina</i>	6,3%	9,0%	7,3%	7,1%	5,7%	6,1%	7,3%								
<b>9</b>	<i>M. gadjahmadi</i>	6,2%	8,8%	6,8%	7,0%	6,2%	5,7%	6,3%	5,2%							
<b>10</b>	<i>M. kodial</i>	6,9%	10,4%	7,7%	7,8%	7,5%	6,6%	8,2%	7,5%	7,8%						
<b>11</b>	<i>Microhyla sp. 4</i>	7,9%	11,2%	8,5%	8,3%	7,8%	7,4%	7,8%	6,7%	7,4%	5,5%					
<b>12</b>	<i>M. irrawaddy</i>	7,5%	11,5%	7,7%	7,9%	7,6%	7,4%	8,2%	6,7%	7,0%	5,1%	1,8%				
<b>13</b>	<i>M. pineticola</i>	7,5%	11,0%	8,1%	7,4%	7,5%	7,9%	7,6%	8,5%	8,7%	9,1%	9,3%	8,6%			
<b>14</b>	<i>M. heymonsi</i>	6,9%	10,4%	7,0%	6,9%	7,3%	7,5%	7,4%	7,8%	8,6%	7,3%	8,4%	7,7%	7,4%		
<b>15</b>	<i>M. fodiens</i>	11,4%	14,1%	11,5%	11,4%	11,6%	10,6%	11,0%	10,1%	11,3%	11,7%	11,2%	11,2%	10,2%	9,5%	
<b>16</b>	<i>M. mukhlesuri</i>	8,1%	11,5%	8,9%	7,7%	7,8%	7,4%	8,4%	7,7%	8,1%	7,1%	8,0%	7,7%	8,3%	7,2%	10,5%
<b>17</b>	<i>M. fissipes</i>	7,6%	11,2%	8,1%	7,4%	7,2%	6,9%	8,0%	7,4%	7,6%	6,7%	8,2%	7,1%	8,1%	6,8%	10,4%
<b>18</b>	<i>M. chakrapanii</i>	8,9%	12,3%	9,6%	8,5%	9,1%	7,9%	8,9%	9,1%	8,1%	9,0%	9,2%	9,0%	9,9%	8,7%	11,9%
<b>19</b>	<i>M. mymensingensis</i>	7,8%	10,6%	8,5%	7,6%	8,3%	7,5%	8,2%	7,4%	8,2%	7,1%	8,1%	7,4%	8,4%	6,8%	10,7%
<b>20</b>	<i>Microhyla sp. 3</i>	7,8%	11,2%	8,6%	7,6%	7,2%	7,4%	7,3%	7,9%	7,5%	7,9%	8,2%	7,2%	7,9%	7,6%	9,7%
<b>21</b>	<i>M. okinavensis</i>	8,3%	10,8%	8,8%	8,4%	7,3%	7,8%	8,2%	7,1%	7,3%	8,7%	8,8%	8,2%	8,5%	8,0%	9,6%
<b>22</b>	<i>M. beilunensis</i>	6,8%	10,5%	8,0%	6,8%	6,2%	6,2%	6,8%	6,6%	6,5%	6,7%	7,2%	6,2%	6,8%	6,5%	9,1%
<b>23</b>	<i>M. mixtura</i>	7,7%	10,9%	9,2%	7,8%	8,0%	7,3%	7,7%	7,8%	7,6%	7,4%	7,9%	7,3%	7,7%	7,5%	9,3%
<b>24</b>	<i>M. fanjingshanensis</i>	6,8%	10,0%	7,4%	6,8%	6,7%	5,8%	6,1%	6,6%	7,0%	6,6%	7,6%	7,3%	6,7%	6,1%	9,3%

25	<i>M. berdmorei</i>	9,8%	11,0%	9,7%	10,1%	9,5%	9,1%	10,2%	7,9%	9,2%	11,4%	10,9%	10,7%	11,5%	10,1%	9,0%
26	<i>M. pulchra</i>	11,6%	13,0%	11,0%	10,6%	10,8%	10,7%	11,5%	8,7%	10,0%	11,8%	11,5%	11,2%	11,5%	9,9%	10,5%
27	<i>M. picta</i>	11,9%	14,1%	11,2%	11,6%	11,8%	11,4%	12,6%	10,0%	11,4%	11,9%	12,8%	12,8%	11,9%	11,6%	10,9%
28	<i>M. nilphamariensis</i>	9,6%	13,7%	10,1%	9,6%	10,3%	9,7%	9,6%	9,7%	9,4%	10,5%	10,2%	9,9%	10,3%	10,3%	10,6%
29	<i>M. taraiensis</i>	10,6%	13,1%	10,7%	11,0%	12,2%	10,1%	11,4%	11,8%	10,8%	10,8%	12,2%	11,4%	12,9%	11,3%	11,4%
30	<i>M. ornata</i>	11,0%	13,6%	11,7%	10,5%	11,5%	11,3%	10,8%	10,4%	10,7%	12,1%	12,0%	11,6%	10,8%	10,1%	10,4%
31	<i>M. rubra</i>	10,0%	11,8%	11,1%	10,4%	11,1%	10,3%	10,6%	9,9%	10,1%	11,5%	11,4%	11,2%	11,6%	10,5%	11,4%
32	<i>M. mihintalei</i>	9,7%	11,5%	10,4%	10,1%	10,5%	9,4%	10,3%	10,0%	9,6%	11,1%	10,9%	11,3%	11,5%	10,2%	11,1%
33	<i>M. aurantiventris</i>	10,8%	13,7%	11,1%	10,6%	11,5%	10,6%	11,0%	11,5%	10,9%	10,7%	11,9%	11,9%	11,2%	10,4%	10,2%
34	<i>M. butleri</i>	11,0%	14,3%	11,7%	10,6%	12,0%	11,3%	11,6%	11,1%	11,7%	11,0%	12,1%	11,5%	12,8%	11,6%	12,3%
35	<i>M. laterite</i>	11,9%	13,5%	11,8%	11,9%	12,0%	11,3%	12,5%	11,6%	11,9%	12,8%	12,5%	12,9%	13,4%	11,1%	10,9%
36	<i>M. sholigari</i>	11,8%	13,0%	11,7%	11,9%	12,1%	11,1%	11,8%	11,7%	12,1%	12,4%	12,6%	12,8%	12,8%	11,1%	11,0%
37	<i>M. darreli</i>	11,0%	13,5%	11,3%	11,2%	11,8%	11,3%	11,2%	11,5%	12,4%	12,5%	12,9%	12,5%	11,9%	10,3%	10,6%
38	<i>M. zeylanica</i>	12,0%	15,0%	10,9%	11,8%	12,6%	11,3%	12,0%	11,6%	11,7%	13,1%	12,9%	12,7%	13,3%	12,0%	12,7%
39	<i>M. karunaratnei</i>	11,4%	14,2%	11,3%	11,1%	12,0%	11,9%	11,4%	11,5%	12,3%	11,9%	12,4%	12,7%	12,1%	10,2%	10,8%
40	<i>M. eos</i>	10,2%	11,2%	10,1%	10,0%	10,8%	9,4%	10,4%	10,6%	10,5%	10,3%	10,4%	10,4%	10,7%	8,8%	10,2%
41	<i>Microhyla sp. 2</i>	10,3%	11,9%	9,8%	10,2%	11,4%	10,1%	11,1%	9,7%	11,4%	11,8%	12,1%	11,9%	11,2%	9,8%	10,7%
42	<i>M. superciliaris</i>	11,4%	14,4%	11,0%	11,0%	11,8%	10,4%	11,9%	11,5%	11,7%	10,9%	11,8%	11,5%	12,5%	9,7%	11,6%
43	<i>M. palmipes</i>	11,5%	13,9%	12,2%	11,3%	12,3%	11,8%	11,4%	11,9%	11,1%	11,9%	11,5%	10,7%	12,1%	10,5%	11,1%
44	<i>N. petrigena</i>	11,4%	12,7%	12,3%	11,6%	11,8%	11,2%	11,0%	11,4%	11,3%	10,7%	11,8%	11,5%	13,0%	11,0%	12,0%
45	<i>N. perparva</i>	11,2%	12,0%	11,8%	11,3%	12,3%	11,9%	11,2%	12,1%	11,5%	11,2%	12,0%	11,6%	12,9%	11,0%	11,7%
46	<i>N. annectens</i>	11,2%	12,5%	11,5%	11,8%	12,5%	11,6%	12,0%	12,0%	12,6%	11,8%	12,3%	11,6%	12,9%	11,4%	11,9%
47	<i>N. annamensis</i>	11,4%	12,9%	13,0%	11,9%	12,2%	11,8%	11,8%	11,9%	12,1%	11,0%	11,9%	11,7%	12,6%	10,8%	11,9%
48	<i>N. marmorata</i>	9,1%	10,8%	10,3%	9,5%	11,1%	10,6%	9,6%	10,6%	10,5%	11,4%	11,2%	10,8%	11,7%	10,5%	11,2%
49	<i>N. pulverata</i>	9,0%	10,5%	10,1%	9,2%	10,9%	10,6%	9,4%	10,5%	10,3%	11,2%	11,0%	10,6%	11,5%	10,3%	11,2%
50	<i>N. nanapollexa</i>	11,6%	13,3%	11,7%	11,1%	10,6%	11,3%	11,3%	10,9%	10,7%	11,0%	11,1%	11,1%	12,5%	12,4%	9,9%
51	<i>N. arboreicola</i>	10,6%	12,5%	10,8%	10,3%	11,2%	10,4%	10,6%	10,6%	10,5%	11,0%	11,2%	10,8%	11,7%	10,9%	12,2%

52	<i>N. pulchella</i>	9,7%	11,5%	10,2%	9,8%	10,9%	9,2%	9,9%	9,8%	9,6%	10,4%	9,7%	9,5%	11,1%	10,1%	10,7%
53	<i>Glyphoglossus yunnanensis</i>	10,2%	12,8%	9,7%	10,3%	9,8%	9,0%	10,4%	9,1%	9,2%	9,7%	10,6%	10,2%	11,0%	10,0%	10,2%
54	<i>Glyphoglossus guttulatus</i>	13,0%	16,7%	12,8%	12,7%	12,3%	12,2%	13,0%	12,4%	12,6%	13,3%	12,3%	12,6%	12,9%	12,9%	12,2%
55	<i>Glyphoglossus minutus</i>	11,5%	14,1%	11,4%	10,7%	10,4%	10,2%	10,2%	10,8%	11,5%	11,2%	11,1%	11,1%	11,7%	11,4%	10,5%
56	<i>Glyphoglossus molossus</i>	12,0%	14,4%	11,9%	11,7%	11,2%	10,5%	12,0%	10,9%	11,5%	11,2%	11,8%	11,6%	11,8%	11,4%	10,8%
57	<i>Glyphoglossus capsus</i>	13,3%	14,8%	13,6%	14,5%	13,3%	13,2%	13,9%	14,4%	14,0%	14,3%	14,5%	15,2%	15,8%	14,9%	14,3%

	ВИД	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
1	<i>M. nepenthicola</i>														
2	<i>M. borneensis</i>														
3	<i>Microhyla sp. 1</i>														
4	<i>M. malang</i>														
5	<i>M. orientalis</i>														
6	<i>M. mantheyi</i>														
7	<i>M. minuta</i>														
8	<i>M. achatina</i>														
9	<i>M. gadjahmadi</i>														
10	<i>M. kodial</i>														
11	<i>Microhyla sp. 4</i>														
12	<i>M. irrawaddy</i>														
13	<i>M. pineticola</i>														
14	<i>M. heymonsi</i>														
15	<i>M. fodiens</i>														
16	<i>M. mukhlesuri</i>														
17	<i>M. fissipes</i>	2,0%													
18	<i>M. chakrapanii</i>	4,9%	4,0%												
19	<i>M. mymensinghensis</i>	3,5%	3,1%	3,4%											
20	<i>Microhyla sp. 3</i>	5,3%	4,4%	6,3%	5,6%										
21	<i>M. okinavensis</i>	5,9%	5,2%	7,2%	6,4%	3,9%									
22	<i>M. beilumensis</i>	4,1%	3,4%	5,3%	4,6%	2,4%	3,0%								
23	<i>M. mixtura</i>	5,4%	4,6%	6,4%	5,0%	2,3%	4,4%	3,0%							
24	<i>M. fanjingshanensis</i>	5,0%	4,2%	6,1%	4,5%	4,1%	3,7%	2,2%	3,8%						
25	<i>M. berdmorei</i>	9,9%	9,8%	11,8%	10,4%	10,0%	9,3%	9,4%	10,0%	9,6%					
26	<i>M. pulchra</i>	9,6%	9,6%	9,7%	9,8%	9,1%	8,7%	8,3%	10,1%	9,1%	8,1%				
27	<i>M. picta</i>	10,4%	10,9%	11,6%	11,3%	11,6%	10,8%	10,8%	11,7%	10,9%	7,9%	6,4%			

28	<i>M. nilphamariensis</i>	9,0%	8,8%	9,3%	8,6%	8,6%	9,8%	8,4%	9,1%	9,6%	9,4%	9,5%	9,0%		
29	<i>M. taraiensis</i>	9,9%	9,1%	9,9%	9,6%	10,4%	11,4%	10,1%	10,5%	10,7%	10,4%	10,7%	10,9%	5,4%	
30	<i>M. ornata</i>	9,2%	9,1%	9,2%	8,8%	9,8%	9,4%	9,4%	10,0%	10,0%	9,7%	9,6%	9,6%	5,3%	6,7%
31	<i>M. rubra</i>	9,3%	9,2%	10,6%	10,1%	10,6%	11,2%	9,7%	10,2%	9,7%	9,4%	10,0%	9,1%	6,5%	7,1%
32	<i>M. mihintalei</i>	9,6%	9,2%	10,2%	10,1%	10,6%	11,0%	9,6%	10,1%	9,7%	9,8%	9,7%	9,1%	6,6%	7,6%
33	<i>M. aurantiventris</i>	11,1%	10,8%	11,1%	10,4%	9,9%	10,8%	9,3%	10,0%	10,3%	11,1%	10,4%	10,7%	8,3%	10,0%
34	<i>M. butleri</i>	10,9%	10,7%	11,8%	11,4%	11,8%	12,1%	9,9%	10,9%	10,8%	11,1%	11,3%	10,3%	10,2%	11,1%
35	<i>M. laterite</i>	11,2%	10,9%	12,4%	11,5%	11,6%	11,9%	11,2%	11,4%	11,9%	11,5%	12,6%	13,9%	11,1%	12,3%
36	<i>M. sholigari</i>	11,0%	10,9%	12,3%	11,4%	11,9%	12,1%	10,8%	11,6%	11,0%	10,0%	11,9%	12,1%	9,9%	10,3%
37	<i>M. darreli</i>	11,1%	10,8%	12,4%	11,2%	11,3%	11,9%	10,3%	11,2%	11,0%	10,8%	12,2%	11,8%	9,2%	10,4%
38	<i>M. zeylanica</i>	11,0%	10,7%	12,1%	12,0%	11,5%	12,5%	11,5%	11,0%	12,5%	11,9%	13,6%	14,4%	12,1%	12,4%
39	<i>M. karunaratnei</i>	11,2%	11,0%	12,4%	11,6%	11,5%	11,8%	10,5%	11,4%	11,0%	12,0%	12,3%	12,6%	10,6%	11,4%
40	<i>M. eos</i>	9,1%	9,2%	10,3%	9,4%	9,9%	10,8%	8,9%	9,7%	9,8%	9,9%	11,0%	12,6%	9,2%	9,6%
41	<i>Microhyla sp. 2</i>	9,2%	9,0%	10,4%	9,7%	10,9%	9,6%	9,0%	11,0%	9,3%	10,3%	10,8%	10,5%	9,4%	10,3%
42	<i>M. superciliaris</i>	9,3%	9,0%	10,5%	9,5%	11,3%	11,4%	9,7%	10,7%	9,5%	10,9%	11,8%	11,7%	9,4%	9,0%
43	<i>M. palmipes</i>	9,2%	8,8%	9,7%	10,1%	10,8%	10,6%	9,1%	11,2%	9,8%	12,1%	11,1%	11,8%	9,5%	10,3%
44	<i>N. petrigena</i>	10,6%	10,5%	11,3%	10,9%	11,8%	11,6%	10,0%	11,1%	10,1%	10,4%	11,7%	12,2%	10,8%	11,0%
45	<i>N. perparva</i>	10,1%	9,7%	10,8%	10,1%	11,6%	11,2%	10,0%	11,2%	10,1%	11,6%	11,8%	12,5%	11,4%	11,4%
46	<i>N. annectens</i>	11,5%	11,0%	12,0%	11,7%	12,9%	13,0%	11,2%	12,3%	11,3%	10,0%	12,4%	12,1%	11,6%	12,4%
47	<i>N. annamensis</i>	10,6%	10,5%	11,9%	10,9%	11,5%	11,5%	10,0%	10,7%	10,6%	11,7%	12,4%	12,2%	10,8%	12,2%
48	<i>N. marmorata</i>	10,1%	9,8%	10,9%	10,0%	10,7%	11,0%	9,7%	10,2%	10,1%	10,6%	11,4%	12,2%	10,0%	10,5%
49	<i>N. pulverata</i>	10,1%	9,8%	10,9%	10,0%	10,6%	11,0%	9,7%	10,1%	10,1%	10,5%	11,4%	12,1%	9,8%	10,4%
50	<i>N. nanapollexa</i>	11,6%	11,8%	12,1%	12,4%	12,3%	11,8%	10,6%	12,0%	11,3%	10,0%	11,3%	12,3%	11,5%	11,4%
51	<i>N. arboricola</i>	10,1%	10,2%	10,5%	10,0%	11,4%	10,8%	9,3%	10,8%	10,1%	10,2%	10,1%	10,6%	9,7%	11,0%
52	<i>N. pulchella</i>	9,4%	9,7%	10,0%	9,4%	10,4%	9,8%	8,4%	9,3%	8,9%	9,5%	9,6%	10,5%	8,8%	10,3%
53	<i>Glyphoglossus yunnanensis</i>	8,8%	8,8%	10,1%	8,7%	9,7%	9,3%	9,1%	9,2%	8,9%	8,7%	9,4%	9,7%	8,8%	9,0%
54	<i>Glyphoglossus guttulatus</i>	11,9%	11,4%	11,8%	11,9%	11,0%	10,9%	10,0%	11,2%	10,7%	12,7%	11,1%	13,1%	12,5%	12,7%
55	<i>Glyphoglossus minutus</i>	9,6%	9,6%	10,6%	10,2%	10,3%	9,8%	9,1%	10,0%	9,1%	10,2%	10,2%	10,3%	9,9%	9,4%
56	<i>Glyphoglossus molossus</i>	10,4%	10,0%	11,1%	10,1%	10,7%	10,2%	9,7%	10,2%	9,9%	10,8%	10,7%	10,9%	10,2%	11,0%
57	<i>Glyphoglossus capsus</i>	14,1%	14,2%	14,8%	14,9%	14,8%	14,1%	13,8%	14,8%	13,9%	14,2%	14,4%	14,7%	13,6%	14,2%

	ВИД	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
1	<i>M. nepenthicola</i>														
2	<i>M. borneensis</i>														
3	<i>Microhyla sp. 1</i>														



43	<i>M. palmipes</i>	9,2%	10,2%	10,4%	10,1%	10,5%	12,1%	11,7%	11,5%	12,8%	11,3%	10,4%	9,5%	9,5%	
44	<i>N. petrigena</i>	11,0%	10,5%	10,3%	11,0%	11,3%	12,7%	11,8%	11,6%	13,2%	11,5%	10,9%	10,2%	9,8%	10,0%
45	<i>N. perparva</i>	11,0%	11,6%	11,4%	10,1%	11,0%	11,9%	12,1%	11,4%	13,5%	11,3%	10,5%	9,8%	10,5%	9,5%
46	<i>N. annectens</i>	11,8%	11,2%	12,0%	10,9%	11,1%	13,1%	12,0%	12,3%	13,2%	12,0%	9,9%	10,5%	11,2%	11,4%
47	<i>N. annamensis</i>	11,0%	11,1%	11,6%	10,7%	11,5%	12,0%	12,5%	11,6%	13,4%	11,1%	10,8%	10,5%	10,4%	12,3%
48	<i>N. marmorata</i>	9,8%	10,1%	11,0%	10,9%	10,1%	11,3%	11,5%	11,0%	11,6%	10,6%	9,4%	8,7%	10,4%	10,4%
49	<i>N. pulverata</i>	9,9%	10,0%	10,9%	10,8%	9,9%	11,1%	11,4%	10,8%	11,4%	10,4%	9,2%	8,6%	10,3%	10,4%
50	<i>N. nanapollexa</i>	12,1%	11,2%	11,1%	11,0%	11,5%	12,1%	11,4%	12,5%	12,2%	11,4%	10,6%	11,4%	11,6%	11,7%
51	<i>N. arboricola</i>	10,1%	10,5%	10,2%	10,1%	10,1%	12,3%	11,6%	11,3%	12,5%	11,6%	9,7%	9,4%	10,6%	11,0%
52	<i>N. pulchella</i>	9,8%	9,9%	10,2%	9,7%	9,9%	11,8%	11,1%	10,7%	12,1%	11,3%	8,9%	9,2%	9,9%	10,5%
53	<i>Glyphoglossus yunnanensis</i>	9,5%	9,6%	9,9%	10,7%	10,6%	11,3%	10,8%	11,1%	11,5%	11,2%	9,8%	9,9%	10,7%	10,6%
54	<i>Glyphoglossus guttulatus</i>	12,7%	13,5%	12,5%	11,7%	12,8%	12,6%	12,0%	11,9%	12,5%	11,5%	12,3%	11,6%	12,5%	13,1%
55	<i>Glyphoglossus minutus</i>	10,0%	10,7%	10,1%	11,1%	11,6%	12,4%	10,4%	10,7%	12,1%	10,5%	11,1%	10,0%	10,5%	11,5%
56	<i>Glyphoglossus molossus</i>	10,3%	12,7%	12,5%	10,0%	10,7%	11,7%	11,2%	10,8%	12,2%	10,8%	9,4%	10,8%	11,2%	11,3%
57	<i>Glyphoglossus capsus</i>	13,4%	13,0%	12,8%	14,2%	14,9%	13,9%	14,6%	14,1%	15,1%	14,0%	12,3%	13,9%	14,2%	14,7%

	вид	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
1	<i>M. nepenthicola</i>														
2	<i>M. borneensis</i>														
3	<i>Microhyla sp. 1</i>														
4	<i>M. malang</i>														
5	<i>M. orientalis</i>														
6	<i>M. mantheyi</i>														
7	<i>M. minuta</i>														
8	<i>M. achatina</i>														
9	<i>M. gadjahmadai</i>														
10	<i>M. kodial</i>														
11	<i>Microhyla sp. 4</i>														
12	<i>M. irrawaddy</i>														
13	<i>M. pineticola</i>														
14	<i>M. heymonsi</i>														
15	<i>M. fodiens</i>														
16	<i>M. mukhlesuri</i>														
17	<i>M. fissipes</i>														
18	<i>M. chakrapanii</i>														
19	<i>M. mymensinghensis</i>														
20	<i>Microhyla sp. 3</i>														
21	<i>M. okinavensis</i>														

22	<i>M. beilunensis</i>																		
23	<i>M. mixtura</i>																		
24	<i>M. fanjingshanensis</i>																		
25	<i>M. berdmorei</i>																		
26	<i>M. pulchra</i>																		
27	<i>M. picta</i>																		
28	<i>M. nilphamariensis</i>																		
29	<i>M. taraiensis</i>																		
30	<i>M. ornata</i>																		
31	<i>M. rubra</i>																		
32	<i>M. mihintalei</i>																		
33	<i>M. aurantiventris</i>																		
34	<i>M. butleri</i>																		
35	<i>M. laterite</i>																		
36	<i>M. sholigari</i>																		
37	<i>M. darreli</i>																		
38	<i>M. zeylanica</i>																		
39	<i>M. karunaratnei</i>																		
40	<i>M. eos</i>																		
41	<i>Microhyla sp. 2</i>																		
42	<i>M. superciliaris</i>																		
43	<i>M. palmipes</i>																		
44	<i>N. petrigena</i>																		
45	<i>N. perparva</i>	6,0%																	
46	<i>N. annectens</i>	7,2%	7,4%																
47	<i>N. annamensis</i>	8,2%	7,8%	8,3%															
48	<i>N. marmorata</i>	7,2%	6,6%	5,6%	5,9%														
49	<i>N. pulverata</i>	7,1%	6,4%	5,6%	5,7%	0,3%													
50	<i>N. nanapollexa</i>	7,7%	8,9%	9,1%	10,0%	9,4%	9,2%												
51	<i>N. arboricola</i>	7,1%	7,2%	6,9%	9,2%	7,8%	7,6%	7,9%											
52	<i>N. pulchella</i>	7,1%	7,2%	6,1%	8,7%	7,6%	7,4%	7,8%	2,7%										
53	<i>Glyphoglossus yunnanensis</i>	9,3%	9,2%	8,9%	9,3%	7,9%	7,8%	10,0%	8,1%	7,5%									
54	<i>Glyphoglossus guttulatus</i>	10,2%	11,0%	13,2%	11,3%	11,2%	11,0%	10,5%	10,0%	9,9%	8,9%								
55	<i>Glyphoglossus minutus</i>	8,9%	10,8%	10,8%	9,8%	9,0%	8,8%	9,2%	9,1%	8,3%	5,3%	5,8%							
56	<i>Glyphoglossus molossus</i>	11,2%	9,8%	9,8%	11,0%	9,7%	9,6%	11,8%	9,6%	8,5%	5,5%	8,4%	6,4%						
57	<i>Glyphoglossus capsus</i>	13,1%	13,7%	13,4%	12,9%	12,7%	12,6%	13,2%	12,3%	11,7%	10,6%	13,0%	11,4%	11,9%					

**Таблица приложения 5. Некорректированные генетические *p*-дистанции родов *Micryletta* и *Mysticellus*.**

	вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>Micryletta steinegeri</i>	0.7%													
2	<i>Micryletta lineata</i>	5.0%	0.1%												
3	<i>Micryletta immaculata</i>	2.8%	5.6%	0.5%											
4	<i>Micryletta hekouensis</i>	3.0%	5.9%	2.4%	1.7%										
5	<i>Micryletta menglienica</i>	2.3%	5.4%	1.7%	0.8%	0.0%									
6	<i>Micryletta aishani</i>	4.2%	4.1%	5.2%	5.0%	4.5%	0.4%								
7	<i>Micryletta erythropoda</i>	6.0%	2.7%	7.0%	7.1%	6.6%	5.5%	1.6%							
8	<i>Micryletta inornata</i>	5.6%	6.9%	7.1%	7.2%	6.8%	5.4%	8.0%	0.5%						
9	<i>Micryletta sp. 1</i>	5.5%	6.1%	7.2%	7.1%	6.7%	5.1%	7.6%	2.5%	0.0%					
10	<i>Micryletta nigromaculata</i>	6.2%	6.6%	7.5%	7.2%	6.9%	5.8%	8.6%	6.9%	6.7%	0.7%				
11	<i>Micryletta dissimulans</i>	5.8%	7.1%	7.0%	6.5%	6.0%	5.3%	8.3%	6.3%	6.2%	6.0%	0.0%			
12	<i>Micryletta sp. 2</i>	3.3%	5.6%	4.2%	4.2%	3.5%	4.2%	6.7%	6.0%	6.4%	7.2%	7.1%	0.2%		
13	<i>Micryletta melanops</i>	4.2%	4.7%	5.3%	5.0%	4.3%	3.2%	5.8%	5.6%	5.5%	5.6%	5.3%	4.5%	0.0%	
14	<i>Mysticellus franki</i>	10.2 %	10.2 %	10.8 %	10.8 %	10.3 %	10.7 %	11.2 %	11.0 %	12.0 %	11.3 %	10.6 %	10.5 %	10.3 %	n/a

**Таблица приложения 6. Некорректированные генетические *p*-дистанции родов *Kaloula*, *Uperodon*, *Phrynella* и *Metaphrynella*.**

	вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	<i>Kaloula baleata</i>													
2	<i>Kaloula sp. 1</i>	5.0%												
3	<i>Kaloula mediolineata</i>	5.1%	3.8%											
4	<i>Kaloula picta</i>	6.7%	5.2%	5.3%										
5	<i>Kaloula indochinensis</i>	6.8%	5.9%	5.4%	7.4%									
6	<i>Kaloula sp. 2</i>	6.2%	4.4%	5.6%	7.2%	4.7%								
7	<i>Kaloula verrucosa</i>	7.0%	6.3%	5.6%	7.7%	6.6%	6.7%							
8	<i>Kaloula borealis</i>	6.4%	6.1%	5.8%	6.4%	6.9%	6.6%	2.0%						
9	<i>Kaloula rugifera</i>	7.6%	6.3%	6.4%	7.1%	6.4%	6.3%	1.9%	2.2%					
10	<i>Kaloula pulchra</i>	6.4%	5.9%	6.3%	8.3%	7.9%	7.9%	7.4%	7.2%	7.6%				
11	<i>Uperodon taprobanicus</i>	8.7%	8.6%	9.0%	9.4%	9.2%	9.4%	7.9%	8.2%	7.4%	9.1%			
12	<i>Uperodon montanus</i>	10.1 %	8.9%	9.2%	10.4 %	11.0 %	9.3%	8.1%	7.8%	7.9%	9.4%	9.9%		
13	<i>Uperodon marmorata</i>	10.8 %	9.4%	9.6%	10.8 %	11.2 %	9.4%	8.2%	8.5%	8.0%	9.6%	9.7%	3.4%	
14	<i>Uperodon triangularis</i>	10.5 %	8.9%	9.6%	10.3 %	10.8 %	9.1%	8.3%	8.2%	7.9%	9.4%	9.7%	4.8%	2.9%
15	<i>Uperodon obscurus</i>	10.7 %	9.7%	9.6%	10.4 %	11.2 %	9.9%	8.2%	8.2%	8.8%	10.4 %	11.1 %	6.6%	6.6%
16	<i>Uperodon palmatus</i>	10.7 %	9.5%	9.2%	10.3 %	10.6 %	9.5%	7.7%	7.7%	8.4%	10.7 %	11.0 %	5.9%	5.9%

17	<i>Uperodon anamalaiensis</i>	10.2 %	9.4%	9.3%	9.8%	10.4 %	9.8%	8.7%	8.1%	8.3%	9.4%	10.8 %	4.1%	6.2%
18	<i>Uperodon rohani</i>	9.9%	9.0%	8.0%	10.6 %	10.6 %	9.0%	8.2%	8.1%	8.2%	9.7%	10.1 %	5.7%	6.8%
19	<i>Uperodon variegatus</i>	10.3 %	8.4%	8.2%	10.2 %	11.6 %	9.8%	8.5%	8.9%	8.7%	9.7%	10.6 %	6.3%	7.1%
20	<i>Uperodon nagaoui</i>	11.2 %	9.9%	9.4%	11.0 %	10.8 %	10.0 %	9.1%	9.0%	9.5%	11.7 %	11.2 %	7.0%	7.0%
21	<i>Uperodon systoma</i>	10.1 %	9.3%	9.1%	9.9%	9.5%	9.1%	7.3%	7.0%	6.7%	8.8%	9.3%	8.4%	8.3%
22	<i>Uperodon globulosus</i>	9.2%	8.9%	8.1%	9.7%	9.9%	9.6%	8.0%	7.4%	8.0%	7.9%	10.2 %	8.3%	8.3%
23	<i>Metaphrynella pollicaris</i>	11.2 %	10.8 %	10.8 %	12.2 %	12.7 %	12.2 %	9.9%	9.1%	10.3 %	10.0 %	10.9 %	10.2 %	10.4 %
24	<i>Phrynella pulchra</i>	11.5 %	11.6 %	11.4 %	11.7 %	13.6 %	11.6 %	10.3 %	10.6 %	10.3 %	12.0 %	11.6 %	10.5 %	10.6 %
25	<i>Uperodon sp. 1</i>	8.5%	8.5%	8.1%	9.3%	9.5%	9.1%	6.4%	5.9%	6.8%	6.4%	7.7%	7.8%	7.4%
26	<i>Metaphrynella sundana</i>	11.6 %	11.2 %	11.3 %	12.8 %	13.9 %	13.2 %	11.5 %	11.3 %	11.6 %	11.1 %	11.4 %	12.5 %	13.2 %

	ВИД	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1	<i>Kaloula baleata</i>													
2	<i>Kaloula sp. 1</i>													
3	<i>Kaloula mediolineata</i>													
4	<i>Kaloula picta</i>													
5	<i>Kaloula indochinensis</i>													
6	<i>Kaloula sp. 2</i>													
7	<i>Kaloula verrucosa</i>													
8	<i>Kaloula borealis</i>													
9	<i>Kaloula rugifera</i>													
10	<i>Kaloula pulchra</i>													
11	<i>Uperodon taprobanicus</i>													
12	<i>Uperodon montanus</i>													
13	<i>Uperodon marmorata</i>													
14	<i>Uperodon triangularis</i>													
15	<i>Uperodon obscurus</i>	6.2%												
16	<i>Uperodon palmatus</i>	6.0%	1.5%											
17	<i>Uperodon anamalaiensis</i>	7.0%	7.2%	6.3%										
18	<i>Uperodon rohani</i>	7.6%	7.4%	6.9%	5.3%									
19	<i>Uperodon variegatus</i>	7.6%	7.8%	7.4%	6.6%	3.1%								
20	<i>Uperodon nagaoui</i>	8.2%	6.2%	5.2%	7.8%	8.7%	8.3%							
21	<i>Uperodon systoma</i>	9.5%	8.5%	8.2%	8.4%	8.9%	9.7%	10.1 %						
22	<i>Uperodon globulosus</i>	9.2%	8.8%	8.2%	8.7%	8.0%	8.4%	9.1%	3.7%					
23	<i>Metaphrynella pollicaris</i>	10.5 %	10.6 %	10.3 %	10.5 %	11.3 %	11.8 %	12.7 %	7.5%	9.5%				
24	<i>Phrynella pulchra</i>	11.8 %	10.2 %	9.9%	11.2 %	11.7 %	11.8 %	10.8 %	9.3%	9.5%	6.5 %			
25	<i>Uperodon sp. 1</i>	9.7%	7.6%	7.2%	8.1%	7.6%	7.8%	7.6%	1.3%	0.8%	7.2 %	7.6 %		
26	<i>Metaphrynella sundana</i>	13.3 %	13.6 %	13.3 %	13.0 %	13.0 %	13.2 %	14.0 %	10.3 %	10.8 %	6.5 %	8.2 %	9.3%	

**Таблица приложения 7.** Калибровочные точки для датирования филогении подсемейства *Microhylinae*

Узел	Событие	Датировка (в млн. лет)	Стандартное отклонение (в млн. лет)	Распределение	Источник
17	Дифференциация группировки <i>Microhyla</i> – <i>Nanohyla</i> – <i>Glyphoglossus</i>	44.54	7.01	нормальное	<i>Kurabayashi et al., 2011</i>
30	Дифференциация MRCA видовой группировки <i>M. butleri</i> и других <i>Microhyla</i>	18.98	3.85	нормальное	<i>Kurabayashi et al., 2011</i>
57	Дифференциация MRCA видовых группировок <i>M. achatina</i> и <i>M. fissipes</i>	13.89	3.03	нормальное	<i>Kurabayashi et al., 2011</i>
6	Дивергенция между <i>Gastrophryne carolinensis</i> и <i>G. olivacea</i>	1.7	0.4	логнормальное	<i>Holman, 2003</i>
2	Дивергенция между <i>Alytes muletensis</i> и <i>A. dickhilleni</i>	[20 - 5]	-	равномерное	<i>Fromhage et al., 2004</i>
4	Дивергенция между <i>Blommersia transmarina</i> и <i>B. wittei</i>	[15 - 1]	-	равномерное	<i>Vences et al., 2003</i>

**Таблица приложения 8.** Матрица возможных переходов между регионами.

Четыре временных периода соответствуют: (1) 100–57 млн лет назад – полная изоляция Индийского субконтинента от Евразии; (2) 57–50 млн лет назад – первые предполагаемые сухопутные связи между Индией и современной Суматрой; (3) в течение 50–35 млн лет назад Индия двигалась против часовой стрелки на север, образуя сухопутные мосты с современной Индо-Бирмой; 4) период 35–0,0 млн лет назад соответствует полной коллизии и формированию устойчивой сухопутной связи между Индией и Евразией. Буквы кодируют: (А) Материковая часть Восточной Азии; (Б) Восточный Индокитай; (С) Западный Индокитай; (D) Индийский субконтинент; (Е) Малайский полуостров; (F) Суматра – Ява – Бали; (G) Борнео и Филиппины; (З) Шри-Ланка; (I) острова Восточной Азии; см. рис. 8 и 9.

**(1) 100–57 Ma**

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
A		1	1	0	0	0	0	0	1
B	1		1	0	1	0	1	0	0
C	1	1		0	1	0	1	0	0
D	0	0	0		0	0	0	1	0
E	0	1	1	0		1	1	0	0
F	0	0	0	0	1		1	0	0
G	0	1	1	0	1	1		0	0
H	0	0	0	1	0	0	0		0
I	1	0	0	0	0	0	0	0	

**(2) 57–50 Ma**

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
A		1	1	0	0	0	0	0	1
B	1		1	0	1	0	1	0	0
C	1	1		0	1	0	1	0	0
D	0	0	0		1	1	0	1	0
E	0	1	1	1		1	1	0	0
F	0	0	0	1	1		1	0	0
G	0	1	1	0	1	1		0	0
H	0	0	0	1	0	0	0		0
I	1	0	0	0	0	0	0	0	

**(3) 50–35 Ma**

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
A		1	1	0	0	0	0	0	1
B	1		1	0	1	0	1	0	0
C	1	1		1	1	0	1	0	0
D	0	0	1		1	0	0	1	0
E	0	1	1	1		1	1	0	0
F	0	0	0	0	1		1	0	0
G	0	1	1	0	1	1		0	0
H	0	0	0	1	0	0	0		0
I	1	0	0	0	0	0	0	0	

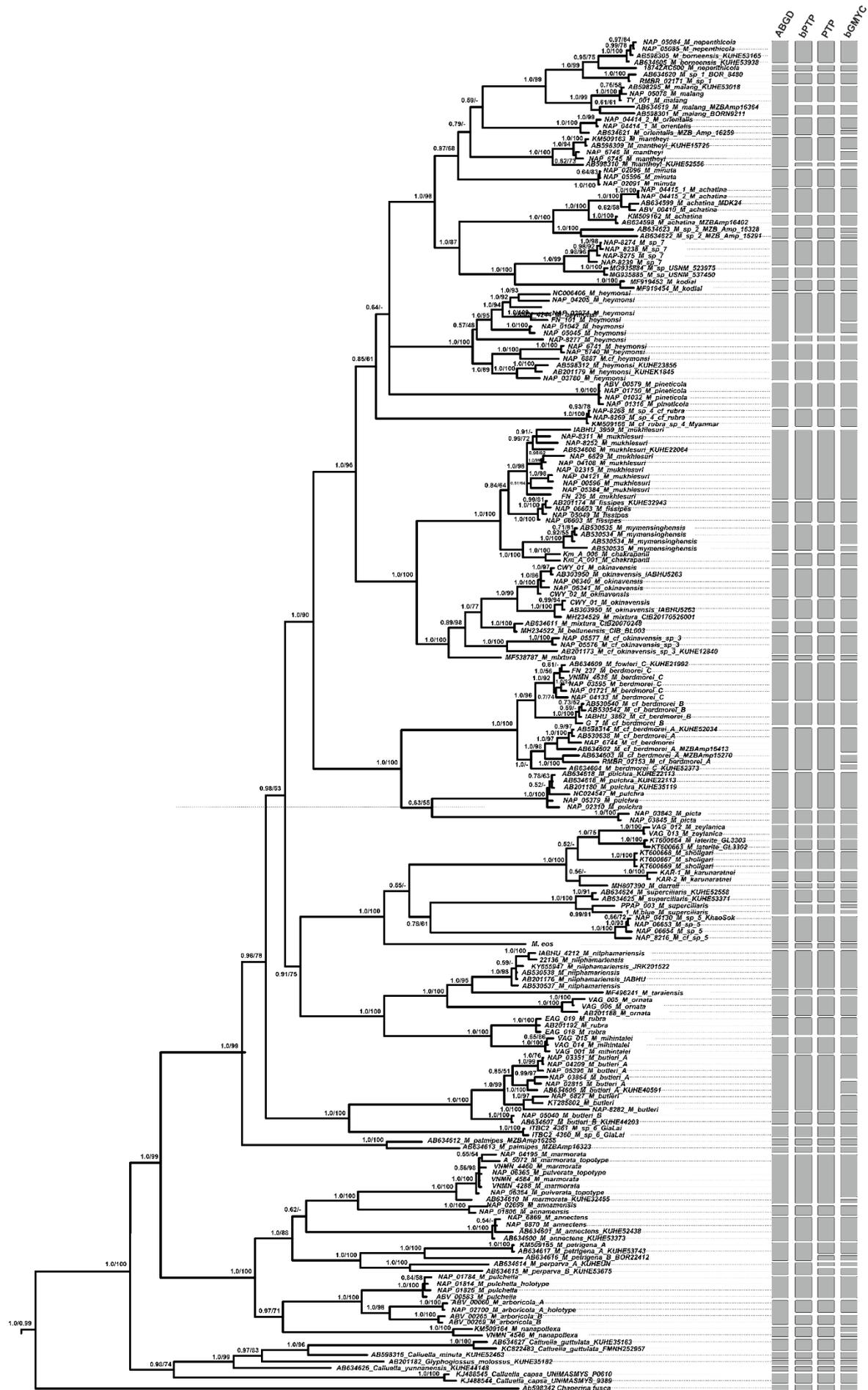
**(4) 35–0.0 Ma**

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
A		1	1	0	0	0	0	0	1
B	1		1	0	1	0	1	0	0
C	1	1		1	1	0	1	0	0
D	0	0	1		0	0	0	1	0
E	0	1	1	0		1	1	0	0
F	0	0	0	0	1		1	0	0
G	0	1	1	0	1	1		0	0
H	0	0	0	1	0	0	0		0
I	1	0	0	0	0	0	0	0	

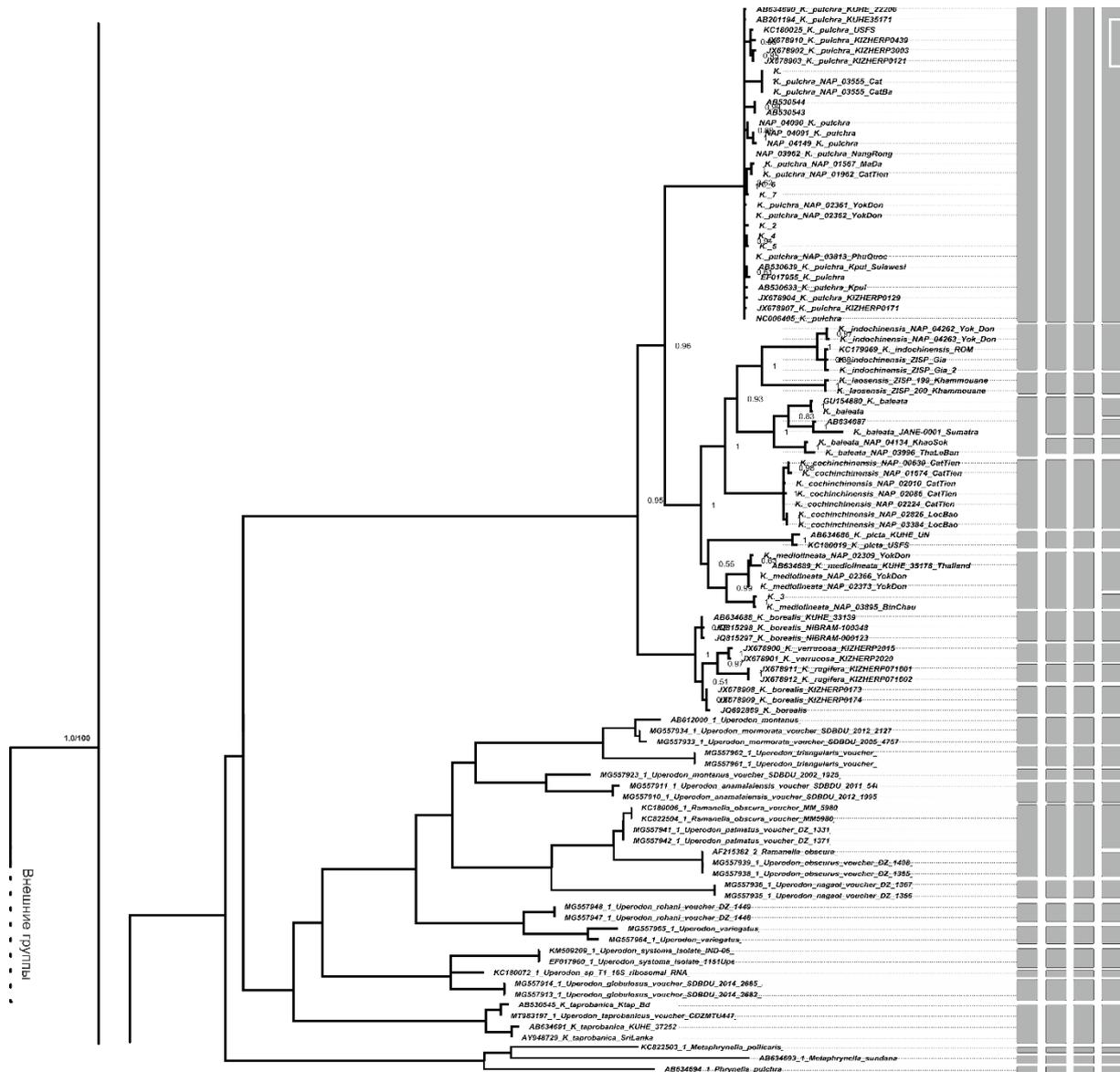
**Таблица приложения 9.** Данные о максимальной длине тела (SVL) для самцов и самок разных видов группировки *Microhyla-Nanohyla-Glyphoglossus* в мм.

№	Вид	♂	♀
		SVL	SVL
1	<i>Microhyla achatina</i>	23,0	26,1
2	<i>Microhyla annamensis</i>	19,8	22,6
3	<i>Microhyla annectens</i>	15,6	18,4
4	<i>Microhyla arboricola</i>	15,0	17,0
5	<i>Microhyla aurantiventris</i>	27,0	30,5
6	<i>Microhyla beilunensis</i>	23,7	28,3
7	<i>Microhyla berdmorei</i>	32,5	45,6
8	<i>Microhyla borneensis</i>	13,8	17,3
9	<i>Microhyla butleri</i>	25,0	26,0
10	<i>Microhyla chakrapanii</i>	22,0	
11	<i>Microhyla darevskii</i>	32,6	
12	<i>Microhyla darreli</i>	15,1	
13	<i>Microhyla eos</i>	21,5	27,8
14	<i>Microhyla fanjingshanensis</i>	22,7	23,0
15	<i>Microhyla fissipes</i>	27,5	28,0
16	<i>Microhyla fodiens</i>	29,1	30,0
17	<i>Microhyla fusca</i>	23,0	
18	<i>Microhyla gadjahmadai</i>	21,3	25,5
19	<i>Microhyla heymonsi</i>	22,0	26,5
20	<i>Microhyla hongiaoensis</i>	14,7	18,6
21	<i>Microhyla irrawaddy</i>	17,1	20,9
22	<i>Microhyla karunaratnei</i>	19,1	21,0
23	<i>Microhyla kodial</i>	17,4	20,4
24	<i>Microhyla laterite</i>	16,6	18,4
25	<i>Microhyla malang</i>	22,2	23,4
26	<i>Microhyla mantheyi</i>	29,2	24,1
27	<i>Microhyla marmorata</i>	21,5	23,2
28	<i>Microhyla mihintalei</i>	27,3	24,4
29	<i>Microhyla minuta</i>	15,9	17,2
30	<i>Microhyla mixtura</i>	23,7	26,6
31	<i>Microhyla mukhlesuri</i>	21,0	18,4

<b>32</b>	<i>Microhyla mymensinghensis</i>	17,6	21,3
<b>33</b>	<i>Microhyla nanapollexa</i>	13,5	16,6
<b>34</b>	<i>Microhyla nepenthicola</i>	12,8	18,8
<b>35</b>	<i>Microhyla nilphamariensis</i>	17,4	18,3
<b>36</b>	<i>Microhyla okinavensis</i>	27,2	28,6
<b>37</b>	<i>Microhyla orientalis</i>	17,4	19,2
<b>38</b>	<i>Microhyla ornata</i>	24,9	26,2
<b>39</b>	<i>Microhyla palmipes</i>		21,8
<b>40</b>	<i>Microhyla perparva</i>	11,9	14,5
<b>41</b>	<i>Microhyla petrigena</i>	16,2	17,8
<b>42</b>	<i>Microhyla picta</i>	30,1	33,4
<b>43</b>	<i>Microhyla pineticola</i>	19,5	23,0
<b>44</b>	<i>Microhyla pulchella</i>	21,6	25,8
<b>45</b>	<i>Microhyla pulchra</i>	32,0	36,5
<b>46</b>	<i>Microhyla rubra</i>	27,5	29,5
<b>47</b>	<i>Microhyla sholigari</i>	16,2	19,2
<b>48</b>	<i>Microhyla superciliaris</i>	12,7	12,0
<b>49</b>	<i>Microhyla taraiensis</i>	20,3	24,9
<b>50</b>	<i>Microhyla tatrix</i>	13,7	17,6
<b>51</b>	<i>Microhyla zeylanica</i>	18,3	20,0
<b>52</b>	<i>Microhyla</i> sp. 1	13,3	11,8
<b>53</b>	<i>Microhyla</i> sp. 2	28,2	30,2
<b>54</b>	<i>Microhyla kuramotoi</i>	17,1	20,9
<b>55</b>	<i>Glyphoglossus capsus</i>	36,0	36,0
<b>56</b>	<i>Glyphoglossus guttulatus</i>	47,0	54,0
<b>57</b>	<i>Glyphoglossus minutus</i>	30,9	32,7
<b>58</b>	<i>Glyphoglossus molossus</i>	94,9	81,9
<b>59</b>	<i>Glyphoglossus yunnanensis</i>	35,5	48,8
<b>60</b>	<i>Kaloula baleata</i>	60,0	65,0



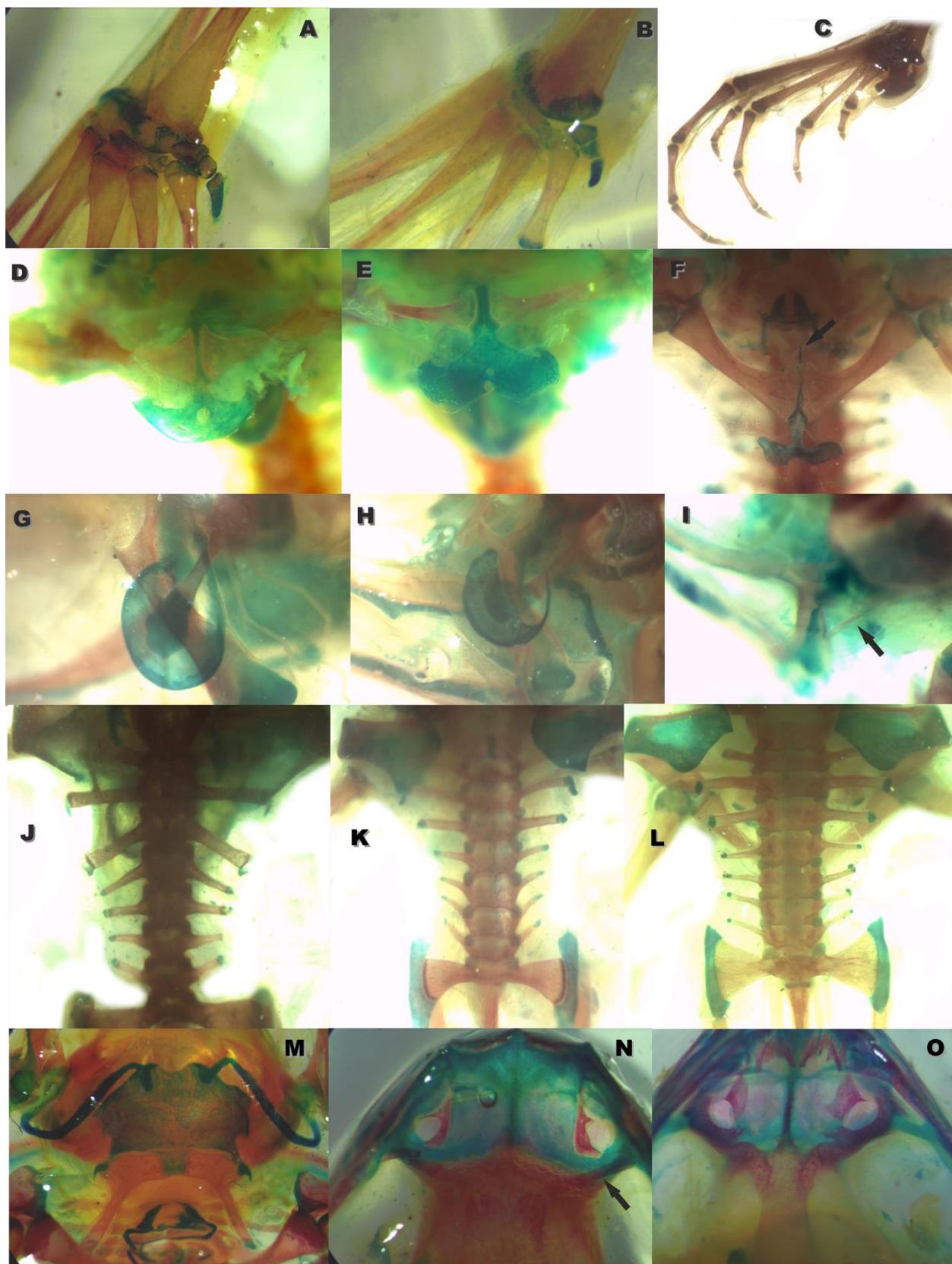
**Рисунок приложения 1.** Развернутая дендрограмма филогенетических отношений подсемейства Microhylinae, а также результаты анализа разграничения видов (ABGD, PTP, bPTP, bGMYC). Часть 1.



**Рисунок приложения 2.** Развернутая дендрограмма филогенетических отношений подсемейства Microhylinae, а также результаты анализа разграничения видов (ABGD, PTP, bPTP, bGMYC). Часть 2.

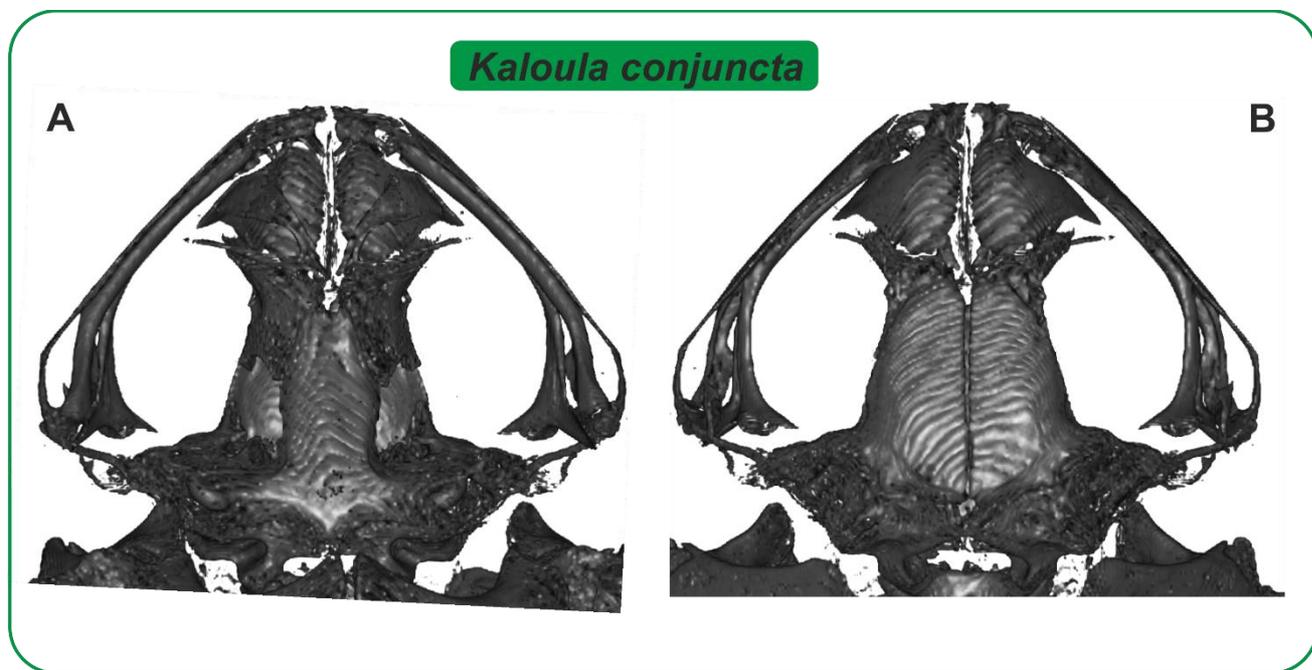


Рисунок приложения 3. Развернутая дендрограмма филогенетических отношений подсемейства Microhylinae, а также результаты анализа разграничения видов (ABGD, PTP, bPTP, bGMYC). Часть 3.

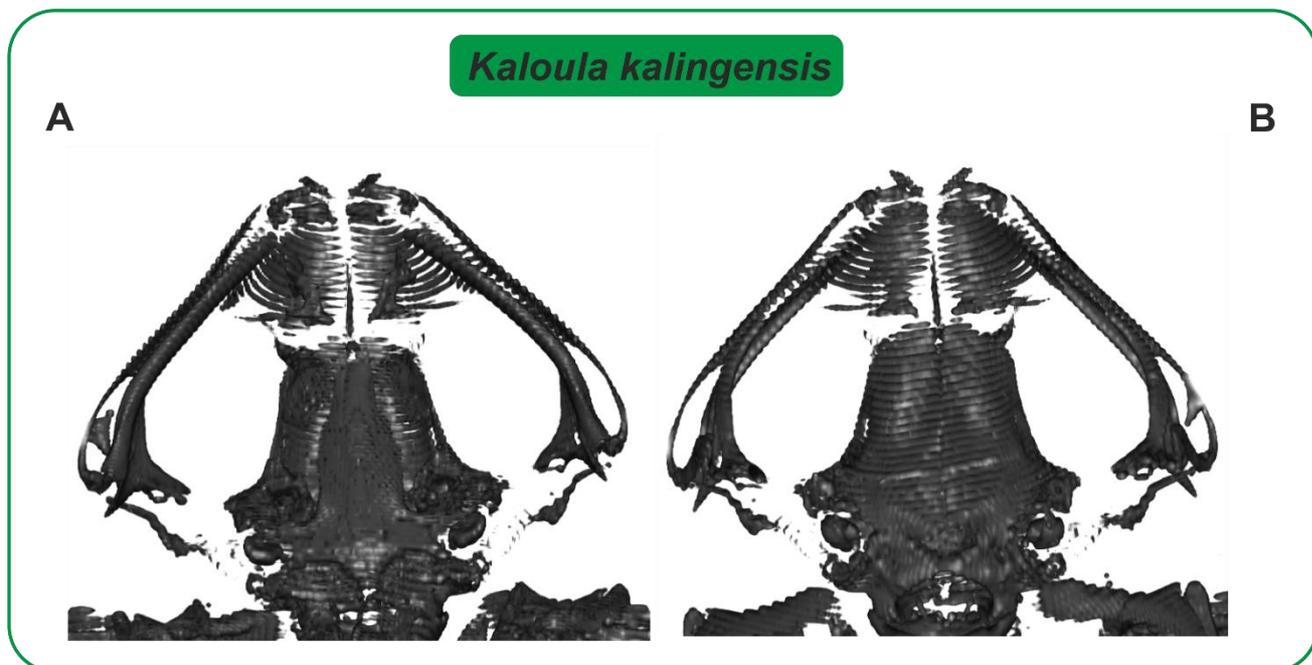


**Рисунок приложения 4.** Разнообразие состояний остеологических признаков на окрашенных скелетных препаратах лягушек *Microhylinae*. A: *Microhyla butleri*; B: *Nanohyla annamensis*; C: *Glyphoglossus guttulatus*; D: *Microhyla picta*; E: *Nanohyla annectens*; F: *Nanohyla marmorata*; G: *Nanohyla marmorata*; H: *Microhyla*

*berdmorei*; I: *Microhyla minuta*; J: *Glyphoglossus guttulatus*; K: *Microhyla fissipes*; L: *Nanohyla marmorata*; M: *Microhyla okinavensis*; N: *Microhyla berdmorei*; O: *Microhyla nilphamariensis*.



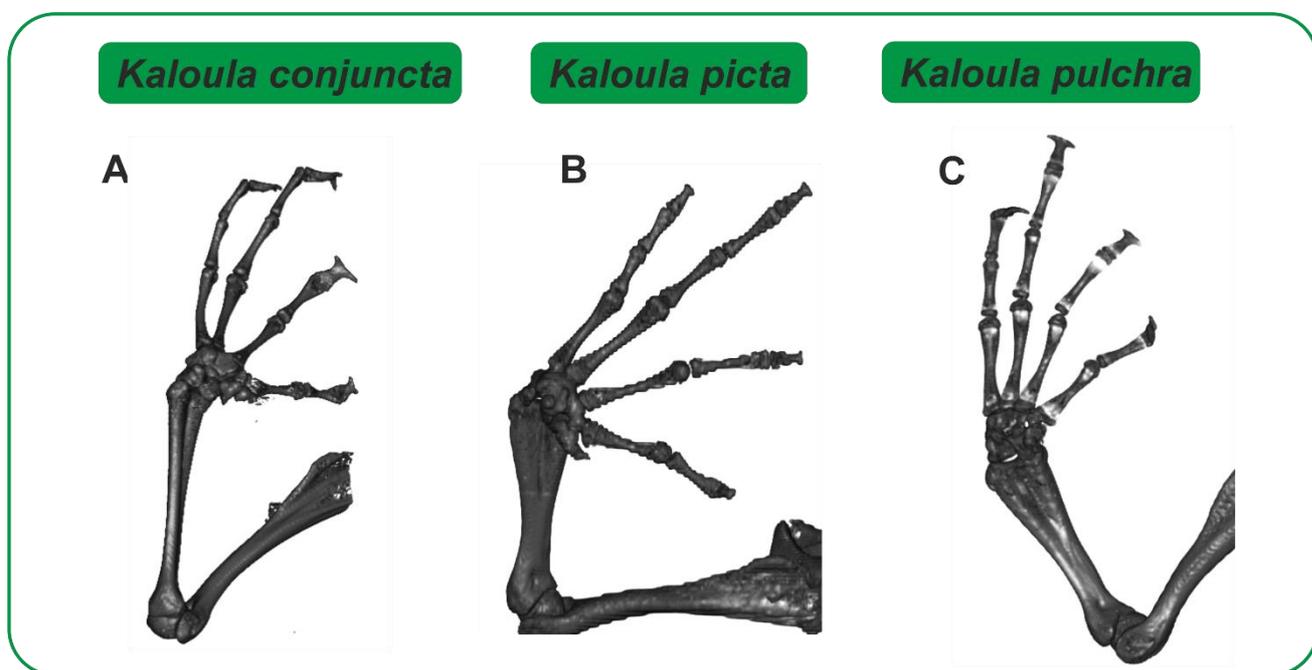
**Рисунок приложения 5.** Череп *Kaloula conjuncta*, А: вид с брюшной стороны, В: вид со спинной стороны.



**Рисунок приложения 6.** Череп *Kaloula kalingensis*, А: вид с брюшной стороны, В: вид со спинной стороны.



**Рисунок приложения 7.** Череп *Kaloula picta*, А: вид с брюшной стороны, В: вид со спинной стороны.

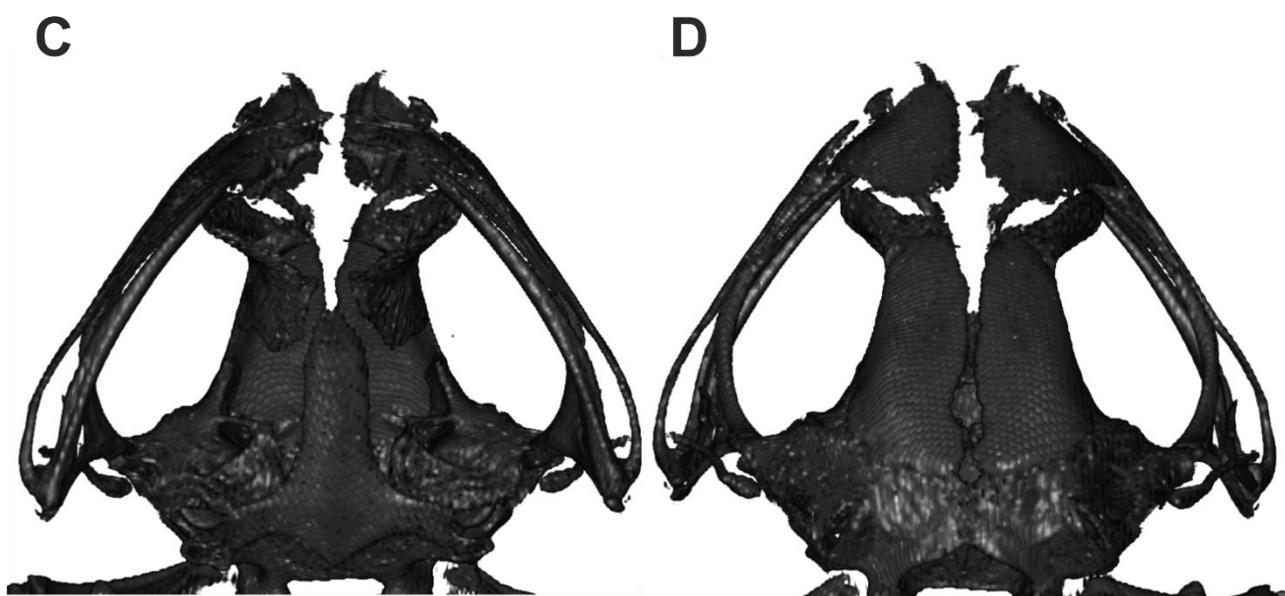


**Рисунок приложения 8.** Строение скелета передней конечности разных видов *Kaloula* с брюшной стороны. А: *Kaloula conjuncta*; В: *Kaloula picta*; С: *Kaloula pulchra*

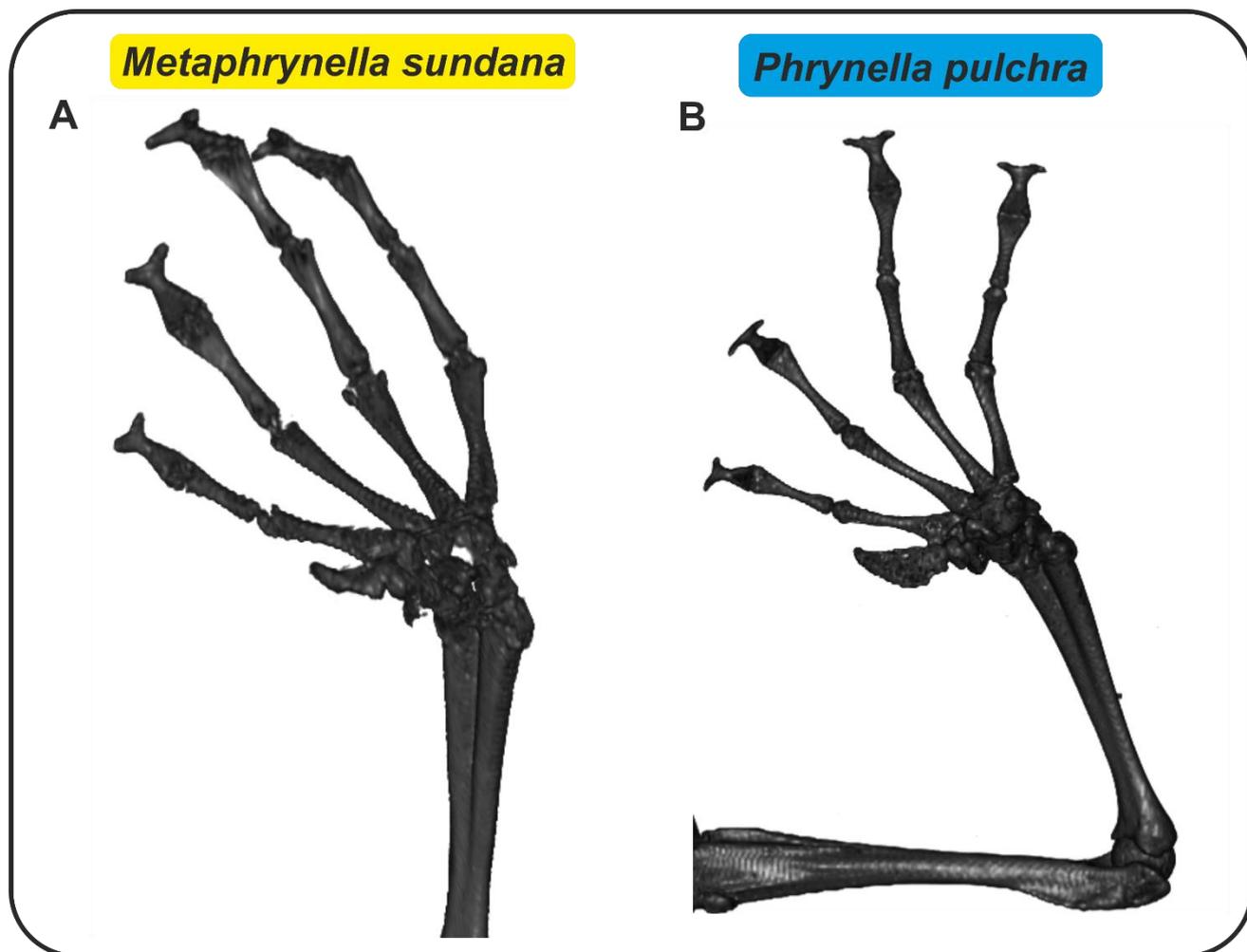
***Metaphrynella sundana***



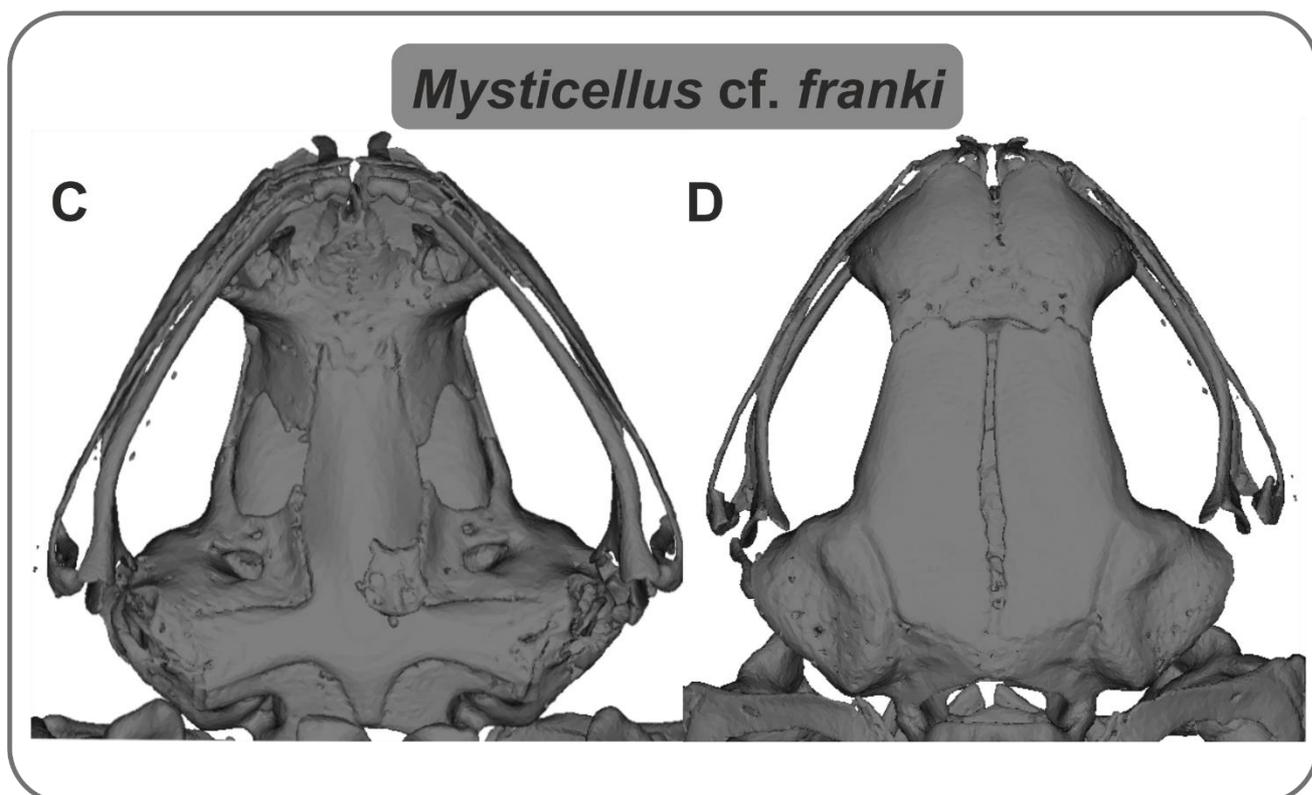
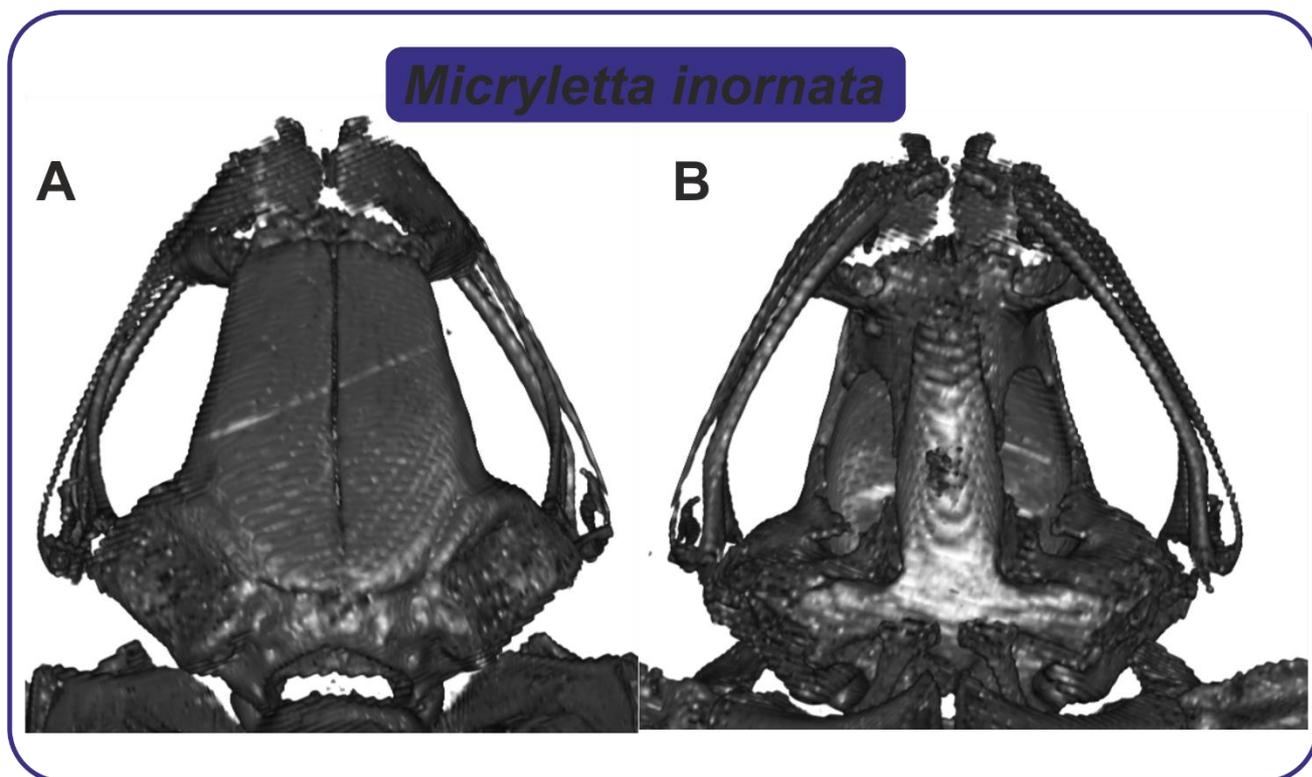
***Phrynella pulchra***



**Рисунок приложения 9.** Череп *Metaphrynella sundana*, А: вид с брюшной стороны, В: вид со спинной стороны. Череп *Phrynella pulchra*, А: вид с брюшной стороны, В: вид со спинной стороны.



**Рисунок приложения 10.** Строение скелета передней конечности лягушек с брюшной стороны. А: *Metaphrynella sundana*; В: *Phrynella pulchra*.



**Рисунок приложения 11.** Череп *Micryletta inornata*, А: вид с брюшной стороны, В: вид со спинной стороны. Череп *Mysticellus cf. franki*, А: вид с брюшной стороны, В: вид со спинной стороны.