



Репродуктивна динаміка ропухи сірої *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) і жаби трав'яної *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) як один з ключових етапів їх сезонного циклу

Б. О. Андрішун
bohdanoksalat@gmail.com



Національний науково-дослідний реставраційний центр України (Львівська філія), вул. Лесі Українки, 10, Львів, 79008, Україна

ORCID:

Б. О. Andriishyn <https://orcid.org/0000-0002-7405-4576>

Authors' Contributions:

ABO: conceptualization, project administration, investigation, methodology, statistics, formal analysis, visualization, writing — original draft, review and editing.

Declaration of Conflict of Interests:

None to declare.

Ethical approval:

Not applicable.

Acknowledgements:

The part of the investigation was conducted within the project "Mortality of amphibians on the roads of Lviv region (West of Ukraine)" supported by the Rufford Foundation.



Attribution 4.0 International
(CC BY 4.0)

Представлені результати досліджень репродуктивної динаміки ключових видів амфібій Українського Розточчя. Оскільки розмноження належить до найважливіших та ключових етапів сезонного циклу земноводних, саме цьому періоду було присвячено особливу увагу. Ми використали класичні і типові методи обліку статевонасильних представників амфібій: маршрутні обліки, пошук загиблих земноводних на автошляхах, вокалізаційні методи та встановлення тимчасових захисних бар'єрів, які унеможливають перехід амфібій через дорожнє полотно. Отож, до видів з рапто-вим типом розмноження належать земноводні родів *Rana* та *Bufo*. До видів тривалого розмноження ми внесли представників родів *Lissotriton*, *Triturus*, *Bombina*, *Hyla*, *Pelophylax*. Зокрема, тимчасові захисні бар'єри дали нам показові і чіткі поняття стосовно часових піків і спадів репродуктивних міграцій досліджуваних видів амфібій, а також напрям руху до репродуктивних та трофічних оселищ. Порівнюючи початок статевої активності та її перебіг впродовж сезону, бачимо певні відмінності між модельними видами *B. bufo* та *R. temporaria*, зокрема це вибір репродуктивних водойм, час відкладання ікри та період активності статевонасильних особин. Статева активність жаби трав'яної припадає на першу половину березня — середину квітня. В другій половині квітня ми відловлювали жаб трав'яних з обох боків бар'єрів, що свідчить про «переломний» момент статевої активності цього виду. Хоча ропуха сіра першою з'являється після гібернації, нерест відбувається орієнтовно на декаду пізніше, ніж у жаби трав'яної, але триває дещо довше. Вважаємо, що такі дослідження потрібно проводити регулярно і що одержані результати спонукають герпетологів до подальших і тривалих досліджень.

Ключові слова: сезонний цикл, земноводні, Українське Розточчя, репродуктивна динаміка, розмноження

Вступ

Сезонний цикл — це сукупність та характер перебігу усіх життєво важливих процесів живих організмів під час періоду їх активності. Розмноження вважають

одним із найважливіших етапів сезонного циклу земноводних. Під терміном «репродуктивна динаміка» розуміємо всі процеси у репродуктивних локалітетах упродовж сезону розмноження земноводних,

які пов'язані з імовірністю вдалого розмноження та залежать від тривалості й інтенсивності шлюбного періоду. Зі свого боку, ці явища охоплюють широкий діапазон поведінкових моделей разом із морфологічними і фізіологічними змінами особин впродовж репродуктивного періоду [5].

К. D. Wells пропонує два репродуктивних типи у безхвостих земноводних: вибухового (раптового) і тривалого розмноження [14]. Ці дві категорії репрезентують два можливі закінчення континууму (процесу), починаючи від розмноження, що триває одну ніч у деяких видів, і закінчуючи розмноженням тривалістю декілька місяців в інших [14, 15].

Раптовий (вибуховий) тип розмноження характеризується значним скупченням особин у певних відповідних локалітетах і коротким репродуктивним періодом — від кількох днів до кількох тижнів. Раптове розмноження характерне для багатьох безхвостих амфібій помірних широт: *Bufo*idae, *Rana*idae, *Pelobatidae* [3, 4, 13]. Самці земноводних такого типу розмноження формують хори у репродуктивних локалітетах.

Пререпродуктивний період, тобто період між першою вокалізацією і першими масово відкладеними яйцями, є відносно коротким у європейських видів земноводних [5]. G. Strömberg в результаті семирічних досліджень шведської популяції жаби прудкої *Rana dalmatina* встановив, що перша маса відкладених яєць з'являлася в інтервалі від чотирьох до 11 днів після початку вокалізації [11]. J. Elmberg встановив серединний переднерестовий період у 5,4 дня для жаби трав'яної *R. temporaria* протягом 10-річних досліджень (Швеція) [2, 3]. Інші тривалі дослідження показали, що у *R. temporaria* вокалізаційна поведінка залежить від енергетичних запасів, які залишаються після періоду гібернації. Таким чином, співи самців можуть бути цілком відсутніми, якщо енергетичні резерви вичерпалися після дуже довгої зими [2, 3]. Самці багатьох видів раптового типу розмноження демонструють нерозбірливу поведінку щодо пошуку пари для нересту під час репродуктивного сезону. Типовими представниками такої поведінки є ропуха сіра *B. bufo* і жаба трав'яна *R. temporaria*, самці яких захоплюють будь-який об'єкт у воді, який за розмірами відповідний самиці, — самиць інших видів та навіть супутніх самців [8, 14, 15]. У випадку помилкового «парування» з іншими самцями свого ж виду вокалізація ввідіграє роль внутрішньо-видового розпізнавання [12].

На жаль, немає конкретних відомостей щодо зв'язку між часом прибуття (рано чи пізно під час шлюбного періоду) і розміром самців ропух. Деякі роботи вказують, що більші (старші) самці прибувають на розмноження раніше [7], тоді як інші свідчать про ранні міграції менших за розмірами самців [4]. Розмір тіла різних особин [1] і попередній репродуктивний досвід [9] є важливим детермінантом для самців ропухи сірої під час амплексусу. Самці можуть тимчасово відступати з репродуктивної водойми у пошуках

можливостей для копуляції в навколишніх наземних оселищах. Такі приклади щодо ропухи сірої показують, що репродуктивна система амфібій раптового типу розмноження може бути досить гнучкою.

Тривалий тип розмноження характеризується важкими репродуктивними періодами. На відміну від амфібій з раптовим типом розмноження, представники тривалого розмноження вокалізують ефективно для розмежування територій і приваблення самиць до репродуктивних оселищ. В такому випадку самиці готові виявити і обрати самців на основі саме характеристик вокалізації.

Hartel et al. (2004) [6], досліджуючи репродуктивні характеристики кумки жовточеревої *Bombina variegata*, демонструє, що самці також використовують різноманітні стратегії для утворення пари. Ці стратегії часто корелюють з вибором самицями водойм для розмноження, що пов'язане з їх тимчасовою доступністю. В сухі сезони кількість доступних для репродукції водойм є мізерною, тому самиці проявляють схильність до постійності перебування у водоймі. У вологі сезони самиці населяють більшу кількість репродуктивних водойм [5]. Встановлено, що в такому випадку самці частіше мігрують з однієї водойми в іншу під час сухих сезонів, тоді як співвідношення немігруючих кумок у водоймі є більшим у вологі сезони. Автори припускають, що такий підхід збільшує ймовірність знайти самицю для розмноження, адже залишатися у водоймі, коли більшість самиць, власне, і шукає водойми під час вологого сезону, може виявитись більш вигідним та ефективним.

Матеріали і методи

Дослідження проводили на території Українського Розточчя протягом 2017–2021 рр. Відомо, що дослідження репродуктивної динаміки земноводних часто поєднують з фауністичними та міграційними дослідженнями. Тому після встановлення захисних бар'єрів у сезони міграційної активності навесні та вилітати туди земноводних є можливість встановити їхні міграційні піки в час репродуктивного етапу сезонного циклу, а також після розмноження, міграційні піки під час переміщення з водойм до харчових оселищ влітку тощо. Ми встановили тимчасові захисні бар'єри, які унеможливають перехід амфібій через дорожнє полотно; окрім цього, такі бар'єри контролюють співробітники природоохоронних територій і волонтери (рис. 1). Обліки загиблих амфібій на автошляхах також допомагають у розумінні початків, піків та завершення репродуктивних міграцій [10]. Не менш важливою є вокалізаційна компонента, особливо для таких представників, як бурі та зелені жаби, квакші, ропухи й кумки. Тож дослідження вокалізації земноводних у сезон їхньої активності є невід'ємним компонентом як фауністичних, так і популяційних досліджень. Такий аспект дозволяє нам провести інвентаризацію



Рис. 1. Загальний вигляд фрагменту захисного бар'єру на узбіччі дороги Т-1425

видового складу амфібій, відстежити їхню сезонну і репродуктивну динаміку. Сезонна вокалізація амфібій дозволяє також, окрім якісного складу, оцінити відносну чисельність та співвідношення видів, які входять до складу батрахоценозів.

Усі взаємодія та маніпуляції з досліджуваними тваринами виконувалися згідно з нормами Європейської конвенції про захист хребетних тварин, які використовуються у наукових цілях (Страсбург, 1986).

Протягом досліджень використовували методи маршрутних обліків. Маршрути були обрані так, щоб охоплювати максимальну кількість репродуктивних оселищ земноводних. Репродуктивні водойми обстежували регулярно, проводили облік та обрахунок особин земноводних, а також їхньої ікри, личинок та метаморфів. Брали до уваги і погодні умови як рушійний та ключовий чинник у проходженні етапів репродуктивного періоду.

Результати й обговорення

За результатами досліджень, опираючись на біотичні і фенологічні особливості видів земноводних, роди *Rana* та *Bufo* належать до типу «раптового» розмноження, на відміну від решти земноводних, до яких належать види родів *Lissotriton*, *Triturus*, *Bombina*, *Hyla*, *Pelophylax*.

Rana temporaria протягом досліджень проявила типову статеву динаміку. Перші появи жаби трав'яної реєстрували в останній декаді березня — першій декаді квітня. Варто зазначити, що, на відміну від ропухи сірої, жаба трав'яна виявилася більш пізнім мігрантом. За результатами досліджень перебігу міграції земноводних на модельній ділянці дороги Т-1425, де були встановлені захисні бар'єри, весняні сезони активності земноводних тривали з 03.04.2018 по 01.05.2018 і з 15.03 2019 по 20.05 2019. У першій половині квітня 2018 і 2019 рр. у відрах-пастках з боку лісу (у напрямку до репродуктивних водойм) ми обліковували вже нечисленних (до 10 особин) представників *Rana temporaria*, в другій половині квітня їхня кількість зростає приблизно вдвічі, однак уже в той час ми прослідкували велику кількість особин у відрах-пастках з боку

репродуктивних водойм — у напрямку до лісу, який, очевидно, слугує трофічним оселищем земноводних на цій модельній ділянці. В другій половині квітня 2018 р. ми зафіксували понад 400 особин жаби трав'яної, які вже покидали репродуктивні водойми. Їхня кількість різко знизилася до 30-ти особин на третьому тижні квітня, а на четвертому ми вже не виявили особин жаби трав'яної, впійманих у відра-пастки. Такий розподіл свідчить про те, що статева активність жаби трав'яної припадає на другу половину березня — другу половину квітня (рис. 2), що є типовим для виду в умовах України. Малу кількість мігруючих особин у бік репродуктивних водойм (див. рис. 2) можемо пояснити тим, що захисні бар'єри встановили вже після того, як відбувся масовий перехід цих земноводних до місць розмноження (час встановлення — початок квітня 2018 р.).

Навесні 2019 р. бар'єри були встановлені на два тижні швидше для перевірки гіпотези, що з початком міграції земноводні мігрують з боку лісових масивів до водойми, а орієнтовно з середини квітня — навпаки (рис. 3). І така тенденція підтвердилась: з березня по другу половину квітня всі виявлені амфібії були у відрах-пастках з боку лісу, потім — з боку ставу. Натомість останні обліковані амфібії були у відрах-пастках у перший тиждень травня, далі пастки були пустими. Варто зазначити, що протягом травня ми спостерігали також незначну кількість розчавлених земноводних на всій модельній ділянці — загалом 27 представників ропухи сірої і жаби трав'яної разом. Тим не менше, загальна динаміка потрапляння амфібій у відра-пастки щодо напрямків ставу і лісу збігається.

Таким чином, ми підтвердили швидкий перебіг статевої активності жаби трав'яної, хоча в різні роки їхня чисельність дещо різниться.

Bufo bufo також проявила ранньовесняну і швидкоплинну статеву активність, але перші весняні міграції ропуха сіра здійснює на тиждень швидше, ніж жаба трав'яна. Впродовж 2018–2020 рр. вже в другій половині березня кількість мігруючих особин становила приблизно 140.

За результатами підрахунку *B. bufo* у відрах-пастках на захисних бар'єрах доходимо висновку, що в них динаміка і часові стратегії подібні. На початку квітня 2018 р. кількість особин, які прямували від лісу до ставу, була більшою — 18 особин, а в другій декаді квітня напрям руху особин ропухи сірої змінився від водойми до лісу. Відтак було відловлено більше 160 особин у відра-пастки, розташовані з боку ставу, а це свідчить, що в другій декаді квітня значна частина популяції ропухи сірої вже завершила нерест. Натомість до кінця квітня ми вилловлювали особин *B. bufo* як з боку лісу, так і з боку репродуктивної водойми (рис. 4).

Протягом весни 2019 р. прослідковуємо чіткішу зміну напрямів руху ропухи сірої. З третього тижня березня по перший тиждень квітня кількість ропух з боку лісу невинно зростала — від 12 до 57 особин, до четвертого тижня квітня рух ропухи був незначним,

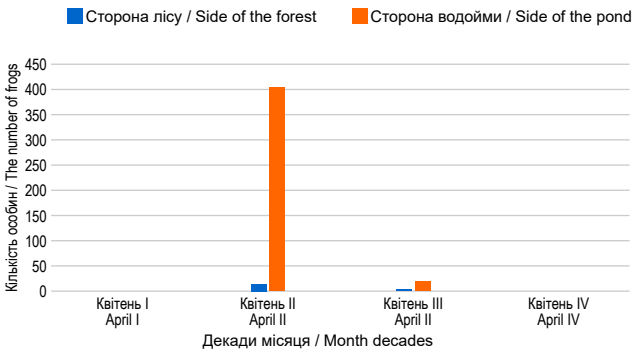


Рис. 2. Загальна кількість особин *R. temporaria*, виловлених захисними бар'єрами на модельній ділянці дороги Т-1425 на території Українського Розточчя протягом квітня 2018 р.

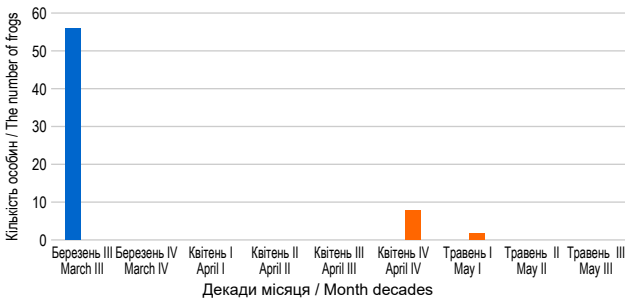


Рис. 3. Загальна кількість особин *R. temporaria*, виловлених захисними бар'єрами на модельній ділянці дороги Т-1425 на території Українського Розточчя протягом весни 2019 р.

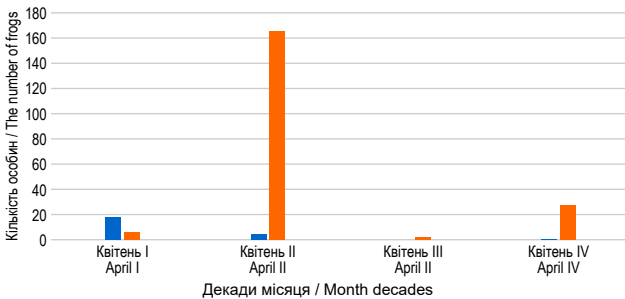


Рис. 4. Загальна кількість особин *B. bufo*, виловлених у відра-пастки захисними бар'єрами на модельній ділянці дороги Т-1425 на території Українського Розточчя протягом квітня 2018 р.

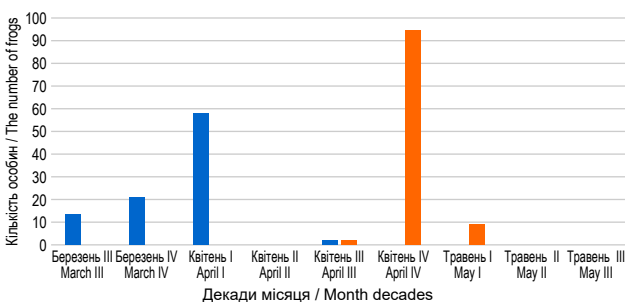


Рис. 5. Загальна кількість особин *B. bufo*, виловлених захисними бар'єрами на модельній ділянці дороги Т-1425 на території Українського Розточчя протягом весни 2019 р.

а протягом четвертого тижня квітня виловили понад 90 особин, але вже з боку репродуктивної водойми. На початку травня кількість мігруючих земноводних суттєво знизилась до >10 ос. і після цього масових появ на захисних бар'єрах ми не реєстрували (рис. 5).

Ропуха сіра проявила також швидкий тип розмноження, хоча, на відміну від жаби трав'яної, в хронологічному плані протяжність нересту у ропухи дещо більша, особливо у 2019 р. Проте кількість статевих особин у 2019 р. виявилась нижчою, ніж у 2018 р.

Такі міграційні процеси для модельних видів земноводних «вибухового типу розмноження» підкреслюють необхідність охорони репродуктивних оселищ, особливо на початкових етапах їхнього сезонного циклу, оскільки саме в цей час імунна система земноводних після гібернації і під час нестабільних кліматичних умов порівняно слабка [6]. Тим паче, цей початковий етап сезонного циклу вбачаємо за доцільне вважати одним із вирішальних, оскільки від нього залежить кількість потомства та стан популяції назагал.

Отож, перші реєстрації особин досліджуваних видів після гібернації ми реєстрували на початку березня протягом усіх років дослідження. Проте *B. bufo*, *R. temporaria* і *R. arvalis* проявили найбільш ранню статеву активність. Інші представники, зокрема жаби роду *Pelophylax*, з'являлися пізніше, але були активними протягом тривалішого періоду часу. Масову появу ікри зафіксували наприкінці березня — на початку квітня, тут же й було обліковано масові скупчення і хори самців жаби трав'яної у репродуктивних водоймах. Наприкінці першої декади квітня ми реєстрували велику кількість ікри трав'яної та гостромордої жаб на досліджуваній ділянці у водоймах на території с. Дубровиця Яворівського р-ну. В цих же стаціях було зафіксовано 14 пар ропухи сірої (амплексус) та чотири поодинокі самці. Назагал, кількість активних самців у водоймах суттєво перевищує кількість самиць — одна самиця на 33 самці. Кінець розмноження жаби трав'яної та гостромордої припадає на 10–13 квітня, а ропухи сірої — на 20–25 квітня.

Під час досліджень репродуктивної динаміки амфібій Українського Розточчя ми підтвердили, що до видів з раптовим типом розмноження належать земноводні родів *Rana* та *Bufo*. До видів тривалого розмноження належать роди *Lissotriton*, *Triturus*, *Bombina*, *Hyla*, *Pelophylax*. Порівнюючи початок статевої активності та її перебіг впродовж сезону, бачимо певні відмінності між модельними видами *B. bufo* та *R. temporaria*: зокрема вибір репродуктивних водойм, час відкладання ікри та період активності метаморфів. Хоча ропуха сіра першою з'являється після гібернації, нерест відбувається орієнтовно на декаду пізніше, ніж у жаби трав'яної, але триває дещо довше. Впродовж 2018–2020 рр., вже в другій половині березня кількість мігруючих особин становила приблизно 140 особин. Статева активність жаби трав'яної припадає на першу половину березня — середину квітня. В другій половині квітня ми відловлювали жаб трав'яних з обох боків бар'єрів, що свідчить про «переломний» момент статевої активності цього виду.

Джерела

1. Davies NB, Halliday TR. Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo*. *Anim. Behav.* 1979; 27 (4): 1253–1267. DOI: 10.1016/0003-3472(79)90070-8.
2. Elmberg J, Lundberg P. Intraspecific variation in calling, time allocation and energy reserves in breeding male common frogs *Rana temporaria*. *Ann. Zool. Fennici.* 1991; 28 (1): 23–29. Available at: <https://www.sekj.org/PDF/anzf28/anz28-023-029.pdf>
3. Elmberg J. Long-term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frogs, *Rana temporaria* L. *Canad. J. Zool.* 1990; 68 (1): 121–127. DOI: 10.1139/z90-017.
4. Gittins SP, Parker AG, Slater FM. Mate assortment in the common toad (*Bufo bufo*). *J. Nat. Hist.* 1980; 14 (5): 663–668. DOI: 10.1080/00222938000770561.
5. Hartel T, Demeter L. The breeding migration and population characteristics of a common toad (*Bufo bufo*, Linnaeus 1758) population visiting a seminatural pond in Sighișoara. *Transylvan. Rev. Syst. Ecol. Res.* 2005; 2: 145–154. Available at: <https://magazines.ulbsibiu.ro/trser/trser2/145-154.pdf>
6. Hartel T. The long-term trend and the distribution of amphibian populations in a semi-natural pond in the middle section of the Târnava-Mare Valley (Romania). *Biota.* 2004; 5 (1): 25–36.
7. Loman J, Madsen T. Reproductive tactics of large and small male toads *Bufo bufo*. *Oikos.* 1986; 46 (1): 57–61. DOI: 10.2307/3565380.
8. Reading CJ. Interspecific spawning between common frogs (*Rana temporaria*) and common toads (*Bufo bufo*). *J. Zool.* 1984; 203 (1): 95–101. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1984.tb06046.x.
9. Reading CJ. Non-random pairing with respect to past breeding experience in the common toad (*Bufo bufo*). *J. Zool.* 2001; 255 (4): 511–518. DOI: 10.1017/S0952836901001595.
10. Reshetylo O, Rizun E, Rizun V. The problem of amphibian mortality on highways and ways to solve it. *Visnyk Lviv Univ. Biol. Ser.* 2006; 42: 70–78.
11. Strömberg G. The yearly cycle of the jumping frog (*Rana dalmatina*) in Sweden. A 12-year study. In: Llorente GA. *Scientia Herpetologica*. Asociacion Herpetologica Española, 1995: 185–186. ISBN 84-605-3526-6.
12. Tada D., Martino A, Sinsch U. Release vocalizations in neotropical toads (*Bufo*): ecological constraints and phylogenetic implications. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2001; 39 (1–2): 13–23. DOI: 10.1046/j.1439-0469.2001.00147.x.
13. Van Gelder JJ, Hoedemaekers HCM. Sound activity and migration during the breeding period of *Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilsson, *Pelobates fuscus* Laur. and *Rana esculenta* L. *J. Anim. Ecol.* 1971; 40 (3): 559–568. DOI: 10.2307/3437.
14. Wells KD. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology.* 1977; 58 (4): 750–762. DOI: 10.2307/1936211.
15. Wells KD. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 1977; 25 (3): 666–693. DOI: 10.1016/0003-3472(77)90118-X.

Reproductive dynamics of the common toad (*Bufo bufo*) and the grass frog (*Rana temporaria*) as one of the key species of their seasonal cycle

B. O. Andriishyn
bohdanoksalat@gmail.com

National Research and Development Restoration Center of Ukraine (Lviv branch), 10 Lesi Ukrainky str., Lviv, 79008, Ukraine

The results of research on the reproductive dynamics of the key amphibian species of the Ukrainian Roztochchia are presented. Since reproduction is one of the most important and key stages of the seasonal cycle of amphibians, special attention was paid to this period. We used classic and typical methods of recording reproductive activity of amphibians: route records, searching for dead amphibians on the roads, vocalization methods and installation of temporary protective barriers that prevent amphibians from crossing the road. Therefore, amphibians of the genera *Rana* and *Bufo* belong to the species with a sudden type of reproduction. We included representatives of the genera *Lissotriton*, *Triturus*, *Bombina*, *Hyla*, and *Pelophylax* to the long-term breeding species. In particular, temporary protective barriers gave us indicative and clear concepts regarding the temporal peaks and troughs of reproductive migrations of the studied amphibian species, as well as the direction of movement to reproductive and trophic habitats. Comparing the beginning of reproductive activity and its course throughout the season, we can see certain differences between the model species *B. bufo* and *R. temporaria*, in particular, the choice of breeding ponds, the time of spawning and the period of activity of sexually active individuals. Reproductive activity of the common frog occurs in the first half of March — mid-April. In the second half of April, we caught common frogs on both sides of the barriers, which indicates a “turning point” in the sexual activity of this species. Although the common toad is the first to appear after hibernation, spawning occurs approximately a decade later than that of the common frog but takes a little longer. We believe that such research should be continued regularly and our results will encourage herpetologists to further and long-term research.

Key words: seasonal cycle, amphibians, Ukrainian Roztochchia, reproductive dynamics, reproduction