

МЕХАНІЗМИ САМОВІДНОВЛЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ ЗЕМНОВОДНИХ У ВИСОКОГІР'Ї УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

О. Решетило

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: reshetylo@yahoo.com*

Найчисленнішим видом земноводних у високогір'ї Українських Карпат є тритон карпатський, а евритопні ропуха сіра та жаба трав'яна трапляються нечасто. Розмірна (вікова) структура популяцій тритона карпатського є нормальною, що свідчить про сприятливі передумови для їх самовідновлення. Екологічна щільність і статева структура популяцій карпатського й альпійського тритонів забезпечують їх самовідновлення за умов різних високогірних оселищ (калюж і озер). Встановлено, що перевага репродуктивних механізмів самовідновлення популяцій типово гірських видів земноводних, порівняно з евритопними, виявляється за настання несприятливого гідроперіоду. Одержані результати вказують на відносно невелику площу території, яка здатна забезпечити основні життєві потреби популяцій хвостатих земноводних у високогір'ї, а наявність передумов і можливостей для безпечного переміщення особин досліджуваних видів земноводних суходолом є вагомим механізмом забезпечення самовідновлення їх популяцій.

Ключові слова: земноводні, високогір'я, популяція, самовідновлення, Українські Карпати.

Одним із ключових показників успішного існування популяцій є їх самовідновлення. Самовідновлення популяцій є важливою характеристикою, яка вказує на здатність популяцій до тривалого існування в часі [5]. Одним із важливих чинників для самовідновлення популяцій тварин є їхня здатність до переміщення у просторі. Найбільш характерними переміщеннями тварин у просторі, зокрема хребетних, є сезонні міграції. Саме під час міграцій особини стикаються з багатьма екологічними чинниками – як природними, так і антропогенними, частина з яких може мати вирішальне значення для самовідновлення їх популяцій. Таким чином, пізнання міграційних процесів, чинників загроз існуванню особин і процесів їх відтворення є надзвичайно актуальним завданням екології тварин. Типовими об'єктами для такого пізнання є, перш за все, більшість нижчих хребетних (риби, земноводні), а також деякі вищі хребетні тварини [2, 4, 7–9].

Матеріали та методи

Одними з оптимальних об'єктів для дослідження процесів самовідновлення популяцій тварин в умовах високогір'я Українських Карпат є земноводні, яких вивчали в різних типах водойм із різним характером і ступенем антропогенної трансформації. Ці водойми, а саме низка тимчасових водойм (калюж) і озер Черногори та Свидівця є популяційними центрами земноводних, тобто центрами відтворення їхніх популяцій. Дослідження популяцій земноводних проводили як на заповідних територіях Карпатського національного природного парку та Карпатського біосферного заповідника, так і на прилеглих до них ділянках, де антропогенний вплив на них виявляється більшою мірою (рис. 1).

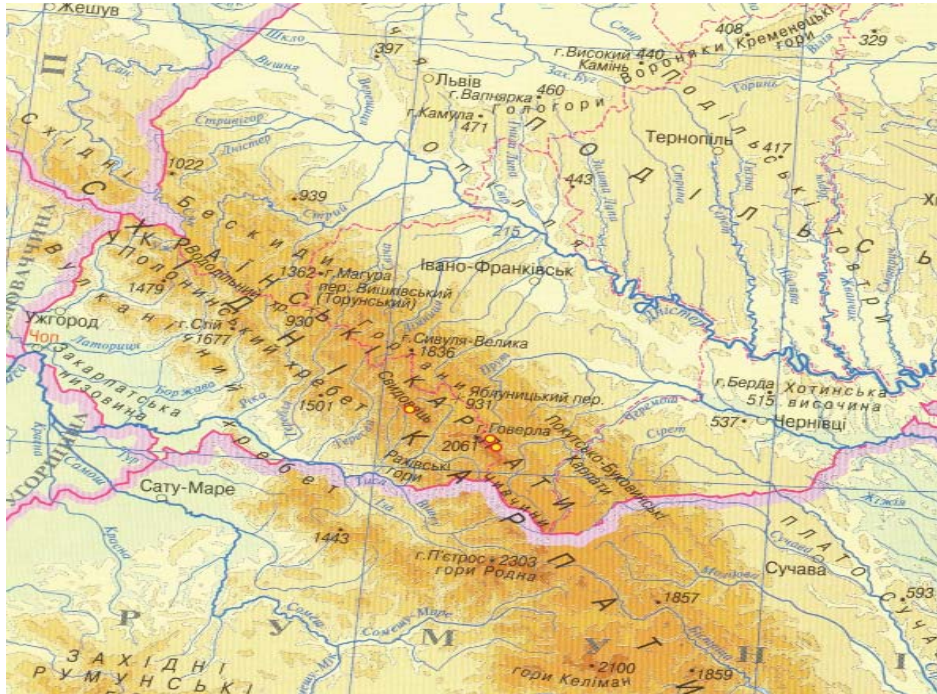


Рис. 1. Розташування досліджуваних ділянок у високогір'ї Українських Карпат.

Збір матеріалу для встановлення якісного і кількісного складу популяцій земноводних здійснювали згідно з загальноприйнятими в герпетології методиками у сезон їхньої активності (травень-серпень) упродовж 2009–11 рр. [1, 3].

Результати і їхнє обговорення

Загалом у досліджуваному регіоні високогір'я Українських Карпат встановлено наявність п'яти видів земноводних: тритон карпатський (*Lissotriton montandoni* Boulenger, 1880), тритон альпійський (*Ichthyosaura alpestris* Laurenti, 1768), кумка гірська (*Bombina variegata* Linnaeus, 1758), ропуха сіра (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758), жаба трав'яна (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758).

Тритон карпатський, тритон альпійський і кумка гірська є видами, занесеними до Червоної книги в Україні [6], проте, незважаючи на червонокнижний статус зазначених представників хвостатих земноводних (карпатського і альпійського тритонів), саме вони, будучи показовими гірськими видами, чисельно домінують у батрахоугрупованнях досліджуваного регіону. Так, під час проведених обліків у досліджуваних водоймах встановлено, що найчисленнішим серед них видом у високогір'ї Чорногори є карпатський тритон, щільність локальних популяцій якого становить 5–6 дорослих ос./м² водойм астатичного типу, а статева структура загалом близька до рівного співвідношення самців і самок, хоча нерідко спостерігаються неістотні відхилення в бік переважання самців, що, зрештою, є характерним для земноводних, особливо в час парування. Альпійський тритон також часто трапляється у водоймах такого типу, проте щільність його популяцій є меншою і не перевищує 1–3 ос./м²; статева ж структура – ідентична до популяцій тритона карпатського.

Натомість ропуха сіра та жаба трав'яна, будучи фоновими видами не лише в Україні, а й на більшій території своїх значних видових ареалів, трапляються у складі високогірних

угруповань земноводних нечасто. У зв'язку з цим слід відзначити значну пристосованість і невибагливість згаданих гірських видів земноводних до умов існування у високогір'ї, зокрема до водних оселищ, якими найчастіше є невеликі калюжі, тоді як для євритопних видів (ропуха, жаба) такі умови існування можна визнати екстремальними (рис. 2).

У високогірних озерах (Доґяска, Несамовите й інші) також встановлено значну чисельну перевагу особин карпатського тритона, порівняно з альпійським. Проте, на відміну від водойм астатичного типу, екологічна щільність популяцій тритона карпатського є дещо нижчою – 2–3 ос./м², що, на нашу думку, зумовлено відповідним типом цих водойм, їхніми розмірами, глибиною, температурою води та мікрокліматичними умовами в них (рис. 3).



Рис. 2. Тимчасові високогірні водойми – типові оселища гірських видів земноводних.



Рис. 3. Озеро Доґяска – водне оселище популяції тритона карпатського *Lissotriton montandoni* у високогір'ї Свидівця.

Аналіз розмірної (вікової) структури популяцій карпатського тритона з високогірних озер показав її збалансованість, що може свідчити про задовільний стан цих популяцій, а відтак і про сприятливі передумови для їхнього самовідновлення (рис. 4).

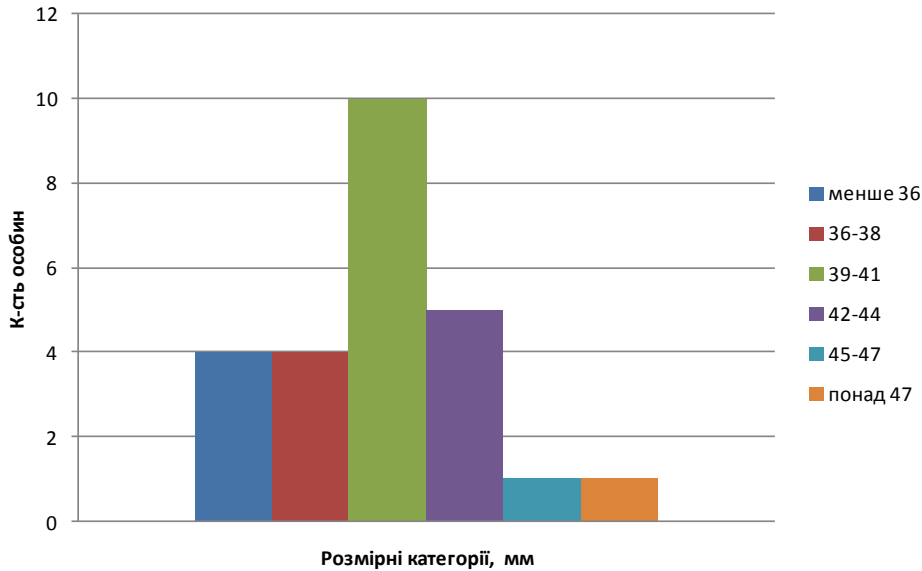


Рис. 4. Розмірна структура популяційної вибірки тритона карпатського з оз. Доґяска.

Таким чином, із наших досліджень випливає, що встановлені відповідні значення екологічної щільності популяцій і статевого співвідношення особин карпатського й альпійського тритонів є оптимальними за умов різних високогірних оселищ (калюж і озер), достатньо мірою забезпечуючи самовідновлення локальних популяцій хвостатих земноводних, які, за нашими багатолітніми спостереженнями, щосезону існують і розмножуються у цих водоймах (Решетило, неопубл. дані).

Стосовно видів безхвостих земноводних (*Anura*), які й екологічно, і біологічно, порівняно з хвостатими земноводними (*Caudata*), мають значно більшу прив'язаність до наземних оселищ протягом сезону, можемо говорити лише про їхню відносну щільність у водних оселищах астатичного типу, оскільки значних скупчень дорослих особин, зокрема й під час періоду розмноження, зафіксовано не було. Отже, щільність геміпопуляцій (сукупність особин популяції на личинковій стадії розвитку) кумки гірської становить 60 ос./м², ропухи сірої – бл. 50 ос./м², а жаба трав'яна демонструє проміжні показники щільності – 50–60 ос./м². Таким чином, незважаючи на значні відмінності екологічних особливостей досліджуваних видів земноводних, їхня щільність у водоймах є майже однаковою, що, найімовірніше, зумовлено екологічними умовами, екологічною ємністю середовища їхнього існування, а також адаптивним механізмом уникнення конкуренції поміж потомством на час їхнього метаморфозу, оскільки личинки зазначених видів переважно не трапляються одночасно у тих самих водоймах астатичного типу (рис. 5).

Оскільки найуразливішим етапом онтогенезу земноводних є саме личинкова стадія, яка найбільше потерпає від хижаків (личинки водяних комах, зокрема личинки бабок тощо), біотичний чинник хижацтва має неабияке значення під час встановлення механізмів самовідновлення популяцій земноводних. Одним зі способів протидії тискові хижаків, зокрема у високогірних популяціях тритонів, є перебування дорослих особин (переважно

самок) у нерестовій водоймі протягом усього часу личинкової стадії розвитку потомства аж до моменту закінчення метаморфозу, регулюючи таким чином чисельність хижаків (безхребетних), чого не спостерігаємо в популяціях безхвостих земноводних, плодючість яких, натомість, є значно вищою порівняно з хвостатими земноводними.



Рис. 5. Личинки жаби трав'яної *Rana temporaria* у високогірній водоймі астатичного типу.

Ще однією з вагомих адаптацій земноводних до існування в кліматичних умовах високогір'я є різна видова стратегія у відкладанні ікри. Вона полягає у здатності самок відкладати або всю ікру відразу (сіра ропуха, трав'яна жаба), або ж порціями протягом сезону (тритони карпатський і альпійський, кумка гірська). Такий механізм забезпечує краще пристосування монтанних видів земноводних до гідрокліматичних умов високогір'я і, відповідно, забезпечує краще самовідновлення їх популяцій, адже, володіючи такими фізіологічними особливостями, ці види мають можливість відкладати ікру саме там і саме тоді, де й коли кількість вологи є достатньою для її розвитку. У той же час розвиток ікри безхвостих амфібій, відкладеної відразу і в одному місці, може бути під загрозою, якщо кліматичні умови на час метаморфозу не будуть сприятливими (наприклад, висихання калюж і загибель личинок унаслідок цього). Таким чином, перевага репродуктивних механізмів самовідновлення популяцій типово гірських видів земноводних має здатність виявлятися за умови настання несприятливого гідроперіоду.

Помітне місце в контексті самовідновлення популяцій земноводних займають сезонні переміщення (міграції), адже для повноцінного функціонування популяцій особини мають чергувати репродуктивні, харчові й зимові оселища протягом сезону. Якщо два останні є важливими, перш за все, для самопідтримання самих особин, то репродуктивні оселища, а також міграційні шляхи, пов'язані з ними, мають вагоме значення для

самовідновлення популяцій, адже тільки тут формується приріст популяцій досліджуваних видів земноводних.

На прикладі популяцій найчисленніших видів земноводних високогір'я – тритона карпатського і альпійського – вдалося встановити кілька важливих адаптивних механізмів, пов'язаних із їхнім просторовими переміщеннями. Зокрема, інтенсивність переміщень особин суходелом різко зростає у присмеркову й темну пору доби, особливо влітку, причому серед них кількісно переважають самки, тоді як у світлу пору доби таких переміщень не було зафіксовано взагалі, а з-поміж особин, які на цей час виявились у водоймах активнішими й, відповідно, більш помітними, були самці. Такий механізм зумовлений як фізіологічно (повітря вночі вологіше, що має неабияке значення для земноводних), так і етологічно (особини, що переміщуються суходелом у темну пору доби, є менш помітними для потенційних хижаків). Окрім цього, визначення домінуючих міграційних напрямків, а відтак, точна локалізація кількох місць зимівлі особин тритона карпатського в одному з досліджуваних локалітетів Чорногори вказує на відносно невелику відстань, яку доводиться їм долати, здійснюючи найтриваліші у життєвому циклі амфібій репродуктивні чи гібернаційні (осінні) міграції. Результати наших спостережень свідчать про те, що відстані від репродуктивної водойми до місця зимівлі становлять від 30 до 150 м, а їхній напрямок, перш за все, залежить від придатного сховку (наприклад, нагромадження каміння, порожнини між корінням дерев, щілини у підмурівках будівель, стоси дров тощо). Подібний висновок можемо зробити і стосовно популяції тритона карпатського в оз. Несамовитому, де значна частина особин популяції зимує під камінням на схилах льодовикового кару, в якому розташоване озеро (міграційні відстані особин виду в цьому оселищі не перевищують 50–100 м). Таким чином, одержані результати вказують на відносно невелику площу території, яка здатна забезпечити основні життєві потреби популяції хвостатих земноводних у високогір'ї Українських Карпат.

Беручи до уваги вищу наземну активність і рухливість особин жаби трав'яної та ропухи сірої, які, на відміну від тритонів альпійського й карпатського, значно більше часу протягом сезону проводять поза водоймами, радіуси їхніх міграцій удвічі-втричі перевершують міграційні можливості тритонів. Це теоретично має давати їм кращі шанси для самовідновлення популяцій, адже, будучи більш активними, покриваючи більші території, проводячи більше часу поза водоймами, вони знаходять більш придатні умови й оселища для існування. Це, зрештою, підтверджується їхньою евритопністю і відсутністю будь-яких охоронних статусів практично по всій Європі, проте ця популяційна перевага нівелюється їхньою нечисленністю у високогір'ї Українських Карпат, оскільки, як ми вже вказували, ропуха сіра й жаба трав'яна перебувають тут в екстремальних умовах на межі своїх видових ареалів. Отже, як показують результати наших спостережень, наявність передумов і можливостей для безпечного переміщення особин земноводних суходелом, незалежно від його фактичної дальності, є вагомим механізмом забезпечення самовідновлення їх популяцій.

Підсумовуючи, слід зазначити, що чим більш різномірною (гетерогенною) і численною є популяція земноводних у високогір'ї, тим більший потенціал вона має, а відтак, у неї спостерігаються більш стабільні й різноманітні механізми самопідтримання, що, відповідно, дає вищі шанси на тривале існування за екстремальних умов високогір'я Українських Карпат, яке забезпечується, зокрема, придатними умовами для розмноження і розвитку, достатністю простору та поживи для існування, доступністю й безпечністю місць зимівель, а також незначним ступенем трансформації та фрагментації природних оселищ.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / пер. с англ. М.: Изд-во КМК, 2003. 380 с.
2. *Ищенко В. Г.* Жизненный репродуктивный успех и структура популяции остромордой лягушки (*RANA ARVALIS* NILSS., 1842). Нетрадиционное решение общей задачи // Современная герпетология. 2007. Т. 7. Вып. 1/2. С. 76–87.
3. Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. К.: Наук. думка, 1989. 172 с.
4. *Смірнов Н. А.* Антропічні фактори загибелі земноводних і плазунів у Чернівецькій та суміжних областях України // Молодь і поступ біології: збірник тез IV Міжнар. наук. конф. студентів та аспірантів (7–10 квітня 2008 р., м. Львів). Львів, 2008. С. 225–226.
5. *Царик Й.* Самовідновлення популяцій за різних умов їхнього росту // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2010. Вип. 53. С. 94–99.
6. Червона книга України. Тваринний світ / ред. І.А. Акімов. К.: Глобалконсалтинг, 2009. С. 382–383, 385.
7. *Elzanowski A., Ciesiolkiewicz J., Kaczor M.* et al. Amphibian road mortality in Europe: a meta-analysis with new data from Poland // Eur. J. Wildl. Res. 2009. Vol. 55. P. 33–43.
8. *Kusak J., Huber D., Gomercic T.* et al. The permeability of highway in Gorski kotar (Croatia) for large mammals // Eur. J. Wildl. Res. 2009. Vol. 55. P. 7–21.
9. *Orlowski G., Nowak L.* Road mortality of hedgehogs *Erinaceus* spp. In farmland in Lower Silesia (South-Western Poland) // Pol. J. Ecol. 2004. Vol. 52. N 3. P. 377–382.

Стаття: надійшла до редакції 20.02.13

прийнята до друку 23.04.13

THE MECHANISMS OF AMPHIBIA POPULATIONS' SELF-RENEWAL IN THE HIGH-MOUNTAINS OF UKRAINIAN CARPATHIANS

O. Reshetylo

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
Ivan Franko Lviv National University
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: reshetylo@yahoo.com*

Carpathian Newt is the most numerous amphibian species in the high-mountains of Ukrainian Carpathians while eurytopic Common Toad and Common Frog are rare in occurrence. The size (age) structure of Carpathian Newt populations is normal what is the evidence of favorable prerequisites for their self-renewal. The ecological density and sex structure of Carpathian newt and Alpine newt ensure their self-renewal under the different high-mountain habitat conditions (puddles and lakes). It is ascertained that the advantage of reproductive mechanisms of population self-renewal of the typically mountain species of amphibians in comparison with eurytopic ones is revealed under the unfavorable hydroconditions. The obtained results point out the moderate square territory, which is able to support the main vital needs of the populations of tailed amphibians in the high-mountains. The availability of prerequisites and possibilities for the safe land migrations of individuals of

the investigated amphibian species is a significant mechanism for the ensuring self-renewal of their populations.

Keywords: amphibians, high-mountains, population, self-renewal, Ukrainian Carpathians.

МЕХАНИЗМЫ САМОВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЗЕМНОВОДНЫХ В ВЫСОКОГОРЬЕ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

О. Решетило

*Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Козельницкая, 4, Львов 79026, Украина
Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина
e-mail: reshetylo@yahoo.com*

Самым многочисленным видом земноводных в высокогорье Украинских Карпат является тритон карпатский, а эвритопные жаба серая и лягушка травяная встречаются нечасто. Размерная (возрастная) структура популяций тритона карпатского является нормальной, что свидетельствует о благоприятных предпосылках их самовозобновления. Экологическая плотность и половая структура популяций карпатского и альпийского тритонов обеспечивают их самовозобновление в условиях различных высокогорных местообитаний (луж и озер). Установлено, что преимущество репродуктивных механизмов самовозобновления популяций типично горных видов земноводных, по сравнению с эвритопными, проявляется при наступлении неблагоприятного гидропериода. Полученные результаты указывают на относительно небольшую площадь территории, которая способна обеспечить основные жизненные потребности популяций хвостатых земноводных в высокогорье, а наличие предпосылок и возможностей безопасного перемещения особей исследованных видов земноводных по суше является существенным механизмом обеспечения самовозобновления их популяций.

Ключевые слова: земноводные, высокогорье, популяция, самовозобновление, Украинские Карпаты.