

**Siedliskowe uwarunkowania występowania
i rozrodu kumaka górskiego *Bombina variegata*
w dolinach rzecznych**

**Habitat parameters relevant for the occurrence and reproduction
of yellow-bellied toad *Bombina variegata* in river valleys**

Małgorzata Łaciak



Kraków, 2023

AUTOR

MGR MALGORZATA ŁACIAK

Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk

Al. Adama Mickiewicza 33, 31-120 Kraków

PROMOTOR

DR HAB. TADEUSZ ZAJĄC, PROF. IOP PAN

Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk

Al. Adama Mickiewicza 33, 31-120 Kraków

**PROMOTOR
POMOCNICZY**

DR HAB. PAWEŁ ADAMSKI, PROF. IOP PAN

Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk

Al. Adama Mickiewicza 33, 31-120 Kraków

Spis treści

Spis publikacji	4
Finansowanie badań	5
Podziękowania	6
Streszczenie	9
Summary	11
Wprowadzenie do tematu badań	13
Obiekt badań	15
Teren badań	17
Zakres publikacji	19
Wnioski	22
Literatura	24
Załączniki:	
Publikacja (I)	29
Publikacja (II)	30
Publikacja (III)	31

Spis publikacji

- I **Łaciak, M.**, Zając, T., Adamski, P., Bielański, W., Ćmiel, A., Łaciak, T., Lipińska, A. 2022. Small monsters: insect predation limits reproduction of yellow-bellied toad *Bombina variegata* to ponds in their earliest successional stage. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 32(5): 817–831. DOI:10.1002/aqc.3779
- II **Łaciak, M.**, Adamski, P., Bielański, W., Ćmiel A., Lipińska A., Łaciak, T., Zając, T. 2023. Tastier than thought? Telemetric research reveals predation on the poisonous yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Ecology* e3996. DOI: 10.1002/ecy.3996
- III **Łaciak, M.**, Adamski, P., Bielański, W., Ćmiel A., Lipińska A., Łaciak T., Zając, T. 202X. Spatial role of water bodies in dispersal of reintroduced yellow-bellied toad *Bombina variegata* – a telemetry study. Manuskrypt przygotowany do złożenia w czasopiśmie *Science of the Total Environment*.

Finansowanie badań

Badania, których wyniki przedstawiono w niniejszej rozprawie doktorskiej, zostały sfinansowane z grantu Programu Infrastruktura i Środowisko POIS-05.02.00-00-084/08 „Przywrócenie drożności korytarza ekologicznego doliny rzeki Biała Tarnowska” oraz z dotacji dla młodych naukowców i uczestników studiów doktoranckich Instytutu Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk w Krakowie.

Podziękowania

Kiedy kilkanaście lat temu, podczas wycieczki na Pogórze Przemyskie, zachwyciłam się kumakami górskimi wystawiającymi swe łebki z niemal każdej mijanej kałuży, nie przypuszczałam, że wiele lat później to one będą moim naukowym „obiektem badań”. Czuję wielką wdzięczność za możliwość pracy z tym ciekawym gatunkiem oraz za możliwość łączenia zainteresowań z pracą naukową i zawodową.

Mojemu Promotorowi, dr hab. Tadeuszowi Zajacowi, prof. IOP PAN składam serdeczne podziękowania za zaufanie jakim obdarzył mnie dając możliwość pracy w projekcie „Przywrócenie drożności korytarza ekologicznego doliny rzeki Biała Tarnowska” oraz w innych projektach, w których mogłam brać udział jako herpetolog. Dziękuję za naukę formułowania niebanalnych pytań, stawiania śmiałych hipotez oraz wszechstronnego spojrzenia na dany problem naukowy.

Mojemu Promotorowi pomocniczemu – dr hab. Pawłowi Adamskiemu, prof. IOP PAN bardzo dziękuję za nieustanną pomoc naukową, naukę niepoddawania się w szukaniu rozwiązań oraz w zwracaniu uwagi na (z pozoru nieistotne) szczegóły. Dziękuję również za stałą gotowość w niesieniu pomocy wszelakiej – naukowej, terenowej, „sprzętowej” oraz za otwartość w dzieleniu się swoimi oryginalnymi pomysłami.

Całemu zespołowi z „Białej” za nieocenioną pomoc w terenie: moim wspomnianym Promotorom, Wojtkowi Bielańskiemu, Adamowi Ćmielowi (któremu dodatkowo serdecznie dziękuję za wiele dobrych podpowiedzi podczas przygotowywania manuskryptów oraz stałe wsparcie „statystyczne”), Ani i Michałowi Lipińskim, Pani Kasi Zajac, Marcie Potoczek i oczywiście mojemu Mężowi Tomkowi, który nie boi się żadnych terenowych wyzwań i na którego zawsze mogę liczyć.

Całej społeczności Instytutu Ochrony Przyrody PAN dziękuję za życzliwość, którą od Was czerpię każdego dnia i dzięki której praca w Instytucie jest wielką przyjemnością.

Pragnę również podziękować gronu świetnych herpetologów i dydaktyków z Uniwersytetu Pedagogicznego w Krakowie, którzy podczas studiów wprowadzili mnie w fascynujący świat płazów i tym samym ukierunkowali na moje dalsze wybory, szczególnie: prof. dr hab. Władysławowi Zamachowskiemu oraz dr Markowi Guzikowi,

których zajęcia z zoologii kręgowców i biologii płazów były jednymi z najbardziej pasjonujących, na jakich kiedykolwiek byłam.

Swoją wielką wdzięczność kieruję również do wszystkich Osób które na przestrzeni całego mojego życia towarzyszyły mi w poznawaniu i doświadczaniu PRZYRODY. Miałam wielkie szczęście spotkać na swej drodze wspaniałych nauczycieli, przyrodników-pasjonatów, naukowców – od których garściami czerpałam wiedzę, zachwyty nad przyrodą i pragnienie jej coraz głębszego poznawania. Nie sposób wymienić wszystkich z imienia i nazwiska, ale wszystkim tym Osobom bardzo serdecznie dziękuję.

Wreszcie dziękuję całej mojej kochanej Rodzinie – a w sposób szczególny wspaniałym Rodzicom, którzy zawsze dawali mi przestrzeń do rozwijania swoich zainteresowań, akceptowali moje wybory i nieustannie mnie wspierają oraz drogim Teściom – za wsparcie i bezcenną pomoc w sytuacjach „awaryjnych”. Moim kochanym Dzieciom dziękować tu już nie będę... One od słów wolą prawdziwe uściski.



**Kumak górski *Bombina variegata*
w dolinie rzeki Biała na Pogórzu Ciężkowickim**

„Wszędzie tam, gdzie pojawiają się wątpliwości czy nasza ingerencja w środowisko przyniesie tylko korzyści, posunięciem słusznym jest zaniechanie. Człowiek jest bowiem bardzo daleko od poznania całej misternej sieci powiązań przyrodniczych.”

Witold Lenart

Jeśli przedstawione w niniejszej rozprawie doktorskiej wyniki badań przyczynią się do skuteczniejszej ochrony kumaka górnego – będzie to moja największa satysfakcja i nagroda za trud włożony w badania terenowe i przygotowanie publikacji.

Małgorzata Łaciak

Streszczenie

Fundamentem teoretycznym współczesnej ochrony przyrody jest teoria metapopulacji. Jej zastosowanie wynika ze spowodowanej przez człowieka coraz silniejszej fragmentacji naturalnych siedlisk. W tej sytuacji, populacje wielu gatunków występują na ograniczonych przestrzennie siedliskach, gdzie istnienie populacji nie jest zagwarantowane, natomiast jedynym mechanizmem gwarantującym jej utrzymanie jest stała dyspersja i rekolonizacja siedlisk osobnikami wymienianymi między subpopulacjami – w całości tworzącymi stabilny system.

Płazy to najbardziej zagrożona wyginieciem grupa lądowych kręgowców na Ziemi, dlatego podjęcie skutecznych działań ochronnych tej grupy zwierząt jest pilną potrzebą. Aby jednak móc skutecznie chronić poszczególne gatunki, potrzebna jest bardzo konkretna wiedza o mechanizmach, które leżą u podstaw ich rozmieszczenia, liczebności, rozprzestrzeniania się oraz podejmowania decyzji rozrodczych. Na pierwszy plan wysuwa się zrozumienie funkcjonowania płazów w warunkach postępującej utraty i fragmentacji siedlisk oraz rozpoznanie kluczowych cech siedliska, które mogą kierować zwierzęciem podczas rozprzestrzeniania się i tym samym zapewniać łączność populacji. Ponieważ w warunkach naturalnych głównymi czynnikami wpływającymi na populacje płazów jest rozrodczość w przestrzennie ograniczonych siedliskach, powszechnie zakłada się, że funkcjonują w systemie metapopulacji. Jednak niewiele wiadomo o potencjale rozrodczym w siedliskach, a przede wszystkim – niewiele wiadomo o rozmieszczeniu i przemieszczaniu się płazów w macierzy oddzielającej siedliska. Są to zagadnienia wymagające pogłębionych badań w odniesieniu do poszczególnych gatunków.

Prezentowana praca doktorska obejmuje dwie publikacje naukowe oraz jeden złożony do druku manuskrypt. Jej celem było zbadanie wpływu wybranych czynników środowiskowych na występowanie i rozród kumaka górskiego *Bombina variegata* w dolinie rzeki Biała na Pogórzu Ciężkowickim (woj. małopolskie). Kumak górski to niewielki płaz bezogonowy, chroniony prawem krajowym (ochrona ścisła z zaleceniami ochrony czynnej) oraz międzynarodowym (dyrektywa siedliskowa Rady EWG92/43 – zał. II i IV, Dyrektywa Berneńska – zał. II). Badania terenowe przeprowadzono w latach 2011–2016.

W pracy (I) opisuję wpływ sukcesji zbiorników wodnych na efektywność przeobrażania się kumaków górskich oraz przedstawiam wyniki badania presji wybranych gatunków drapieżnych bezkręgowców na przeżywalność wczesnych stadiów rozwojowych *B. variegata*. Wyniki przeprowadzonego eksperymentu terenowego pokazują wyraźnie, że im bardziej zaawansowana jest sukcesja danego zbiornika wodnego, tym mniejszy jest sukces przeobrażania się w nim kumaków górskich. Dowodzę, że głównym i niedocenianym czynnikiem regulującym rozród tych płazów jest obecność drapieżnych bezkręgowców, które powodują wysoką śmiertelność kumaków w ich wczesnej fazie życia. Skalę drapieżnictwa różnych gatunków bezkręgowców również wykazałam eksperymentalnie.

W artykule (II) podjęłam temat drapieżnictwa na dorosłych osobnikach kumaka górskiego. Dzięki przeprowadzonym badaniom telemetrycznym udało mi się wykazać, że dorosłe kumaki, wbrew powszechnym opiniom o ich toksyczności, są stosunkowo częstą ofiarą drapieżników – przede wszystkim zaskrońca zwyczajnego *Natrix natrix*. Ani obecność silnego jadu, ani jaskrawe zabarwienie strony brzusznej nie stanowi skutecznej obrony przed zaskrońcem. Praca dowodzi, że jaskrawe ubarwienie może służyć również innym, niż obrona, celom, które tylko przypadkowo współwystępują u toksycznego zwierzęcia.

Praca (III) w sposób szerszy ukazuje przestrzenne funkcjonowanie populacji kumaka górskiego w dolinie rzecznej. Wyniki badań, uzyskane w oparciu o dane telemetryczne, wskazują na istotną rolę rzeki (i generalnie – innych siedlisk wodnych) jako głównego elementu krajobrazu koncentrującego rozmieszczenie kumaków zarówno w sezonie rozrodczym, jak i poza nim; z tym jednak, że w populacji występują osobniki silnie dyspersyjne, które nie wykazują behawioru „zakotwiczenia” w danym zbiorniku wodnym. Te osobniki stanowią o łączności populacji i utrzymaniu metapopulacji.

Wyniki przedstawione w powyższych pracach wskazują, że doliny rzeczne są niezwykle ważnym elementem środowiskowym w funkcjonowaniu populacji kumaka górskiego. Jeśli rzeki mają naturalny charakter – zapewniają kumakom możliwość dyspersji oraz tworzą niewielkie, tymczasowe i pozbawione drapieżników zbiorniki wodne, optymalne do rozrodu kumaka górskiego. Wobec tego, ochrona dolin rzecznych i/lub przywracanie im możliwie najbardziej naturalnego charakteru może mieć kluczowe znaczenie również dla ochrony kumaka górskiego.

Summary

Metapopulation theory is a fundamental concept in contemporary nature conservation. Its application stems from the ever-increasing, human-induced fragmentation of natural habitats. This has given rise to the situation where populations of many species occur in spatially restricted habitats in which their continued existence cannot be guaranteed. Hence, the sole mechanism preventing their extinction is constant dispersal and recolonisation of habitats during which individuals are exchanged between sub-populations, the whole forming a stable system.

Amphibians are those terrestrial vertebrates most vulnerable to extinction, so taking effective conservation action for this group of animals is an urgent necessity. However, in order to be able to effectively protect particular species, highly specific knowledge of the mechanisms underlying their distribution, abundance, dispersal and reproductive decisions is needed. At the forefront is an understanding of how amphibians function under conditions of ongoing habitat loss and fragmentation, and the identification of key habitat features that can guide the animal during its dispersal so that population connectivity is ensured. Because in natural conditions the main factor influencing amphibian populations is reproduction in spatially restricted habitats, these animals are generally assumed to function in a metapopulation system. However, little is known about their breeding potential in habitats, and above all, not much is known about the distribution and movement of amphibians in the matrix separating habitats. These are issues that require in-depth research in relation to individual species.

This PhD thesis is based on two scientific publications and one manuscript submitted for publication. Its aim was to investigate the influence of a set of environmental factors on the occurrence and reproduction of the yellow-bellied toad *Bombina variegata* in the Biała River valley in the Ciężkowice Foothills (Małopolska province, southern Poland). The yellow-bellied toad is a small anuran amphibian, protected by Polish law (strict protection with recommendations for active protection) and also international law (Council Habitats Directive EEC92/43 – Annexes II and IV, Bern Directive – Annex II). The field research was carried out between 2011 and 2016.

In paper (I), I describe the influence of succession in water bodies on the efficiency of metamorphosis in yellow-bellied toads and present the results of a study investigating the pressure of certain predatory invertebrate species on the survival of the early

developmental stages of these toads. The results of the field experiment show clearly that the more advanced the succession in a water body, the less successful is yellow-bellied toad metamorphosis in it. I demonstrate that the principal, though underestimated, factor governing the reproduction of these amphibians is the presence of predatory invertebrates, which cause high mortality of toads in their early life stages. I have also demonstrated experimentally the extent of predation by different invertebrate species.

In article (II), I address the topic of predation on adult yellow-bellied toads. By using telemetric methods, I was able to show that adult toads, contrary to popular opinion regarding their toxicity, are relatively frequent prey for predators, primarily the grass snake *Natrix natrix*. Neither the toad's strong venom nor the bright colouration of its ventral side provide effective defence against the grass snake. This work demonstrates that bright colouration may serve purposes other than defence, which only coincidentally co-occur in a toxic animal.

Paper (III) gives a more extensive description of the spatial functioning of yellow-bellied toad populations in a river valley. The results of the study, based on telemetric data, indicate that the river (and more broadly other aquatic habitats) plays a crucial part as a major landscape feature concentrating the distribution of toads both during and outside the breeding season. Nevertheless, there are highly dispersive individuals in the population that do not exhibit 'anchoring' behaviour in a particular body of water. It is these individuals that ensure the connectivity of the population and the maintenance of the metapopulation.

The results presented in this thesis show that river valleys are an extremely important environmental element in the functioning of yellow-bellied toad populations. If a river is natural, it provides dispersal opportunities for the toads and creates small, temporary and predator-free water bodies, optimal for their breeding. In view of this, conserving river valleys (and rewilding them as far as possible) may also be crucial for the protection of yellow-bellied toads.

Wprowadzenie do tematu badań

Ekosystemy słodkowodne, mimo że zajmują znikomą część powierzchni Ziemi (< 3%), wyróżniają się wyjątkowo wysoką, choć już poważnie zagrożoną, różnorodnością biologiczną (Williams et al., 2004; Strayer & Dudgeon, 2010; Davidson, 2014; Dixon et al., 2016). Ostatnie stulecie, charakteryzujące się szybkim rozwojem gospodarczym, emisją dużej ilości zanieczyszczeń oraz postępującymi zmianami klimatycznymi, bardzo negatywnie wpłynęło na stan środowiska słodkowodnego naszej planety (Suring, 2022). Uważa się, że to właśnie ekosystemy słodkowodne są obecnie najbardziej zagrożonymi ekosystemami na Ziemi (Dudgeon et al., 2006; Hambler et al., 2011; Suring, 2022). Z krajobrazu Europy szczególnie szybko znikają niewielkie, często okresowe zbiorniki wodne zlokalizowane na terenach dolin rzecznych oraz pól uprawnych – szacuje się, że Europa straciła już ok. 50% takich miejsc, a niektóre kraje Europy Zachodniej – nawet 90% (Hull, 1997; Oertli, 2018). Tymczasem to właśnie z niewielkimi zbiornikami wodnymi – takimi jak śródleśne i śródpolne oczka wodne, starorzecza, stawy, a także okresowe, naturalne zbiorniki powstające w dolinach rzecznych, związane jest istnienie wielu gatunków zwierząt. Sztandarową już gromadą zwierząt zależnych od takich zbiorników są płazy, których biologia rozrodu jest ściśle uzależniona od obecności wody.

Płazy to najbardziej zagrożona wyginieciem grupa lądowych kręgowców (Blaustein & Wake, 1990; Stuart i in., 2004; Wake & Vredenburg, 2008; Hoffmann i in., 2010; Alford 2011; Hof i in. 2011). Międzynarodowa Unia Ochrony Przyrody szacuje, że spośród blisko 8580 znanych nauce gatunków płazów (stan na 23 lutego 2023 r.), ponad 40% zagrożona jest wyginieciem. Prawdopodobnie dane te są i tak niedoszacowane, gdyż dla wielu gatunków brakuje danych pozwalających na ocenę stanu ich populacji oraz stopnia zagrożenia.

Główne przyczyny wymierania płazów to utrata i degradacja siedlisk, zanieczyszczenia, rozprzestrzenianie się chorób zakaźnych, gatunki inwazyjne, zmiany użytkowania ziemi, handel i zmiany klimatu (Cushman, 2006; IUCN, 2022). Wiele z tych czynników może działać synergistycznie i wzmacniać negatywne oddziaływanie na płazy. Szczególnie niepokojące są dane, które mówią o wysokich spadkach liczebności płazów także na terenach o wysokim stopniu naturalności, a nawet na terenach dziewiczych – przez co jeszcze trudniej jest zinterpretować powody masowego wymierania tych zwierząt.

Wysoka wrażliwość płazów na wymienione wyżej zagrożenia związana jest również z samymi cechami ich budowy, fizjologii i ekologii. Są to zwierzęta niewielkich rozmiarów, mało mobilne, posiadające bardzo delikatną i łatwo przepuszczalną skórę, przez którą swobodnie mogą przedostawać się różnego rodzaju zanieczyszczenia. Ponieważ są zwierzętami amfibiocnymi (dwuśrodowiskowymi) – warunkiem koniecznym do ich rozrodu jest obecność odpowiednich siedlisk wodnych, natomiast poza okresem rozrodu, w mniejszym lub większym stopniu (w zależności od gatunku) korzystają z siedlisk lądowych. Wiele gatunków płazów posiada wąski zakres tolerancji siedliskowej, a dopiero dobra jakość obydwu rodzajów siedlisk – wodnego i lądowego, może stwarzać odpowiednie warunki do trwałego funkcjonowania populacji płazów na danym terenie.

Skuteczna ochrona płazów jest niezwykle pilną potrzebą. Aby jednak móc skutecznie chronić poszczególne gatunki, potrzebna jest bardzo konkretna wiedza o mechanizmach, które leżą u podstaw ich rozmieszczenia i liczebności, a także rozprzestrzeniania się i podejmowania decyzji rozrodczych (Marsh i Trenham, 2001; Bowne i Bowers, 2004; Cushman, 2006). Na pierwszy plan wysuwa się zrozumienie funkcjonowania płazów w warunkach postępującej utraty i fragmentacji siedlisk oraz rozpoznanie kluczowych cech siedliska, które mogą kierować zwierzęciem podczas rozprzestrzeniania się i tym samym zapewniać łączność populacji. Wchodzimy tutaj na grunt teorii metapopulacji (Hanski, 1998). Jej zastosowanie wynika ze spowodowanej przez człowieka coraz silniejszej fragmentacji naturalnych siedlisk. Mamy wówczas do czynienia z sytuacją, w której populacje wielu gatunków występują na ograniczonych przestrzennie siedliskach, gdzie istnienie populacji nie jest zagwarantowane; natomiast jedynym mechanizmem gwarantującym jej utrzymanie jest stała dyspersja i rekolonizacja siedlisk osobnikami wymienianymi między subpopulacjami – co w całości tworzy stabilny system. W praktyce, negatywne skutki fragmentacji mogą być kompensowane przez ułatwienie rozprzestrzeniania się osobników, odtwarzanie malejących populacji lub umożliwienie kolonizacji odtworzonych lub nowych siedlisk.

Ponieważ w warunkach naturalnych głównymi czynnikami regulującymi sukces reprodukcji płazów jest okresowość danego zbiornika wodnego i drapieżnictwo, są to kolejne zagadnienia wymagające pogłębionych badań w odniesieniu do poszczególnych gatunków. Zbiorniki wodne często reprezentują swoisty gradient trwałości (od zbiorników efemerycznych do stałych jezior), który generuje specyficzny kompromis dla rozwijających się w nich larw płazów – pomiędzy czasem trwania stawu, a presją

drapieżników. W zbiorniku tymczasowym larwy płazów muszą zakończyć swój rozwój ontogenetyczny przed wyschnięciem, ale korzystają z braku (lub niewielkiej ilości) drapieżników; natomiast w zbiorniku stałym jest odwrotnie – nie ma presji czasu by zakończyć rozwój, ale obecność drapieżników stanowi poważne zagrożenie (Skelly, 1996; Beranek i in., 2021). Uważa się, że unikanie drapieżników jest jednym z powodów, dla których niektóre gatunki płazów wybierają do rozrodu zbiorniki o nieraz skrajnie efemerycznym charakterze.

Przedstawione zagadnienia zainteresowały mnie pod kątem funkcjonowania populacji kumaka górskiego *Bombina variegata*. Uważa się, że doliny rzeczne są jednym z pierwotnych siedlisk tego gatunku (Massemin, 2001; Cayuela, Cheylan i Joly, 2011) – tymczasem zmiany w morfologii koryt rzecznych, dokonywane zwłaszcza od II połowy XIX, diametralnie zmieniły ich charakter. W przeszłości większość karpackich rzek miała charakter wielonurtowy (Kaszowski i in., 1976; Froehlich i in., 1977; Gurnell i in. 2009; Rinaldi i in. 2013), obecnie większość z nich jest uregulowana, co spowodowało utratę ich mobilności oraz łączności z terenami sąsiednimi. Ponadto, wzrost antropopresji, rozbudowa dróg i ekspansja miast zmieniają warunki przestrzenne funkcjonowania populacji płazów. Jak zatem radzi sobie kumak górski wobec wyzwań, jakie stają przed nim w związku z utratą i fragmentacją siedlisk? Czy ma szansę skutecznie rozmnażać się w „typowych“ zbiornikach tworzonych w ramach czynnej ochrony płazów?

Próbie odpowiedzi na te i inne pytania podjęłam w prezentowanej rozprawie doktorskiej. Jej głównym celem było zbadanie wpływu wybranych czynników środowiskowych na występowanie i rozród kumaka górskiego *Bombina variegata* w dolinie rzeki Biała na Pogórzu Ciężkowickim.

Obiekt badań

Kumak górski *Bombina variegata* to niewielki, bezogonowy płaz z rodziny kumakowatych *Bombinatoridae* (ryc.1). Jego zasięg rozciąga się od zachodniej Francji, biegnie łukiem przez obszary górskie i wyżynne Europy Środkowej i Środkowo-Wschodniej, aż po obszary Europy południowo-wschodniej: Bułgarię, Macedonię, Albanię oraz północną Grecję; występuje również we Włoszech (Głowaciński & Sura,

2018). W Polsce zasiedla obszar Karpat i pogórzy – występuje zazwyczaj powyżej 300m m. n. p.; w niższych położeniach spotykany jest, spokrewniony z nim, kumak nizinny *Bombina bombina*. Oba gatunki mogą się ze sobą krzyżować, jednak ze względu na gorsze dostosowanie hybryd, strefa mieszańcowa jest wąska (ok. 5–10 km szerokości; Szymura, 1996) i utrzymywana dzięki stałemu napływowi osobników gatunków rodzicielskich. Kumak górski to płaz chroniony prawem krajowym (ochrona ścisła z zaleceniami ochrony czynnej) oraz międzynarodowym (załącznik II i IV Dyrektywy Siedliskowej (92/43/EWG) i załącznik II Konwencji Berneńskiej); wpisany jest również na czerwoną listę IUCN ze statusem LC (least concern – najmniejszej troski) o trendzie populacyjnym określonym jako spadkowy (*decreasing*); IUCN, 2022. Kumak górski jest krytycznie zagrożony w zachodniej części swego zasięgu, a we wschodniej jest stale zanikający.



Ryc. 1. Dorosły osobnik kumaka górskiego *Bombina variegata*; widoczny również pakiet złożonych jaj tego gatunku

Ubarwienie strony grzbietowej kumaka jest kryptyczne (dominują barwy szare, popielate i oliwkowe), natomiast na stronie brzusznej znajduje się deseń kontrastujących ze sobą, zwykle jasnożółtych i czarnych plam. Dymorfizm płciowy słabo zaznaczony. Kumak górski jest płazem o przedłużonym okresie składania jaj. Do rozrodu przystępuje

najczęściej od maja do lipca. Jaja składa partiami, dzięki czemu złożenia (pakiety jaj) są rozdzielone przestrzennie i czasowo. Do rozrodu wykorzystuje niewielkie i płytkie zbiorniki wodne, często okresowe, bez roślinności wodnej lub z jej znikomą ilością, które tworzą się naturalnie np. wzdłuż brzegów rzek lub po opadach deszczu w lokalnych, wypełnionych wodą obniżeniach terenu. Często spotykany jest w zbiornikach pochodzenia antropogenicznego – np. wypełnionych wodą koleinach na drogach gruntowych (Woodward, 1983; Barandun, Reyer & Anholt, 1997; Babik & Rafiński, 2001; Hartel & von Wehrden, 2013). Kijanki rozwijają się około 2 – 2,5 miesiąca. W terenie można je łatwo rozpoznać – spiraculum znajduje się na brzusznej stronie ciała kijanki, a u starszych kijanek na płetwie ogonowej widoczna jest charakterystyczna, czarna siateczka tworzona przez melanofory. Aktywność sezonowa kumaków kończy się zwykle pod koniec września lub w październiku. Kumaki górskie hibernują na lądzie – schowane w różnego rodzaju ziemnych kryjówkach.

Jako główną przyczynę postępującego zaniku tego gatunku uważa się czynniki deterministyczne – zanik odpowiednich siedlisk, wynikający z m.in. niszczenia siedlisk wodnych, wzrost drapieżnictwa w siedliskach wodnych, postępująca sukcesja zbiorników wodnych oraz zmiany użytkowania siedlisk lądowych (powstawanie barier migracyjnych, izolacja siedlisk). Czynniki stochastyczne (zarówno środowiskowe, jak i populacyjne), w wielu populacjach mają znaczenie drugorzędne.

Kumak górski jest płazem, który posiada wiele „zalet” ułatwiających prowadzenie prac badawczych na tym gatunku. Łatwo identyfikować miejsca jego rozrodu, łatwo zidentyfikować osobniki, a także stosunkowo prosta jest manipulacja zarówno samymi osobnikami, jak i ich siedliskiem.

Teren badań

Badania prowadzono w dolinie rzeki Biała na Pogórzu Ciężkowickim (woj. małopolskie). Wstępne prace terenowe, mające na celu rozpoznanie siedlisk kumaka oraz ich rozmieszczenia w dolinie rzecznej, wykonane zostały w 2011 roku i obejmowały całą długość rzeki – od jej źródeł (810m n.p.m.) na zboczu Lackowej (997m n.p.m.) do ujścia w południowo-zachodniej części Tarnowa (184m n.p.m.). Właściwe prace badawcze zostały przeprowadzone w środkowym biegu rzeki, między Gromnikiem, a Bobową (ryc. 2).

Biała jest żwirową rzeką karpacką o długości 101,8 km i powierzchni zlewni: 983 km². Swój początek bierze w Beskidzie Niskim (max. wysokość: 1002 m n.p.m.), następnie płynie przez pogórze i uchodzi do Dunajca w Tarnowie (184m n.p.m.). Zbiera wody z 32 potoków. Powyżej wsi Grybów rzeka ma charakter typowo górski, natomiast w dolnym biegu występują na przemian odcinki wody o bardzo szybkim nurcie (bystrza) oraz fragmenty wody prawie stojące. Średnia szerokość doliny Białej wynosi obecnie ok. 1 km i jest to jedynie 1/4–1/6 pierwotnej szerokości doliny; również dno doliny jest obniżone o nawet 2,5m w stosunku do pierwotnego położenia (Hajdukiewicz i in., 2012). Spowodowane to jest w głównej mierze znacznym przekształceniem, której poddana została rzeka w XX wieku – tj. pracami regulacyjnymi, powszechnej i niekontrolowanej eksploatacji żwiru z koryta oraz wzrostem lesistości w Beskidzie Niskim po II wojnie światowej, co ograniczało dostawę rumowiska do rzeki (Kozak i in., 2007).



Ryc. 2. Lokalizacja głównego terenu badań kumaka górskiego w dolinie Białej na Pogórzu Ciężkowickim. Zdjęcia prezentują ogólny widok doliny Białej na wysokości: Gromnika (pierwsze od góry), Ciężkowic (środkowe), Bobowej (na dole).

Głównymi siedliskami kumka górskiego w dolinie Białej są zwykle niewielkie i okresowe zbiorniki wodne tworzące się w korycie rzeki oraz w jej bliskim sąsiedztwie. Mogą mieć pochodzenie naturalne – gdy tworzą się w wyniku przepływów wezbraniowych i powstają w obszarze koryt bocznych, albo sztuczne – kiedy zastoiska tworzą się np. w zagłębieniach, z których wcześniej pozyskiwano żwir. Innymi często spotykanymi siedliskami tego płaza w dolinie Białej są koleiny na drogach gruntowych, szczególnie tych biegnących w sąsiedztwie rzeki oraz zbiorniki powstające w dość licznych na tych terenach żwirowniach.

Zakres publikacji

W artykule (I) opisuję wpływ sukcesji zbiorników wodnych na efektywność przeobrażania się kumaków górskich oraz przedstawiam wyniki badania presji wybranych gatunków drapieżnych bezkręgowców na przeżywalność wczesnych stadiów rozwojowych *B. variegata*.

Najczęściej spotykane zbiorniki wodne, w których obserwuje się rozród kumaka górskiego, charakteryzują się niewielkimi rozmiarami, są też zwykle pozbawione roślinności wodnej oraz nie obserwuje się w nich innych bezkręgowców i kręgowców. Uważa się, że choć zagrożeniem w tym przypadku może być szybkie wysychanie zbiornika, to jednak kumaki w ten sposób ograniczają presję potencjalnych drapieżników. Powszechnie przyjmuje się, że wśród potencjalnych drapieżników duży wpływ na płazy mają ryby (Hecnar & M'Closkey). Jednak nawet w zbiornikach, gdzie nie ma ryb, mogą licznie występować bezkręgowce wodne, wśród których są gatunki będące skutecznymi drapieżnikami płazów we wczesnych stadiach rozwojowych. Szczególnie niebezpieczne są dla płazów larwy chrząszczy pływakowatych (*Dytiscidae*), które przy wykorzystaniu sygnałów wizualnych, dotykowych oraz chemicznych, mogą łatwo odnaleźć potencjalną ofiarę i skutecznie na nią polować. Niebezpieczne dla płazów są również larwy ważek różnoskrzydłych (*Anisoptera*) i pluskwiaki różnoskrzydłe (*Heteroptera*). Bezkręgowce szybko kolonizują nowe siedliska wodne, a jeśli znajdą się w niewielkim zbiorniku, mogą w krótkim czasie zlikwidować dużą część płazów. W ekosystemach bezrybnych, drapieżne bezkręgowce wodne są czołowymi drapieżnikami. Jest to niezwykle ciekawy aspekt, jednak nadal w dużej mierze ignorowany i rzadko określany ilościowo. Ta wiedza jest jednak niezbędna w kontekście np. reintrodukcji płazów i tworzenia nowych

zbiorników wodnych, które muszą być oparte o sprawdzoną metodykę. W niniejszej pracy sprawdzałam, czy budowa niewielkich zbiorników do rozrodu kumaka górskiego może być przydatna do rozrodu *B. variegata*. Ponieważ założyłam, że drapieżne owady mogą mieć duży wpływ na przeżywalność kijanek (Caldwell, Thorp & Jervey, 1980) na kolejnym etapie badań określałam ilościowe określenie tego wpływu oraz sprawdziłam, czy można ten wpływ złagodzić przez utrzymanie stałych zbiorników we wczesnych stadiach sukcesji.

Eksperyment terenowy, który przeprowadziłam, polegał na wybudowaniu 13 par zbiorników wodnych, które następnie różnicowałam pod kątem sukcesji (sezon I – 2012 rok). Jeden, losowo wybrany zbiornik w parze utrzymywałam stale na niskim etapie sukcesji. Ograniczałam ją poprzez systematyczne usuwanie roślin pojawiających się w zbiorniku, koszenie otoczenia zbiornika oraz usuwanie pojawiających się w wodzie bezkręgowców. Drugi zbiornik w parze podlegał natomiast spontanicznej sukcesji. Każdy ze zbiorników był szczelnie wygradzony. Do każdego ze zbiorników wpuściłam dokładnie znaną liczbę kijanek kumaka górskiego (ok. 100), pobranych z rozpoznanych wcześniej stanowisk zagrożonych zniszczeniem. Po około dwóch tygodniach od wypuszczenia kijanek przeprowadzałam ich liczenie, później zabieg ten przeprowadzałam dla osobników przeobrażonych. W ten sposób uzyskałam efektywność przeobrażania się kumaków w każdym zbiorniku. W kolejnym sezonie badawczym (rok 2013), wybudowanych zostało kolejnych 13 pojedynczych zbiorników wodnych, mających powierzchnię równą powierzchni dwóch zbiorników z roku 2012. Do wszystkich zbiorników ponownie wpuściłam po 100 kijanek kumaka górskiego i ponownie liczyłam przeżywalność larw oraz przeobrażonych kumaków w każdym z nich.

Drugi eksperyment (laboratoryjny), przeprowadziłam w latach 2015–2016. Z wykonanych w dolinie Białej zbiorników odławiałam bezkręgowce wodne, które na podstawie wcześniejszych obserwacji wytypowałam jako najskuteczniejsze, potencjalne drapieżniki larw i młodych, przeobrażonych kumaków. Bezkręgowce należały do trzech rzędów: ważki, pluskwiaki oraz chrząszcze; były wśród nich zarówno larwy, jak i osobniki dorosłe (*imagines*). Kijanki kumaka górskiego pobierałam z terenu czynnej żwirowni, ze stanowisk zagrożonych bezpośrednim zniszczeniem. Eksperyment polegał na umieszczeniu 10 kijanek kumaka górskiego w pojemniku o wymiarach boków 30x20cm i głębokości 20cm, wypełnionego wodą do 2/3 objętości i umieszczeniu w nim jednego osobnika drapieżnego owada, głodzonego wcześniej przez 24 godziny. Dla każdego wytypowanego gatunku bezkręgowca (larwa i/lub osobnik dorosły) wykonałam

10 powtórzeń, a każdego osobnika – zarówno drapieźnika, jak i larwę kumaka, użyłam w eksperymencie tylko raz. Rejestrowałam czas, w którym drapieźnik zaatakował każdą kijankę w pojemniku oraz całkowitą liczbę zjedzonych kijanek.

W **publikacji (II)** kontynuowałam temat drapieźnictwa na kumaku górskim, tym razem podejmując temat drapieźnictwa na osobnikach dorosłych. W latach 2012 – 2013 roku, w dolinie Białej, przeprowadziłam wraz z zespołem badania telemetryczne kumaków górskich. Zaskakującym ich wynikiem była stosunkowo wysoka śmiertelność namierzanych osobników. Zjawisko to było ciekawe głównie z uwagi na fakt, że w literaturze herpetologicznej zazwyczaj podkreślana jest niepodatność kumaków na drapieźnictwo, wynikająca, jak się tłumaczy, z posiadania przez niego jednych z najsilniejszych toksyn skórnych wśród płazów europejskich oraz ubarwieniu ostrzegawczemu (aposematycznemu) brzusznej strony ciała. Ubarwienie to jest czasami prezentowane przez kumaka w charakterystycznym wygięciu ciała, nazywanym „unken reflex”. Aposematyzm to strategia polegająca na tym, że zwierzęta (potencjalne ofiary) używają sygnałów multimodalnych, aby ostrzec drapieźniki o ich „niesmakowitości” (nieopłacalności). Chociaż pojedyncze próby spożywania dorosłych kumaków były wcześniej odnotowywane w literaturze, zwykle uważano, że są to sporadyczne przypadki. Powodem bardzo ograniczonych danych na temat drapieźnictwa mogą być trudności w bezpośredniej obserwacji zwierząt na wolności, których śmiertelność często pozostaje niewyjaśniona. W tym przypadku, dzięki wyposażeniu osobników w nadajniki telemetryczne, mogłam uzyskać pewne dane o śmiertelności poszczególnych osobników.

W **pracy (III)** opisuję przestrzenne funkcjonowanie populacji kumaka górskiego w dolinie rzecznej przy wykorzystaniu technik teledometrii radiowej. W sposób szczególny zwracam uwagę na obecność różnego rodzaju zbiorników wodnych, które uważam za „kierunkowskazy” na trasach przemieszczania się kumaków.

Postępująca fragmentacja siedlisk, a co za tym idzie – populacji, jest obecnie jednym z największych problemów w ochronie zwierząt. Funkcjonowanie zwierząt w takim „poszatkiwanym” środowisku jest jednak możliwe, jeśli tylko te ograniczone przestrzenie siedliska mają ze sobą łączność. Jeśli pomiędzy poszczególnymi płacami siedlisk zajmowanymi przez subpopulacje danego gatunku, utrzymana jest stała dyspersja i rekolonizacja osobników wymienianymi między innymi subpopulacjami – może to tworzyć stabilny „system populacji”, zwany metapopulacją. Kluczowe pytanie brzmi,

w jaki sposób osobniki mogą przemieszczać się między subpopulacjami i radzić sobie w mniej przyjaznych siedliskach, które muszą pokonać na swej drodze? Czy istnieją jakieś kluczowe cechy siedliska i wskazówki środowiskowe, którymi kierują się zwierzęta podczas dyspersji?

Aby odpowiedzieć na te pytania w odniesieniu do badanej przeze mnie populacji kumaka górskiego stawiam hipotezę, że zasadniczą rolę w rozprzestrzenianiu się tych płazów odgrywają siedliska rzeczne i generalnie – fluwialne. Aby przetestować tą hipotezę, przeprowadziłam wraz zespołem badania telemetryczne kumaków górskich. 96 osobników kumaka górskiego wyposażylam w nadajniki Holohil BD-2X (masa 0,39g), a następnie wypuściłam w różnych typach siedlisk nadrzecznych. Płazy śledzone były zarówno w dzień, jak i w nocy, przy pomocy anten o różnym zasięgu. Poszczególne osobniki namierzano ok. 8 dni (czas ten determinowała żywotność baterii nadajnika), po czym nadajniki ściągano. Na podstawie uzyskanych danych podjęłam próbę oszacowania potencjału dyspersyjnego kumaków, a w konsekwencji ustalenia, czy przy sieci sztucznych zbiorników wodnych, zbudowanych na badanym obszarze, osobniki mogą tworzyć funkcjonującą metapopulację.

WNIOSKI

Wyniki eksperymentu terenowego przedstawione w **artykule (I)** pokazują wyraźnie, że im bardziej zaawansowana jest sukcesja danego zbiornika wodnego, tym mniejszy jest sukces przeobrażania się w nim kumaków górskich. Efektywność przeobrażania się kumaków górskich w pierwszym sezonie badań (2012) wyniosła: 24,85% dla stawów czyszczonych oraz 19,46% dla stawów, w których sukcesja zachodziła spontanicznie. W drugim roku badań (2013), efektywność przeobrażania się kumaków przedstawiała się następująco: 28,9% dla zbiorników czyszczonych, 11,4% dla zbiorników z sukcesją oraz 35,7% dla zbiorników nowych. Dowodzę, że głównym i niedocenianym czynnikiem regulującym rozród tych płazów jest obecność drapieżnych bezkręgowców, które powodują wysoką śmiertelność kumaków ich wczesnej fazie życia. Zabiegi oczyszczania stawów ujawniły, że już w ciągu 2–3 tygodni od ich wybudowania i wprowadzenia do nich kijanek, ponad połowa zbiorników zasiedlona była przez pływaka żółto-brzeżka (*Dytiscus marginalis*). Obecność tego chrząszcza w sposób istotny wpływała na przeżywalność larw kumaka we wszystkich rodzajach zbiorników. Bardzo

mocną presję larw tego chrząszcza na kijanki kumaka górskiego udowodniłam w eksperymencie laboratoryjnym. Jedna larwa chrząszcza pływaka żółto-brzeżka potrafi w ciągu kilku godzin spożyć 10 kijanek tego gatunku. Wnioski, jakie nasuwają się z tych badań sugerują, że systematyczne usuwanie tego gatunku ze zbiorników wodnych może być skutecznym sposobem ochrony kumaka górskiego, choć oczywiście trudno prowadzić takie działania na większą skalę.

W **artykule (II)**, dzięki przeprowadzonym badaniom telemetrycznym, udało mi się wykazać, że dorosłe kumaki, wbrew powszechnym opiniom o ich toksyczności, są stosunkowo częstą ofiarą drapieżników – przede wszystkim zaskrońca zwyczajnego *Natrix natrix*. Ani obecność silnego jadu, ani jaskrawe zabarwienie strony brzusznej nie stanowi skutecznej obrony przed zaskrońcem. Praca dowodzi, że jaskrawe ubarwienie może służyć również innym, niż obrona, celom, które tylko przypadkowo współwystępują u toksycznego zwierzęcia. Wykazana w pracy wysoka śmiertelność osobników dorosłych wskazuje również, że nie powinno się z góry zakładać, że populacje kumaków są tylko w niewielkim stopniu narażone na drapieżnictwo. W niektórych, lokalnych populacjach, może to być istotny czynnik limitujący liczebność populacji, co należy brać uwagę w projektowanych i prowadzonych programach ochronnych tego gatunku.

Wyniki badań przedstawione w **pracy (III)**, uzyskane w oparciu o dane telemetryczne, wskazują na istotną rolę rzeki (i generalnie – siedlisk fluwialnych) jako głównego elementu krajobrazu koncentrującego rozmieszczenie kumaków zarówno w sezonie rozrodczym, jak i poza nim; z tym jednak, że w populacji występują osobniki silnie dyspersyjne (w badanej populacji jest to ok 8% osobników), które nie wykazują behawioru „zakotwiczenia” w danym zbiorniku wodnym. Te osobniki stanowią o łączności populacji i utrzymaniu metapopulacji.

Wyniki przedstawione w powyższych pracach wskazują, że doliny rzeczne są niezwykle ważnym elementem środowiskowym w funkcjonowaniu populacji kumaka górskiego. W regionach górskich, gdzie m.in. ze względu na ukształtowanie terenu zwykle występuje niedobór stałych zbiorników wodnych, rzeka o charakterze naturalnym może pełnić bardzo ważną rolę siedliskotwórczą dla płazów. W populacjach płazów funkcjonujących w systemie metapopulacyjnym subpopulacje zamieszkujące obszary naturalnych koryt rzecznych mogą być bogatym źródłem osobników i ochrona takich stanowisk powinna być traktowana priorytetowo.

Kumak górski, ze względu na swój konserwatyzm siedliskowy, nie jest gatunkiem łatwym do ochrony. Ogromną trudnością pozostaje problem: jak tworzyć tymczasowe zbiorniki wodne na dużą skalę? Jeśli rzeki mają naturalny charakter – zapewniają kumakom możliwość dyspersji oraz tworzą niewielkie, tymczasowe i pozbawione drapieżników zbiorniki wodne, optymalne do rozrodu kumaka górskiego. Dlatego obecnie priorytetem powinna być ochrona i/lub odbudowa rzek naturalnych, zwłaszcza rozlewisk, charakteryzujących się występowaniem w korycie potoku bocznych koryt i stawów różnej wielkości. Jest to podstawowa i naturalna metoda tworzenia siedlisk kumaka, a łączność siedliskowa odgrywa decydującą rolę w regionalnej żywotności populacji płazów (Cushman, 2006).

Literatura

- Alford R.A. (2011). Bleak future for amphibians. *Nature*, 480: 461–462
- Babik, W. & Rafiński, J. (2001). Amphibian breeding site characteristics in the Western Carpathians, Poland. *Herpetological Journal*, 11(2): 41–51.
- Barandun, J., Reyer, H.-U. & Anholt, B. (1997). Reproductive ecology of *Bombina variegata*: Aspects of life history. *Amphibia-Reptilia*, 18(4): 347–355.
<https://doi.org/10.1163/156853897X00404>
- Beranek, C.T., Sanders, S., Clulow, J. & Mahony, M. (2021). Predator-free short-hydroperiod wetlands enhance metamorph output in a threatened amphibian: Insights into frog breeding behaviour evolution and conservation management. *Wildlife Research*. <https://doi.org/10.1071/WR21049>
- Blaustein A.R. & Wake D.B. (1990). Amphibian declines: Judging stability, persistence and susceptibility populations to local and global extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 203-204
- Bowne, D. R., & Bowers, M. A. (2004). Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape ecology*, 19: 1-20.
- Caldwell, J.P., Thorp, J.H. & Jervey, T.O. (1980). Predator–prey relationships among larval dragonflies, salamanders, and frogs. *Oecologia*, 46(3): 285–289.
<https://doi.org/10.1007/BF00346253>

- Cayuela, H., Cheylan, M. & Joly, P. (2011). The best of a harsh lot in a specialized species: Breeding habitat use by the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) on rocky riverbanks. *Amphibia-Reptilia*, 32(4): 533–539.
<https://doi.org/10.1163/156853811X614461>
- Cushman, S.A. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation* 128 (2): 231–240.
- Davidson, N.C. (2014). How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65(10): 934–941.
<https://doi.org/10.1071/MF14173>
- Dixon, M., Loh, J., Davidson, N., Beltrame, C., Freeman, R. & Walpole, M. (2016). Tracking global change in ecosystem area: The wetland extent trends index. *Biological Conservation*, 193: 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.023>
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2): 163–182.
- Dyrektywa siedliskowa Rady EWG92/43 (1992). Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. Official Journal of the European Communities, L206(1): 7–50.
- Froehlich W., Kaszowski L., Starkel L. (1977). Studies of Present-day and Past River Activity in the Polish Carpathians, [w:] K.J. Gregory (red.) River Channel Changes. Wiley, Chichester – New York, 418–428.
- Głowaciński, Z. & Sura, P. (ed). (2018). Atlas Płazów i Gadów Polski. Status – rozmieszczenie – ochrona. Wydawnictwo Naukowe PWN S.A.
- Gurnell A., Surian N., Zanoni L. (2009). Multi-thread River Channels: A Perspective on Changing European Alpine River Systems, *Aquatic Sciences* 71(3): 253–265.
- Hajdukiewicz, H., Wyźga, B., Zawiejska, J., Amirowicz, A., Oglęcki, P. & Radecki-Pawlik, A. (2012). Ocena hydromorfologicznej jakości rzeki dla potrzeb działań rewitalizacyjnych na przykładzie Białej Tarnowskiej. W: Wyźga B. (red.) Stan środowiska rzek południowej Polski – znaczenie, degradacja i możliwości rewitalizacji rzek wielonurtowych. IOP PAN
- Hartel, T. & von Wehrden, H. (2013). Farmed areas predict the distribution of amphibian ponds in a traditional rural landscape. *PLoS ONE*, 8(5): e63649.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063649>

- Hambler, C., Henderson, P. A., & Speight, M. R. (2011). Extinction rates, extinction-prone habitats, and indicator groups in Britain and at larger scales. *Biological Conservation*, 144(2): 713-721.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706): 41–49.
- Hecnar, S.J. & M'Closkey, R.T. (1996). The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation*, 79(2–3): 123–131. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00113-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00113-9)
- Hof, C., Araújo, M., Jetz, W. et al. (2011). Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature* 480: 516–519. <https://doi.org/10.1038/nature10650>
- Hoffmann M, Hilton-Taylor C, Angulo A. et al. (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330:1503–1509
- Hull, A. (1997). The pond life project: A model for conservation and sustainability. In: J. Boothby (Ed.) British pond landscape, proceedings from the UK conference of the pond life project. Liverpool: Pond Life Project: 101–109.
- IUCN. (2021). The IUCN Red List of Threatened Species. Available at: [http:// www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) [Accessed 23 February 2023].
- Kaszowski L., Niemirowski M., Trafas K. (1976). Problems of the Dynamics of River Channels in the Carpathian Part of the Vistula Basin, *Zeszyty Nauk. UJ, Prace Geograficzne* 43: 7–37. LiteRatuRa
- Kozak J., Estreguil C. & Troll M. (2007). Forest cover changes in the northern Carpathians in the 20th century: a slow transition. *Journal of Land Use Science*, 2: 127–146.
- Marsh, D.M. & Trenham P.C. (2001). Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15: 40–49.
- Massemin, D. (2001). Effectifs, répartition et déplacements du sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* (L.) (Anura; Discoglossidae) dans une population du sud de la France (département de l'Ardèche). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 97(3): 27–39.
- Oertli, B. (2018). Editorial: Freshwater biodiversity conservation: The role of artificial ponds in the 21st century. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(2): 264–269. <https://doi.org/10.1002/aqc.2902>

- Rinaldi M., Surian N., Comiti F. & Bussetini M. (2013). A Method for the Assessment and Analysis of the Hydromorphological Condition of Italian Streams: The Morphological Quality Index (MQI), *Geomorphology* 180: 96–108.
- Skelly, D.K. (1996). Pond drying, predators and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. *Copeia*, 3(3): 599–605. <https://doi.org/10.2307/1447523>
- Strayer, D.L. & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: Recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1): 344–358. <https://doi.org/10.1899/08-171.1>
- Stuart, S. N. et al. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783–1786 (2004)
- Suring, L. H. (2022). Imperiled Freshwater Ecosystems: An Overview. Elsevier: 345-350. Editor(s): Dominick A. DellaSala, Michael I. Goldstein,
- Szymura, J. M. (1996). Can the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata* maintain their distinctness in the face of hybridization?. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 42(2): 135-148.
- Wake, D. B., & Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(supplement_1): 11466–11473.
- Williams, P., Whitfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolet, P. et al. (2004). Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation*, 115(2): 329–341. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00153-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00153-8)
- Woodward, B.D. (1983). Predator-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology*, 64(6): 1549–1555. <https://doi.org/10.2307/1937509>

Załączniki

Attachments

Publikacja (I)

Łaciak, M., Zając, T., Adamski, P., Bielański, W., Ćmiel, A., Łaciak, T., and Lipińska A. 2022. Small monsters: Insect predation limits reproduction of yellow-bellied toad *Bombina variegata* to ponds in their earliest successional stage. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 32 (5): 817-831. DOI:10.1002/aqc.3779
[IF (2021) = 3.254, 100 pkt MEiN]

Ten artykuł jest chroniony prawem autorskim i wszystkie prawa należą do John Wiley & Sons, Ltd. Pełna wersja artykułu znajduje się w Bibliotece Internetowej Wiley.

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/aqc.3779>

This article is protected by copyright and all rights are held by John Wiley & Sons, Ltd. The final publication is available at Wiley Online Library.

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/aqc.3779>

Publikacja (II)

Łaciak, M., Adamski, P., Bielański, W., Ćmiel A., Lipińska A., Łaciak, T., Zając, T. 2023. Tastier than thought? Telemetric research reveals predation on the poisonous yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Ecology* e3996. DOI: 10.1002/ecy.3996

[IF (2021) = 6.433, 200 pkt MEiN]

Ten artykuł jest chroniony prawem autorskim i wszystkie prawa należą do John Wiley & Sons, Ltd. Pełna wersja artykułu znajduje się w Bibliotece Internetowej Wiley.

<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecy.3996>

This article is protected by copyright and all rights are held by John Wiley & Sons, Ltd. The final publication is available at Wiley Online Library.

<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecy.3996>

Publikacja (III)

Łaciak M., Adamski, P., Bielański, W., Ćmiel A., Lipińska A., Łaciak T., Zając, T. 202X. Spatial role of water bodies in dispersal of reintroduced yellow-bellied toad *Bombina variegata* – a telemetry study. Manuskrypt przygotowany do złożenia w czasopiśmie *Science of the Total Environment*.

[IF (2021) = 10.754, 200 pkt MEiN]

Spatial role of water bodies in dispersal of reintroduced yellow-bellied toad *Bombina variegata* – a telemetry study

Małgorzata Łaciak^{1*}, Paweł Adamski¹, Wojciech Bielański¹, Adam Ćmiel¹, Anna Lipińska¹, Tomasz Łaciak² and Tadeusz Zając¹

¹ Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences, Kraków, Poland

² Institute of Biology and Earth Science, Pedagogical University, Kraków, Poland

*corresponding author: M. Łaciak, IOP PAN, Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, Poland;
e-mail: laciak@iop.krakow.pl; phone: +48 12 370 35 61

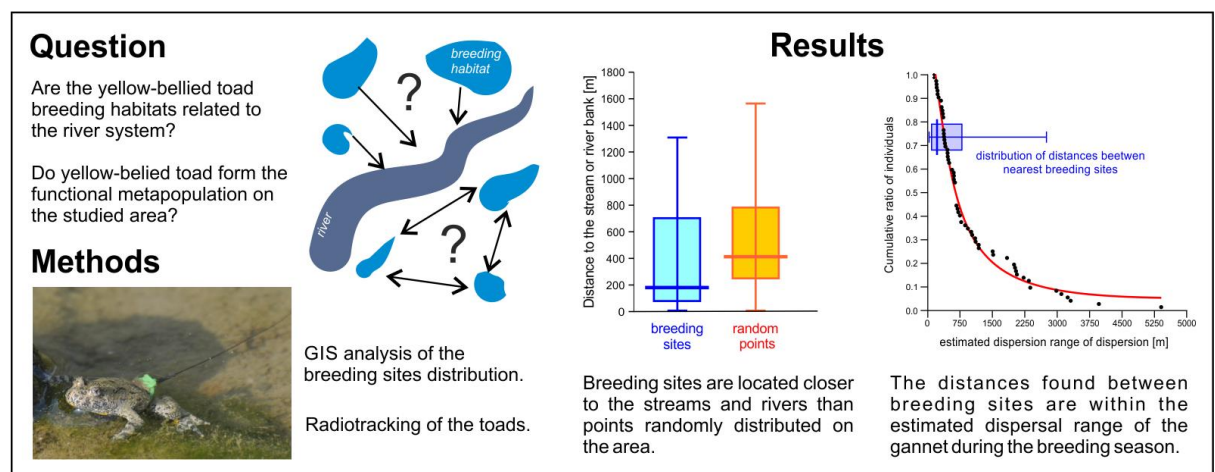
Keywords: amphibians, ecological corridor, endangered species, habitat fragmentation, metapopulation, telemetry;

Abstract

Habitat loss and fragmentation are the main causes of species extinction worldwide. Amphibians are highly affected by the problem of habitat connectivity, being small and not very mobile animals, dependent on water bodies scattered within landscape, used by them for reproduction. The water bodies seems to be frequently isolated by large areas, potentially hostile for amphibians, which rise the question about the potential movements of individuals between isolated patches of favourable habitat. We analysed the importance of fluvial habitats, in the functioning of the population of *Bombina variegata* in southern Poland, assuming that they may provide favourable corridors enabling dispersal of individuals and joining separated patches into one functional metapopulation. First, we verified the hypothesis that the toads occupy the water bodies which are distributed in close vicinity of fluvial habitats. The inventory of small water bodies revealed that indeed, water bodies which harbour yellow-bellied toads during reproductive events were located significantly closer to the fluvial habitats, than random

ones. Then we tested if this is only consequence of more frequent occurrence of water bodies near/in fluvial habitats and if the toads use fluvial habitats for dispersal. We used 96 individual toads which were marked with transmitters to study behaviour of the marked toads within the river valley and surrounding areas. It appeared that the toads show very strong preference to the river channel and/or small water bodies and that this preference is not related only to the breeding period but also they prefer to stay there in the autumn. We constructed the curve of dispersal distances for the all studied sample and we compared it with the distribution of distances between water bodies in which breeding toads were found. The comparison revealed, that ca. 8% of toads are long distance dispersers and that proportion of dispersers with the recorded values of dispersal distances is enough to maintain connectivity in metapopulation with habitats dispersed in a way recorded within the study area. The results showed that the spatial skeleton of the metapopulation is based on the fluvial habitat, which were preferred by the yellow-bellied toad not only for breeding but also for dispersal and wintering. It is important, however, that most of the individuals were clumped around the breeding site for the whole year, whereas the proportion of the dispersing individuals is close to the values regarded as critical for connectivity maintenance. The concrete dispersal values and proportion of individuals able to conduct long dispersal are indispensable help in practical conservation of this species.

Graphical abstract



1. Introduction

Since publication of the milestone papers of Levins (1969, 1971), metapopulation theory has become a cornerstone of conservation (e.g. McCullough, 1996; Marsh & Trenham, 2001). The main concern of conservationists is the increasing fragmentation of populations, which has been identified as one of the main threats to the survival of many species (Taylor et al., 1993; Collinge, 2000; Rantalainen et al., 2005). The negative impact of fragmentation can be mitigated by facilitating the dispersal of individuals, which can support declining populations with new individuals or allow recolonization of restored or entirely new habitats. The question remains as to how individuals can overcome the hostility of the metapopulation matrix and disperse (Manning et al., 2004).

The hostility of metapopulation matrix may be based on interactions of different and very variable features of landscape, both abiotic and biotic, variable in time and space. They should be analyzed in different spatial scales, e.g. not only large rivers might be a barrier to small land animals, but also in small spatial scale accessibility of appropriate landscape features (e.g. small ponds for amphibians) might decide about the dispersal success. In spatially diversified matrix, which separates the favorable habitat patches from each other, the crucial question is about the key habitat features and key environmental cues, which may guide the animal during dispersal, forming functional corridors.

In order to answer these questions we hypothesize, that the basic role in the amphibians dispersal is played by riverine or, in general, fluvial habitats. To test that hypothesis we checked, whether typical breeding habitat of yellow-bellied toads is distributed within the fluvial habitat. Then, we reintroduced adult yellow-bellied toads, equipped with radio-transmitters, to test the prediction that fluvial habitats generally attract adult toads both for breeding and dispersal. Moreover, based on results of radiotelemetry we made an attempt to estimate dispersal potential of the toads, and consequently to determine whether at the network of breeding ponds within the study area may form a functioning metapopulation. This sort of knowledge is indispensable to plan future restorations of fluvial habitats and species related to them, planned by European Biodiversity Strategy and implemented by EU regulation on Restoration Law.

2. Material and methods

2.1. Study area

Field work was conducted in the southern Poland, in the valley of the Biała river. In 2011 the entire valley of the Biała river with surrounding hills was preliminary inventoried, from its springs (the slope of Lackowa Mt. – 810 m a.s.l., 49°25'47"N 21°06'43"E) to the mouth into the Dunajec River (southwest of Tarnów; 184 m a.s.l., 50°02'13"N, 20°54'47"E). Main data were collected during 2012–2013, in the area surrounding middle course of the Biała River – between the Pleśna village (49°55'32.56"N, 20°56'34.73"E; 221 m a.s.l.) at north, and Grybów town (49°37'30.77"N, 20°56'49.21"E; 360 m a.s.l.) at south (Fig. 1).

The Biała is a gravel-bed Carpathian river of medium length (101.8 km, catchment area 983 km², river gradient: 4‰). It starts in the low mountain range called the Beskid Niski (max. height: 1002 m a.s.l.), then flows through the foothills and flows to the Dunajec river near the Tarnów city. It collects water from 32 permanent streams. Upstream from the Grybów town, the river has typically mountainous character; in the lower part of the river there are alternate sections of shallow rocky beds and sections of deep, almost standing water, further on the north the river starts to meander. The river has a high flow dynamics, which is related to the high precipitation in the mountains from which it originates. It has a floodplain of variable width (the average of 1 km), covered with patches of riverine forests and meadows. The hills surrounding the valley are usually covered with mosaic of arable land, human settlements and seminatural forests, with predominating deciduous forests, with numerous headwater streams, forming larger tributaries of the Biała. The area is inhabited by humans, mostly close to the river floodplain, the density of settlements is about 140 persons/km².

The area around the river was divided into 50 rectangles, each of area of 2x3km (Fig. 1). The rectangles were assigned to each of the authors, who surveyed the whole assigned area during the spring of 2011 (April–July), mapping the occurrence of *B. variegata* and breeding sites of the species. To maximize detection of the species, surveys were conducted in the late afternoon and evening, intensified after rainfall. All breeding sites were described in detail and localized in field with GPS.

According to the faunistic data (Głowaciński & Sura, 2018) as well as pilot study conducted at 2008–2009, the central part of the study area was the area of disjunction between extensive and numerous population inhabiting Beskid Niski Mts. and the

smaller, isolated populations in the Brzanka Range and the Wał massif (Fig. 1). This creates a land-island metapopulation system. The aim of the conservation measures was to set up a series of stepping stones (small ponds) to facilitate re-colonization of the area separating the disjunct populations. In 2012 small ponds were constructed at 13 sites in the floodplain, 2–3 km apart, in small glades or clearings surrounded by remnants of riverine forests. Each pond had a water surface area of ca 10 m² (ca 2x5m) and was no deeper than 0.5 m. In 2013 a further series of single ponds of similar depth (hereafter referred to as "new ponds") was constructed (Łaciak et al., 2022). To test the efficiency of the constructed system we reintroduced radiomarked individuals of yellow-bellied toad.

2.2. Study object

Yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) is a small – about 50 mm – anuran species inhabiting the mountain regions of the Central and Southern Europe. It is threatened species, listed in the IUCN Red List, at the Annex II and IV to the EU Habitats Directive, as well as at Annex II in Bern Convention, protected also by state regulations. It has secretive life style except for breeding time, when it aggregates in ponds in early stages of succession (more about biology: Barandun & Reyer, 1997; Barandun, Reyer & Anholt, 1997; Reyer & Barandun, 1997; Barandun, & Reyer, 1998, Łaciak et al., 2022).

2.3. Telemetry

The dispersal behavior of the individual *B. variegata* was studied with radio-telemetry techniques in 2012 – 2013. Individuals captured within the main population on the south were equipped with the radio transmitters Holohil BD-2X, weighing 0.39 g (Fig. 2a). Transmitters were attached by means of a soft harness to the backs of 96 adult yellow-bellied toads at the level of the pelvic girdle (Łaciak et al., 2023).

Trials of dispersal studies of radiomarked individuals were conducted during the breeding season and in early autumn in the river floodplain. At the onset of each telemetry trail a cohort of individuals was released at selected location. A plan had been made to form cohorts consisting of 10 individuals each, but due to technical problems with a few transmitters, some of the cohorts ended up being smaller than intended. The 7 starting points for releasing radiomarked toads were chosen: on the river terrace in the immediate vicinity of potential breeding sites (artificial ponds, n=39), on the river terrace away from potential breeding sites (n=47), and outside of the river terrace (n=10). Released

individuals were localized using the radio receiver "*Australis*" equipped with two types of the antennas: directional for searching marked individuals from the large distance (Fig. 2b) and the "wand antenna" for precise location of the tracked individual and to check its individual condition, possible battery depletion and transmitter's harness performance to control any possible skin abrasion and negative influence of the procedure on the animal. The search for transmitter was conducted until each transmitter was unequivocally found and the tracked toad seen. The first two cohorts were checked every 12 hours, to appoint for eventual nocturnal activity, whereas the rest of them daily. Due to battery capacity the total time of radio tracking was limited to the ca. 8 days for each individual. After detailed location of the individual, its position was recorded in GPS, and its individual behavior and habitat was described. The data were transferred to the geodatabase prepared with ESRI ArcGis package.

2.4. Data analysis

2.4.1 Breeding sites distribution

In order to verify the hypothesis that the yellow toad's breeding sites are related to the network of streams and rivers in the study area, random points were located in numbers equal to the identified breeding sites (Fig. 4a). Subsequently, the distances to nearest stream or river were measured, both for real breeding sites and the random points. Obtained results were compared.

2.4.2 Telemetry

For each observation of the individual the following information were retrieved from the GIS model: (1) the distance from the starting point, (2) the distance from the previous location, (3) the distance from the nearest water body, (4) the distance from the Biała river bank. Based on this data and the time of particular localization (5) the rate of the individual movement and (6) the total distance covered by individual was estimated. Based on these data the following information on each individual was retrieved: time of observation, distance traveled and the range of dispersion, i.e. the maximal distance in straight line covered from the starting point (Fig. 2c).

An analysis was conducted to study the effects of the location of the start point and timing of surveys (during or outside the breeding season) on dispersal ranges. The study used a Generalized Linear Model (GLZ), where the dependent variable was the dispersion range and the predictors were two categorical variables: the location relative to the river and ponds, and the time of the season.

Consequently, for each individual the speed of its movement as well as the increase of the spatial range were calculated. For individuals that reached the water body and stopped further movements, the above parameters were calculated only for the period before reaching the water. The parameters were used to estimate the individuals' theoretical range of dispersion during the period of the egg spawn, as the daily range of dispersal multiplied by the length of spawn period. Based on literature (Juszczuk, 1987; Barandun, J. et al., 1997; Hartel et al., 2007), as well as field observation, we estimated that the breeding period lasts for 90 days.

These theoretical, whole-season dispersal ranges of individuals were used to estimate the probability of toads covering the distance between breeding ponds which is an estimator of the potential connectivity between subpopulation. For this purpose, the cumulative fractions of individuals reaching each range were calculated according to the formula:

$$F_d = \frac{n_d}{N} \quad [1]$$

Where: F_d — cumulative fraction of individuals for distance “d”

n_d — number of individuals reaching distance “d” or longer

N — total number of individuals

That is, for the smallest recorded range, the cumulative fraction was 1 because all individuals could complete it. Consequently, for the maximum individual range, the corresponding fraction was $1/n$ where n is the total number of individuals tested.

To study the relationship between the estimated whole season dispersion range (maximum distance during a season) and the cumulative specimens ratio (F_d), a regression analysis was performed to find the best-fitting curve.

On the basis of the distribution of the distances between nearest breeding habitats, the proportions of individuals which can reach median, upper quartile and maximum distance was calculated. We tested the prediction that during radiotracking the distance of average individual to the Biała river should decrease (matched par test comparing distances from the Biała river between starting point and last recorded location of the

individual). All statistical analysis were conducted in R environment with packages nlme, mcgln, rminer and chisq.posthoc.test. Spatial analyses were conducted with ESRI ArcGIS package.

3. Results

3.1. Distribution of the breeding sites

Within the area of inventory only 68 small water bodies used as breeding sites by yellow belied toad were recorded (or small systems of them, like puddles on the dirty roads), out of them only 27 sites were successful, i.e. the young metamorphosized and left the pond. The average number of tadpoles per water body was ranging from 10 to ca 60 (mean =29.3; SD=17.84). The successful breeding was conducted more frequently in anthropogenic ponds than natural ones ($\chi^2=6,286$; $p=0,04$, $df=2$; predominantly in road ruts puddles). 22% out of 27 water bodies found in 2011 were destroyed by man until 2013, mostly due to reconstruction of the dirty roads.

The distributions of the breeding sites distances from the streams or rivers significantly differ from normality, both for the natural breeding sites ($W=0.896$, $p<0.0001$) and the random points ($W=0.791$; $p<0.001$). For this reason they were compared with non-parametric Mann-Whitney test. Result show, that average distance from the nearest stream or river were significantly lower for natural breeding sites than for random points ($W=0.90$; $p<0.0001$); Fig. 4b. Analysis of the distances between the breeding habitats of the toads, showed that the distances between them are strongly right-skewed and the sites were clumped. The median distance between the nearest habitats of this type was 191.8m (lower quartile = 47.8, upper quartile =825.8) and the longest distance between the nearest habitats was 2689.0m.

3.2. Telemetry

A total of 100 individuals were studied using telemetry, grouped separately into 10 trials in 7 locations. However, movement analysis was only possible for 89 of them, as data were missing. In four cases, no signal was detected after the release of the specimens, and their fate remains unknown. Three specimens lost their transmitters shortly after release. Furthermore, four toads were predated shortly after release, so it is not possible to determine the extent to which transmitters' movements were influenced by predators. The death of 7 individuals was confirmed: 5 had been predated, 1 had died from an unknown

reason and 1 was run over by a heavy vehicle carrying gravel from a gravel pit (Łaciak et al., 2023).

The time the individuals were tracked ranged from 36 to 228 hours, and its distribution significantly differ from the normal ($W = 0.8858$, $p < 0.001$) the median value $Me=153$ (quartiles 72-153). Tracked animals covered distance of up to 360 m, while at the same time they moved away from the starting point for a maximum of 330 m in the straight line. The tracked individuals generally moved closer to the Biała river – distances from the particular locations to the riverbank at the start were significantly higher than at the end of tracking ($z=4.8$; $p < 0.0001$). Comparison of movement distance between day and night, conducted for individuals recorded in 12h intervals, showed that movement speed in night time was significantly higher than during the day ($z=2.1$, $p=0.033$); Fig. 3.

The Table 1 presents the generalised fate of individuals released immediate vicinity of potential breeding sites and away of them (both on river terrace and out of it). The majority of the individuals that were starting from the immediate vicinity of the water or reached it did not undertake further dispersal activity.

Table 1. Fate of individuals tracked with telemetry

	Released away from potential breeding sites	Released in the immediate vicinity of a potential breeding sites	Total
Came to the river bank and moved along it.	17		17
Did not reach the water	36	2	38
Came the riverbank and stayed in one place	9		9
Remained in the pond at which it was released		15	15
Came the water pond and left it	5		5
Reached the riverbank and left it	3		3
Moved between bodies of water*		2	2
Total	70	19	89

* Individuals moving between ponds located next to each other (distance less than 15m) were not taken into account.

Out of 51 individuals released apart from the pond and which came to a water body, only 5 left it later, the same was conducted by 2 other toads that started their migration near potential breeding ponds, individuals of both of these categories can be considered as potential long distance dispersers.

A Generalized Linear Model (GLZ) was used to analyse the relationship between an individual's dispersal range and the location of the release point (floodplain in vicinity of artificial ponds, floodplain away from potential breeding sites and outside of the floodplain), as well as the time of investigation (during or outside the breeding season). The model used the Tweedie distribution. The results showed a significant relationship between the start location and the dispersal range. Individuals released near water bodies had significantly shorter dispersal ranges compared to those released farther away. However, there was no significant effect of the breeding season on dispersal range (see Table 2).

Table 2. Parameter estimation for GLZ model

	Estimate	SE	Wald's Statistic	p
Intercept	3.7654	0.1336	794.18	0.0000
Time: out of breeding season	-0.1238	0.1329	0.8683	0.3514
Location: immediate vicinity of a potential breeding sites	0.2901	0.1614	3.2300	0.0723
Location away of a potential breeding sites	-0.6159	0.2043	9.0796	0.0025
Scale	7.5419	0.8660		0.0000

The relationship between the potential dispersal range of individuals during the breeding season (x) and the cumulative fraction of individuals tracked for which it is less than or equal to (y) is best fitted ($r^2=0.99$) the Hill curve described by the formula [2].

$$D = 0.030661 + \frac{1.1247 - 0.030661}{1 + \left(\frac{560.31}{x}\right)^{-1.7103}} \quad [2]$$

Median and the maximum distances between the nearest breeding sites in the study area were substituted into the presented formula [2] for the purpose of answering the question how large fraction of individuals could cover such distances.

The obtained results showed that the range equal to the median distance between the nearest breeding habitats is within the penetration range of 84.1% of individuals. Consequently, maximum distance found between the nearest breeding sites is within the potential penetration range of 9.1% toads (Fig. 5).

4. Discussion

Research into the dispersal potential and movement pattern of animals is very important from a conservation perspective. In the case of amphibians, which are generally considered as highly philopatric organisms with poor dispersal abilities (Sinsch, 1990; Blaustein et al., 1994; Duellman & Treub, 1994), it has been pointed out that the distance between suitable water bodies that a species can travel to is crucial (Marsh & Trentham, 2001; Laan & Verboom, 1990; Sjörgen, 1991; Bradford et al., 1993; Blaustein et al., 1994). However, in the case of secretive amphibians it is rather difficult to determine this value. For this reason, such studies are usually underestimated – e.g. data obtained from field studies on the dispersal of fire-bellied toad *Bombina bombina* indicated over 2 times lower dispersal capacity of individuals than indicated by genetic estimates obtained by Szymura and Barton (1991). On the other hand, we believe that it is always better to assume that individuals of a given can spread more slowly than to overestimate their dispersal abilities. Moreover, the long distance dispersants usually constitute a small percentage of the entire population (Marsh and Trentham, 2001; Kot et al., 1997; Lewis, 1997), taking into account that they can be affected relatively easily by various negative factors (Łaciak et al., 2023) – dispersal potential and connectivity between populations can be very limited.

In this study we confirmed, that yellow-bellied toad presents the high site fidelity and this fidelity is related to water bodies not only during the breeding season but also after it. The differences in distance to the river or streams observed between the real breeding sites and randomly distributed points demonstrate that the river and streams network provides a skeleton for the metapopulation spatial structure. This structure is not a mere result of higher frequency of water bodies near streams and river, but is caused by

active preference of the radio-tracked toads, which actively were moving towards the channel of the Biała river. Moreover, within the river floodplain, the water ponds, regardless artificial or natural, also were attracting the toads. After the breeding period they also preferred to stay close to the water bodies, which implies, that ponds both during breeding time and outside, play the role of favorable habitat patch and the complexes of such ponds form the metapopulation, provided that the matrix separating them enable dispersal of toads – this opportunity is opened by river and streams channels.

One should remember, that patchy distribution is a necessary, however not sufficient, condition for concluding that a species at given area forms a metapopulation (Levins, 1969; Hanski & Simberloff, 1997). Another crucial element is the metapopulation turnover (Hanski & Simberloff, 1997) which is inextricably connected with the migration within the metapopulation. Intensity of the exchange of individuals between subpopulations as well as (re)colonisation of the empty habitat patches depends on the two main factors:

1. Metapopulation spatial structure, particularly distances between habitat patches.
2. Dispersal capability of individuals which consist from two elements: the potential dispersal range of an individual and the proportion of the dispersive individuals.

Studies on other animal species shows that usually there is only limited ratio of individuals prone to dispersion (Dale, 2001; Hanski et al., 2004; Adamski & Witkowski, 2007). If their proportion is too low, metapopulation may become the "nonequilibrium metapopulation" (according to typology proposed by Harrison & Taylor, 1997), and consequently fall into serious threat (Bonelli et al., 2013; Adamski & Witkowski 1999, 2007). In the studied metapopulation, individuals prone to dispersion are those which moved between the water bodies and/or left the water body or the river channel banks. According to the Table 1 there were 7 such individuals, which is equal to 7.9% of the tracked toads. Taking into account, that median distance between the breeding sites, assumed to be the favorable habitat patches, lies within the estimated dispersion range of almost 85% of individuals, one may conclude, that in the study area the metapopulation of the yellow-bellied toad might be functional.

However, one of the threats for the metapopulation is isolation of the marginal subpopulations or emergence of disjunctions within the metapopulation system. Such a risk may be evaluated on the basis of the longest distances between the nearest subpopulations, because they refer precisely to subpopulations located on the outskirts of

the metapopulation or near the disjunction. In case of the studied population maximal obtained distance between subpopulations may be traveled by 9.1% of individuals.

It is worth to remember, that our estimation of the potential range of dispersion of individuals were calculated only for one season, in selected short periods. Such ranges for the whole year may be significantly larger, moreover, during the several years of the toads' life, toads prone to dispersal may disperse on the really long distances, assuming that they do not return to any of the starting points.

The yellow-bellied toad is not an easy species to protect. The great difficulty remains the problem: how to create temporary waterbodies on a large scale? At present, the priority should therefore be the protection and/or reconstruction of natural rivers, especially braided rivers, characterized by the presence of side channels and ponds of various sizes within the channel bed. This is the basic and natural method of creating yellow-bellied toad habitats. In mountainous regions, where, i.a. due to the slopes and diversified relief, there are usually no permanent bodies of water. Then, a river of natural character can play a very important habitat-forming role for amphibians. In amphibian populations functioning in a metapopulation system, subpopulations inhabiting different and distant sites within natural river channels can be rich source of individuals, thus, the protection of such sites should be prioritised. Under conditions of spreading of urban settings (like asphalt roads in our population), it is a river valleys that can provide „compensatory recruitment“, allowing local populations of amphibians to survive (Cayuela et al., 2022).

5. Conclusion

The yellow-bellied toad should be considered as a species that forms metapopulation systems with habitat patches related to water bodies suitable for tadpole development, both during and outside spawning season. These sites, both natural and anthropogenic, are typically associated with rivers and streams. Based on radiotelemetry data, the potential for individual dispersal during the breeding season can reach almost 3 km.

6. References

- Adamski, P., Witkowski, Z. 1999. Monitoring of local population of the apollo butterfly in the Pieniny Mountains as an example of LTER. W: Bijok P., Prus M. (red) Long Term Ecological Research. Examples, Methods, Perspectives for Central Europe. Proceedings of the I LTER Regional Workshop 16 – 18 September 1999, Mądralin (Warsaw) Poland. US LTER Network Office. Dziekanów Leśny: 137–141.
- Adamski, P., Witkowski, Z. 2007. Effectiveness of population recovery projects based on captive breeding. *Biological Conservation*, 140(1–2): 1–7.
- Barandun, J., Reyer, H.-U. 1997. Reproductive ecology of *Bombina variegata*: development of eggs and larvae. *Journal of Herpetology*, 31(1): 107–110.
- Barandun, J., Reyer, H.-U. & Anholt. B. 1997. Reproductive ecology of *Bombina variegata*: Aspects of life history. *Amphibia-Reptilia*, 18(4): 347–355. <https://doi.org/10.1163/156853897X00404>
- Barandun, J., Reyer, H.-U. 1998. Reproductive ecology of *Bombina variegata*: Habitat use. *Copeia*, 2: 497–500. <https://doi.org/10.2307/1447450>
- Blaustein, A. R., Wake, D. B., Sousa, W. P. (1994). Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation biology*, 8(1): 60–71.
- Bonelli, S., Vrabec, V., Witek, M., Barbero, F., Patricelli, D., Nowicki, P. 2013. Selection on dispersal in isolated butterfly metapopulations. *Population Ecology*, 55: 469–478.
- Bowler, D.E., Benton, T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behavior to spatial dynamics. *Biological Review* 80: 205–225.
- Bradford, D.F., Tabatabai, F., Graber, D. M., 1993. Isolation of remaining populations of the native frog, *Rana muscosa*, by introduced fishes in Sequoia and Kings Canyon National Parks, California. *Conservation biology* 7(4): 882–888.
- Cayuela, H., Monod–Broca, B., Lemaître, J. F., Besnard, A., Gippet, J. M., Schmidt, B. R., ... Léna, J.P. 2022. Compensatory recruitment allows amphibian population persistence in anthropogenic habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(38): e2206805119.
- Collinge, S.K. 2000. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology*, 81(8): 2211–2226.
- Dale, S. 2001. Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos*, 92(2): 344–356.
- Duellman, W. E., Trueb, L. 1994. *Biology of amphibians*. JHU press.

- Hanski, I., Erälahti, C., Kankare, M., Ovaskainen, O., Sirén, H. 2004. Variation in migration propensity among individuals maintained by landscape structure. *Ecology letters*, 7(10): 958–966.
- Harrison, S., Taylor, A. D. 1997. Empirical evidence for metapopulation dynamics. *Metapopulation biology*, 27–42.
- Głowaciński, Z., Sura, P. (ed) 2018. Atlas of the Amphibians and Reptiles of Poland. Status – Distribution – Conservation. Wydawnictwo Naukowe PWN S.A.
- Hanski, I., Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. *Metapopulation Biology*, 1: 5 – 26.
- Hartel, T. 2007. An experimental study on density effects on tadpole growth, mortality and metamorphosis in yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Biota – Journal of Biology and Ecology*, 8(1–2): 27–34.
- Juszczyk, W. 1987. Płazy i gady krajowe. Część 2 Płazy – Amphibia. wyd. 2. PWN. Warszawa
- Kot, M., Lewis, M.A., Van Den Driessche P. 1997. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77: 2027–2042.
- Laan, R., and Verboom, B. 1990. Effects of pool size and isolation of amphibian communities. *Biological Conservation*, 54: 251–262.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237–240.
- Levins, R. J. 1971. Barium ion-selective electrode based on a neutral carrier complex. *Analytical Chemistry*, 43(8): 1045–1047.
- Lewis, M. A. 1997. Variability, patchiness, and jump dispersal in the spread of an invading population: 46–69. In: Tilman D. and Kareiva P. (editors). *Spatial ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Łaciak, M., Adamski, P., Bielański, W., Ćmiel, A., Lipińska, A., Łaciak, T., Zając, T. 2023. Tastier than thought? Telemetric research reveals predation on the poisonous yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Ecology* e3996. DOI: 10.1002/ecy.3996.
- Łaciak, M., Zając, T., Adamski, P., Bielański, W., Ćmiel, A., Łaciak, T., Lipińska, A. 2022. Small monsters: insect predation limits reproduction of yellow-bellied toad *Bombina variegata* to ponds in their earliest successional stage. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 32(5): 817–831. <https://doi.org/10.1002/aqc.3779>.

- Manning, A.D., Lindenmayer, D.B., Nix, H.A. 2004. Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos*, 104(3): 621–628.
- Marsh, D.M., Trenham, P.C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15: 40–49.
- McCullough, D.R. 1996. Metapopulations and wildlife conservation. Island Press. Washington. D.C.
- Rantalainen, M.L., Fritze, H., Haimi, J., Pennanen, T., Setälä, H. 2005. Species richness and food web structure of soil decomposer community as affected by the size of habitat fragment and habitat corridors. *Global Change Biology*. 11(10): 1614–1627.
- Reyer, H.U., Barandun, J. 1997. Reproductive ecology of *Bombina variegata*: characterisation of spawning ponds. *Amphibia-Reptilia* 18(2): 143–154.
- Sinsch, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology, Ecology & Evolution* 2: 65–80.
- Sjögren, P. 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (*Rana lessonae*). *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 135–148.
- Szymura, J. M., Barton, N. H. 1991. The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata*: comparisons between transects and between loci. *Evolution*. 45(2): 237–261.
- Taylor, P., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68(3): 571–573. doi:10.2307/3544927

FIGURES

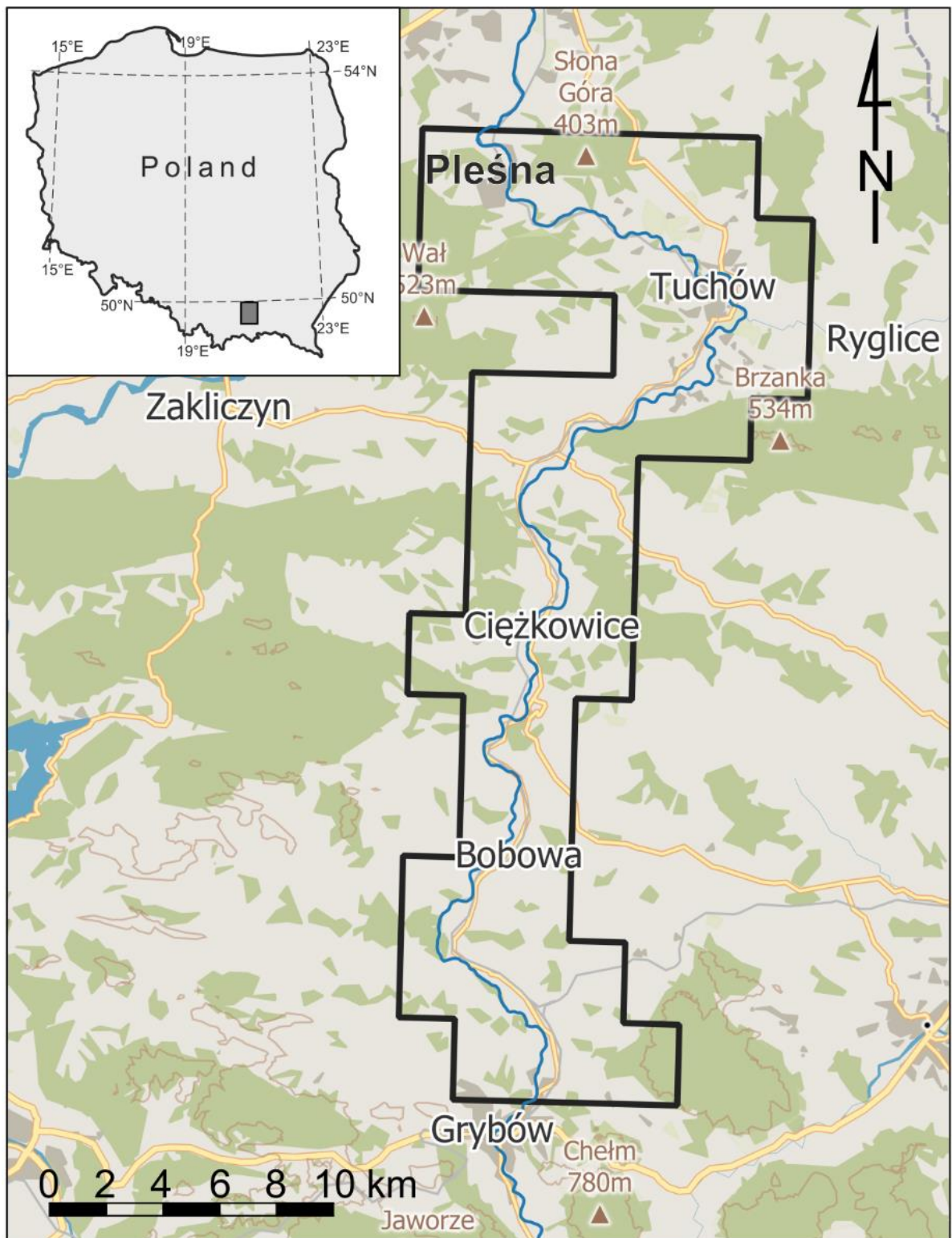


Fig. 1. Location of the studied reach of the Biała river. The black line shows the area corresponding to the 50 rectangles (dimensions of a single rectangle: 2x3km) inventoried in detail during the 2011 survey.

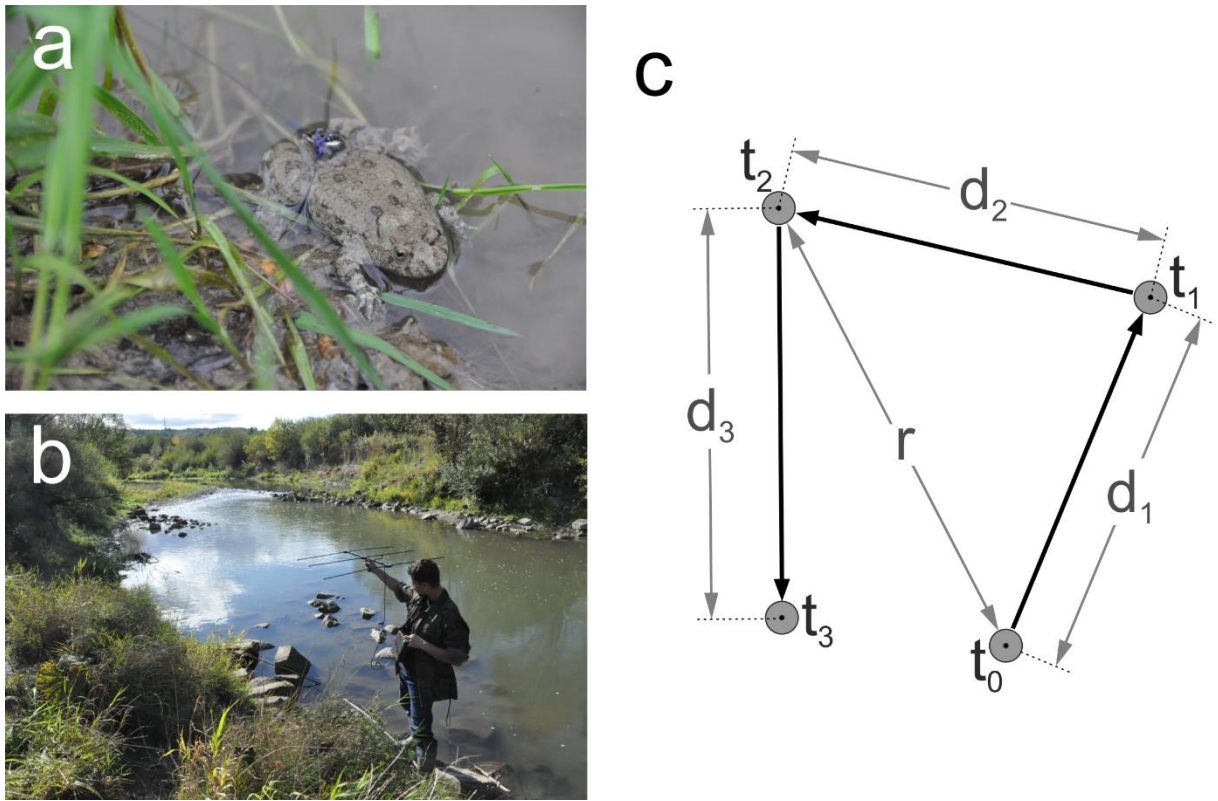


Fig. 2. Collection of telemetry data: a) transmitter fixed on the individual using harness; b) tracking the individual with a directional antenna; c) initial data processing: t_0, t_1, \dots, t_n – locations of subsequent tracking; d_1, d_2, \dots, d_n – distances between measurements; r – dispersion range

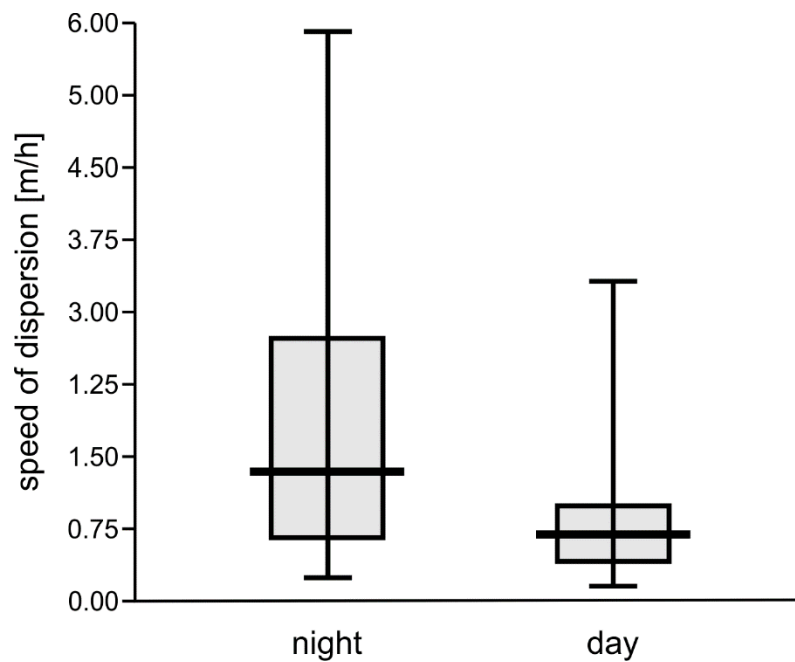


Fig. 3. Differences in dispersion speed between day and night

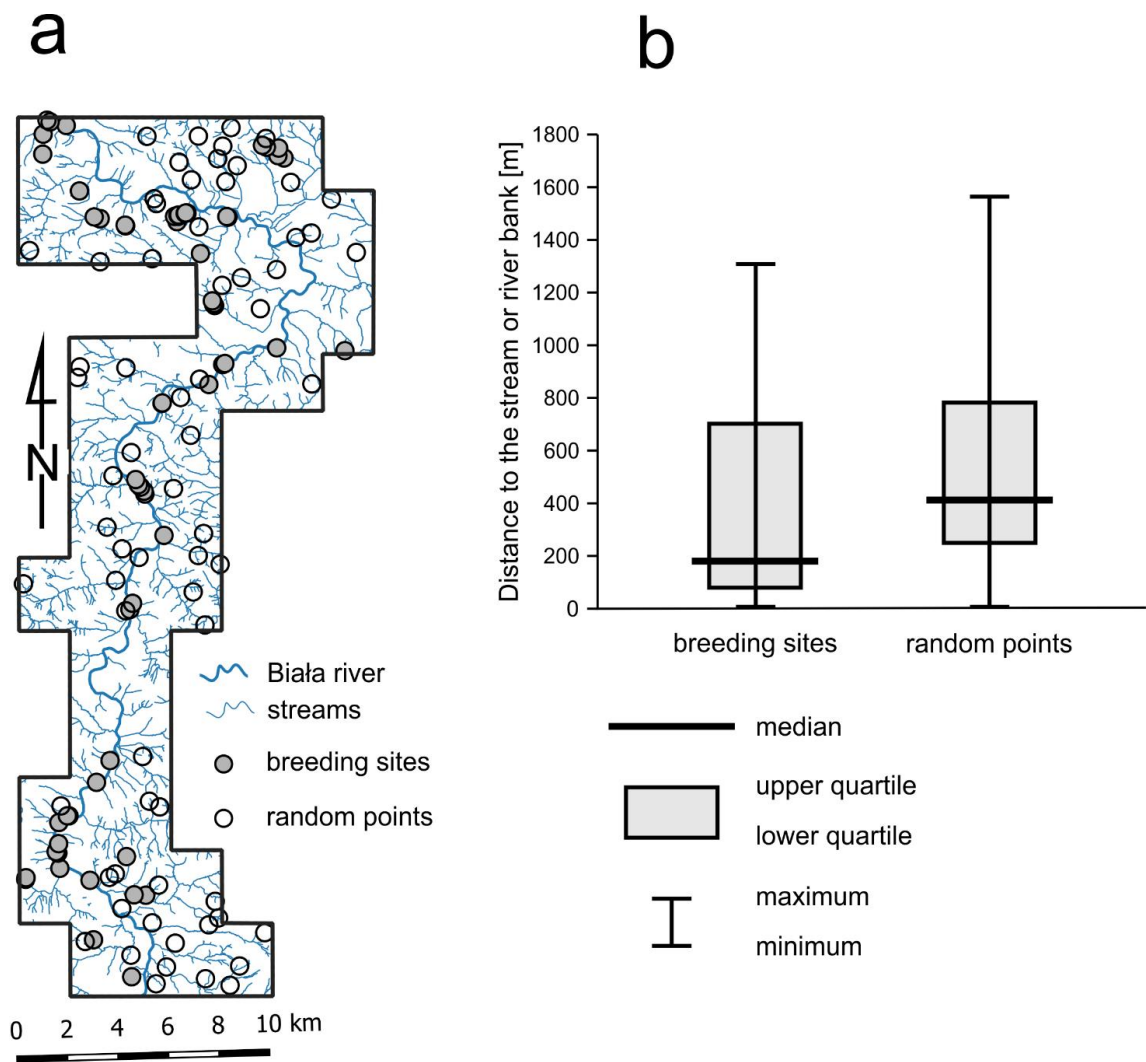


Fig. 4. Relation of the breeding sites to streams and rivers: a) location of yellow-bellied toad breeding sites and random points within the study area; b) comparison of distance to nearest stream or river for breeding habitats and random points.

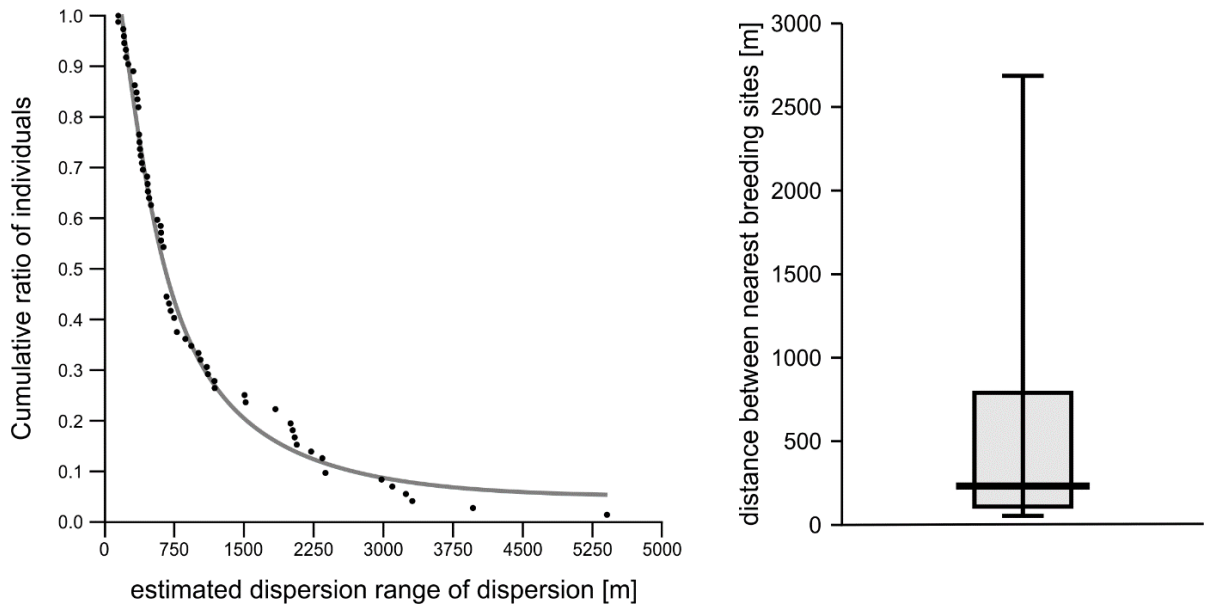


Fig. 5. The cumulative ratio of individuals with a given estimated dispersal range during the breeding season.