

УДК 591.53

© 1995 г. С. Л. КУЗЬМИН

## СОКРАЩЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРОБЛЕМА ВЫМИРАНИЯ ТАКСОНОВ

Проанализировано состояние проблемы глобального сокращения численности земноводных. Имеющиеся данные не позволяют однозначно решить, происходит глобальное или только региональное и локальное сокращения. Снижение численности непосредственно не связано с таксономическим, филогенетическим или экологическим положением той или иной формы, но специализированные и стенотопные формы наиболее уязвимы. Нет и какого-то одного фактора среды, который ведет к вымиранию земноводных. Однако основную роль играет нарушение местообитаний преимущественно под воздействием антропогенных и абиотических факторов. Хищничество и конкуренция играют, видимо, незначительную роль, причем хищничество искусственно интродуцированных форм в целом опаснее хищничества автохтонных форм. В ряде мест важное значение имеют загрязнение среды и коммерческий отлов. Наряду с сокращениями одних видов происходит увеличение численности других, которое может сопровождаться расширением ареала. Сокращения численности в одних частях ареала могут сопровождаться экспансией в других. Обсуждаются таксономические, географические, эволюционные и природоохранные аспекты сокращения численности земноводных, а также факторы этого процесса и перспективы его изучения.

### ВВЕДЕНИЕ

Земноводные (Amphibia) — наиболее примитивные наземные позвоночные, сохранившие в своей организации ряд черт рыбообразных предков. Их развитие обычно происходит со сменой среды и метаморфозом, поэтому они так или иначе приурочены к пресным водоемам. Те виды, которые утратили стадии свободной личинки, живут в весьма влажных местообитаниях в силу особенностей своей морфофизиологической организации. Обитание в узкой адаптивной зоне, довольно жесткая биотопическая приуроченность и высокая численность большинства видов, подверженная широким колебаниям, чувствительность к изменениям среды сделали земноводных одним из наиболее популярных объектов биомониторинга. Данные последнего свидетельствуют о сокращениях и даже полном исчезновении многих популяций. Хотя такие сведения известны давно, наиболее часто они поступают в последние 10—13 лет, причем из разных регионов Земного шара.

Это навело исследователей на мысль о том, что происходит глобальное сокращение численности земноводных (см., например, [25, 81]). В результате в 1991 г. при Международном Союзе охраны природы (МСОП) была создана Международная группа по сокращающимся популяциям земноводных (Declining Amphibian Populations Task Force). К настоящему времени она объединяет 108 Региональных групп из 90 стран, в том числе республик бывшего СССР. Основные цели группы сформулированы как оценка природы, причин и темпов сокращения численности земноводных.

Прежде всего предстоит выяснить, происходит ли в действительности глобальное сокращение численности земноводных, или оно носит региональный и локальный характер. Решение поставленных задач важно как для решения ряда общих проблем экологии и географии животных, так и для разработки эффективной системы их охраны, рационального использования и мониторинга. Однако есть и

другая сторона проблемы, которая пока упускается из внимания,— это общеэволюционные вопросы стабильности и вымирания биологических видов, механизмов формирования адаптаций, темпов биологической эволюции. Они разрабатываются почти исключительно палеонтологами и биологами-теоретиками (см. обзоры [5, 6]), но не экологами, работающими с полевым материалом. Конечно, вымирание таксонов обычно охватывает периоды, несоизмеримые с человеческой жизнью или жизнью нескольких поколений. Однако встречаются явления быстрого сокращения численности таксона надвидового ранга, включающие вымирания отдельных видов и подвидов. Они могут быть удобной моделью для проверки по крайней мере некоторых общеэволюционных концепций вымирания, построенных на палеонтологическом материале. Именно такой случай могут представлять современные земноводные, если они действительно вымирают.

Поскольку обсуждаемый вопрос пока далек от решения, обобщение уже имеющихся результатов в контексте указанных общебиологических проблем может быть полезным для будущих исследований.

#### ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЗЕМНОВОДНЫХ И МЕТОДИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ОЦЕНКИ ИХ СОКРАЩЕНИЙ

Большинство земноводных имеет сложный жизненный цикл: яйца откладываются в воду, из них вылупляются личинки, которые затем проходят метаморфоз, завершающийся выходом молодых особей на сушу. В результате численность каждой генерации зависит от численности и смертности как яиц и личинок, так и постметаморфозных особей, что делает популяцию зависимой от динамики как водной, так и наземной среды. В свою очередь использование «пограничной» адаптивной зоны, включающей временные водоемы и прилежащие экотоны, ведет к сильным колебаниям условий обитания, с которыми связаны и значительные колебания численности земноводных. Например, в результате засух и морозов их локальная численность может меняться в 2,5—10 раз в год [31] и даже в 20—30 раз за несколько лет, что сопровождается исчезновением животных из ряда биотопов с их последующей реколонизацией [75]. Виды, у которых редуцированы личиночные стадии развития (например, многие Plethodontidae) или постметаморфозные стадии (например, Sirenidae), обитают в более стабильной среде, и колебания их численности не столь значительны.

В среднем более высокая плодовитость земноводных, чем других наземных позвоночных, связана с высокой смертностью на эмбриональных и личиночных стадиях. Зачастую большинство водоемов, используемых популяцией для размножения, пересыхает до завершения метаморфоза потомством. Но даже в тех водоемах, где часть особей проходит метаморфоз, смертность эмбрионов и личинок составляет обычно от 40 до 90%, а ежегодная смертность после метаморфоза 30—50% [7].

Выживаемость на отдельных этапах жизненного цикла не связана непосредственно ни с возрастом первого размножения, ни с максимальной продолжительностью жизни. Однако короткоживущие виды созревают раньше, обычно достигают меньших дефинитивных размеров и имеют более высокую скорость оборота популяций. Минимальный возраст наступления половой зрелости у большинства видов составляет, по-видимому, 2—5 лет [7]. Однако возраст первого размножения не всегда совпадает с ним. Продолжительность жизни земноводных в среднем выше, чем млекопитающих сходных размеров [98]. Однако в природе лишь немногие особи доживают до максимального возраста. Например, максимальный возраст тритонов (*Triturus cristatus*, *T. marmoratus*, *T. vulgaris*), краснобрюхой жерлянки (*Bombina orientalis*), обыкновенной жабы (*Bufo bufo*) и травяной лягушки (*Rana temporaria*) в неволе достигает соответственно 28, 25, 20, 29, 36 и 18 лет, тогда как в природе 14—16, 12, 9—12, 14—16 и 11—14 лет [98]. Максимальный возраст в неволе отмечен у японской гигантской саламандры (*Andrias japonicus*): 52 года [4]. Несколько меньше живет тритон *Euproctus asper*: 20—26 лет [98].

У земноводных можно выделить несколько типов регуляции численности, соответствующих тенденциям к  $r$ - и  $k$ -стратегиям. Первый из них проявляется в нестабильной среде. Здесь предпочтительны раннее созревание, одноразовое икротетание, высокая плодовитость, мелкие яйца [7]. Второй проявляется в стабильной среде, где выгоднее позднее созревание, множественность кладок, снижение плодовитости, увеличение размера яйца, у ряда видов наличие заботы родителей о потомстве. В нестабильной среде эмбриональная и личиночная смертность выше, чем в стабильной. Кроме того, для « $r$ -стратегов» характерно использование более широкого спектра стадий, чем для « $k$ -стратегов». Возможно, у хвостатых земноводных (Caudata) существуют тенденции к большей продолжительности жизни, чем у бесхвостых (Anura) [23, 98], к более низкой ежегодной смертности и более слабым колебаниям численности популяций [23, 88].

Все эти биологические особенности земноводных необходимо учитывать при анализе проблемы сокращения их численности. Снижение последней может быть необратимым (что отражает сокращение популяции) или обратимым (что отражает колебания численности). Следовательно, для вывода о том, что сокращение численности данной популяции действительно происходит, прежде всего необходимо убедиться, что наблюдаемое уменьшение числа особей не связано со снижением их активности или эмиграцией. Далее. Тенденцию к сокращению численности следует отличать от колебаний последней, для чего нужен многолетний мониторинг.

Какова минимальная продолжительность такого мониторинга? Конечно, при полном разрушении биотопа и, особенно, мест размножения, исчезновение популяции можно констатировать всего за несколько лет. В других случаях, учитывая, что земноводные способны размножаться до конца жизни, это время должно быть не менее периода полного оборота популяции, который может быть равен максимальной продолжительности жизни составляющих ее особей. Например, для многих Plethodontidae это 10 лет [57]. Однако поскольку эффективная величина популяции меньше общего числа взрослых особей в ней [18], продолжительность мониторинга на практике может быть меньше, пропорционально темпу снижения численности ниже эффективной величины популяции. Все эти соображения верны для изолированных популяций земноводных: в обратном случае можно ожидать восстановления численности за счет иммиграции, и наблюдения следует вести за группой популяций. Устойчивые изменения среды, видимо, сильнее затрагивают популяции видов с тенденцией к  $k$ -стратегии, чем видов с тенденцией к  $r$ -стратегии, так как репаративные способности первых ниже.

Таким образом, если сокращение численности и исчезновение земноводных из какого-либо биотопа (или биотопов) констатировать довольно просто, то сокращение популяции в целом доказать труднее, поскольку при этом должны быть исключены возможности ее восстановления. Особенно трудно это сделать при наличии сети взаимосвязанных популяций. В последнем случае необходимо прежде всего применение точных методов учета абсолютной численности особей, которые используются далеко не всегда. Методы учета и мониторинга земноводных подробно описаны в недавно опубликованной книге [63].

Наиболее сложная задача — доказать полное вымирание вида. Для этого помимо соблюдения условий мониторинга, указанных выше, необходим учет всех мест обитания вида, что практически достижимо, быть может, только для узкоареальных форм. Как справедливо указывают некоторые исследователи [32, 45], внезапное исчезновение (в течение года!) узкоареальных бесхвостых земноводных *Rheobatrachus silus* в Австралии и *Bufo periglenes* в Панаме в действительности может быть связано с сильными колебаниями их численности, при которых вид периодически становится очень редок. Иногда, как показывают данные по другим группам позвоночных, даже очень долгое отсутствие повторных находок не свидетельствует о вымирании вида. Например, ящерица *Psammmodromus microdactylus* после 1881 г. впервые была найдена лишь в 1992 г. [55]. Вероятность

вымирания вида тем ниже, чем короче период действия отрицательных факторов и чем шире ареал. Например, в 1975—1976 гг. численность леопардовой лягушки *Rana pipiens* в провинции Манитоба (Канада) резко сократилась из-за отлова для медицинских и исследовательских целей [73]. После уменьшения объемов отлова (1983 г.) небольшие изолированные популяции дали начало расселению вида, но численность пока не достигла прежнего уровня.

Что же касается констатации процесса вымирания земноводных как класса животных, то для этого необходим глобальный мониторинг. Это крайне сложная задача, достижимая лишь при организации сети регионального мониторинга в местах как с высокой численностью и разнообразием видов, так и с низкой, как в «девственных» ландшафтах, так и в «антропогенных».

#### СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И СОКРАЩЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЗЕМНОВОДНЫХ

Судя по литературе и по предварительным данным Международной группы по сокращающимся популяциям земноводных, снижение их численности разного масштаба известно в семи из девяти современных семейств *Caudata* (*Hynobiidae*, *Cryptobranchidae*, *Ambystomatidae*, *Dicamptodontidae*, *Proteidae*, *Plethodontidae* и *Salamandridae*, всего у 41 вида) и в 12 из 20 современных семейств *Anura* (*Leiopelmatidae*, *Discoglossidae*, *Pelobatidae*, *Pelodytidae*, *Dendrobatidae*, *Bufo*, *Microhylidae*, *Myobatrachidae*, *Hylidae*, *Ranidae*, *Leptodactylidae* и *Rhacophoridae*, всего у 126 видов). У безногих земноводных (*Apoda*) сокращения неизвестны. Учитывая, что современная батрахофауна насчитывает около 4500 видов, сокращения известны примерно у 4% видов. Полное вымирание за исторический период предполагается лишь для пяти видов бесхвостых земноводных: *Bufo periglenes*, *Rheobatrachus silus*, *R. vitellinus*, *Taudactylus diurnus* и *Rana tlaloci* [86]. Однако все эти цифры свидетельствуют лишь о степени изученности проблемы, а не о благополучном состоянии земноводных как класса. Например, в последней сводке [49] указано 3900 современных видов земноводных, тогда как по современным представлениям их уже около 4500. Экологические данные имеются лишь по небольшой части видов, а сведений о динамике численности (или хотя бы обилию) и того меньше. Наконец, если учитывать не только сокращающиеся виды, но и те, которые предположительно имеют статус угрожаемых, ранимых или редких, то число сокращающихся видов возрастет в несколько раз.

Число видов в каждом семействе, для которых зарегистрированы сокращения численности, прямо пропорционально общему числу видов в семействе. Поэтому в немногочисленных семействах (например, *Proteidae*, *Dicamptodontidae*, *Leiopelmatidae*) сокращения указаны лишь для нескольких видов, тогда как в многочисленных семействах (*Bufo*, *Ranidae*, *Leptodactylidae* и т. д.) эта величина измеряется несколькими десятками. Сокращения известны как у эволюционно примитивных *Caudata*, так и у более продвинутых *Anura*. И в пределах каждого из этих отрядов они происходят как у примитивных (*Caudata*: *Hynobiidae*, *Ambystomatidae*; *Anura*: *Leiopelmatidae*, *Discoglossidae*), так и в эволюционно продвинутых семействах (*Caudata*: *Salamandridae*; *Anura*: *Ranidae*, *Leptodactylidae*). Явления увеличения численности и расселения известны также не только у продвинутых форм (например, *Ranidae*), но и у примитивных (например, *Hynobiidae*, *Bufo*).

Данные о масштабах сокращений, оцененных по общему числу видов, соотношениям числа видов, у которых сокращения известны и неизвестны, а также по географическому размаху и темпам этого процесса, не выявляют какой-либо связи с филогенетическим положением того или иного таксона [67, 75, 102]. Филогенетическое родство видов также не коррелирует с их сокращениями [33], зато обычно происходит уменьшение популяций нескольких синтопичных видов [43, 75, 102]. В большей мере характер сокращений численности зависит от особенностей жизненного цикла видов, непосредственно не связанных с их фило-

генетическим положением. Например, в ряду синтопичных видов *Triturus* — *Rana* — *Bufo* тенденция к *r*-стратегии усиливается слева направо. Соответственно возрастает и стохастическая вероятность исчезновения их популяций [23]. В целом чем более специализирован (в смысле Северцова [13]) вид, тем более он чувствителен к изменениям параметров среды, по которым происходит специализация. Например, с освоения человеком земель последними исчезают виды, не специализированные по биотопу (например, [19]). Однако те виды, которые считаются недавно вымершими (см. выше), далеко не самые специализированные.

Большинство видов, у которых известны сокращения численности (более 90% видов) имеют полный жизненный цикл. Лишь некоторые являющиеся облигатными неотениками (*Necturus* spp.) или не имеют стадий свободноживущей личинки (*Plethodon* spp., *Rheobatrachus* spp. и др.). Несколько видов (например, *Dendrobates* spp.) откладывают икру в эфемерные скопления воды в пазухах листьев, где далее развиваются личинки.

Таким образом, имеющиеся данные не позволяют однозначно связать сокращения численности земноводных с их таксономическим, филогенетическим или экологическим положением.

### ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СОКРАЩЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЗЕМНОВОДНЫХ

Прежде всего необходимо отметить, что сведения о снижении численности земноводных и исчезновении популяций поступили в основном в последние 10—13 лет и охватывают период 1979—1992 гг. (см., например, [21, 42, 102, 105]). Например, в штате Орегон (США) с начала 70-х годов вымерло 80% популяций лягушки *Rana cascadae*, а ее ареал в пределах штата сократился по крайней мере на треть [33]. Численность другой лягушки — *R. pipiens* в США за последние 10 лет сократилась примерно наполовину, кое-где вид сохранился лишь в 5% прежних мест размножения [88]. Численность жабы *Bufo canopus* в Калифорнии в 1974—1982 гг. сократилась в 9 раз [71].

Однако эти данные еще не свидетельствуют, что именно в этот период началось предполагаемое глобальное сокращение земноводных. Немалая часть сообщений охватывает 60—70-е годы, а некоторые данные даже 20—40-е годы [69, 74, 75, 83]. Скорее всего сокращение современных видов происходит уже достаточно давно. Косвенное подтверждение этому — данные об изменениях их ареалов за последние тысячелетия (см. обзор [75]). Просто в последнее время динамике их численности уделяется больше внимания. Кроме того, безусловно, быстро усиливается и антропогенная нагрузка на природу, что влияет и на земноводных.

Сведения о сокращениях земноводных поступают из разных районов Земного шара: Европы, Азии, Африки, Северной и Южной Америки, Океании и Австралии. Например, в Австралии уменьшаются популяции примерно 10% видов амфибий [102]. Однако наиболее многочисленны такие сообщения из Европы, США и Канады. Очевидно, это отражает как более интенсивное изучение этих территорий, так и более серьезное уменьшение популяций земноводных, чем в других местах. Характерно, что на территории СССР сокращения популяций охватывали преимущественно самую освоенную, европейскую часть, особенно окрестности крупных городов [10, 75]. Это позволяет предположить, что основную роль здесь играют антропогенные факторы (подробнее — см. ниже).

Однако земноводные исчезают также в «девственных» и охраняемых областях (см., например, [21]). Такие явления известны в горах Центральной Америки и в Бразилии. В то же время, в «девственных» лесах о-ва Борнео многолетний мониторинг выявил стабильную численность земноводных [33]. Вообще в экваториальных районах сокращение популяций известно лишь в сильно нарушенных биотопах [21]. Но известно, отражает это реальную тенденцию или же слабую изученность. Тем более, что действительно «девственные» экосистемы сейчас найти очень трудно: последние могут быть не нарушены внешне, но подвержены

незаметным для нас изменениям, пагубным для земноводных (например, интродукции мелких хищников и болезнетворных агентов, загрязнению и т. п.) [30].

Имеются многочисленные факты сокращения популяций земноводных в горах [32, 35, 43, 48, 75, 76, 77, 97, 100]. Это известно в Северной и Южной Америке (Скалистые горы, Сьерра-Невада, Кордильеры, Анды), Европе (Альпы, Карпаты), Азии (Кавказ, Тянь-Шань, Гималаи) и Африке. Известны также сокращения популяций на северных границах ареалов [27, 53, 59, 74, 75, 103]. Однако преждевременно делать вывод о том, что высокогорные и северные популяции исчезают в первую очередь. Уменьшение популяций вплоть до их исчезновения широко известно и на равнинах в центральных частях видовых ареалов (см., например, [52, 90]). В то же время горные и северные популяции более чувствительны к резким изменениям среды, так как обитают в зоне экологического экстремума и часто представлены специализированными видами.

Повышенной ранимостью отличаются также островные популяции, репаративные возможности которых тем ниже, чем меньше площадь острова. Сокращения численности земноводных известны на многих островах: Британии [27, 28], Борнхольме [53], Пили (в озере Онтарио) [84], Малых Антилах [78] и др. В то же время на других островах (например, на о-ве Борнео [33]) популяции стабильны, а в Скандинавии первыми исчезают материковые, а не островные популяции краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* [20].

Как уже отмечалось, сокращения численности земноводных связаны скорее с локальными условиями, чем с таксономической принадлежностью особей. В силу этого гораздо чаще сокращаются и исчезают многовидовые ассамблеи в отдельных местах, чем отдельные виды по всему ареалу [75, 102]. Наряду с этим виды различаются по своей устойчивости к отрицательным воздействиям. Поэтому одни синтопичные виды исчезают быстрее других. В Западной Европе происходит почти повсеместное сокращение камышовой жабы (*Bufo calamita*), тогда как обыкновенная (*B. bufo*) и зеленая (*B. viridis*) жабы находятся в гораздо лучшем положении. Тритоны (*Triturus* spp.) более чувствительны к антропогенному влиянию, чем синтопичные лягушки (*Rana* spp.). Среди *Triturus* гребенчатые тритоны (*T. cristatus* superspecies) под антропогенным воздействием сокращаются быстрее, чем синтопичный обыкновенный тритон (*T. vulgaris*). Это связано с большей устойчивостью последнего к эвтрофикации и закислению водоемов и с тем, что его личинки ведут бентосный и фитофильный, а не пелагический образ жизни, что делает их менее чувствительными к хищничеству рыб [56, 75].

Неоднозначность реакций разных видов на одно и то же воздействие может вести даже к тому, что сокращение популяций одних видов сопровождается увеличением других (см., например, [84]). Так, тритон *T. vulgaris*, почти полностью исчезнувший в окрестностях Ростова-на-Дону в 1965—1969 гг., распространился на значительную территорию низовьев р. Дон, заселив многие искусственные пруды [2]. По той же причине здесь расширился ареал малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis*). Возможно, что гребенчатые тритоны и обыкновенная квакша (*Hyla arborea*) вымерли здесь ранее и не восстановили своих ареалов при улучшении условий. В Московской обл. с 20-х по 80-е годы происходило повышение численности зеленой жабы на фоне сокращения обыкновенной; кое-где увеличилась численность краснобрюхой жерлянки, обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) и остромордой лягушки (*Rana arvalis*) [1]. Возможно, эти изменения связаны с потеплением климата, так как увеличилась численность именно более южных видов.

С другой стороны, вымирание вида в одной части ареала может сопровождаться стабильностью или экспансией в других. Например, в Великобритании в одних местах численность камышовой жабы снижается, а в других возрастает [24]. В Австрии за последние несколько сотен лет ареал краснобрюхой жерлянки существенно не изменился, а в ряде районов Германии с 1915 г. исчезло более 60% популяций. В Скандинавии сокращение этого вида происходит с середины XIX в., причем последние природные популяции в Швеции исчезли в 1960 г. [20]. Сокра-

щение численности озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в ряде антропогенных ландшафтов Европы сопровождается ее расселением в Сибири, Казахстане и Киргизии благодаря интродукции человеком [75]. Многократные интродукции с 1850 г. (по крайней мере в 90 мест) привели к широкому расселению жабы-аги (*Bufo marinus*) в Центральной и Южной Америке, Карибском бассейне, Австралии и Океании [49]. Лягушка-бык (*Rana catesbeiana*) была интродуцирована в несколько мест Америки и Европы, а также в Китай. В то же время некоторые локальные популяции обоих видов сокращаются. Иногда расширение ареалов не связано с искусственной интродукцией [102].

Таким образом, наряду с сокращением численности и ареалов земноводных происходят и обратные явления. Судя по имеющимся данным, последние гораздо более редки и затрагивают меньше видов. Кроме того, снижение численности далеко не всегда сопровождается сокращением ареала, так как периферические популяции исчезают не чаще, чем «центральные».

#### ФАКТОРЫ СОКРАЩЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЗЕМНОВОДНЫХ

Как правило, причины сокращений численности того или иного вида известны или предполагаются с большей или меньшей вероятностью. Однако иногда они неизвестны, как в случае исчезновения австралийского бесхвостого земноводного *R. silus* [102]. В целом факторы сокращения численности земноводных можно разделить на две большие группы: естественные (не связанные с влиянием человека) и антропогенные (связанные с влиянием человека). Обе группы факторов могут взаимодействовать.

Естественные факторы указываются сравнительно редко (около 14% публикаций, около 15% видов). По-видимому, наиболее распространенный из них — это естественные сукцессии экосистем, приводящие к зарастанию, эвтрофикации и исчезновению водоемов [75]. В Европе эти причины ведут к исчезновению в первую очередь гребенчатых тритонов и зеленых лягушек. В Австралии широко распространено засоление водоемов, делающее их недоступными для земноводных. Это ведет к исчезновению популяций в аридных районах [102]. Указываются также колебания погодных условий, морозы, засухи и паводки (см., например, [104]). Однако сокращения численности под влиянием колебаний погоды и климата носят обычно обратимый характер [89]. В ряде мест Европы, США и Австралии отмечено резкое уменьшение популяций под влиянием эпидемий, вызываемых вирусами и бактериями, особенно *Aeromonas hydrophila* [35, 40, 44, 46, 99, 106]. Например, в Австралии численность трех видов бесхвостых земноводных резко снизилась за 18 мес от вируса с последующим заражением бактериями [99].

Некоторые популяции сокращаются под влиянием хищничества, особенно рыб на икре и личинках земноводных [10, 54, 96]. В одном случае доказано конкурентное вытеснение безлегочной саламандры *Plethodon shenandoah* близким видом *P. cinereus* [68]. Для специализированных форм критическим может оказаться естественное изменение тех параметров среды, по которым происходит специализация. Например, предполагается, что в одном месте Южной Америки популяция квакши *Fritziana obausi* исчезла после того, как зацвел и погиб эдификатор ее репродуктивного микробиотопа — бамбук [64].

Антропогенные факторы, по-видимому, играют основную роль в снижении численности земноводных: они указаны почти в 98% публикаций и примерно для 90% сокращающихся видов. Основную роль играет прямое разрушение биотопов: осушение прудов, озер, болот и ручьев; вырубка лесов и уничтожение растительности; расчистка водоемов и строительство набережных и т. п. [8—10, 19, 26, 27, 29, 37, 47, 61, 72, 77, 85, 93, 97, 101, 108]. Такие сведения имеются в 54% публикаций и касаются почти 65% сокращающихся видов. Особенно быстро среда обитания земноводных разрушается в городах и их окрестностях из-за усиленного строительства и рекреации. Вне городов важное значение имеет деградация среды

от перевыпаса скота, мелиорации и распашки земель, забор воды для полива сельскохозяйственных культур, лесозаготовки и т. п. Однако чувствительны к разрушению среды узкоареальные и стенопные виды. Например, только расширение входа в пещеру для более удобного посещения людьми привело к снижению численности троглобионтной безлегочной саламандры *Eurycea lucifuga* из-за повышения освещенности [66].

На втором месте после разрушения стоит загрязнение среды: оно указано примерно в 30% работ для ~14% сокращающихся видов. Среди загрязнителей особую роль играют промышленные предприятия, особенно нефтехимической, металлургической, угольной и добывающей промышленности (см. [3, 11]). Весьма отрицательно сказывается также применение пестицидов и химических удобрений, которые оказывают долговременное влияние, накапливаясь в организме и передаваясь по пищевым сетям (см. [30]).

Из многих мест Европы и Америки поступают сообщения об отрицательном воздействии кислотных осадков, которые ведут к закислению водоемов и повышению смертности яиц и личинок. В ряде мест исчезновение земноводных приписывают именно этому фактору (см. [28, 59, 94]). Действительно, при повышенной кислотности развитие зародышей и личинок замедляется, питание ухудшается, может возрасти смертность, причем чувствительность к кислотности различается как по видам, так и по конспецифичным особям с разными генотипами [54, 58, 89]. Повышение кислотности подстилки лесов может вести к снижению плотности населения наземных видов [107]. Кислотные осадки могут оказывать не только прямой, но и кумулятивный эффект. Накопившись за зиму, такие осадки при весеннем таянии снега резко закисляют водоемы, создавая так называемый «кислотный удар», воздействию которого подвергается в первую очередь икра земноводных.

Однако в последнее время выражаются серьезные сомнения в том, что кислотные осадки неизбежно ведут к сокращению земноводных [50]. Так, в Скалистых горах в Колорадо и Вайоминге (США) уровень закисления воды бывает недостаточен, а «кислотный удар» может происходить вне критических периодов жизненного цикла земноводных, например еще до размножения [43, 105]. Кроме того, бывает трудно выделить роль кислотных осадков из комплекса факторов среды. Очевидно, их влияние варьирует по видам и местообитаниям. Они могут быть как решающим фактором сокращений численности (например, для камышовой жабы *B. calamita* в Великобритании), так и не оказывать серьезного влияния (например, для жабы *Bufo boreas* и лягушки *R. pipiens* в Скалистых горах США).

Предполагаемое глобальное сокращение земноводных связывают и с усилением ультрафиолетовой радиации в результате истончения озонового слоя от загрязнения атмосферы. Именно этим иногда объясняют исчезновение популяций в «девственных» ландшафтах и в горах, где ультрафиолетовый фон повышен [65, 79]. Как обнаружил Блаустейн (цит. [65]), активность фермента фотолиазы у земноводных, размножающихся в открытых водоемах на солнце, выше, чем у размножающихся в затененных водах. В результате у вторых икра под прямыми лучами солнца гибнет больше, чем у первых. Ко второй группе относятся в основном горные виды, в том числе сокращающиеся. По нашим данным действительно, горные реофилы могут исчезать из ручьев, если на их берегах вырубается лес и повышается освещенность (см. также [41, 74, 75]). Однако остается неясным, почему в ненарушенных биотопах их перестает спасать тень, в которой они размножаются? Сомнительно, чтобы ультрафиолетовое излучение могло существенно сказаться на глобальном выживании икры, откладываемой в тени, даже при ее эпизодическом освещении солнцем. Чтобы доказать глобальную роль этого фактора, нужно по крайней мере доказать глобальное повышение смертности икры горных видов.

Глобальное потепление в результате парникового эффекта тоже иногда рассматривается как одна из важнейших причин сокращения земноводных. Однако в таком случае можно ожидать, что разные виды будут затронуты сходным образом,



чего не происходит [57]. Таким образом, вопрос о роли ультрафиолетовой радиации и глобального потепления климата остается открытым.

В ряде регионов произошло сильное сокращение земноводных в результате коммерческого отлова. Обычно оно связано с изъятием видов *Anura*, имеющих пищевую ценность: *Rana tigrina*, *R. hexadactyla* и *R. grassa* (Южная и Юго-Восточная Азия), *Boophis goudoti*, *Mantidactylus grandidieri* и *M. guttulatus* (Мадагаскар), крупные виды *Leptodactylidae* (Южная Америка). Например, во Франции ежегодно используется 3—4 тыс. т лягушек (примерно 20 тыс. экз. на 1 т), поступающих в основном из Южной и Юго-Восточной Азии [79]. США лишь за один 1976 г. импортировали около 3 тыс. т лягушачьих лап, в основном из Японии и Индии, при том, что еще около 15 млн. экз. *Anura* использовалось для исследовательских и учебных целей [39]. Вследствие подобного отлова нагрузка на многие популяции очень велика. Например, в 1981 г. из Бангладеш было экспортировано 1300 т *R. tigrina* коммерческой стоимостью около 4 млн. долл. США [34], из Индии около 4 тыс. т примерно на 10 млн. долл. [86]. При подобных темпах изъятия в ряде стран, прежде всего Индии и Бангладеш, численность ряда обычных видов резко упала [86, 95].

Отрицательное значение для земноводных имеет интродукция человеком растений и животных. Например, посадки эвкалипта на Пиренейском полуострове привели к сокращению саламандры *Chioglossa lusitanica* [22], японской криптомерии в округе Дарджилинг (Индия) — к сокращению тритона *Tylostotriton verrucosus* [76]. Отрицательное влияние интродуцированных растений связано с изменениями гидрологического режима и химизма среды.

Однако гораздо лучше известно влияние интродукции животных. Известно, что вороны, крысы и одичавшие кошки истребляют земноводных в населенных пунктах. Интродуцированные рыбы истребляют икру и личинок, что делает зарыбленные водоемы непригодными для земноводных [75, 76, 85]. После исчезновения рыб из водоемов (например, в результате засухи или обработки ихтиоцидом) популяции земноводных способны быстро восстанавливаться благодаря иммиграции [82]. Сознательная или случайная интродукция аллохтонных видов земноводных часто имеет вредные последствия для местных популяций. Они связаны с хищничеством крупных жаб (*B. marinus*) и лягушек (*R. tigrina*, *R. catesbeiana*, *R. ridibunda*) на более мелких местных видах (см. [34, 76, 85]). Роль конкурентных взаимодействий в таких ситуациях пока неизвестна.

Один и тот же антропогенный фактор может вызывать противоположные реакции разных видов земноводных. Например, в лесах США вырубки благоприятствуют видам открытых местностей и ведут к сокращению лесных видов [38, 91]. В то же время в Европе и Сибири просеки способствуют повышению числа лесных видов, увеличивая площадь экотонов, которые они заселяют. Распашка лугов отрицательно сказывается на большинстве европейских видов, но обыкновенная чесночница, ведущая роющий образ жизни, может увеличиваться в числе.

Таким образом, снижение численности современных земноводных связывают со многими факторами. Не всегда выводы о таких сокращениях несомненны: например, данные за несколько лет часто недостаточны для разделения колебаний численности и ее устойчивых сокращений. Исчезновение животных из локально нарушенных биотопов может отражать их уход в соседние ненарушенные, и тогда размер популяции не меняется. Не всегда популяции сокращаются под действием причин, кажущихся очевидными по совпадению. Примером этого могут служить кислотные осадки в США.

Тем не менее имеющиеся данные позволяют сделать некоторые предварительные выводы. Сокращение численности земноводных нельзя приписать какому-то одному фактору даже в разных частях ареала одного вида. Каждый внешний фактор по-разному влияет на разные виды, хотя весь комплекс факторов «оперирует» скорее ассамблеями, чем видами. В целом антропогенные факторы оказывают более сильное влияние, чем естественные. Наиболее вредоносно разрушение и загрязнение биотопов. Для популяций некоторых видов существенны

коммерческий отлов и хищничество со стороны интродуцированных животных. Естественные факторы изучены слабее. Очевидно, среди них основную роль играет сукцессия, приводящая к изменению биотопа.

#### ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ ТАКСОНОВ: ПРОВЕРКА БАТРАХОЛОГИЧЕСКИМИ ДАННЫМИ

Как указывалось выше, проблема вымирания организмов разрабатывается в основном палеонтологами и биологами-теоретиками, но не полевыми экологами. Многие исследователи отмечают трудность и даже невозможность объяснения причин вымирания некоторых таксонов именно из-за отсутствия прямых данных. Все гипотезы вымирания организмов можно разделить на несколько групп [5]: старение и смерть видов в результате специализации и утраты пластичности; катастрофизм; истребление хищными и болезнетворными агентами; резкое ухудшение кормовой базы; борьба за существование и конкуренция. Ч. Дарвин считал вымирание результатом прогрессивной эволюции, т. е. следствием вытеснения менее приспособленных предков более приспособленными потомками. При этом к вымиранию обычно ведет биологический регресс — утрата приспособленности, которая выражается в спаде численности, снижении экологической валентности и, как следствие, в сужении ареала и вымирании дочерних таксонов [14].

Как согласуются данные по земноводным с гипотезами вымирания организмов?

Очевидно, земноводные сформировались в среднем девоне, а их расцвет приходится на карбон — пермь. На границе перми и триаса, в начале мезозоя, значительная часть таксонов земноводных (8 отрядов из 11) вымерла. Предполагается, что их вымирание (прежде всего крупных стегоцефалов) было вызвано хищничеством и конкуренцией более подвижных пресмыкающихся, достигших в мезозое своего расцвета. При этом более мелкие формы — представители трех современных отрядов пережили неблагоприятное время в горах, откуда «спустились» на равнины в кайнозое, после вымирания большинства пресмыкающихся, которые служили преградой к освоению земноводными суши в процессе эволюции. Водная граница земноводных сформировалась в результате прогрессивной эволюции лучеперых рыб, имеющих ряд преимуществ перед стегоцефалами [12]. В результате земноводные оказались «зажаты» в узкой «амфибийной» адаптивной зоне, которую из-за сохранения баланса трех дыхательных поверхностей и редукции ребер в кайнозое уже не могли покинуть — теперь не только из-за биотических барьеров, но и из-за очень глубокого приспособления к этой адаптивной зоне [12].

Основными аргументами в пользу указанных гипотез о причинах вымирания земноводных служат их экологическая сегрегация с рыбами и пресмыкающимися, возможность их выедания представителями последних двух групп и совпадение пермо-триасового вымирания земноводных с быстрой радиацией лучеперых рыб и пресмыкающихся.

Эти гипотезы перекликаются с популярными в биогеографии идеями о глобальном оттеснении относительно примитивных форм более прогрессивными к полюсам, т. е. в северном и южном направлениях. Действительно, от тропиков к полюсам на фоне падения таксономического разнообразия повышается удельный вес в биоте более примитивных таксонов [16]. Предполагается, что «пассивная» жизненная стратегия примитивных форм позволяет им успешнее справляться с экстремальными физическими условиями, в которые они вытесняются более прогрессивными формами, чем «активная» жизненная стратегия последних, менее выгодная для жизни в экстремальной среде.

Здесь возникает ряд вопросов. Почему одновременно со стегоцефалами вымерло и большинство палеозойских пресмыкающихся, ранее сосуществовавших с ними и не вытеснявших их? Почему окончательное вымирание стегоцефалов в конце триаса приходится на время перехода от аридного континентального

коммерческий отлов и хищничество со стороны интродуцированных животных. Естественные факторы изучены слабее. Очевидно, среди них основную роль играет сукцессия, приводящая к изменению биотопа.

#### ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ ТАКСОНОВ: ПРОВЕРКА БАТРАХОЛОГИЧЕСКИМИ ДАННЫМИ

Как указывалось выше, проблема вымирания организмов разрабатывается в основном палеонтологами и биологами-теоретиками, но не полевыми экологами. Многие исследователи отмечают трудность и даже невозможность объяснения причин вымирания некоторых таксонов именно из-за отсутствия прямых данных. Все гипотезы вымирания организмов можно разделить на несколько групп [5]: старение и смерть видов в результате специализации и утраты пластичности; катастрофизм; истребление хищными и болезнетворными агентами; резкое ухудшение кормовой базы; борьба за существование и конкуренция. Ч. Дарвин считал вымирание результатом прогрессивной эволюции, т. е. следствием вытеснения менее приспособленных предков более приспособленными потомками. При этом к вымиранию обычно ведет биологический регресс — утрата приспособленности, которая выражается в спаде численности, снижении экологической валентности и, как следствие, в сужении ареала и вымирании дочерних таксонов [14].

Как согласуются данные по земноводным с гипотезами вымирания организмов?

Очевидно, земноводные сформировались в среднем девоне, а их расцвет приходится на карбон — пермь. На границе перми и триаса, в начале мезозоя, значительная часть таксонов земноводных (8 отрядов из 11) вымерла. Предполагается, что их вымирание (прежде всего крупных стегоцефалов) было вызвано хищничеством и конкуренцией более подвижных пресмыкающихся, достигших в мезозое своего расцвета. При этом более мелкие формы — представители трех современных отрядов пережили неблагоприятное время в горах, откуда «спустились» на равнины в кайнозое, после вымирания большинства пресмыкающихся, которые служили преградой к освоению земноводными суши в процессе эволюции. Водная граница земноводных сформировалась в результате прогрессивной эволюции лучеперых рыб, имеющих ряд преимуществ перед стегоцефалами [12]. В результате земноводные оказались «зажаты» в узкой «амфибийной» адаптивной зоне, которую из-за сохранения баланса трех дыхательных поверхностей и редукции ребер в кайнозое уже не могли покинуть — теперь не только из-за биотических барьеров, но и из-за очень глубокого приспособления к этой адаптивной зоне [12].

Основными аргументами в пользу указанных гипотез о причинах вымирания земноводных служат их экологическая сегрегация с рыбами и пресмыкающимися, возможность их выедания представителями последних двух групп и совпадение пермо-триасового вымирания земноводных с быстрой радиацией лучеперых рыб и пресмыкающихся.

Эти гипотезы перекликаются с популярными в биогеографии идеями о глобальном оттеснении относительно примитивных форм более прогрессивными к полюсам, т. е. в северном и южном направлениях. Действительно, от тропиков к полюсам на фоне падения таксономического разнообразия повышается удельный вес в биоте более примитивных таксонов [16]. Предполагается, что «пассивная» жизненная стратегия примитивных форм позволяет им успешнее справляться с экстремальными физическими условиями, в которые они вытесняются более прогрессивными формами, чем «активная» жизненная стратегия последних, менее выгодная для жизни в экстремальной среде.

Здесь возникает ряд вопросов. Почему одновременно со стегоцефалами вымерло и большинство палеозойских пресмыкающихся, ранее сосуществовавших с ними и не вытеснявших их? Почему окончательное вымирание стегоцефалов в конце триаса приходится на время перехода от аридного континентального

климата к более влажному, т. е. благоприятному для земноводных [15]? Почему мелкие формы должны были ждаться в горах вымирания пресмыкающихся до начала кайнозой и затем спускаться назад на равнины? Ведь, как и раньше, сейчас они обитают на равнинах в окружении многих хищных пресмыкающихся, а также птиц и млекопитающих. Действительно ли мелкие земноводные имеют преимущества перед крупными в отношении защиты от хищников? Конечно, мелкие формы легче могут найти убежища, но зато они доступны более широкому спектру хищных форм. Почему лучеперые рыбы были способны вытеснить земноводных из водоемов, а ранее существовавшие кистеперые и двоякодышащие — нет? Наконец, не является ли совпадение широкой мезозойской адаптивной радиации лучеперых и пресмыкающихся с упадком земноводных следствием противоположных реакций этих групп на изменения условий среды и занятия освобождающихся экологических ниш?

Пока эти вопросы остаются без однозначного ответа. Данные по сокращению численности современных земноводных помогут ответить на них. Разумеется, экологические особенности древних видов и экосистем не сводимы к современным. Однако основные черты организации, характеризующие земноводных как класс животных, должны быть общими у современных и ископаемых форм.

Большинство данных о сокращении современных земноводных относится к нарушениям условий обитания вследствие воздействия антропогенных и, реже, естественных факторов. Хотя резкие климатические колебания обычно вызывают обратимые изменения численности, более длительные, устойчивые изменения могут оказывать необратимое влияние. В частности, аридизация ведет к вымиранию. Примерами этого служат случаи исчезновения популяций горных видов вследствие уничтожения лесов и перевыпаса скота, а также сокращения популяций под влиянием осушительной мелиорации и опустынивания. Очевидно, здесь важен сам характер изменений среды обитания, а не то, чем оно вызвано: естественными или антропогенными факторами. Естественная аридизация в прошлом, очевидно, была причиной вымирания богатой батрахофауны Центральной Азии. В настоящее время *Sauadata* обитают здесь в основном в горах, но не вследствие прессы хищников и конкурентов, а потому, что имеют подходящие прохладные и влажные биотопы.

Хищничество со стороны автохтонных животных обычно не играет существенной роли в сокращении популяций земноводных, но выполняет регуляторную функцию. Например, в тропиках доля видов *Anura*, размножающихся на суше, положительно коррелирует с прессом хищников на их икре. Предполагается, что размножение на суше — черта «фиксированного» избегания хищника [80]. Очевидно, имеются (и имелись раньше) сбалансированные системы взаимодействия популяций земноводных и автохтонных хищников, позволявшие (и позволяющие) сосуществовать им без вымирания. Эти системы могут нарушаться при изменении биотопических условий: например, если исчезают временные водоемы, и земноводные вынуждены размножаться в постоянных, где истребляются рыбами. Подобные ситуации вероятны, но пока не описаны. И здесь исходным фактором оказывается изменение биотопа, а не хищничество как таковое.

Иначе обстоит дело с интродуцированными животными, т. е. с теми, с которыми земноводные в ходе эволюции разделялись географически или биотопически. В таких случаях могут происходить быстрые исчезновения локальных популяций и, возможно, узкоареальных видов. Примером может служить зарыбление водоемов.

Что же касается конкуренции, то ее сколько-нибудь существенное влияние на сокращения численности земноводных не доказано: документирован лишь один случай (см. выше). Судя по имеющимся данным, инфекции играют более существенную роль. Хищничество в целом влияет на популяции и виды сильнее, чем конкуренция и болезни, но и оно имеет локальное значение. Влияние всех этих факторов уступает влиянию изменений местообитаний.

Данные по распространению современных земноводных не дают материала для подтверждения гипотезы о вытеснении более примитивных таксонов более

прогрессивными к полюсам. Таксономическое богатство и разнообразие земноводных максимальны именно в экваториальных районах. Большинство наиболее примитивных хвостатых земноводных — *Hynobiidae*, *Ambystomatidae* и *Cryptobranchidae* обитают в горах и (или) на равнинах умеренной зоны Центральной Азии и Северной Америки. Как уже отмечалось, горные ареалы могут быть удовлетворительно объяснены аридизацией климата. Из примитивных хвостатых земноводных только сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*) обитает в Северной Азии, заходя за Северный Полярный круг далее всех других земноводных. Однако здесь же обитают и представители одного из наиболее прогрессивных семейств — лягушки (род *Rana*), хотя их крайние северные находки сделаны чуть южнее. Следует отметить, что сибирская лягушка (*Rana amurensis*) на севере ареала обитает практически в столь же экстремальных условиях, что и сибирский углозуб. Что же касается наиболее примитивных бесхвостых земноводных, *Leiopelmatidae*, *Pipidae* и *Discoglossidae*, то они характерны соответственно для Новой Зеландии и юга Северной Америки, экваториальной Африки и Южной Америки, Европы и Дальнего Востока. Относительно примитивные жабы (*Bufo*) распространены шире некоторых более прогрессивных форм (например, *Leptodactylidae*) и в ряде случаев расширяют свои ареалы, составляя иногда угрозу местным, эволюционно более прогрессивным видам.

Заслуживает внимания и таксономический аспект проблемы вымирания. Данные по современным амфибиям не свидетельствуют о связи сокращений их численности с таксономическим или филогенетическим положением. Но в целом *Caudata* представляются более уязвимыми, чем *Anura* (хотя и есть исключения на родовом и видовом уровнях). Косвенное подтверждение этому — палеонтологические данные: из 13 известных семейств *Caudata* четыре (31%) вымершие, тогда как из 21 семейства *Anura* вымерло лишь одно (5%) [49]. Это подтверждает мнение Северцова [12] о биологическом регрессе *Caudata*, связанном с их стенобионтностью из-за преобладания кожного дыхания (по причине инадаптивного механизма вентиляции легких, а у некоторых видов — отсутствия последних). В то же время нельзя говорить об абсолютном регрессе *Caudata* по сравнению с *Anura*. Например, примитивные *Anura*: *Leiopelmatidae* стенотопны и узкоареальны, тогда как продвинутые *Caudata*: *Salamandridae* испытывают некоторую адаптивную радиацию. В пределах обоих отрядов при резком изменении биотопа в первую очередь исчезают специализированные формы независимо от их эволюционной продвинутости.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Имеющиеся данные пока не позволяют однозначно решить, происходит ли глобальное сокращение численности и вымирание земноводных как класса животных. Изменения их численности представляются скорее сложной мозаикой сокращений и увеличений популяций, расселений и вымираний разного масштаба, наложенной на многолетние колебания численности. Последние часто принимаются за необратимые изменения.

Эта мозаика проявляется как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне. Очевидно, можно говорить о разномасштабных сокращениях численности и (реже) ареалов одних видов и экспансии других. Как это влияет на общее количество земноводных на Земле и на численность представителей отдельных родов, семейств и отрядов, неизвестно. Хотя имеющиеся экологические данные не позволяют связать размах сокращений численности с филогенетическим положением той или иной группы, в сочетании с палеонтологическими данными они согласуются с представлениями об общем эволюционном регрессе *Caudata* в сравнении с *Anura*. Сведения по современным земноводным противоречат тому, что на видовом уровне адаптивные преимущества и вероятность вымирания связаны с эволюционной продвинутойостью. В сочетании с данными о взаимодействии земноводных с другими животными они свидетельствуют и против того, что вымирание

примитивных групп объясняется их истреблением и вытеснением более прогрессивными потомками. Более того, для земноводных более опасны, чем *Amniota*, как раз более примитивные хищники — рыбы и насекомые, а также другие виды земноводных. Да и в целом взаимодействия типа хищничества и особенно конкуренции, очевидно, уступают влиянию изменений биотопов. Пока нет убедительных доказательств того, что и в их прошлой эволюционной истории происходило обратное.

Таким образом, данные о сокращении численности современных земноводных плохо согласуются с дарвинистскими представлениями о причинах вымирания организмов. Они свидетельствуют о ведущей роли необратимых изменений среды обитания, делающих ее непригодной для вида. Факторы этих изменений могут быть разными: изменение или исчезновение растительности, исчезновение водоемов, аридизация и т. д. Единственной же общей причиной можно считать особенности организма, не позволяющие ему приспособиться к изменившейся среде [15].

В целом проблема сокращения численности земноводных далека от решения. Вероятно, полевые исследования позволят определить, действительно ли происходит глобальное сокращение популяций этих животных и выявить его механизмы. Для этого необходим глобальный подход, основу которого может составить правильно спланированная система регионального мониторинга в разных районах Земли. Весьма важно четко дифференцировать колебания и необратимые изменения численности. Кроме того, многие исследователи, фокусируя внимание на сокращениях, игнорируют обратный процесс, происходящий с популяциями и видами. С глобальной точки зрения это неверно: лишь сравнительный анализ разных тенденций может дать объективный результат. Весьма важен также критический подход к анализируемым процессам: иногда ответственным за изменения численности оказывается отнюдь не тот фактор, который казался таковым первоначально. Наконец, весьма важны правильный выбор и унификация методов учета численности земноводных, особенно при многолетнем мониторинге в разных регионах.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Банников А. Г. // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та. 1955. Т. 38. С. 219.
2. Бескровный М. А., Бурменская Н. М. // Материалы 4-й науч. конф. зоологов пед. ин-тов. Горький, 1970. С. 302.
3. Брушко З. К., Кириенко И. М. // Вести. Днепропетровск. ун-та. Биология и экология. 1993. № 1. С. 112.
4. Брэм А. Э. Жизнь животных. Т. 7. Пресмыкающиеся, земноводные. СПб., 1895. 834 с.
5. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 318 с.
6. Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.
7. Ищенко В. Г. // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 17: Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. М.: ВИНТИ, 1989. С. 5.
8. Кузьмин С. Л. // Аквариумист. 1993. № 7. С. 54.
9. Кузьмин С. Л. // Вести. Днепропетровск. ун-та. Биология и экология. 1993. № 1. С. 109.
10. Кузьмин С. Л. // Наука в России. 1994. № 1. С. 68.
11. Мисюра А. Н. Экология фонового вида амфибии центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск: ДГУ, 1989. 16 с.
12. Северцов А. С. // Уровни организации биологических систем. М., 1980. С. 49.
13. Северцов А. С. // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45. № 5. С. 586.
14. Северцов А. С. Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1987. 320 с.
15. Соболев Д. Начала исторической биогенетики. Симферополь, 1924. 203 с.
16. Чернов Ю. И. // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 10. С. 1445.
17. Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 272 с.
18. Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
19. Aichinger M. // Alytes. 1991. V. 9. № 1. P. 23.
20. Andren C., Nilson G., Podloucky R. // Studies of herpetology. Prague, 1986. P. 735.

21. *Anonymus.* // *Alytes*. 1991. V. 9. № 2. P. 33.
22. *Arntzen J. W.* // *Amphibia-Reptilia*. 1981. V. 3/4. P. 187.
23. *Balletto E., Giacoma C.* // *Suppl. ric. biol. selvaggina*. 1993. V. 21. P. 135.
24. *Banks B., Beebee T. J. C., Denton J. S.* // *Amphibia-Reptilia*. 1993. V. 14. P. 155.
25. *Barinaga M.* // *Science*. 1990. V. 247. P. 1033.
26. *Beebee T. J. C.* // *Biol. Conserv.* 1973. V. 5. P. 20.
27. *Beebee T. J. C.* // *Biol. Conserv.* 1977. V. 11. P. 87.
28. *Beebee T. J. C., Flower R. J., Stevenson A. C., Patrick S. T., Appleby P. G., Fletcham C., Marsh C., Nitzanski J., Rippley B., Battarbee R. W.* // *Biol. Conserv.* 1990. V. 53. № 1. P. 1.
29. *Berrill M., Bertram S., Tosswill P., Campbell V.* // *Occas. Papers Canad. Wildlife Serv.* 1992. № 76. P. 32.
30. *Bishop C.* // *Occas. Papers Canad. Wildlife Serv.* 1992. № 76. P. 67.
31. *Blab J.* *Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien*. Bonn; Bad Godesberg: Kilda-Verlag, 1986. 150 S.
32. *Blaustein A. R.* // *Herpetologica*. 1994. V. 50. № 1. P. 85.
33. *Blaustein A., Wake D. B.* // *Trends in Ecol. and Evolut.* 1990. V. 5. № 7. P. 203.
34. *Blommers-Schlösser R. M. A., Blanc C. P.* *Faune de Madagascar*. V. 75: Amphibiens. Paris, 1993. 530 p.
35. *Bradford D. F.* // *J. Herpetol.* 1991. V. 25. № 2. P. 174.
36. *Burrowes P. A., Joglar R. L.* // *Froglog*. 1992. № 4. P. 2.
37. *Burton J. A.* // *London Naturalist*. 1976. № 55. P. 16.
38. *Bury R. B.* // *Northwest Scientist*. 1983. V. 57. № 3. P. 167.
39. *Bury R. B., Whelan J. A.* // *U. S. Fish and Wildlife Service. Resource Publ.* № 155. 1984. 23 p.
40. *Carey C.* // *Conserv. Biol.* 1992. V. 56. P. 355.
41. *Corn P. S., Bury R. B.* // *Forest Ecol. and Manag.* 1989. V. 29. P. 39.
42. *Corn P. S., Fogelman J. C.* // *J. Herpetol.* 1984. V. 18. P. 147.
43. *Corn P. S., Vertucci F. A.* // *J. Herpetol.* 1992. V. 26. № 4. P. 361.
44. *Crawshaw G. J.* // *Occas. Papers Canad. Wildlife Serv.* 1992. № 76. P. 60.
45. *Crump M. L., Hensley F. R., Clark K. L.* // *Copeia*. 1992. P. 413.
46. *Cunningham A. A., Langton T. E. S., Bennett S. E. N., Drury R. E., Gough J. K., Kirkwood J. K.* // *Veterin. Rec.* 1993. V. 113. P. 141.
47. *Dodd C. K. jr.* // *Biol. Conserv.* 1991. V. 55. P. 57.
48. *Dubois A.* // *Compt. rend. Soc. biogeogr.* 1978 (1980). T. 56. № № 485—487. P. 155.
49. *Duellman W. E., Trueb L.* *Biology of amphibians*. New York; St. Louis; San Francisco: McGraw Hill, 1986. 670 p.
50. *Dunson W. A., Wyman R. L., Corbett E. S.* // *J. Herpetol.* 1992. V. 26. № 4. P. 349.
51. *Eastel S.* // *J. Linnean Soc. London*. 1981. V. 16. P. 93.
52. *Enge K. W., Marion W. R.* // *Forest Ecol. and Manag.* 1986. V. 14. № 3. P. 177.
53. *Fog K.* // *Mem. Soc. fauna et flora fenniae*. 1988. V. 64. № 3. P. 136.
54. *Freda J., Taylor D. H.* // *J. Herpetol.* 1992. V. 26. № 4. P. 429.
55. *Geniez P., Crochet P. A., Mateo J. A.* // *Brit. Herpetol. Soc. Bull.* 1993. № 46. P. 15.
56. *Giacoma C.* // *Annuaire Ist. Mus. zool. Univ. Napoli*. 1983 (1988). V. 26. P. 49.
57. *Griffiths R., Beebee T.* // *New Scientist*. 1992. № 1827. P. 25.
58. *Griffiths R. A., De Wijer P., Brady L.* // *J. Zool. London*. 1993. V. 230. P. 401.
59. *Hagstrom T.* // *Sver. Natur.* 1977. B. 68. H. 6. S. 36.
60. *Hagstrom T.* // *Holarct. Ecol.* 1979. V. 2. P. 108.
61. *Halliday T.* // *Environ. Rev.* 1993. V. 1. P. 21.
62. *Hedges S. B.* // *Biodiversity Conserv.* 1993. V. 2. P. 290.
63. *Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L.-A., Foster M. S.* *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Washington; London: Smithsonian Inst. press, 1993. 364 p.
64. *Heyer W. R., Rand A. S., Goncalvez da Cruz C. A., Peixoto O. L.* // *Biotropica*. 1988. V. 20. № 3. P. 230.
65. *Hileman B.* // *Chem. and Engng News*. 1994. V. 72. № 10. P. 5.
66. *Hutchison V. H.* // *Ecol. Monogr.* 1958. V. 28. № 1. P. 1.
67. *Ibanez R. D., Rand A. S.* // *3 congr. latino-amer. herpetol. Sao Paulo*, 1993. P. 8.
68. *Jaeger R. G.* // *Evolution*. 1970. V. 24. № 3. P. 632.
69. *Joglar R. L., Burrowes R. A.* // *3 congr. latino-amer. herpetol. Sao Paulo*, 1993. P. 6.
70. *Johnson B.* // *Occas. Papers Canad. Wildlife Serv.* 1992. № 76. P. 71.
71. *Kagarise S. C., Morton M. L.* // *J. Herpetol.* 1993. V. 27. P. 186.
72. *Kminiak M.* // *Studies of herpetology*. Prague, 1986. P. 715.

73. Koonz W.//Occas. Papers Canad. Wildlife Serv. 1992. № 76. P. 19.
74. Kuzmin S. L.//Abstr. 2nd World Congr. herpetol. Adelaide, 1994. P. 147.
75. Kuzmin S. L.//Alytes. 1994. V. 12. № 3. P. 123.
76. Kuzmin S. L., Dasgupta R., Smirina E. M.//Russian J. Herpetol. 1994. V. 1. № 1. P. 69.
77. La Marca E., Reinhaller H. P.//Herpetol. Rev. 1991. V. 22. № 4. P. 125.
78. Lescure J.//Compt. rend. Soc. biogeogr. 1978 (1979). T. 55. № 482—484. P. 93.
79. Livermore B.//Smithsonian. 1992. V. 23. № 7. P. 113.
80. Magnusson W. E., Hero J.-M.//Oecologia. 1991. V. 86. P. 310.
81. McCoy E. D.//Herpetologica. 1994. V. 50. № 1. P. 98.
82. McLee A. G., Scaife R. W.//Brit. Herpetol. Soc. Bull. 1992. № 42. P. 6.
83. O'Brien J. P.//Outdoor California. 1992. V. 53. № 3. P. 1.
84. Oldham M. J.//Occas. Papers Canad. Wildlife Serv. 1992. № 76. P. 30.
85. Orchard S. A.//Occas. Papers Canad. Wildlife Serv. 1992. № 76. P. 10.
86. Pandian T. J., Marian M. P.//Proc. Indian. Acad. Sci. Animal. Sci. 1986. V. 95. № 3. P. 289.
87. Pechmann J. H. K., Scott D. E., Semlitsch R. D., Caldwell J. P., Vitt L. J., Gibbons J. W.//Science. 1991. V. 253. P. 892.
88. Pechmann J. H. K., Wilbur H. M.//Herpetologica. 1994. V. 50. № 1. P. 65.
89. Pierce B. A., Wooten D. K.//J. Herpetol. 1992. V. 26. № 4. P. 422.
90. Puky M.//Program and Abstr. 7th ordinary general meet. Soc. europ. herpetol. Barcelona, 1993. P. 109.
91. Raymond L. R., Hardy L. M.//J. Herpetol. 1991. V. 25. № 4. P. 509.
92. Redmond W. H.//Brimleyana. 1980. № 4. P. 123.
93. Roberts W.//Occas. Papers Canad. Wildlife Serv. 1992. № 76. P. 14.
94. Rowe C. L., Sadinski W. J., Dunson W. A.//Arch. Environ. Contaminat. and Toxicol. 1992. V. 23. P. 339.
95. Sarkar A. K.//Rec. Zool. Survey India. 1984. V. 81. № 3/4. P. 215.
96. Semlitsch R. D.//Copeia. 1988. № 2. P. 290.
97. Simbotwe.//Brolog. 1993. № 6. P. 1.
98. Smirina E. M.//Gerontology. 1994. V. 40. № 2—4. P. 133.
99. Speare R., Field K., Koehler J., McDonald K.//Froglog. 1993. № 9. P. 2.
100. Tangle L.//Earthwatch. 1990. № 10. P. 8.
101. Thiesmeier B. Ökologie des Feuersalamanders. Essen: Westarp Wissenschaften, 1992. 126 S.
102. Tyler M. J.//Alytes. 1991. V. 9. № 2. P. 43.
103. Wake D. B.//Science. 1991. V. 253. P. 860.
104. Weygold P.//Stud. Neotrop. Fauna and Environment. 1989. V. 243. № 4. P. 249.
105. Wissinger S. A., Whiteman H. H.//J. Herpetol. 1992. V. 26. № 4. P. 377.
106. Worthylake K. M., Hovingh P.//Great Basin Naturalist. 1989. V. 49. P. 364.
107. Wyman R., Jancola J.//J. Herpetol. 1992. V. 26. № 4. P. 392.
108. Yu D., Zhao E., Zhang Y.//J. Northeast Forestry Univ. 1992. V. 20. № 5. P. 90.

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

S. L. KUZMIN

## AMPHIBIAN DECLINES AND THE PROBLEM OF EXTINCTION OF TAXA

*A. N. Severtsov Institute of Animal Evolutionary  
Morphology and Ecology, Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia*

The problem of global decline of amphibians (Amphibia) has been analyzed. The existing data do not provide unequivocal evidence for the general trends of amphibian decline: global, regional, or local. The declines are not related directly to taxonomic, phylogenetic and ecological positions of any amphibian species; however, specialized and stenotopic forms seem to be the most vulnerable. There is no single environmental factor responsible for extinctions of amphibians. The habitat destruction, mainly under influence of anthropogenic factors, appears to be the most important cause. Predation and competition play insignificant role, predation by introduced species being more important than that by aboriginal ones. Population declines in some parts of geographic ranges may coincide with expansions in other parts. Taxonomic, geographical, evolutionary aspects of amphibians' declines, problems of their conservation are discussed.