

Ю.И. Рожков
А.В. Проняев
А.В. Давыдов
М.В. Холодова
Т.П. Сипко

ЛОСЬ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ
БИОЛОГИЯ
И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ



Москва
2009

Рожков Ю.И., Проняев А.В., Давыдов А.В., Холодова М.В., Сипко Т.П.
ЛОСЬ: популяционная биология и микроэволюция. М.: Т-во научных изданий КМК. 2009. 520 с.

Рассматриваются: основные закономерности фено- и генотипической дифференциации населения лося, особенности строения популяционной структуры, действие движущих микроэволюционных факторов, роль охоты в микроэволюционном процессе, эволюционная история лося в плейстоцене, действие факторов определяющих динамику численности современных популяций и ряд других вопросов.

Книга поделена на четыре части. Первая вводит читателя в круг эволюционных проблем. Вторая посвящена в основном анализу фенотипической изменчивости. В третьей рассмотрены генетические данные. Четвёртая часть посвящена прикладным вопросам.

Книга предназначена зоологам, экологам, специалистам по эволюционной теории, биологам-охотоведам. Кроме того, она может быть использована студентами и аспирантами в учебном процессе.

Под общей редакцией С.А. Данкверта

Рецензенты: В.Н. Орлов
Б.В. Новиков

Организация и финансирование исследований:

Контрольный информационно-аналитический центр охотничьих животных и среды их обитания (ФГУ «Центрохотконтроль») Минсельхоза России;

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН;

Всероссийский государственный центр качества и стандартизации лекарственных средств для животных и кормов (ФГУ «ВГНКИ»)

Минсельхоза России;

Российский государственный аграрный заочный университет, кафедра экологии и охотоведения Минсельхоза России;

Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им К.И. Скрябина, кафедра зоологии, экологии и охраны природы им. А.Г. Банникова Минсельхоза России;

Программа фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», грант ОБН РАН «Генофонды и динамика генофондов»
и РФФИ № 07-04-01240а

*Финансирование издания: ФГУ «ВГНКИ», ФГУ «Центрохотконтроль»,
Ассоциация «Росохотрыболовсоюз».*

СОДЕРЖАНИЕ

Благодарности	4
Предисловие. О содержании и структуре книги	5
Часть I. Введение. Основы популяционной и эволюционной биологии	7
Глава 1. Что такое популяция	7
Глава 2. Что такое вид	26
Глава 3. Что такое эволюция	39
Глава 4. Кратко о факторах эволюции	58
4.1. Генетически обусловленная изменчивость	58
4.2. Отбор	63
4.3. Дрейф генов	71
4.4. Разделение популяций (изоляция)	73
4.5. Слияние популяций (гибридизация)	74
Глава 5. О генетическом полиморфизме и механизмах поддержания изменчивости	75
5.1. Основные типы полиморфизма	75
5.2. Механизм поддержания полиморфизма	83
5.3. Хромосомный полиморфизм	98
Часть II. Глобальный популяционный анализ: фенотипический подход	104
Глава 6. Пригодность лицензионной информации для оценки состояния популяций лося	105
6.1. Особенности «глазомерной» оценки массы в полевых условиях	106
6.2. Определение возраста при глазомерной оценке	112
6.3. Возрастная изменчивость признака «масса туши»	115
6.4. Половой диморфизм по признаку «масса туши»	116
6.5. Логарифмическая зависимость массы от возраста	120
6.6. Различие по массе между стельными и яловыми самками	120
6.7. Сезонная изменчивость признака «масса туши»	121
6.8. Величина варьирования признака «масса туши»	123
6.9. Эмбриональная плодовитость	126
6.10. Возрастная структура	137
6.11. Соотношение полов	139
Глава 7. Пространственная дифференциация населения лося	149
7.1. Распространение и крупномасштабная дифференциация населения лося на территории РФ по литературным данным	149
Глава 8. Географическая изменчивость населения лося по лицензионным данным	167
8.1. Крупномасштабная географическая изменчивость населения лося в Европе и Западной Сибири	167
8.2. Крупномасштабная географическая изменчивость населения лося в Восточной Сибири и Дальнем Востоке	177

8.3. Распределения масс по всему ареалу и причины крупно-масштабной дифференциации	181
8.4. Мелкомасштабная географическая изменчивость населения лося и механизмы дифференциации	190
Глава 9. Пространственная дифференциация лоса Евразии по результатам оценки охотничьих трофеев	215
Глава 10. Динамика массы во времени и две альтернативные гипотезы динамики численности лоса	221
Глава 11. Биологический и социальный аспекты динамики изъятия	240
11.1. Общая характеристика динамики изъятия	241
11.2. Охота по «блуждающему» зверю (II пик)	242
11.3. Охота по «стоячему» зверю (III пик) и четвертый пик закрытия лицензий	251
11.4. Время использования лицензии	260
11.5. Связь между временем использования лицензии	271
и численностью	271
11.6. Распугивание животных в течение охотничьего сезона	280
Глава 12. Теоретическое обобщение: популяционное деление и отбор	284
12.1. Популяционно-типологическое деление населения лоса на территории РФ	284
12.2. Механизмы отбора в популяциях лоса	292
12.3. О «пришлых» и «местных» лосах	302
12.4. «Кормовой» фактор и отбор	313
Глава 13. Заключение к «фенотипическому подходу». Итоги и перспективы дальнейших исследований на других видах копытных	318
Часть III. Генетический подход	337
Глава 14. Введение в проблему	337
Глава 15. Генетическое и пространственное гаплотипов контрольного региона мтДНК	343
Глава 16. Некоторые важные следствия из предыдущей главы: пространственная дифференциация европейского лоса	353
Глава 17. Особенности дифференциации различных форм лоса по генетическим данным	357
Глава 18. Время дивергенции различных форм лоса и его микро- эволюция в плейстоцене	367
Глава 19. Кратко о макроэволюционных проблемах	385
Часть IV. Практические проблемы связанные с изъятием	391
Глава 20. Способы изъятия в теории и реальности (к вопросу мини- мизации ущерба популяциям охотничьих животных при их добыче)	391
Глава 21. Способы определения лимитов добычи лосей и других охотничьих видов копытных	404

Вместо заключения	424
Приложение 1	432
Приложение 2	434
Приложение 3	438
Приложение 4	445
Приложение 5	450
Приложение 6	455
Приложение 7	462
Приложение 8	464
Литература	471
As a concluding part: A brief summary of the most interesting results on European moose	497

*«В биологии ничто не имеет смысла,
кроме как в свете эволюции»*
Ф.Г. ДОБРЖАНСКИЙ

ЧАСТЬ I. Введение.

Основы популяционной и эволюционной биологии

ГЛАВА I. Что такое популяция

Население вида в пространстве занимаемой им территории не распределено равномерно, а образует более или менее плотные «сгущения» в местах, благоприятных для обитания (рис. 1). Эти «сгущения» отделены друг от друга областями низкой плотности или необитаемыми территориями, которые время от времени пересекают (или в других случаях не пересекают) отдельные особи¹. Иногда «сгущения» связаны между собой «перемычками», через которые идут более значительные потоки генов.

«Сгущения» могут находиться в несколько различающихся средовых условиях, и следовательно в каждом из «сгущений» может действовать отчасти различный «набор» векторов отбора, ведущих к их генетической дифференциации относительно друг друга (не говоря уж о том, что, в силу «упражнений или неупражнений органов» и прямого влияния среды, особи различных «сгущений» могут иметь отличия негенетической природы). Если же среда идентична, «сгущения» способны дифференцироваться в силу случайных причин.

Одновременно «сгущения» могут отличаться и по другим характеристикам. Например, по характеру колебаний численности, соотношениям возрастных и половых групп и прочим. При этом, чем более удаленными оказываются отдельные «сгущения», тем менее динамика этих параметров будет сходна.

Рассматриваемые «сгущения», обладающие перечисленными и другими различиями, частично

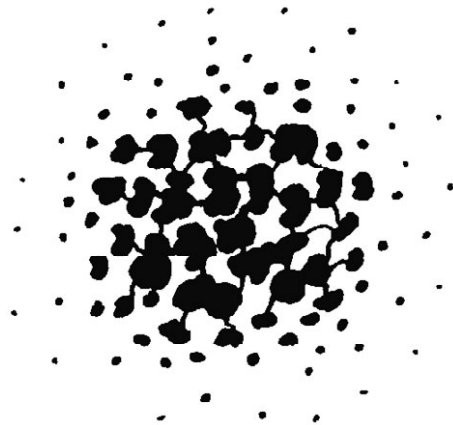


Рис. 1. Схематичное изображение популяционной структуры в пространстве ареала.

¹ Или какие-либо другие носители генов. Например, гаметы, зиготы, вегетативные части растений, переносимые водой, ветром и животными.

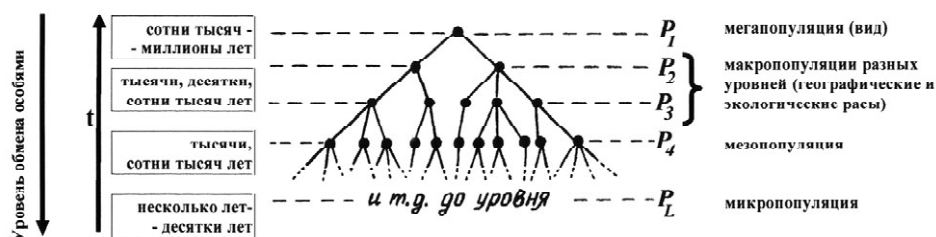


Рис. 2. Схема иерархически соподчинённого подразделения популяции P_1 на субпопуляции (популяции низших рангов) различного уровня $P_2, P_3 \dots P_L$. Стрелкой направленной вверх обозначена шкала времени жизни (t) популяции в зависимости от её ранга. Стрелкой направленной вниз обозначено увеличение обменов особями между популяционными группировками идентичного ранга.

(или полностью) изолированные друг от друга, принято называть «популяциями».

Во многих случаях популяции, в свою очередь, могут быть подразделены на некоторое число группировок, также отличающихся своими характеристиками одна от другой (внутри единой популяции), хотя и не столь существенно. Обычно подобные группировки называют субпопуляциями. Но и среди них, в свою очередь, могут быть выделены группировки еще меньшего масштаба (микропопуляции). С другой стороны, популяции могут входить в состав более крупных объединений особей, состоящих из нескольких популяций, т.е. образовывать своего рода сверхпопуляции (макропопуляции, мегапопуляции). Такое укрупнение и наоборот дробление группировок может иметь и дальнейшее продолжение вверх и вниз от первоначально выделенного популяционного уровня. В этих случаях иногда говорят не о сверхпопуляциях, популяциях, субпопуляциях, микропопуляциях, а просто о популяциях I, II, III и прочих рангов (уровнях).

Границей сверху служит биологический вид² (Майр, 1947; 1968; 1974), который представляет собой популяцию высшего ранга. Границей снизу фактически является скопление близкородственных группировок – популяций низшего ранга³ с более или менее значительной примесью пришлых особей.

Иерархическая система подразделения популяций для наглядности представлена схематично на рисунке 2.

Здесь через P_1 обозначена популяция в целом, через P_2 – уровень подразделения популяций высшего ранга (P_1) на составляющие ее субпопуляцион-

² Надо признать, что «граница сверху» часто бывает расплывчатой, так как «вид» – понятие неоднозначное (см. главу 2).

ные группировки, через P_3 обозначен следующий уровень подразделения – совокупность нижележащих группировок, входящих, в свою очередь, в состав субпопуляций (популяций) вышележащего уровня, и так далее, до предельного уровня подразделения – P_L .

Как не логична эта иерархическая многоуровневая популяционная система,⁴ на практике, однако, большинство исследователей пользуется гораздо чаще бинарной системой, называя популяцией любую «вышележащую» группировку, а заключённые в ней «нижележащие» группировки субпопуляциями, не задаваясь вопросом, какого собственно они ранга⁵ (т.е. термины «популяция», «субпопуляция» используются лишь для обозначения соотношений между единицами, а не для передачи их абсолютного положения в системе подразделений, как это делалось нами выше).

Отметим, что «виновниками» образования популяционной структуры являются не только различия в среде и географические преграды, но и просто «изоляция расстоянием». Когда вид расселяется на обширной территории, интенсивность обмена генами между группировками, находящимися в удалённых участках ареала, по вполне понятным причинам, гораздо ниже, чем между близлежащими. Отсюда возникает предпосылка для появления в таких удалённых друг от друга участках (в силу некоторого различия средовых условий, а также влияния случайных факторов), по существу, различных популяций (или субпопуляций, всё определяется степенью дифференциации и независимости этих единиц друг от друга, а также и тем, с какой точки зрения рассматривать данные группировки), связанных между собой

³ Имеется и ряд других близких по смыслу или даже синонимичных вышеприведенным (а также и друг другу) терминов, характеризующих иерархию внутривидовых группировок, которые также иногда применяются некоторыми авторами: дем, локальная популяция, племя, род, парцелла (не путать с аналогичным термином в геоботанике, имеющим другой смысл). При анализе процессов видообразования применяется «своя» терминология, но по сути дела также во многом отражающая то же самое подразделение на популяции разного ранга: вид (*species*), полувид (*semispecies*), надвид (*superspecies*), подвид (*subspecies*) или географическая раса, экотип или локальная экологическая раса. Иногда встречаются и другие термины.

⁴ Термин «популяционная система» принят в нашей стране (Алтухов, Рычков, 1970). На Западе также используется термин «метапопуляция» (Levins, 1970). Иногда последний термин применяется и нашими исследователями. В качестве примера можно указать на относительно недавно вышедшую книгу Приходько (2003).

⁵ Отметим, что некоторые теоретики – биоматематики (в особенности западные), работающие над проблемой устойчивости популяций, используют свою бинарную терминологию, вместо словосочетания «популяция – субпопуляции», они применяют с тем же смыслом другую пару слов: «метапопуляция – популяции» (Hanski, 1999) переименовывая её иногда в русифицированный вариант: «сверхпопуляция – популяции».

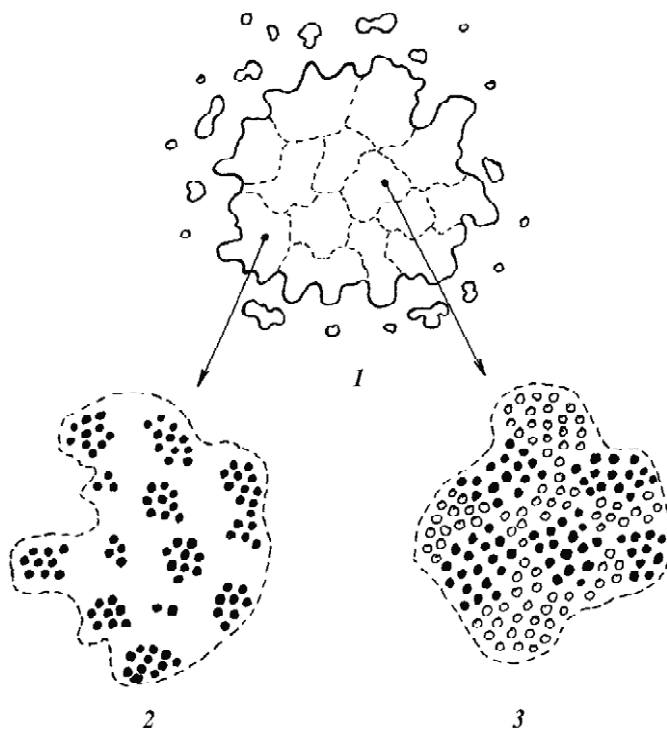


Рис. 3. Структура условной макропопуляции в пространстве со «сплошной» заселённостью центральной области. 1 – макроструктура. Отдельные субпопуляции, образующие центральную гигантскую популяцию, разграничены на рисунке пунктиром. 2–3 – микроструктуры. Изображены две субпопуляции в «увеличенном виде» с «раздробленной» (фрагмент 2) и сплошной (фрагмент 3) заселённостью территорий. Микропопуляции (соседства) могут быть выделены по местам сгущения родственных особей. Точки – особи. Генетическая близость особей в пределах соседства подчёркнута на фрагменте 3 типом окраски точек.

цепочками менее различающихся «переходных» популяций (субпопуляций), границы между которыми можно определить только условно.

На рисунке 3.1 изображена подобная популяционная структура, которую удобно рассматривать, например, следующим образом (не исключены и другие интерпретации, см. выше).

Вся структура представлена множеством популяций: центральной, размещённой на большей части ареала, с почти сплошной заселённостью и отдельных изолированных (или полуизолированных) окраинных популяций⁶. Центральная популяция, в отличие от окраинных, представлена большим числом особей и поделена на ряд субпопуляций (размечены пунктиром на рис. 3.1), между которыми идут активные обмены генами.

Между структурами, изображёнными на рисунке 1 и рисунке 3.1, в природе можно встретить всевозможные переходы. По мере того, как интенсивность генных потоков между субпопуляционными группировками (рис. 3.1) ослабевает, структура со «сплошной» заселённостью центральной области переходит в «раздробленную» структуру (рис. 1). В итоге, такие субпопуляции оказываются возможным рассматривать уже, как вполне «самостоятельные» популяции.

Встречаются и несколько иные ситуации, когда в разных частях ареала макропопуляция организована в виде обоих типов структур (рис. 1; рис. 3.1) или же в виде разнообразных переходов между ними.

Всё это касается макропопуляционного уровня (в больших географических масштабах), но и на микроуровне (на малых расстояниях) может возникать структурная подразделённость на основе сходных процессов.

В силу того, что «перемешивание» особей в реальной популяции (даже если особи равномерно распределены по всему пространству) не происходит мгновенно, в каждом локальном участке обычно находятся особи, более родственные друг другу, чем в иных локальностях (Wright, 1943; 1946). Возникают своего рода «соседства», которые можно рассматривать в качестве кратковременно существующих микропопуляций в системе многоуровневых подразделений населения вида или в качестве субпопуляций более крупной популяционной единицы, если исследователя интересует «соотносительный (бинарный) подход», упомянутый выше.

Можно выделить два крайних типа структурной организации микропопуляций (соседств) в пространстве ареала (между которыми имеются переходы).

Наиболее распространённый тип это соседства (микропопуляции), расположенные в отдельных локальностях (рис. 3.2), разделённых необитаемыми участками, которые либо не пригодны для существования вида, либо просто не заселены им по какой-либо другой причине⁷.

⁶ Слово «почти» мы применили потому, что сплошная заселённость, по сути дела, никогда не является строго сплошной. Она лишь выглядит таковой соотносительно с тем, что наблюдается на краях ареала. В действительности, особи и по центральному пространству (в силу различных причин) распределены в той или иной степени неравномерно.

⁷ Численность вида обычно сильнейшим образом ограничивается наличием кормовых ресурсов, регулярными эпизоотиями, действиями хищников, влиянием человека. В результате наполненность местообитания особями оказывается много ниже той, что могла бы быть. Так как пессимальные факторы действуют, как правило, мозаично и неравномерно по ареалу, появляется «раздробленность», усиливающаяся за счет активной репродукции особей в отдельных участках неуязвимых в данный момент для этих факторов. Со временем такие участки – репродукторы, могут изменять свою локализацию.

Другой тип – соседства, формирующиеся на фоне почти сплошной (точнее почти равномерной) заселённости особями (рис. 3.3 см. предыдущую ссылку). Очевидно, что степень независимости таких соседств – микропопуляций, друг от друга ниже, чем в случае соседств первого типа (рис. 3.2).

В разных частях ареала макропопуляция может состоять из разных типов структурной организации микропопуляций. Эта ситуация как раз и отражена на рисунке 3.

Отметим одну важную особенность популяционной структуры. Популяция достаточно высокого ранга (например, макропопуляция) образована «ядром» и «периферией», что можно уяснить, обратившись вновь к рисункам 1 и 3.1. «Ядро» формируют большие по численности составляющих их особей и процветающие субпопуляции (популяции более низкого ранга). Они занимают средовый оптимум, обычно лежат где-то вблизи центра ареала⁸. Краевые участки ареала, находящиеся в субоптимальных и даже пессимальных условиях, заняты относительно небольшими (с малой численностью особей) субпопуляциями. Существование, по крайней мере, некоторых из них эпизодично (ограничено во времени). То есть, на самом краю ареала обычно существуют «эфмерные» субпопуляции (популяции), образованные редкими выселенцами из «ядерной» зоны.

Степень изоляции периферийных субпопуляций гораздо выше, чем «ядерных», так как по мере удаления от «ядра» количество участков, благоприятных для обитания, резко убывает. Следовательно, увеличиваются расстояния между ними при одновременном нарастании пессимальности зон между участками. В силу этих и других причин, в периферийных субпопуляциях (популяциях) более интенсивно идут преобразования под действием отбора и случайных процессов. Как следствие – генетическая изменчивость в каждой из них несколько понижена, и в то же время все они более генетически удалены как друг от друга, так и от «ядерных» субпопуляций (популяций), значительно более сходных между собой (Майр, 1968; 1974).

Популяционную структуру, в первую очередь, определяет структура среды обитания. Это, по всей видимости, первопричинный фактор, во многом определяющий интенсивность обмена особями (или другими носителями генов) между популяциями.

⁸ Численность вида обычно сильнейшим образом ограничивается наличием кормовых ресурсов, регулярными эпизоотиями, действиями хищников, влиянием человека. В результате наполненность местообитания особями оказывается много ниже той, что могла бы быть. Так как пессимальные факторы действуют, как правило, мозаично и неравномерно по ареалу, появляется «раздробленность», усиливающаяся за счет активной репродукции особей в отдельных участках неуязвимых в данный момент для этих факторов. Со временем такие участки – репродукторы, могут изменять свою локализацию.

Популяционные единицы в значительной мере приурочены к определённым средовым единицам, пригодным для обитания вида (биотопам).

Структурно биотоп «выглядит» подобно популяционной структуре типа изображённой на рисунке 1 или же рисунке 3.1.

В некотором смысле, структура популяции в той или иной мере повторяет структуру биотопа, и тот, в свою очередь, также может быть рангово подразделён (рис. 2). Так всю структуру в целом на рисунке 1 (рассматривая эту схему как модель биотопа) можно назвать макробиотопом (вмещающим макропопуляцию, т.е. все популяции), состоящим из отдельных несколько различающихся биотопов (вмещающих отдельные популяции).

Точно так же, наряду с «раздробленной» структурой биотопов (рис. 1), может существовать «сплошная» структура, образованная в центральной части суббиотопами (если среда в разных участках центральной области несколько различается) – рисунок 3.1.

Возможно существование и микробиотопов.

Биотопы могут временно пустовать (результат гибели или истребления особей) или же пустовать постоянно (если они не были ранее заселены в силу их изоляции).

Характерный пример реальной структуры биотопа представлен на рисунке 4.1. Вернее это фрагмент географической карты размещения лесных массивов на Европейской части России (изображена территория, протянувшаяся с севера на юг от Баренцева до Черного морей).

Данный биотоп и является «сосудом», наполненным особями различных видов. В верхней части «сосуд» имеет практически «сплошную» структуру, постепенно переходящую в нижней своей части в «раздробленную». Отсюда следует ожидать (исходя из принципа: популяционная структура повторяет в общих чертах биотопическую структуру), что количество популяций (по крайней мере, для некоторых лесных видов) нарастает с севера на юг по мере увеличения раздробленности биотопа⁹.

Однако такая крупномасштабная структура биотопа может отражать только популяционную структуру видов, у которых радиус индивидуальной ак-

⁹ Необходимо отметить, что для каждого вида существует некий минимальный объём биотопной единицы (минимальный предел раздробленности биотопа), которую может занимать популяция. Если объём этой единицы меньше минимума, то либо вид в ней практически не закрепляется (при условии трудно преодолимых границ между отдельными единицами), либо популяция занимает множество соседних биотопных единиц (при условии лёгкого преодоления этих границ). Характерный пример последнего – копытные (лось, косуля, кабан) степной и лесостепной зон. Не уместаясь в отдельных единицах биотопа, отдельные популяции этих видов «располагаются» в ряде сопряжённых единиц. Таким образом, пытаясь представить потенциальную популяционную структуру, используя сведения по структуре биотопа, необходимо делать поправки на биологию вида.

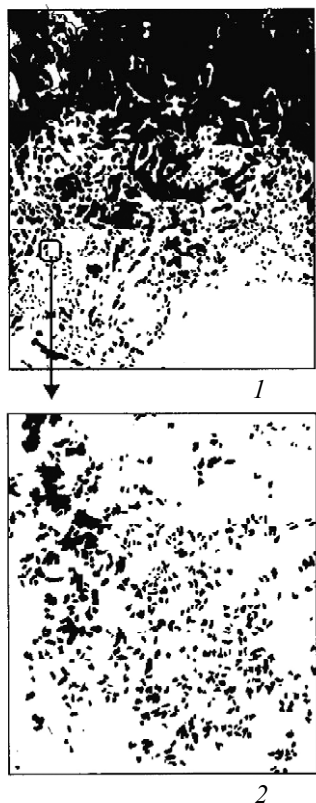


Рис. 4. Фрагменты пространственного размещения лесных массивов в Европейской части России. 1. Использована карта лесов (Атлас лесов СССР), М 1:15 000 000 ГУГиК. М. 1973. 2. Один из элементов карты, изображённой на фрагменте 1 при многократном увеличении.

сти (увеличения числа биотопных единиц) – рисунок 4.1.

Естественно, что «изолирующими прослойками» могут служить и другие структурные элементы ландшафта: реки, болота, горные хребты (для

тивности достаточно велик. Очевидно, что для видов с малым радиусом индивидуальной активности (обычно это мелкие виды) биотопная карта на рисунке 4.1 будет лишь очень грубым приближением. Здесь необходимо более значительное увеличение, что и выполнено для одного из лесных участков, изображённых на рисунке 4.2. При «сильном увеличении» кажущийся единым лесной массив распадается на множество отдельных подразделений, которые выполняют, в свою очередь, роль биотопных единиц, вмещающих отдельные популяции мелких «тихоходных» видов (пресмыкающиеся, земноводные, мелкие млекопитающие и т.д.).

Если же продолжить дальнейшее увеличение, то обнаружится, что и на этом всё не заканчивается. Отдельные биотопные единицы распадаются на ещё более мелкие, вмещающие «микроскопические» виды с крайне ограниченным радиусом индивидуальной активности (например, многоножки, мокрицы, различные виды червей и т.д.).

Из подобных рассуждений можно вывести одно простое «правило»: чем меньше размер и подвижность особей, составляющих вид, тем из большего числа популяций он состоит.

То, что характерно для лесных видов, в той же мере характерно и для видов степных. Для них уже не «степь»¹⁰, а лес выполняет роль «изолирующих прослоек» между популяциями. Следовательно, количество последних должно нарастать с юга на север к краю видовых ареалов по мере повышения их раздробленности

¹⁰ Слово «степь» взято в кавычки, так как здесь мы понимаем под ним не только ландшафт со степной растительностью, но и пашни, поля, луга, пастбища и безлесные участки другого рода.

долинных видов), долины (для горных), участки суши и морские течения (для водных организмов) и многое другое (в особенности, если рассматривать мелкие виды)¹¹.

Наличие географических градиентов всех этих ландшафтных структур приводит, как в рассмотренных выше случаях (лес, «степь»), к увеличению или, напротив, к уменьшению числа популяций (например, по мере продвижения из предгорий в горные участки, из зон с малым числом болот, рек, озёр с большим их числом и т.д.).

Популяционная структура динамична, изменяет свои очертания вслед за изменением численности особей, «наполняющих» биотоп.

С одной стороны, можно говорить о «нормальных» (высокочастотных с малой амплитудой) колебаниях численности, с другой – о «катастрофических» (низкочастотных с большой амплитудой) колебаниях. К первым колебаниям популяция «адаптирована». Они происходят обычно в какой то мере регулярно, с малым периодом и существенно не сказываются на популяционной структуре (кратковременные и незначительные изменения численности, а следовательно и структуры популяции по сезонам и годам).

Даже тогда, когда в «нормальный» период численность меняется более существенно, ввиду кратковременности, эти события оставляют малый след в жизни популяции и их, в общем-то, «в первом приближении» можно не учитывать¹².

В противоположность «нормальным», «катастрофические» колебания (являясь редким событием) на значительный период и резко изменяют популяционную структуру (приводя к периодическому увеличению ↔ уменьшению подразделённости или, по крайней мере, увеличению степени изолированности субпопуляций – рис. 5) и могут вследствие этого влиять на ход происходящих в популяциях эволюционных событий.

Наличие резких колебаний численности и соответственно значительных изменений популяционных структур наиболее характерны для видов с коротким жизненным циклом и высокой скоростью размножения.

Изменение популяционной структуры может выражаться и в другом: в сезонном изменении локализации популяции, когда в весенне–летний период она находится в одном географическом районе, в осенне–зимний – в дру-

¹¹ Из «многого другого» особо следует отметить одну интересную «изолирующую прослойку», созданную в основном в течение последнего столетия человеком. Это сеть шоссейных дорог, являющаяся для некоторых видов почти таким же непреодолимым препятствием, как и речная сеть (Клауснитцер, 1990).

¹² Тем не менее, даже в этот период край ареала постоянно «пульсирует». Например, для многих палеарктических видов его граница в отдельные годы, как известно, то продвигается несколько на север, то отступает на юг. То есть «очертания» краевых популяций постоянно меняются.

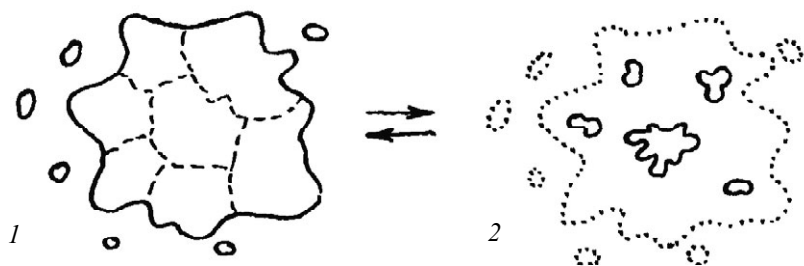


Рис. 5. Периодические изменения популяционной структуры (графическая модель) при «катастрофических» изменениях численности популяции. Существующая популяционная структура отображена контуром (сплошная линия). Пунктиром обозначена структура существовавшая ранее. Прерывистые линии разделяют субпопуляции. Стрелками обозначена последовательность изменения структуры популяции по времени. 1. Структура в период «нормальной» численности популяции. 2. Структура той же популяции в период резкого падения численности.

гом. В этом случае популяция имеет как бы два ареала: «репродуктивный», в пределах которого особи размножаются, и ареал «переживания», где особи «коротают время» пока «репродуктивный» ареал не доступен по тем или иным причинам (отсутствие пищи, морозы, засухи и т.п.).

Самый характерный пример здесь – перелётные птицы. Общеизвестно, что места их летовок и зимовок могут разделять тысячи километров. Более того, ареалы зимовок могут быть совмещены для разных популяций, находящихся в летний период в разных частях видового ареала (рис. 6), а также могут быть совмещены и с популяциями того же вида, ведущими осёдлый образ жизни на зимовочных территориях (репродуктивный ареал и ареал переживания совпадают)¹³.

Среди млекопитающих характерный и общеизвестный пример такого рода – тундровые формы северного оленя (*Rangifer tarandus* L.), совершающие

¹³ Надо отметить, что «перелётные» и «осёдлые» виды это лишь две крайности. Между теми и другими существуют «промежуточные» виды, одни из которых ближе к «перелётным», другие – к «осёдлым». В ряде случаев их можно отнести к так называемым «кочующим» видам. В иных проще причислить к вышеназванным «чистым» категориям, чем измышлять, что-то ещё. Но даже чисто перелётные виды, как мы уже отмечали, иногда могут быть представлены также и осёдлыми популяциями, а особи осёдлых популяций часто не остаются строго в пределах своего репродуктивного ареала, а «блуждают» не только в его пределах, но и на значительном удалении от него, а то и осуществляют почти настоящие перелёты, но в микротерриториальных масштабах. Так что часто многие виды, не вдаваясь в детали, проще считать условно осёдлыми или условно перелётными.

периодически кочёвки из летнего «репродуктивного» ареала, находящегося на севере, в зимний ареал «переживания», находящегося на юге.

Можно также привести в качестве примера популяционные группировки лося (*Alces alces* L.), организованные практически так же, как это изображено на рисунке 6 (то есть с наличием мигрирующих и оседлых популяций и их перекрыванием на зимовках – Жирнов, 1967; Рожков и др., 2001, 2002; часть 2 этой книги).

Аналогичные перекочёвки (миграции) совершают и многие другие виды млекопитающих, населяющие экстремальные климатические зоны Земли (тундры, пустыни и т.д.). Миграции, того же рода, совершают и морские млекопитающие (тюлени, киты), меняя в течение года «репродуктивный» ареал на ареал «переживания» и обратно.

Подобное же наблюдается и среди мира насекомых (мигрирующие бабочки). А для рыб это вообще характерно. Здесь можно наблюдать самые разнообразные ситуации, когда нерест происходит, например, в верховьях, «переживание» – в низовьях рек, или же идут другие «чередования»: мелководные реки и ручьи ↔ полноводные реки; временные водоёмы ↔ реки; озёра ↔ реки; морские заливы ↔ реки; моря (океаны) ↔ реки и озёра; опреснённые заливы морей ↔ «солёноводные» центральные участки морей; северные моря ↔ южные моря.

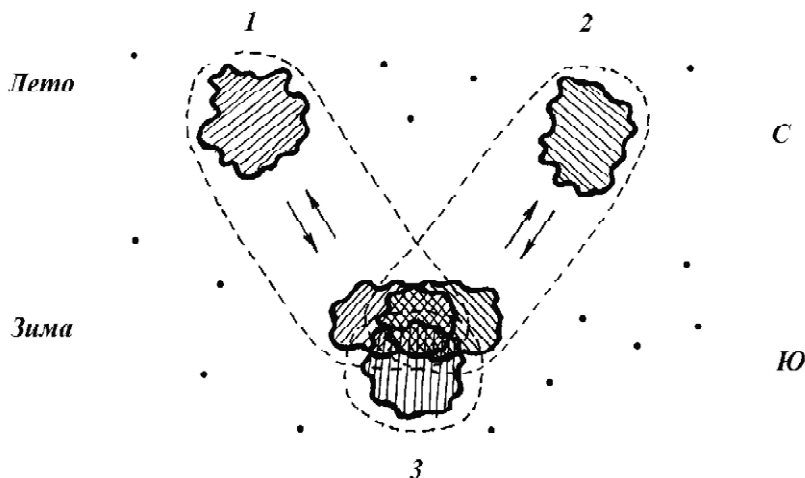


Рис. 6. Летние и зимние ареалы двух популяций мигрирующего вида (1 и 2) и одной оседлой популяции (3) того же вида. С – север, Ю – юг. Прерывистыми линиями обозначены популяционные ареалы (Линьков, 2002) – это территории годового пребывания мигрирующих видов (летовочная, миграционная и зимовочная территории) с привязкой к той или иной популяции. Популяционные ареалы не включают территории, «случайным» образом посещаемые отдельными особями – сверхмигрантами (обозначены точками на рисунке).

Наконец, у многих рыб происходят и периодические вертикальные перемещения: нижние слои моря ↔ верхние слои.

Вертикальные миграции (перекочёвки) характерны и для сухопутных видов, «оседло» обитающих в горах. Летовки размещаются на высокогорных участках. Здесь «на лицо» прямая аналогия с горизонтальной миграцией животных, упоминавшейся выше, так как вертикальная стратификация по природно-климатическим зонам в горах в значительной мере соответствует широтной (юг – север) стратификации Земли по тем же зонам.

Сезонная динамика популяционных ареалов не обязательно связана с глобальными изменениями в их пространственных размещениях. У кочующих видов умеренной климатической зоны, в зимний период популяционный ареал как бы «разбухает» во все стороны, но особенно значительно к югу. Большинство особей «отрывается» от «репродуктивных» участков, кочуя на значительном пространстве. Соседние популяции перекрываются и частично «перемешиваются» на период кочёвок. При этом доминирующими численно становятся «пришельцы» с севера (для северного полушария Земли).

Отметим, что все виды можно разбить на принимающих участие в воспитании потомства и не принимающих. Популяционная структура последних существенно сложнее, так как разные возрастные группы у них занимают чаще всего различные биотопы (личинки и имаго большинства видов насекомых, личинки и взрослые формы многих видов земноводных и рыб), которые в ряде случаев могут находиться в удалённых участках пространства.

Кроме того, надо учитывать, что помимо обычных «двумерных» популяционных структур (рис. 1; 3.1.) в природе иногда встречаются и «одномерные» и «трёхмерные» структуры, например: протянувшиеся узкой полосой вдоль берегов рек «одномерные» популяции околотовидных видов растений, «трёхмерные» популяции, расположенные по склонам гор.

«Мерность» популяции можно рассматривать как второстепенное её свойство, существенно не влияющее на ход эволюционных преобразований в ней. Тем не менее, при генетической дифференциации «мерность» всё же может иметь некоторое значение.

Возникает вопрос: какое количество популяций реально существует на видовом ареале?

Конечно, как мы уже отмечали, чем мельче и/или менее подвижны особи, составляющие вид, тем из большего числа популяций (любого ранга) он должен состоять. Однако не менее сильным фактором является и структура биотопа. Если его структура разрывная, поделённая на множество изолированных и/или полуизолированных единиц, то и вид, «наполняющий» этот биотоп, будет состоять из подобного же множества отдельных (и/или «полуотдельных») популяционных образований. Если структура сплошная, то таких образований должно быть значительно меньше.

К сожалению, в абсолютном большинстве случаев мы слишком мало знаем о биотопной структуре и ещё меньше о популяционных структурах. Поэтому наши заключения о числе «базовых» популяций¹⁴ могут быть лишь очень приблизительными. Их можно получить, анализируя карты ареалов, совмещённые с соответствующей структурой биотопов и некоторой информацией о конкретных популяциях и «подвижности» особей в них. Таким путём можно дать очень приблизительные оценки для осёдлых видов. Для активно кочующих, а тем более мигрирующих видов необходимо привлекать дополнительные сведения по их биологии.

Гораздо более определённую информацию о числе базовых популяций и их «границах» в пространстве можно получить, используя сравнительные данные по динамике численности из разных участков видового ареала, а также морфологические, биохимические и генетические данные из тех же локальностей.

Наиболее полную информацию о числе популяций может дать генетический метод по той простой причине, что популяция – понятие генетическое. Однако, и он не идеален. Так как очень близкие, а то и практически идентичные генетически друг другу группировки могут принадлежать не одной, а двум разным популяциям, разделение между которыми произошло не так давно.

Казалось бы, главным (если не единственным) критерием для выявления популяций является интенсивность обмена генами между тестируемыми на популяционную принадлежность группировками. Однако выявить интенсивность обменов очень сложно. Чаще же невозможно вообще, а если и возможно, то с использованием не прямых, а косвенных подходов, что даёт лишь возможность предполагать, а не уверенно судить. Приходится ориентироваться на фенотипическую «самобытность» группировок особей. Она же, в свою очередь, может определяться не только степенью изолированности от других таких же группировок, но и скоростью генетической дифференциации от них в силу действия случайных процессов и/или отбора. То есть, индивидуальность популяции определяется динамическим равновесием между миграционным процессом, нивелирующим разницу, и процессом дифференциации, усиливающим разницу. Причём, число генов, вовлечённых в эту динамику, не имеет принципиального значения, так как иногда различие и по одному гену может привести к существенной фенотипической дифференциации.

Таким образом, достаточно самобытные группировки могут появляться и в условиях интенсивного обмена генами.

¹⁴ Под базовой популяцией мы понимаем здесь просто «хорошую» популяцию, которая достаточно чётко ограничена пространственно и генетически от соседних (изоляция «преградами» или полуизоляция, временная или постоянная, а также изоляция расстоянием).

Но и это ещё не всё. Как известно, отличия одной группировки от другой могут быть связаны не с генетическими причинами, т.е. вызываться модификациями фенотипа той или иной направленности (определяемой характером среды, в которой обитает группировка). Яркие и многочисленные примеры этому даёт мир растений.

Рискнём всё же очень приблизительно оценить число «хороших» (базовых) популяций. Сделать это, однако, можно лишь «на глазок», без какой-либо конкретики для отдельных видов. Кроме того, оценки эти далеко не бесспорны.

Для синантропных видов грызунов, судя по числу населённых пунктов, в которых они обитают, количество популяций, приходящихся на один широкоареальный вид, должно быть очень велико – порядка десятков и сотен тысяч.

Не меньшим, скорее большим числом популяций должны характеризоваться многие синантропные виды беспозвоночных.

Для большинства обитающих в природных условиях мелких «тихоходных» видов млекопитающих, пресмыкающихся, земноводных, рыб и беспозвоночных, занимающих обширные ареалы, числа эти должны быть, по крайней мере, сравнимыми с числами для синантропных видов, так как дифференциация ландшафта (лес – «степь» – болота – озёра – ...) на многих участках земной поверхности очень высока¹⁵.

Естественно, если мы имеем дело с узкоареальными видами, число популяций для них может быть на 1–2 порядка меньше, исчисляясь тысячами и десятками тысяч единиц. Нижний предел – это виды, находящиеся «на грани вымирания». Теоретически они могут быть представлены даже единичными популяциями.

Средние и крупные виды млекопитающих, в зависимости от занимаемого ими ареала и биологических особенностей, могут включать от нескольких популяций до многих десятков.

Широкоареальные виды осёдлых птиц также, по-видимому, могут быть представлены несколькими десятками популяций или даже большим их числом, в то время как перелётные птицы, скорее всего, имеют значительно мень-

¹⁵ Приведём два следующих примера. В лесостепной зоне на 50 тыс. км² приходится примерно по 3 тыс. единиц лесных массивов площадью 2–10 км², изолированных между собой «степными» пространствами (площади большинства областей, расположенных на Европейской территории России – 30–50 тыс. км²). В северной части Западной Сибири на те же 50 тыс. км² приходится от 1 до 2 тыс. озёр, размер которых колеблется от 1 до 10 км². Само собой разумеется, на этих территориях имеется и множество более мелких лесных и озёрных единиц, которые не учитывались нами. А сами эти единицы дополнительно дифференцированы по характеру растительности и другим элементам среды.

шее их число (5–10 популяций с вариациями в меньшую и большую стороны). Однако, синантропные виды птиц (ведущие осёдлый образ жизни) организованы, повидимому, в сотни и тысячи популяций, так как эти виды достаточно «жёстко» привязаны к населённым пунктам и их ближайшим окрестностям.

Число популяций, приходящихся на один вид у растений, вероятно, сравнимо с вышеприведёнными величинами для животных. Здесь также, в зависимости от размера «особей», их «подвижности» (перенос гамет, зигот, вегетативных частей растений), широты видового ареала и структурированности биотопа, число популяций может варьировать от нескольких (или даже одной-двух, для видов «на грани вымирания») до десятков и сотен тысяч.

Если перейти к одноклеточным формам жизни, таким, например, как простейшие, то очевидно, что и здесь число популяций, приходящихся на один вид, по крайней мере не меньше, чем для высших животных и растений.

В случае наиболее примитивных форм жизни (бактерии) и «полужизни» (вирусы), сколько-нибудь объективные оценки на сегодняшний день вряд ли возможны, так как здесь не только понятие популяции, но даже и понятие вида становится слишком размытым (см. главу 4). Во всяком случае, оба эти понятия не несут на себе в точности тех же смысловых нагрузок, что и для высших форм.

Определяющей по своему влиянию на природные процессы в настоящее время является человеческая деятельность. Поэтому целесообразно подразделить популяции, хотя бы условно, по этому фактору. Можно выделить следующие пять основных типов популяций¹⁶.

1. Природные популяции, т.е. представленные дикими видами животных и растений в их естественной среде обитания.

2. Охотничьи популяции – находящиеся под мощным прессом охоты («собираательства» в случае растений).

3. Популяции агроценозов, например, некоторые группировки мышевидных грызунов, насекомых – вредителей сельскохозяйственных культур, «сорных» растений.

4. Синантропные популяции – представлены видами, обитающими в населённых пунктах.

¹⁶ С некоторой натяжкой в данную классификацию можно включить и шестой «человеческий» тип популяций – так называемые этнопопуляции (Левченко, 2004), представляющие собой в той или иной степени изолированные друг от друга этнические или социальные группировки человека. Принципиально этнопопуляции отличаются от всех остальных только одним – они могут перекрываться в пространстве на подобие биологических видов (симпатрия). По этой причине почти не скрещивающиеся с чужаками этногруппировки даже предлагают именовать этновидами (Левченко, 2004).

5. Сельскохозяйственные популяции (или популяции домашних животных и растений) – группировки, существующие почти исключительно при содействии человека.

Между этими типами популяций нет чёткой границы. Напротив, реально можно найти множество примеров популяций промежуточных типов. Например, между 1 и 2 типами можно расположить популяции, в разной степени подвергающиеся прессу охоты, а между 2 и 5 – популяции, находящиеся на территориях хорошо организованных охотничьих хозяйств, а также группировки сельскохозяйственных животных на полувольном содержании.

Как мы отмечали, популяции образуют систему соподчинённых группировок (рис. 2), которые, в принципе, можно обозначать ранговым номером. Однако, по разным причинам такие группировки обычно предпочитают не «цифровать», а «именовать». Так как каких-либо твёрдых рамок в выборе используемых терминов и детализированности системы нет, многие делают это по-своему, «приспосабливаясь» к объекту и ситуации. По- своему делаем и мы, используя систему обозначений, состоящую из четырёх «имён»:

- мегапопуляция – структура, охватывающая в одних случаях вид в целом, в других – наиболее крупные внутривидовые группировки (уровень полувида-подвида);

- макропопуляция – структура, включающая единицу меньшей масштабности, соответствующей чаще всего географической или экологической расе;

- мезопопуляция – группировка, входящая в состав макропопуляции, более или менее ограниченная пространственно и частично изолированная «преградами» или же расстоянием от других подобных группировок;

- микропопуляция – группировка, ограниченная территориально и далее не делимая на популяционные единицы внутри мезопопуляции.

Когда необходимо увеличить детализацию, мы вводим «цифровую номенклатуру» в тот уровень, который дополнительно нами подразделяется (например, мегапопуляция I и II рангов) макропопуляция III и IV популяционных рангов¹⁷.

Необходимо отметить, что популяционные группировки различного ранга крайне различаются, друг от друга по времени жизни от «эфемерно» су-

¹⁷ Аналогичные системы используют и другие авторы. Правда, с другим набором терминов. В качестве примера можно сослаться на исследования Поливанова (2001) по популяциям птиц, которые он делит на микропопуляции, местные популяции и географические. Последние, в свою очередь, соотносятся с подвидовыми и видовыми популяциями или составляют их часть. Отметим, что макропопуляции соответствуют географическим популяциям, мезопопуляции – экологическим популяциям (термин, применяемый некоторыми авторами), микропопуляции – локальным популяциям. Имеются и другие варианты терминов.

существующих в течение нескольких лет или десятков лет микропопуляций до существующих сотни тысяч и миллионы лет мегапопуляций (рис. 2). Резко различаются они и по уровню обменов особями между соседними группировками того же ранга. От нуля до немногим более 1–2% для мегапопуляций. До более половины (или немногим менее) особей для микропопуляционных группировок. Устойчивость (время жизни) последних напрямую зависит от интенсивности обменов. Если их уровень высок микропопуляция хоть и теряет значительную часть своей генетической индивидуальности, но продолжает существовать более значительное время превращаясь из «эфмерной» единицы в относительно долгоживущую. То есть за счёт притока особей из других группировок, она как бы частично превращается в популяцию более высокого ранга, которая соответственно и живёт дольше. Если приток нулевой – «эфмерность» такой популяции максимальна и та может исчезнуть так же быстро, как и возникнуть.

Прежде чем завершить главу, остановимся на ещё одном немаловажном вопросе: в какой мере выявляемые в природе группировки соответствуют популяциям. Как известно, существуют две иерархически соподчинённые системы подразделения группировок.

С одной стороны, это рассматривавшееся выше подразделение – последовательное «расчленение» более крупных популяций на всё более и более мелкие.

С другой стороны, это деление вида (типологическое) на иерархию внутривидовых единиц, которые типизируются по фено-, генотипическим различиям (вид – полувид – географическая раса – экологическая раса – и т.д.).

Обе эти системы, как мы уже отмечали в начале статьи, в какой-то мере совпадают друг с другом (т.е. популяция некоторого ранга соответствует более-менее, скажем, некоторой экологической расе), но могут не совпадать совершенно или, напротив, совпадать очень хорошо. Вызвано это тем, что ранг популяции определяется в иерархическом ряду исключительно по уровню обмена генами с соседними и удалёнными группировками, а не по фено-, генотипическим различиям. Но в то же время уровень этих различий значительно коррелирует с уровнем обменных процессов (чем они меньше, тем больше возможностей для фено-, генотипической дифференциации отдельных группировок друг от друга).

Разобраться с типологическим делением природных группировок намного проще, чем с популяционным, так как последнее часто требует столь существенных материальных и интеллектуальных затрат от исследователей, что подразделить «по закону» популяции оказывается просто невозможным. В этих случаях сознательно (или почти бессознательно) используют косвенные методы и, в первую очередь, «типологию» (чаще всего, это оценка уровней морфологических различий между группировками, реже генетических),

а также эколого-географические познания в размещении особей по пространству и (предполагаемых) их перемещений в нём¹⁸.

В итоге, мы имеем не популяционное, а своего рода популяционно-типологическое деление, которое в отношении популяций лишь приближается к истине, а не «истина в последней инстанции»¹⁹.

Тем не менее, этот вариант подразделения группировок может иметь и вполне определённое самостоятельное теоретическое значение, а не выполнять вспомогательную роль.

Действительно, подобно тому, как популяционные элементы в идеале должны выделяться по «обменам», а типологические – по «дифференциации», популяционно-типологические элементы могут быть выделены по балансу того и другого, т.е. по «равновесию» нивелирующих (обмены) и дифференцирующих процессов (отбор, дрейф генов и прочее).

В определённом смысле, популяционно-типологическое деление можно даже назвать «балансовым». Заметим, что, употребляя эту «новую» терминологию, мы, тем не менее, ни на что новое не претендуем. Просто называем своим именем и без того многими подразумеваемое. В оправдание можем указать на бытующие в литературе определения термина «популяция». Почти во всех случаях различные авторы трактуют этот термин с некоторым балансовым уклоном²⁰.

¹⁸ С теми же целями используется также анализ различий в рядах динамики численности группировок, их возрастно-полового состава, плодовитости и даже различий в содержании радионуклидов и тяжёлых металлов.

¹⁹ Схожая ситуация наблюдается и в систематике. Близкие виды высших животных желательно «отделять» друг от друга по критерию репродуктивной изоляции, т.е. по почти полной невозможности обменов генами между генетически разошедшимися группировками (Майр 1947, 1968, 1971, 1974). К сожалению, реально почти всегда применение этого критерия невозможно (причины фактически те же, что и в случае с популяциями). Вместо репродуктивного критерия используют типологический подход, выделяя морфологические типы. Однако при последующих ревизиях «последнее слово» остается за данными по «скрещиваемости – нескрещиваемости», если они, конечно, к этому времени появляются.

²⁰ Приведём одно из удачных балансовых определений популяции (Животовский, 1991). Популяция – это совокупность особей одного вида, в которой в течение всего данного промежутка времени определяющие эколого-генетические характеристики устанавливаются и изменяются независимо от других группировок этого вида и которую нельзя подразделить на более мелкие независимые (в отношении определяющих эколого-генетических характеристик) друг от друга группировки». Под эколого-генетическими характеристиками здесь понимаются меняющиеся во времени популяционные параметры: гено- и фенотипический состав, численность, возрастная и половая структуры, плодовитость, смертность и другие динамические параметры. Выбирая различные «определяющие характеристики», можно фак-

По-видимому, число «балансовых» популяций различных рангов вряд ли будет существенно отличаться от их «истинного» числа²¹.

В заключении (несколько забегаая вперёд), в качестве примера, приведем наши оценки числа «балансовых» единиц (табл. 1) для наиболее популярного охотничьего вида – лося (*Alces alces L.*).

Таблица 1. Число «балансовых» популяций различного ранга у лося (*Alces alces L.*) на территории Российской Федерации

	Мегап- популяции		Макро- популяции		Мезо- популяции	Микро- популяции
Ранговое деление	I	II	III	IV	V	VI
Число единиц	1	2	5	11	>200	>10 000

тически выделять популяции (популяционно-типологические единицы) разного ранга. К сожалению, в силу различий выбора, по мнению Животовского, возникают и различия в понимании того, что же такое популяция. Можно привести также и следующее сверхкороткое балансовое определение, бытующее в нашем кругу: «Популяция это группировка особей, способная сохранять свою «самобытность». Сверхкороткое же определение «истинной» популяции таково: «Популяция это группировка, в той или иной степени изолированная от других».

²¹ Тем более если учесть, что однозначно разделить значительную часть популяций друг от друга просто невозможно по причине размытости границ между ними.

ГЛАВА 2. Что такое вид

Вид – «полуобъективная» категория, поэтому разными исследователями под ним понимается не совсем одно и то же. В зависимости от объектов исследования, научных направлений, методов и прочего, можно выделить несколько концептуально различных типов видов. Для эукариот это биологический вид (состоит из перекрёстно оплодотворяющихся особей репродуктивно изолированных от особей любого другого вида); типологический (группировка популяций, дискретно отличная по существенным, с точки зрения систематики, фенотипическим признакам составляющих её особей от подобных же группировок другого вида); филогенетический вид (монофилетическая группировка популяций, отличная от других по уникальным признакам). Имеются и другие концептуальные подходы для описания видов.

Особняком стоят виды прокариот и фагов (в силу резко отличной их организации) и палеонтологические виды (в силу недостатка информации и присутствия в ней двух составляющих былого биоразнообразия – «одновременной», представленной видами одного временного среза, и «разновременной», представленной формами, переходящими в процессе эволюции в другие видовые состояния).

«Вид» – понятие крайне неоднозначное (возможно ещё более неоднозначное, чем даже понятие «популяция»). В зависимости от объектов исследований, применяемых критериев и всякого рода субъективных причин, под этой таксономической категорией часто понимается далеко не одно и то же.

Начнём с того, что виды делятся на неонтологические и палеонтологические, которые различаются не только тем, что одни относятся к ныне живущим организмам (неонтологические), а другие – к вымершим (палеонтологические), но и главным образом объёмами сведений для их распознавания в качестве видов. Как правило, о палеонтологических видах известно очень мало, о неонтологических – очень много (конечно же, в сравнении с первыми). Поэтому гораздо более объективные суждения (относительно принадлежности к виду, а не к чему-то другому) могут быть сделаны только по отношению к существующим в настоящее время формам.

Действительно, выделение палеонтологических видов происходит на основании анализа окаменелостей (ископаемых остатков), которые по понятным причинам сохраняют лишь небольшую часть информации о существовавших некогда особях, и, следовательно, уже только по этой причине не могут быть разграничены так же, как это можно сделать для неонтологических видов. Из-за недостатка информации палеонтологические виды могут оказаться более крупными единицами (типа рода), вбирающими в себя на самом деле по нескольку видов¹. С другой стороны, неполнота палеонто-

¹ По той же причине иногда могут возникать и грубые ошибки, когда «открываются» новые «виды», являющиеся на самом деле возрастно-половыми категориями старых.