

ВИД, ПОПУЛЯЦИЯ И БИОЦЕНОЗ¹

М. С. ГИЛЯРОВ

Институт морфологии животных АН СССР

Со времен Линнея, введшего в науку понятие о виде как об основной систематической категории и давшего определенные критерии вида, представления о виде претерпевали существенные изменения. Первоначальные представления о постоянстве и неизменяемости видов и о существовании резких границ между видами после Дарвина сменились убеждением об изменяемости видов и об отсутствии граней между видами, о переходе видов друг в друга и об условности самого представления «вид». Развитое Дарвином (1859 г.) представление о становлении разновидностей видами, хорошо укладывающееся в формулу: «разновидность есть зачинающийся вид, вид — резкая разновидность» (Тимирязев, 1923), — вызвало интерес к так называемым низшим систематическим категориям — к таксономическим подразделениям вида.

Разработка таксономических проблем, связанных с изучением низших систематических категорий, привела к необходимости уточнения и критериев вида, к более точным определениям этой категории. Уточнение понятий о низших систематических категориях, о таксономических подразделениях вида приводит к представлениям о качественном отличии вида как систематической категории не только от высших (что было известно и ранее), но и от низших таксономических единиц. Это было очень четко показано уже в классическом труде А. П. Семенова-Тян-Шанского (1910).

Особая качественная специфика вида приводит биологов нашего времени к признанию необходимости качественного разрыва между видами, дискретности видов, что подчеркивалось уже в исследованиях о виде А. П. Семенова-Тян-Шанского (1910) и В. Л. Комарова (1940)² и особенно в концепциях Т. Д. Лысенко (1951).

Эта специфика вида определяется не морфологическими и не физиологическими признаками (на основе которых выделяются и другие систематические категории), а определенным характером отношений между особями, определенным биологическим единством и определенными требованиями к условиям существования. Морфологические и физиологические признаки, характеризующие вид, конечно, отражают эти отношения, однако они присущи и особям, тогда как для вида характерно именно то, что он представляет единую развивающуюся совокупность особей.

Это развитие совокупностей особей, составляющих вид, под направляющим воздействием условий существования в разных условиях среды

¹ Доложено на теоретическом семинаре Института морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР 6 января 1954 г. Печатается в дискуссионном порядке.

² По В. Л. Комарову, «вид есть определенный этап в процессе эволюции». Такое же представление формулировалось в 1933 г. А. А. Борисяком и Д. М. Федотовым (Федотов, 1940).

может приводить и приводит к дивергентной эволюции, к дифференцировке вида, хорошо прослеживаемой в так называемых политипических видах. В какие-то отрезки исторического развития, при известной константности условий, оно может протекать и в сходном направлении, что наблюдается в случае монотипических видов.

Специфика отношений между особями одного вида, определяющая его единство и развитие, позволяет обосновывать и качественное различие отношений между особями в пределах одного вида и между разными видами. Единство вида как развивающейся совокупности особей и самое это развитие определяется для имеющих половое размножение так называемых амфимиكتических (т. е. для большей части) видов возможностью скрещивания, обмена наследственными свойствами между отдельными особями.

Возможность скрещивания различных особей друг с другом определяет и наиболее быстрое и совершенное приспособление вида к изменяющимся условиям среды; отбор форм, наиболее совершенно приспособившихся под влиянием изменяющейся среды к новым условиям существования, ускоряет дивергенцию. Возможность скрещивания между разными особями в значительной мере повышает творческую роль отбора (так как при скрещивании всякий новый выработавшийся признак может проявиться в сочетании с разными признаками и закрепиться в наиболее выгодном).

Эта возможность скрещивания между особями данного вида, определяющая его единство, лишь потенциальна, а конкретно возможность скрещивания между отдельными особями, например при пространственной изоляции, может быть совершенно исключена.

Поэтому для понимания вида и эволюции составляющих его компонентов важно представить себе эколого-географическую структуру вида, его экологические (а не таксономические!) подразделения. Для этого необходимо остановиться на некоторых общих и общеизвестных закономерностях распространения организмов какого-либо вида.

В биогеографии давно оформилось представление об ареале вида, т. е. о той части земной поверхности, в пределах которой данный вид встречается в естественном состоянии. Исторически сложившиеся естественные ареалы распространения настолько характерны для каждого вида, что в современной систематике введенный А. П. Семеновым-Тянь-Шанским и В. Л. Комаровым «географический критерий» широко используется и ареал служит одним из принятых признаков вида. Ареал определяется и историей формирования вида (исторически сложившиеся границы ареалов могут изменяться, например, под воздействием человека: расселение американских видов в Европе, европейских в Америке и т. д.), и той совокупностью условий существования, которая определяется требованиями вида, формировавшегося в определенных условиях среды. Приспособленность каждого вида к определенным условиям существования, к их колебанию лишь в известных пределах определяет экологическую ограниченность ареала.

Естественно, что ареал, отражающий и историю, и общие требования вида, может рассматриваться как один из его критериев. Однако в пределах ареала в зависимости от климатических, орографических, почвенных, грунтовых и других условий вид не может существовать на всем протяжении. Местности и местообитания, где вид может существовать, в пределах ареала чередуются с местностями и участками, в которых существование данного вида исключено. Поэтому вид, как совокупность морфологически сходных, способных к скрещиванию и предъявляющих сходные требования к условиям среды организмов, в пределах своего ареала распространен не непрерывно; между участками, заселенными особями данного вида находятся участки, в пределах которых данный вид не встречается. Иными словами, вся совокупность особей данного

вида территориально разобщена на отдельные более или менее пятнистые скопления, так называемые популяции.

Популяция представляет конкретную форму существования вида, только в популяции (а не на особи организма данного вида) можно проследить отношения данного вида к другим видам и к условиям среды, на изменения которых вид реагирует прежде всего изменением своей численности³.

В пределах местообитания каждой популяции данного вида изменение условий существования вызывает в первую очередь не изменения особенностей особей данного вида, а изменение их численности. Сдвиги условий среды в благоприятном для вида направлении приводят к повышению, а в неблагоприятном — к снижению числа особей. Впрочем, детальное исследование особенностей некоторых организмов в периоды депрессии численности и массовых размножений показывает, что изменение численности сопровождается и определяется морфо-физиологическими изменениями особей, входящих в данную популяцию вида, как это показано на примере клопа вредной черепашки Д. М. Федотовым (1946) или мышевидных грызунов — И. Я. Поляковым (1950).

Каждая отдельная популяция характеризуется прежде всего тем, что в пределах ее скрещивание между входящими в ее состав особями осуществляется легче, чем с особями другой популяции того же вида.

Таким образом, вид разобщен на отдельные популяции. То, что элементарной структурной единицей вида является популяция, прежде не учитывалось при характеристике вида.

Различные популяции данного вида могут быть либо сходными по морфо-физиологическим и экологическим признакам их компонентов, либо, если условия существования различных популяций различны, в разных местах ареала и в разных местообитаниях под формирующим влиянием условий среды между популяциями могут возникнуть адаптивные к условиям существования различия, быстро закрепляющиеся естественным отбором, поскольку в пределах популяции скрещивание более вероятно, чем между разными популяциями. В таком случае происходит формирование различных экотипов, вариететов, разновидностей, географических рас, подвидов и т. д., подвергавшихся исследованию (с таксономических позиций) многих авторов.

Виды, особи которых в разных популяциях, в разных местностях, более или менее разнятся друг от друга (но всегда при прослеживаемых переходах), отвечают тем, которые принято обозначать как политипичные, а те виды, особи которых в разных популяциях не выявляют существенных отличий, — как монотипичные.

Структура вида исследовалась прежде (конец XIX и начало XX вв.) исключительно с таксономических, т. е., по существу, с морфологических позиций, причем естественно, что при таком подходе исследовалась в основном структура политипичных видов, выяснялись отличия в основном морфологических признаков особей вида, населяющих разные части ареала. Ярким и одним из лучших примеров таксономического подхода к структуре вида является упомянутый уже труд А. П. Семенова-Тян-Шанского⁴. Для понимания же условий существования вида важно выявить закономерности его структуры независимо от морфологической дифференцировки, выявить экологическую структуру вида — его разделение на популяции независимо от степени морфологической и физиологической однородности входящих в них особей.

³ С. А. Северцов (1951) справедливо отмечал, что «истинным субъектом борьбы за существование является не единичная особь, а некоторое множество особей одного вида, составляющих его население». И. Я. Поляков и С. Г. Пегельман (1953) также подчеркивают, что «вид существует в форме отдельных популяций».

⁴ Много работ в 30—40-х гг. XX в. было посвящено структуре вида с формально-генетических позиций, нашедших отражение, например, у Гексли (Huxley, 1940).

При таком подходе прежде всего возникает вопрос о том, что следует понимать под популяцией, какое значение придавать этому термину.

В обиход часто входят слова, связанные с понятиями, приобретающими все большую и большую определенность, но не имеющие точно сформулированных определений. Термин «популяция» получил широкое распространение в биологии после применения его Иогансеном (Johannsen, 1913). Иогансен применил этот термин лишь как противопоставление введенному им в генетику понятию о «чистых линиях». В понимании Иогансена, «популяция» представляет попросту генотипически разнородную совокупность особей данного вида, взятых в той или иной местности, в том или ином местообитании. Несмотря на такую первоначальную неопределенность понимания популяции, этот термин вышел далеко за рамки генетических работ и стал широко применяться в экологии, в систематике и в других областях биологии.

На смену формально-генетической неопределенности понимания популяции постепенно приходит более четкая концепция этого термина, отражающая характер структуры вида и особенности популяции как формы его существования.

Зарубежные биологи, даже подходящие к вопросу о едином понимании термина «популяция», часто бывают вынуждены отказаться от такого определения. Так, Майр в 1944 г. писал, что «понятие популяция основывается на практическом опыте систематика и его трудно точно определить в адекватной форме» (Майр, 1947). Субъективизм и, в сущности, агностицизм такого «определения» очевидны. Близкое к иогансеновскому определение дает и Шмидт (Schmidt, 1930)⁵, указывая, что «популяция» применяется в смысле «пробы», взятой из большого числа особей в местных сборах. У Пирля (Pearl, 1937) популяция определяется как «группа живых особей в пределах, ограниченных в пространстве и во времени». Авторы новой американской сводки по экологии животных (Allee a. al., 1950) указывают, что они «применяют термин «популяция» для какой-либо ассоциации одного вида или смеси видов в лаборатории или в природе, представляющей тесно взаимодействующую систему, поддающуюся изучению и выражаемую в определенных количественных показателях». Эти авторы делают представление о популяции еще более расплывчатым, так как расширяют его за рамки одного вида.

М. А. Розанова (1946) понимала популяцию шире, чем вид, когда писала, что «вид — это движущаяся и изменяющаяся популяция».

Е. Н. Синская (1948), определяя вид как совокупность популяций, повторяя иогансеновское понимание популяции как группы разнонаследственных особей, подчеркивает, что «однако не всякая такая группа может быть названа популяцией. Можно произвольно составить смесь самых различных форм, но это не будет популяция. В отличие от простой случайной смеси естественная популяция представляет собой группу родственных биотипов».

Условность последнего определения Е. Н. Синской заключается в том, что, конечно, все «биотипы» данного вида родственны. Но понимание популяции как определенной закономерно сложившейся группы особей вида — несомненный шаг вперед. При определении понятия популяции значительно плодотворнее, чем формально-генетические определения, те формулировки, которые даются теоретиками-систематиками. Робсон и Ричардс (Robson a. Richards, 1936) пишут, что «термин естественная популяция дается какой-либо совокупности особей вида, живущих в природе, независимо от ее систематических отношений, т. е. безотносительно к тому, гомогенна ли популяция, или содержит разные генотипические элементы». В этом определении, по существу также близком к иогансе-

⁵ По Robson a. Richards, 1936.

новскому и базирующемся на формально-генетических концепциях, нет четкости, хотя в нем подчеркивается, что представление о расчленении вида на популяции не зависит от степени его полиморфности. Эти авторы подчеркивают, что определение популяции зависит не только от морфологических критериев, но также и от способности ее компонентов к скрещиванию: «Каждая популяция более или менее изолирована от других». К этому определению подходит и Майр (1947), определяющий популяцию как сумму особей одного вида какой-либо отдельной местности, представляющую единицу для скрещивания. В идеальных условиях, отмечает этот автор, популяция состоит из небольшой группы особей, ясно отделенных от других индивидуумов данного вида какой-либо физической преградой (океанические острова, оазисы).

Пятнистое распространение особей каждого вида в пределах его ареала делает вовсе не необходимым наличие таких явственных преград, как указываемые Майром. Представления о требованиях вида, развиваемые мичуринской биологией (Лысенко, 1948), соответствующие такой категории советской экологии, как «экологический стандарт вида» (Щеголев, Знаменский, Бей-Биенко, 1937), легко позволяют понять закономерности неизбежной географической прерывистости распространения вида в пределах ареала, обязательность разобщения на отдельные популяции.

Каждый вид встречается лишь в тех условиях, которые отвечают исторически сложившимся его требованиям. Ведущими, исходными звеньями в цепи этих условий являются обычно абиотические факторы среды (климат и др.). Однако каждый вид формировался не изолированно, а в тесной взаимосвязи с другими видами.

Условия, отвечающие требованиям данного вида в конкретном местообитании, отвечают и требованиям ряда других видов, входящих друг с другом в тесные закономерные отношения, в большой мере определяющие численность и численные соотношения отдельных видов. Иными словами, в каждом конкретном местообитании (биотопе) популяция данного вида входит в конкретный биоценоз, и обычно границами популяции вида являются границы того или иного биоценоза, в который данный вид входит.

Несомненно, что такой исторический подход не имеет ничего общего с утверждением, которое развивал Шелфорд (Shelford, 1911), что «изучение физиологической географии животных может проводиться независимо от проблем эволюции».

Представление о биоценозе, несомненно, относится к числу наиболее плодотворных понятий современной биологии, позволяющих решать вопросы закономерностей изменений численности отдельных видов и сближающих результаты биологических исследований с данными, получаемыми географическими дисциплинами. Биоценоз можно определить как исторически и закономерно слагающийся комплекс организмов, связанных друг с другом разнообразнейшими взаимоотношениями, определяемыми источниками формирования (происхождения), условиями существования и ходом естественного отбора⁶. Е. Н. Павловский (1950) в «Большой Советской Энциклопедии» пишет, что биоценоз есть «совокупность организмов, населяющих участок среды обитания с более или менее однородными условиями существования (биотоп), образовавшийся естественно (или под влиянием деятельности человека), непрерывно развивающаяся и характеризующаяся определенными отношениями между членами биоценоза и между биоценозом и средой обитания».

⁶ «...Диалектика рассматривает природу не как случайное скопление предметов, явлений, оторванных друг от друга..., — а как связанное, единое целое, где предметы, явления органически связаны друг с другом, зависят друг от друга и обуславливают друг друга». «История ВКП(б). Краткий курс», 1953, стр. 101.

Каждый вид входит в более или менее сходные конкретные биоценозы («пятна биоценоза», «индивидуумы биоценоза») в пределах определенной местности; однако следует учесть, что абсолютно сходных конкретных биоценозов нет, особенно в масштабе значительных географических пространств, что, несомненно, ставит популяции вида, входящие в разные биоценозы, в несколько отличающиеся условия, в которых они подвергаются формирующему воздействию разных абиотических и биотических факторов. Этим объясняется, что под формирующим действием условий существования в популяциях вида, входящих в разные биоценозы, вырабатываются различные морфологические и физиологические признаки особей, происходит морфо-физиологическая дифференцировка на экотипы и т. д.⁷

И именно то, что особи определенной популяции (или обитающих в сходных условиях популяций) вида подвергаются сходным прямым и косвенным влияниям среды, делает ненужным постулат В. Л. Комарова (1940) о том, что каждый вид происходит от общего предка.

Следует учесть, что виды, особенно широко распространенные, в разных местах своего ареала могут входить в совершенно различные биоценозы, что очень показательно сформулировано Г. Я. Бей-Биенко (1930) как «правило смены станций» для трансзональных видов. Виды, например, на северо-западе Европейской территории СССР входящие в состав наиболее ксерофильных группировок, на юго-востоке связаны с наиболее гигрофильными. В этом случае только самые общие требования вида к гидротермическому режиму удовлетворяются в конкретных местообитаниях в разных частях ареала, все же остальные условия в разных биоценозах различны. Например, восточный майский хрущ на севере развивается на открытых прогреваемых песчаных местах, а на юге — под пологом пойменных лесов; азиатская саранча в средней части Европейской территории РСФСР заселяет лесные песчаные вырубki, а на юго-востоке — тростниковые плавни, и т. д.

В пределах каждой популяции скрещивание между особями вида совершается легче и осуществляется чаще, чем между особями разных популяций. Так, если даже представить себе легко перемещающиеся, хорошо летающие формы насекомых, обитающих, например, в степных балочных (байрачных) лесах (самцы жука-оленья, непарного шелкопряда и т. п.), естественно, что скрещивание в пределах популяции одной облесенной балки осуществляется значительно легче и чаще, чем скрещивание между популяциями разных балок, для осуществления которого самцам необходимо преодолеть более или менее значительные расстояния открытых степных пространств. Тем не менее случаи скрещивания между особями разных популяций, конечно, возможны, чем и поддерживается единство амфимиктических видов. Особые закономерные миграции половозрелых особей, например лет многих насекомых, могут рассматриваться как приспособление к скрещиванию особей из разных популяций, обеспечивающему повышение жизнеспособности.

В каждом конкретном биотопе условия существования не остаются неизменными прежде всего вследствие жизнедеятельности самих организмов. Не только влияние условий среды на организмы, но и обратное изменяющее влияние организмов на среду широко освещалось русскими естествоиспытателями (В. В. Докучаевым, В. И. Вернадским, Г. Ф. Морозовым, Г. Н. Высоцким и рядом других) и развито В. Н. Сукачевым в представлениях о биогеоценозе как о взаимообусловленном комплексе организмов и их местообитания. В результате жизнедеятельности организмов, входящих в состав биоценоза, в каждом биотопе происходит постоянная смена видов, т. е. смена биоценозов (определяе-

⁷ Хорошим примером могут служить недавно опубликованные наблюдения А. Г. Шарова (1953) над гусеницами ильмового ногохвоста.

мая теми изменениями среды, которые вызываются самими организмами).

Наглядной моделью такой смены, определяемой жизнедеятельностью организмов, может служить смена микрофлоры в бочке виноградного сока (дрожжи — уксуснокислые бактерии), а характерными и доказательными примерами — смены типов леса, разобранные В. Н. Сукачевым и приведенные Г. Ф. Морозовым, или растительных формаций в схемах В. Р. Вильямса.

При изменении условий существования не все компоненты биоценоза одинаково на них реагируют. Одни виды могут вынести некоторое изменение условий, другие же, более стенотопные, при таких же изменениях обречены на вымирание либо на переселение их представителей в другое местообитание, отвечающее требованиям вида. При изменениях условий существования в конкретном биотопе, превышающих экологическую пластичность данного вида, всегда наступающих в результате жизнедеятельности всего развивающегося биоценоза, популяция вида либо погибает, либо ее компоненты должны переселиться в новые места обитания, причем это переселение, вследствие пятнистого распространения видов, должно совершаться через участки земной поверхности, на которых постоянное существование вида невозможно. Поэтому расселение, наряду с размножением, является основной функцией видовой жизни организма (Гиляров, 1945). Например, при зарастании и высыхании водоемов популяции населяющих их видов обречены на вымирание, если часть особей, представляющих эти популяции, не переселится в новые водоемы⁸. Поэтому расселение не только поддерживает целостность вида, обеспечивая обмен наследственными особенностями между отдельными популяциями, но и способствует сохранению вида в условиях изменяющейся среды. Способность к расселению является особенностью, обеспечивающей в условиях постоянных изменений условий окружающей среды прогрессивную специализацию вида к определенным узким условиям существования.

Действительно, если представить себе, например, хорошо изученную во многих местностях смену сосновых насаждений еловыми, естественно, что на данной территории могут сохраниться только те более пластичные виды насекомых-дендрофагов, которые могут питаться и сосной, и елью, а популяции специализированных вредителей сосны обречены на гибель, если их компоненты не могут мигрировать в другие сосновые леса. Хорошую модель естественно меняющихся условий при смене растительных формаций для растительноядных насекомых дают смены растительного покрова, производимые в полевых севооборотах, разобранные мною в специальном исследовании (Гиляров, 1945а).

В условиях севооборотов при ежегодных сменах растительного покрова из насекомых-фитофагов выживают виды с широкой экологической пластичностью в отношении кормовых растений, а из специализированных фитофагов — виды с коротким циклом развития, не превышающим частоты смены культур, и с хорошо выраженной способностью к расселению, к полету. Способность к расселению для эволюции организмов является фактором и прогрессивным, так как расселяющиеся особи попадают в новые, отличные от исходных, условия⁹, но в то же время и консервативным, так как оно позволяет хотя бы части особей данной популяции вида (чем совершеннее способность к активному расселению,

⁸ Изменения видов при изменении условий существования в конкретном местообитании рассматриваются ниже. Такой случай описан для трубочника, приспособившегося к жизни в почве после осушки водоема Федерзее (Harms, 1934).

⁹ Прогрессивное значение расселения для эволюции видов разобрано еще Г. Спенсером (1870), показавшим, что, например, удвоение расстояний, на которые перемещается организм, учетверяет захватываемую им площадь, увеличивая число и разнообразность внешних воздействий.

тем большему проценту) попадать в условия, отвечающие выработавшимся требованиям.

Этим объясняется, что узко специализированные организмы (например, в отношении питания, в частности паразиты) обладают либо хорошо выраженной способностью к активному расселению (например, к полету, как паразитические осы), либо, гораздо чаще, высокой плодовитостью при преобладании пассивного расселения. То, что способность к расселению является консервативным фактором, прозорливо отмечал еще Ламарк.

Связанная с жизнедеятельностью компонентов биоценоза смена условий существования и вызываемая этим смена биоценозов (так называемая «сукцессия») протекает гораздо быстрее, чем процесс приспособления к этим изменениям организмов, уже приспособленных к определенным условиям существования. Поэтому при постоянно происходящих сменах условий существования, например при заболачивании водоема, обитатели водоема в основном расселяются в другие водоемы, а не приспособляются к обитанию в изменившихся условиях, хотя такие случаи тоже известны и именно они являются основой для дивергенции форм, тогда как расселение повышает совершенство приспособления к специфическим местообитаниям.

При изменениях условий существования в пределах того или иного биотопа, занятого определенным, закономерно сложившимся комплексом организмов, в этом комплексе происходят изменения, так как сдвиги условий среды, губительные для популяций одних видов, могут оказаться негубительными для других.

Иллюстрировать это можно примерами резких изменений среды. При изменении условий существования насекомых в почве степи, вызываемом распашкой, численность одних видов резко снижается (земляные усахи, апрельский хрущ, чернотелки-азиды и др.), численность же других не снижается, а нередко и возрастает (кузька, степной щелкун, песчаный медляк и др.).

Так же и в пределах популяции вида, обитающей в конкретном биотопе, входящей в конкретный биоценоз, изменение условий существования до пределов, губительных лишь для части особей популяции, ведет к закреплению признаков, свойственных другой части, более приспособившейся к изменившимся условиям. Такие явления легко наблюдать в посевах и посадках культурных растений в годы, отклоняющиеся по метеорологическим показателям от нормы. Так, в годы с особо сильными морозами при массовой гибели плодовых деревьев от вымерзания отдельные деревья сохраняются. При сильных ранних заморозках осенью выживают отдельные растения помидоров и т. д. В годы с исключительно засушливым летом урожай дают только некоторые формы пшеницы. Такие, более устойчивые к отклонениям в неблагоприятную сторону от требований вида формы дают при работе с ними селекционеров начало новым сортам, а в дикой природе — новым географическим расам и разновидностям. Известно, что популяции одного и того же вида растений или насекомых из более северных (в условиях северного полушария) местностей более холодостойки, чем из южных, что обитатели более сухих местностей — более сухоустойчивы, и т. д.

Следовательно, и изменения биоценоза, и изменения состава и признаков каждой конкретной популяции определенного вида, входящего в состав данного биоценоза, протекают однотипно, определяясь действием одних и тех же факторов (влияние изменения условий среды и естественный отбор).

На начальных стадиях дивергенции (обособление рас, разновидностей и т. п.) изменения биоценоза определяют направление изменений организмов и направление отбора.

Несомненно наличие ряда закономерностей, общих и для формирова-

ния биоценозов, и для хода дифференцировки видов, определяемых сходными чертами экологической структуры и вида и биоценоза.

Основной структурной единицей и вида и биоценоза является популяция. Вид слагается из отдельных популяций, входящих в состав отдельных конкретных биоценозов, населяющих отдельные биотопы.

Каждый отдельный биоценоз слагается из популяций разных видов, населяющих данный конкретный биотоп.

Схематически конкретные популяции видов могут быть выражены следующим образом. Если мы обозначим разные виды буквами (А, Б, В, Г и т. д.), а разные конкретные отдельные биоценозы — цифрами (1, 2, 3, 4 и т. д.), то конкретные отдельные популяции каждого вида можно охарактеризовать сочетанием буквы и цифры. Тогда наглядно легко представить и соотношение между популяцией, видом и биоценозом в виде следующей схемы.

Вид	Биоценоз			
	1	2	3	4 и т. д.
А	А ₁	А ₂	А ₃	А ₄
Б	Б ₁	Б ₂	Б ₃	Б ₄
В	В ₁	В ₂	В ₃	В ₄
Г	Г ₁	Г ₂	Г ₃	Г ₄
и т. д.				

В этой схеме-решетке характеристика каждого вида слагается из характеристик популяций по горизонталям, а биоценозов — по вертикалям.

К такому развиваемому мною представлению о популяции вида как о структурной единице биоценоза ближе всего подходил Т. А. Работнов (1950). Он писал, что «популяции можно рассматривать как структурные элементы ценозов» и что «любой вид в ценозе представлен, как правило, многими особями, различающимися по возрасту и жизненному состоянию. Совокупность их образует популяцию».

Жизнедеятельность, развитие конкретного биоценоза («пятна биоценоза») ведет к изменению условий существования популяций отдельных входящих в его состав видов и тем самым неизбежно приводит к той или иной дифференцировке внутри этой популяции. Часть особей постепенно приспособляется (конечно, не на протяжении одной смены биоценоза, а в историческом аспекте) к изменениям в направлении смены формаций. Так, постепенно, от организмов, приспособленных к жизни в текучих водоемах, происходят организмы, приспособленные к жизни в стоячих (а при обратных изменениях режима водоемов — и наоборот), от форм водно-грунтовых — почвенные, и т. д.

Часть особей, прогрессивно приспособляясь к постоянным однотипным условиям существования, прогрессивно развивает приспособления к расселению — активному или пассивному (ср. К. Schmidt, 1945).

Представители популяций, вырабатывающие способность к обитанию в изменяющихся условиях существования, могут входить в новые для данного вида биоценозы, где подвергаются новым воздействиям новых условий существования, что ведет к дальнейшей дифференцировке вида.

Таким образом, дивергенция форм в природе осуществляется в биоценозах в процессе их постоянной смены и развития.

Приведенные соображения показывают, что новые виды возникают путем дифференцировки популяций, ранее существовавших. Обособление нового вида как нового качества представляет, конечно, качественный скачок, исторически подготовленный, однако, ходом дифференцировки популяций исходного вида.

Литература

- Бей-Биенко Г. Я., 1930. О зонально-экологическом районировании саранчовых, Тр. по защите растений, т. I, вып. 1.
- Вернадский В. И., 1926. Биосфера, Л.
- Вильямс В. Р., 1939. Почвоведение, изд. 4-е, Сельхозгиз, М.—Л.
- Высоцкий Г. Н., 1930. Учение о лесной пертиненции, Лесоведение и лесоводство.
- Гиляров М. С., 1945. Влияние способа расселения на ход онтогенеза насекомых, Журн. общей биологии, т. 6, № 1.—1945а. Основные особенности насекомых, приспособляющихся к полевым севооборотам, ДАН СССР, т. 47, № 3.
- Дарвин Ч., 1935. Происхождение видов, Сельхозгиз, М.—Л.
- Докучаев В. В., 1949. Избр. соч., т. 2 и 3, Сельхозгиз, М.
- Комаров В. Л., 1940. Учение о виде у растений, Изд-во АН СССР.
- Ламарк Ж.-Б., 1936. Философия зоологии, т. 1, Биомедгиз, М.—Л.
- Лысенко Т. Д., 1948. О положении в биологической науке, Сельхозгиз, М.—1951. Вид, БСЭ, изд. 2-е, т. 8.
- Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов, Гос. изд-во иностр. лит-ры, М.
- Морозов Г. Ф., 1949. Учение о лесе, Гослесбумиздат, М.—Л.
- Павловский Е. Н., 1950. Биоценоз, БСЭ, изд. 2-е, т. 5.
- Поляков И. Я., 1950. Теория и практика прогнозов численности мышевидных грызунов, Тез. докл. на 2-й экол. конф., ч. 2, Киев.
- Поляков И. Я. и Пегельман С. Г., 1953. Некоторые изменения физиологических особенностей обыкновенной и общественной полевки в процессе индивидуального развития, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.
- Работнов Т. А., 1950. Жизненный цикл травянистых растений, Тр. Ботан. ин-та АН СССР, Геоботаника, т. 6.
- Розанова М. А., 1946. Экспериментальные основы систематики растений, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Северцов С. А., 1951. Проблемы экологии животных, т. 1, Изд-во АН СССР.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П., 1910. Систематические границы вида и его подразделений, изд. Академии наук, СПб.
- Синская Е. Н., 1948. Динамика вида, Сельхозгиз, М.—Л.
- Спенсер Г., 1870. Основания биологии, т. 1, пер. А. Герда, СПб.
- Сукачев В. Н. Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах (приведено по Г. Ф. Морозову, 1949).—1950. Биогеоценоз, БСЭ, изд. 2-е, т. 5.
- Тимирязев К. А., 1923. Чарльз Дарвин и его учение, ч. 1, ГИЗ.
- Федотов Д. М., 1940. О проблеме вида в зоологии и палеонтологии, Палеонтол. обозрение, № 2.—1946. Наблюдения над вредной черепашкой в период депрессии численности, Сб. «Вредная черепашка», т. 2, Изд-во АН СССР.
- Шаров А. Г., 1953. Ильмовый ногохвост — вредитель лесопосадок степной зоны, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.
- Щеголев В. Н., Знаменский А. В., Бей-Биенко Г. Я., 1937. Насекомые, вредящие полевым культурам, Сельхозгиз, М.—Л.
- Allee W. C. a. al., 1950. Principles of animal ecology, Phil.—London.
- Harms J. W., 1934. Wandlungen des Artgefüges unter natürlichen und künstlichen Bedingungen, Leipzig.
- Huxley J., 1940. The new systematics, Oxford.
- Johannsen W., 1913. Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 2. Aufl.
- Pearl R., 1937. On biological principles affecting populations, Amer. Nat., vol. 71, No. 1.
- Robson G. C. a. Richards O. W., 1936. The variation of animals in nature, London—N.-Y.—Toronto.
- Schmidt K. P., 1945. Evolution, succession and dispersal, Amer. Midl. Nat., vol. 33, No. 3.
- Shelford V. E., 1911. Physiological animal geography, J. of Morphol., vol. 22.