

THE BIOSPHERE AS A LIVING SYSTEM¹. ON PECULIARITIES OF THE EVOLUTIONARY PROCESS ON THE BIOSPHERE LEVEL

ALEXEJ YABLOKOV — Doctor of Biology, Professor,
Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences
(Moscow, Russia)

E-mail: alexey.ablokov@gmail.com

VLADIMIR LEVCHENKO³ — Doctor of Biology,
Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry of the Russian Academy
of Sciences
(Saint-Petersburg, Russia)

E-mail: vflew@mail.wplus.net

ANATOLIJ KERZHENTSEV — Doctor of Biology, Professor,
Institute of Basic Biological Problems of the Russian Academy of Sciences
(Pushchino, Moscow region, Russia)

E-mail: kerzhent@rambler.ru

The main purpose of this second essay the “biospherology” is to streamline and formalize the existing knowledge about the biosphere, to develop the theoretical basis of the theory of evolution of the biosphere. Despite the vast amount of research on ways of origin and development of life, yet there is no generally accepted theory of evolution of life on Earth, which would not only contain the phenomenology of this process, but also an understanding of the mechanism of functioning of the biosphere as a self-regulating living organism. In the first essay, the necessity of such an understanding to preserve life-supporting functions of the biosphere under increasing anthropogenic pressure. As solution it has been proposed in the form of transition to the managed (controlled) evolution of the biosphere — to process of maintenance of life-supporting ability of the biosphere by management of Humankind activity.

This essay is an attempt to create a consistent picture of the structure and functioning of the Earth life, the main achievements of the evolution of life, led to the almost completely closed (to the Anthropocene) self-sustaining biosphere cycling of substance and energy, the growth of “sum of life” and evolve the social form of matter from biological one.

The proposed view of the multidimensional picture of life on Earth consists of the determination of necessary and sufficient properties of a life matter, formulate functioning principles of the life, and determind of the different levels of organization of life.

Among the main features of living: discreteness, integritiness, self-reproducibility, dissymmetry, cooperativeness, mortality, orderness, energy saturation, informational content.

Among the main principles of the functioning of the life: the unity of the biological structure (phenotype) and the program for its construction (genotype), transmitted in generations; matrix way of transmission of the programs of development; spontaneity and non-directional changes of the development programs; securing successful changes by natural selection; geometrical progression of reproduction as a “spring” of life.

¹ The first part: Philosophy and Cosmology. 2015. Vol. 14: 91 — 117.

© Yablokov Alexej, 2016

© Levchenko Vladimir, 2016

© Kerzhentsev Anatolij, 2016

There are four basic levels of organization of life: molecular-genetics, ontogenetics, species-populational, ecosystemic.

Among the main features of the evolution of the biosphere: spreading of life on the planet; the uprising of the biosphere's turnover of matters on the basis of the use of solar energy; increasing of the closeness of this turnover; strengthening the energy flow through the biosphere; the increase in mass of organic matter involved in this cycle; the emergence of the genetic code; the emergence of eukaryotes; increasing of the structural and functional diversity of the biosphere.

Among the major achievements of evolution in the plant world: improving the chemical mechanisms of photosynthesis, plants access to land (the appearance of vascular and root systems); the growth of the photosynthetic capacity of terrestrial plant communities.

Among the main achievements of evolution in the animal world: the appearance of the skeleton, hemoglobin; increasing the independence from the external factors (growth of a homeostasis); the emergence of the nervous system and sociality.

Among the patterns of evolution of organs and functions in different groups of living organisms: the intensification of functions; intensification of the multifunctionality and duplications of biological systems components; supplementation (rather than substitution) of new functions to the old.

Chorologically (spatially) biosphere is composed of ecosystems of all sizes, including biogeocoenoses (which are the ecosystems within the boundaries of the phytocenosis). Biogeocoenoses are minimal spatial unit of biosphere with its own evolutionary destiny (but not "one more" name of an ecosystem, is as usual treated in the western literature). The Biosphere as whole is not only the largest Earth's ecosystem, but also sovereign ("supreme") living system.

The main functional feature of the biosphere is almost a vicious turnover of the matters; a phytomass becomes zoomass and mikrobiomass, and after their dying off both become a nekromass (mineral mass). Photosynthesis transforms of mineral mass again into a phytomass. This turnover of matter based on the division of all living organisms on the producers (autotrophs), of consumers (heterotrophs), and decomposers (reducers).

Before the Anthropocene the degree of closure of the turnover of matter in the Earth's ecosystem have reached, apparently, extreme values in 90–99%. This was due to more efficient utilization of waste of each of the trophic level, thanks to the growth of a biodiversity.

During evolution of the biosphere intensity of turnover of chemical elements on the planet grew. The turnover rate in warm-blooded animals hundreds times higher than in cold-blooded ones.

Although most of the biomass is turn into nekromass, a small portion turn into the propaguls (seeds, spores, eggs, etc.), transferred by the arrow of time and providing the self-renewal of ecosystems.

Its nonlinearity was essential feature of evolution of the biosphere — the periods of smooth development were replaced accelerated (including under the influence of the astrophysical factors).

Maintenance of life on the planet was the main functional imperative of the biosphere at all stages of its evolution to an Anthropocene. A "memory" of the biosphere (the results of its evolution as in the form of the morphological and functional differentiation of biosystems, as soon as in forms of biogenous changes of a lithosphere, hydrosphere and atmosphere) canalizes occurring in the biosphere subsequent changes. This a "memory" allows to multiply successful evolutionary discoveries (which are, in fact, the technologies of survival of ecosystems), and resulted of the emergence of more and more complex forms of life.

The basis of the matter turnover is the trophic chain (transfer of matter and energy from one trophic level to the next). The emergence of new species, with their new ecological niches increases the degree of differentiation of the biomass and increases the degree of closure of the turnover of matter.

The third essay from the "biospherology" seria will devoted to identification of those specific "levers" which can be used for management of evolution of the biosphere.

Keywords: the biosphere, evolution, properties of living systems, axiomatic of living systems, ecosystem, biogeocoenosis, anabolism, catabolism, renaturism, cooperon, controlled evolution.

ОЧЕРКИ БИОСФЕРОЛОГИИ¹.

2. БИОСФЕРА КАК ЖИВАЯ СИСТЕМА. ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА НА БИОСФЕРНОМ УРОВНЕ

А. В. ЯБЛОКОВ — д. биолог. н., проф., член-корр. РАН,
Институт биологии развития им Н.К. Кольцова РАН,
(г. Москва, Россия)

В. Ф. ЛЕВЧЕНКО — д. биолог. н.,
Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН,
(г. Санкт-Петербург, Россия)

А. С. КЕРЖЕНЦЕВ — д. биолог. н., проф.,
Институт фундаментальных проблем биологии РАН,
(г. Пушкино Московской области, Россия)

Основной целью данного очерка является упорядочить и формализовать существующие знания о биосфере, для разработки теоретических основ теории эволюции биосферы. Несмотря на огромное число исследований по путям возникновения и развития жизни, еще нет общепринятой теории эволюции жизни на Земле, которая содержала бы не только феноменологию этого процесса, но и понимание механизма функционирования биосферы как живого саморегулируемого организма. В первом очерке была обоснована необходимость такого понимания для сохранения жизнеобеспечивающих свойств биосферы в условиях растущего антропогенного давления. Выход был предложен в форме перехода к управляемой эволюции биосферы — процессу поддержания жизнеобеспечивающей способности биосферы путем управления деятельностью человека.

В настоящем очерке делается попытка создания непротиворечивой картины строения и функционирования живого, основных достижений эволюции жизни на Земле, приведших к почти полностью замкнутому (до антропоцена) самоподдерживающемуся биосферному круговороту вещества и энергии, росту «суммы жизни» и выходу биологической формы движения материи в социальную.

Предлагаемый взгляд на многоплановую картину жизни на Земле складывается из определения необходимых и достаточных свойств живого, выделению принципов функционирования живого, и четырех уровней организации живого.

Среди основных черт живого (раздел 2.1): дискретность, целостность, самовоспроизводимость, диссиметричность, кооперативность, смертность, упорядоченность, энергонасыщенность, информативность и др.

Среди основных принципов функционирования живого: единство биологической структуры (фенотипа) и программы для её построения (генотипа), передающейся в чреде поколений; матричный путь передачи программ развития; спонтанность и ненаправленность изменений программ развития; закрепление удачных изменений естественным отбором; геометрическая прогрессия размножения как «пружина» жизни.

Основные уровни организации живого: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой, экосистемный.

Среди основных черт эволюции биосферы: распространение живого вещества на поверхности планеты; возникновение круговорота веществ на основе использования солнечной энергии; повышение замкнутости этого круговорота; усиление потока энергии,

¹ Авторами были задуманы следующие очерки по биосферологии (названия еще не опубликованных — предварительные):

1. Выход есть: переход к управляемой эволюции биосферы: опубликован в *Philosophy & Cosmology*. 2015. Vol. 14: 91 — 117.

2. Биосфера как живая система. Об особенностях эволюционного процесса на биосферном уровне — настоящая публикация.

3. Пути перехода к управляемой эволюции — в работе.

проходящего через биосферу; увеличение массы органического вещества, вовлекаемого в этот круговорот; возникновение генетического кода; появление эукариот; усложнение структурного и функционального разнообразия биосферы.

Среди главных эволюционных достижений в растительном мире: совершенствование химических механизмов фотосинтеза, выход растений на сушу (возникновение сосудистой и корневой систем); рост фотосинтетического потенциала наземных растительных сообществ.

Среди главных эволюционных достижений в животном мире: появление скелета, гемоглобина; повышение независимости от внешней среды (рост гомеостаза); возникновение нервной системы и социальности.

Среди закономерностей эволюции органов и функций в разных группах живых организмов: интенсификация функций; рост мультифункциональности и дублируемости компонентов биосистем; наложение (а не замещение) новых функций на старые.

Хорологически биосфера состоит из экосистем разного масштаба, среди которых биогеоценозы (биоценоз в границах фитоценоза) оказываются минимальными пространственными единицами с собственной эволюционной судьбой (а не «еще одно» название экосистемы, как обычно трактуется в западной литературе).

Биосфера — не только самая крупная экосистема Земли, но и суверенная («верховная») живая система.

Главной функциональной особенностью биосферы является замкнутый круговорот основной массы веществ; вещество фитомассы становится веществом зоомассы и микробиомассы, а после их отмирания и то и другое становятся веществом некротомассы (минеральной массы). Фотосинтез снова превращает минеральную массу в новую фитомассу. Круговорот вещества основан на возникшем в ходе эволюции разделении всех живых организмов на продуцентов (автотрофы), консументов (гетеротрофы), и редуцентов (сапротрофы).

Степень замкнутости круговорота веществ к антропоцену достигла, видимо, предельных значений в 90-99 %. Это происходило по причине все более эффективной утилизации отходов каждого трофического уровня (в том числе — из-за роста биоразнообразия).

В ходе эволюции биосферы росла интенсивность оборота химических элементов на планете. Скорость оборота элементов у теплокровных животных в сотни раз выше, чем у холоднокровных.

Хотя большая часть живой биомассы превращается в некротомассу, небольшая по объему часть в виде семян, спор, яиц и иных пропагул передается по стреле времени, обеспечивая самовозобновление экосистем.

Существенной особенностью эволюции биосферы был ее нелинейный характер — периоды плавного развития сменялись ускоренного развития (в том числе под влиянием астрофизических причин).

Главным функциональным императивом биосферы на всех этапах ее эволюции до антропоцена было поддержание жизни на планете. «Память» биосферы (результаты эволюции в виде возникших морфофункциональных дифференцировок биосистем и биогеоценотического изменения литосферы, гидросферы и атмосферы) канализирует протекающие в биосфере последующие изменения.

Наличие «биосферной памяти» позволяло приумножать удачные эволюционные находки (являющиеся, по сути, технологиями выживания экосистем), и потому процесс эволюции биосферы вел к появлению все более сложных форм живого.

Основа круговорота вещества — трофическая цепь (перенос вещества и энергии от одного трофического уровня к последующему). Появление в биосфере новых видов со своими экологическими нишами увеличивает степень дифференциации биомассы биосферы и степень замкнутости круговорота.

Выявлению тех конкретных «рычагов», которые можно будет использовать для управления эволюцией биосферы посвящен третий очерк.

Ключевые слова: биосфера, эволюция, свойства живого, аксиоматика живого, экосистема, биогеоценоз, анаболизм, катаболизм, ренатуризм, кооперон, управляемая эволюция.

1. Введение

В предыдущем очерке был сделан вывод, что в силу того, что биосфера в последние десятилетия приблизилась к «точке невозврата» из-за глобального экологического кризиса, вызванного антропогенной трансформацией лика планеты, поллютантами и другими факторами, связанными с деятельностью людей, то актуальным становится поиск путей в направлении «управляемой эволюции», с целью минимизировать опасности как для всей биосферы в целом, так и для человечества.

Для разработки представлений о путях перехода к управляемой эволюции биосферы требуется понимание эволюционных процессов на экосистемно — биосферном уровне. До настоящего времени при их изучении использовалось главным образом три подхода: феноменологический (описание развития флор и фаун; обзор см. Чернов, 1983), функциональный (выяснение особенностей потоков вещества и энергии; обзор см. Керженцев, 2006, 2012) и «астрофизический» (биосфера, как физическая система, использующая ресурсы планеты и энергию Солнца; обзор см. Левченко, 2004, 2012).

Цель настоящего очерка — упорядочение и формализация знаний о биосфере, выработка семантико-онтологического фундамента для продвижения по пути создания учения (теории) эволюции биосферы. Это важно, как с теоретической, так и с практической точек зрения, т.к. должно помочь в выявлении актуальных направлений перехода к управляемой биосферной эволюции. Для этого, на наш взгляд, необходимо, во-первых, провести систематизацию и аксиоматизацию знаний о структуре и функционировании биосферы, и, во-вторых, выделить основные вехи уже осуществившегося при развитии живого на Земле.

Исходя из указанной цели, в настоящем очерке последовательно рассматриваются общие свойства живого (раздел 2), основные вехи эволюции живого и биосферы (раздел 3), особенности структуры биосферы (раздел 4) и ее функциональные особенности (раздел 5).

2. Основные свойства живого

Из семи типов вещества в биосфере, выделенных В.И. Вернадским (1926) — живое, биогенное, косное, биокосное, вещество в стадии радиоактивного распада, рассеянные атомы, вещество космического происхождения — для анализа эволюционного процесса в биосфере особенно важны три: косное, биокосное, и живое вещество. В эволюционном контексте, не только почва и природные водоемы, включая Мировой океан, являются биокосными образованиями (результатом совместной деятельности процессов, происходящих в живом и косном веществе), но и вся биосфера тоже оказывается таковым. При анализе процесса эволюции биокосное вещество в ряде случаев можно рассматривать как живое: живые организмы и надорганизменные системы, включая в свой круговорот косное, «оживляют» его.

Построенное к концу XX в. здание теоретической биологии зиждется на небольшом числе фундаментальных положений, не всегда высказываемых явно, а часто подразумеваемых как самоочевидные, по крайней мере, для биологов. Эти положения в деталях различаются у разных авторов, но в целом они создают непротиворечивое представление о живом. Наша попытка свести эти по-

ложения в единую схему приводит к необходимости выделения основных признаков живого (2.1), основных принципов функционирования (аксиоматике) живого (2.2) и основных уровней организации живого (2.3).

2.1. Основные признаки живого

Синтез разных подходов к выделению специфики жизни (Л. Пастер, В.И. Вернадский (1926), Л. Маргелис (1983), Г.А. Заварзин (2011) и мн. др.) позволяет сформулировать в краткой форме следующие признаки (свойства) живого:

- живое дискретно (обладает «телом» (формой), и поэтому имеет границы),
- живое целостно;
- живое диссимметрично (левое не является точной зеркальной копией правого);
- живое развивается (изменяется, переходя в новое качество);
- живое адаптируется;
- живое саморегулируется;
- живое кооперативно (подробнее см. раздел 6);
- живое смертно (имеет начало и конец развития);
- живое самовоспроизводится (размножается);
- живое индивидуально (не существует двух одинаковых живых организмов);
- живое эволюционирует (меняется в чреде поколений); –
- живое более упорядочено, чем среда (имеет пониженный уровень энтропии и, соответственно, более энергонасыщено);
- живое информационно насыщено (информация — как минимум наследственная — хранится, а также накапливается в живых структурах в процессе эволюции).

2.2. Основные принципы функционирования живого

Шесть «аксиом живого» (пять первых по: Медников, 2005) по-видимому, полностью охватывают основные принципы функционирования живого.

1. «Аксиома А. Вейсмана»: все живые организмы представляют единство реализованной биологической структуры (фенотипа) и программы для её построения (генотипа), передающейся в чреде поколений.

2. «Аксиома Н. Кольцова»: программа развития строится матричным путем; в качестве матрицы, на которой строится каждый элемент программы («ген») следующего поколения, используется элемент программы («ген») предыдущего поколения.

3. «Аксиома Т. Моргана»: генетические программы изменяются спонтанно и ненаправленно.

4. «Аксиома Ч. Дарвина»: оказавшиеся удачными генетические изменения закрепляются естественным отбором.

5. «Аксиома Н. Тимофеева-Ресовского»: изменения программ развития (т.е. мутации — дискретные изменения исходного генотипа, передающиеся по наследству) при становлении нового фенотипа многократно усиливаются в поколениях.

6. «Аксиома В.И. Вернадского»: прогрессия размножения — основа биогеохимического «давления» жизни («давление жизни» — увеличение числа и массы одновременно живущих особей, вызывающее необходимость освоения все новых ресурсов).

2.3. Уровни организации живого

Закономерности эволюции живого специфичны на разных уровнях организации живого. По специфическим элементарным структурам и явлениям выделяются только четыре уровня организации живого вещества: молекулярно-генетический, онтогенетический (организменный), популяционно-видовой и биосферно-биогеоценотический (Тимофеев-Ресовский, 1970). Все эти уровни организации живого неразрывно связаны друг с другом (особенности этих связей пока мало изучены). Все остальные, дополнительные к этим четырем, уровни (субмолекулярный, молекулярный, клеточный, внутриклеточный, тканевой, органный, популяционный, видовой, экосистемный (биогеоценотический, биомный, ландшафтный) и др.) выделятся не по специфическим внутренним процессам, а по удобству изучения.

3. Основные вехи эволюции биосферы до антропоцена²

Для сохранения цивилизации, угрозу чему несет набирающий силу глобальный экологический кризис, человечество должно научиться управлять биосферными процессами и, соответственно, решить задачу перехода к управляемой эволюции биосферы (см. Очерк 1). Эффективное управление возможно, только если определен объект управления и известны его свойства. Несмотря на огромный объем конкретных научных знаний о структурах и функциях различных элементов биосферы и об особенностях ее исторического развития, теория (в научном смысле) эволюции биосферы отсутствует, пока есть множество гипотез, и несколько десятков совпадающих в тех или иных аспектах концепций (среди них: Вернадский, 1926; Гиляров, 1973; Шварц, 1973; Мау, 1978; Колчинский, 1990; Fox, 1990; Margalef, 1992; Lapenis, 2002; Жерихин, 2003; Лежачивус, 2003; Левченко, 2012; Пучковский, 2013; Krassilov, 2014; Протасов, 2014; Базалук, 2015). Нет даже общепринятого определения понятия «эволюция биосферы».

Ниже кратко даны основные вехи эволюции биосферы по трем направлениям: изменения энергетики и особенностей круговорота вещества (3.1), структурно-функциональные (3.2) и пространственные (3.3) изменения.

3.1. Основные этапы эволюции биосферы: энергетика и круговорот вещества

О самых ранних этапах развития жизни на Земле пока недостаточно информации. Сейчас ясно, что около 2 млрд. лет назад в океане стали доминировать фотосинтезирующие продуценты — цианобактерии. В процессе дальнейшего формирования биосферы как единой экосистемы, поддерживающей свое существование за счет фотосинтеза, жизнь на Земле в итоге оказалась связанной не только с доступностью тех или иных ресурсов, но и с активностью Солнца

² Антропоцен (неформальный термин) — геохронологическая эпоха с уровнем человеческой активности, играющей существенную роль в экосистеме Земли (Crutzen, Stoermer, 2000).

в диапазоне электромагнитных волн видимой части спектра [Levchenko et al., 2012]. При этом происходило:

- развитие биосферного круговорота веществ (см. ниже) за счет использования энергии Солнца;
- повышение замкнутости круговорота веществ в процессе эволюции биосферы (от проточности первичных экосистем бактериальных матов, до 95 % -й и выше замкнутости ряда экосистем к концу фанерозоя);
- возрастание потока энергии, протекающей через биосферу (за время фанерозоя энергетический поток через наземные растительные сообщества возрос примерно на два порядка);
- возрастание массы органического вещества, одновременно участвующего в биотическом круговороте.

3.2. Основные этапы структурно-функциональной эволюции биосферы

Основными этапами структурно-функциональной эволюции биосферы были:

- возникновение генетического кода (конвариантной редупликации по матричному принципу) и полового размножения;
- усложнение структурного и функционального многообразия биосферы и ее компонентов (дифференциация системы биосферы за счет повышения биоразнообразия и многообразия жизненных форм);
- повышение способности биосферы к самосохранению (увеличение разнообразия компонентов повышало возможности биосферы справляться с разнообразием неблагоприятных геосферных и астрофизических факторов);
- появление эукариот (по-видимому [Маргелис, 1983] в результате симбиоза прокариотических клеток и многоклеточности, невозможной для прокариот).

Среди возникших основных структурно-функциональных адаптаций принципиального характера в растительном мире:

- совершенствование химических механизмов фотосинтеза (оптимальные для земных условий хлорофиллы были «найжены» в ходе эволюции уже к началу фанерозоя, и сохраняются с тех пор в неизменном виде);
- выход многоклеточных растений (в частности, псилофитов в силуре) на сушу, в т.ч. благодаря возникновению сосудистой и корневой систем;
- рост фотосинтезирующей способности наземных растительных сообществ за счет выноса вверх фотосинтезирующих органов (с помощью лигноцеллюлозного скелета), а также увеличение площади фотосинтезирующих поверхностей (возникновение листьев).

Среди возникших основных структурно-функциональных адаптаций принципиального характера в животном мире:

- появление скелета (внешнего или внутреннего);
- возникновение все более сложных и эффективных систем переноса веществ внутри организма (сосуды, кишечник, трахеи и др.);

- появление гемоглобина (принципиально повысило эффективность дыхания, что позволило усложнить строение тела);
- рост независимости от внешних условий, вследствие повышения автономности внутренней среды и усиления гомеостаза (в т.ч., путем создания механизмов терморегуляции);
- появление и развитие нервной системы и органов чувств;
- возникновение социальности (у позвоночных и беспозвоночных).

При изучении эволюции органов и функций в разных группах живых организмов был открыт ряд общих закономерностей (К. Бэр, Г. Де Бир, Р. Гарстанг, Э. Геккель, Э. Коп, С.В. Мейен, А.Н. Северцов, А.Л. Тахтаджян, К. Уолдингтон, И.И. Шмальгаузен и др.). В удачной формулировке «принципов эволюционной физиологии» эти закономерности были обобщены Л.А. Орбели (1979). Эти закономерности, по-видимому, действуют и в экосистемах, включая биосферу (Левченко, 1990, 2012):

- принцип интенсификации процессов, обеспечивающих функции биосистем;
- принцип возрастания мультифункциональности компонентов биосистем;
- принцип возрастания дублируемости компонентов биосистем, выполняющих ту или иную функцию;
- принцип надстройки: новые функции не просто замещают старые, а наслаиваются на старые, подменяют их, управляют ими.

Одним из главных направлений эволюции живого было увеличение взаимозависимости ее структурно-функциональных компонентов. Например, высшие цветковые не могут существовать без животных-опылителей, растения и животные не могут существовать без микробиоценозов и т.д.

Другой тенденцией эволюции на Земле было освоение живым новых пространств путем расширения сферы биокосного вещества. Главная веха в этом процессе — выход живого на сушу. Не исключено, что такими вехами были и расширение области живого вещества вглубь литосферы (образование биогенных осадочных пород), и распространение жизни в атмосфере (малоизученное освоение микроорганизмами воздушной среды вплоть до стратосферы).

4. О пространственной структуре живого вещества биосферы

Границы биосферы определяются условиями, при которых могут существовать живые организмы. В процессе эволюции биосферы ее границы все время раздвигались во всех направлениях за счет освоения живым новых условий (см. раздел 3). Это освоение шло как за счет выработки адаптаций (возникновения новых жизненных форм), так и за счет изменения параметров среды в результате жизнедеятельности живых организмов. В настоящее время живое освоило всю поверхность суши и акваторию Земли, а также верхние (до нескольких километров вглубь) слои литосферы и атмосферу.

Живое вещество (в основном, в виде бактерий и микроорганизмов — экстремофилов) существует в условиях повышенного и пониженного давления, высокой и низкой кислотности и содержания кислорода, высоких и низких температур, высоких концентраций тяжелых металлов и других веществ и даже при высоких уровнях ионизирующего излучения.

Единицы пространственной структуры биосферы — экосистемы разного уровня.

Экосистема — сообщество представителей живых организмов разных видов, населяющих определенное пространство и объединенных потоками вещества и энергии, кооперация (симбиоз на основе мутуализма) автотрофных, сапротрофных и гетеротрофных организмов. Потоки энергии формируют и обеспечивают трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ. Экосистема включает в себя также и вещество, участвующее в круговороте.

Особенностью любой экосистемы является наличие трех функциональных блоков (трофических уровней — см. ниже), состоящих из функционально разных групп живых организмов — продуцентов, консументов и редуцентов (подробнее — ниже). В описанном выше смысле, понятие экосистемы отличается от иногда встречающегося в некоторых разделах экологии (когда, например, говорят «экосистема капли воды», «экосистема кожного покрова», «экосистема города» и т.п.)

Самое крупное пространственное подразделение биосферы — биом. Биом — совокупность экосистем одной природной зоны, внешне характеризующаяся сходным основным типом растительности. Таких биомов на поверхности суши около двух десятков (разного рода пустыни и леса, саванны, степи и др.).

Биомы состоят из биогеоценозов³. Биогеоценоз (БГЦ) — исторически сложившаяся, относительно стабильная в пространстве и времени (на протяжении, по меньшей мере, одного сукцессионного цикла — см. далее) экосистема на основе конкретного растительного сообщества. БГЦ занимает сравнительно крупный участок поверхности суши Земли и включает почву, растительный покров и приземный слой атмосферы (экотоп), с обитающими в этом пространстве всеми живыми существами (биоценоз). Компонентами биоценоза являются фитоценоз и зооценоз. Понятие БГЦ разработано для экосистем суши; современный уровень знаний не позволяет пока уверенно распространить его на океанические экосистемы.

БГЦ включает постоянно или периодически (например, только в некоторые сезоны) представителей множества видовых популяций практически всех царств живых организмов. БГЦ объединяет фрагменты, состоящие из биоценозов разных фаз сукцессии, а также включает множество мелких, обычно кратковременно (по сравнению с продолжительностью существования БГЦ) существующих экосистем (например, малых специфических типа экосистем разлагающегося пня, сосновой шишки, плода ореха, норы лисы и т.п.).

Пространственные границы БГЦ могут быть размыты и подвижны во времени. Принято, что они определяются границами популяций растений-эдификаторов (т.е. тех, которые создают облик данного сообщества и существенно изменяют среду). Ареал популяций некоторых видов может включать разные БГЦ. Внутри БГЦ не проходит популяционных границ для принадлежащих ему видовых популяций.

³ Выделение биогеоценоза из всего ряда экосистем — достижение научной геоботанической школы В.Н. Сукачева, основанной на классических работах почвоведов (В.В. Докучаев, П.А. Костычев, Б.Б. Польнов), лесоведов (Г.Ф. Морозов), и учении о биосфере В.И. Вернадского. Подробнее о биогеоценозах см., В.Н. Сукачев, Н.В. Дылис (1964), Е.М. Лавренко, Н.В. Дылис (1968), Н.В. Тимофеев-Ресовский (1970), В.Н. Сукачев (1972), Н.В. Дылис (1978), Т.А. Работнов (1983, 1995), Н.В. Тимофеев-Ресовский и др. (1986), В.Н. Коротков (1991), А.Н. Тюрюканов (2001).

Непременной особенностью любого БГЦ является сукцессия — последовательная смена биоценозов. В отсутствие серьезных нарушений эта смена носит закономерный циклический характер. На каждой фазе сукцессионного цикла происходит накопление специфических для нее веществ и энергии и, тем самым, создаются условия для формирования последующей фазы и сообщества с другой композицией видовых популяций. На последнем этапе сукцессии возникает относительно устойчивый и сравнительно долго существующий биоценоз — климаксное сообщество, после деградации которого весь сукцессионный ряд снова повторяется. Протяженность сукцессионного цикла составляет от нескольких десятков (например, луговые БГЦ) до нескольких сотен лет (таежные БГЦ).

Если изменения внешних по отношению к БГЦ условий не выходят за рамки тех, к которым он приспособлен, то он может существовать очень долго, благодаря многократной циклической, (хотя и не синхронной)) сукцессии своих частей.

Возможно, что при дальнейшем, более детальном изучении, между БГЦ и биомом придется выделить дополнительную биохорологическую единицу — естественно-исторический комплекс биогеоценозов, как структурное подразделение биома.

Самая малая пространственная часть БГЦ — парцелла. Парцелла — пространство существования одной или нескольких особей вида-эдификатора (например, дерева), со связанными с ней или с ними особями других видов.

Минимальная единица в системе пространственной структуры биосферы — индивид (особь). Индивид — универсальная форма существования живых организмов, морфофизиологическая структура, происходящая из одной гаметы, зиготы, споры, почки, и индивидуально подвергающаяся действию элементарных эволюционных факторов. Широко распространенное понятие «живой организм» не эквивалентно понятию «индивид», поскольку понятие «живой организм» относится к любой пространственно-вещественной субстанции, обладающей совокупностью свойств живого — см. выше 2.1. и рис 1.



Рис. 1. Компоненты пространственной (хорологической) структуры биосферы

Індивиди завжди являються частиною популяції, — мінімальною по численності самовоспроизводящейся групи особей одного виду, населяючої простір одного або декількох БГЦ, утворюючої самостійну генетичну систему і власну екологічну нішу. Індивідууми, популяції і види — структури, відповідно, онтогенетичного і популяційно-видового рівнів організації живого речовини (см. вище 1.3.), — не являються предметом даного розгляду.

5. О функціонуванні і фізіології біосфери

Виходячи з викладеного в розділах 2 — 4, ми розглядаємо біосферу не тільки як найбільшу екосистему Землі, але і як суверенну («верховну») живу систему. Біосфера в цілому — найбільша жива (володіюча властивостями живого, сформульованими вище в розділі 2) організм планети.

1. Головною функціональною особливістю екосистеми є замкнений круговорот речовини, захоплюючий біотичну і абіотичну частини екосистеми. Він виникає під впливом споживаної продуцентами зовнішньої енергії. В результаті круговороту ресурси, необхідні для існування кожного з трофічних рівнів, стають в більшій або меншій ступені відновлюваними.

Використовуючи термінологію фізіології можна сказати, що у екосистем є метаболізм. Її особливістю є замкнений круговорот основної маси речовин, перетворення (в т.ч. фазове) речовини з однієї форми в іншу по замкнутому циклу: речовина фітомаси стає речовиною зоомаси і мікробіомаси, а після їх відмирання і те і інше стає речовиною некромаси (см. нижче), яку сапротрофна біота перетворює в речовину мінеральної маси. Фотосинтез знову перетворює мінеральну масу в нову фітомасу, і так — до нескінченності. Відзначимо, що багато (хоча і невеликі за масою) складні органічні речовини, вироблювані екосистемою, безпосередньо не беруть участі в процесах переносу речовини і енергії. Вони виконують регуляторні функції, впливаючи на функціонування елементів біоценозу (наприклад, запахові аттрактори для комах-опилювачів).

2. Круговорот речовини в екосистемах оснований на виниклому в ході еволюції біосфери розділенні всіх живих організмів на три функціональні групи: продуценти (автотрофи), синтезуючі складні енергонасичені органічні речовини (зелені рослини і бактерії-хемотрофи), консументи (гетеротрофи), споживаючі органічні речовини, створювані продуцентами (всі тварини), і редуценти (сапротрофи), перетворюючі органічні речовини в неорганічні (бактерії і гриби). Продуценти і консументи виконують в екосистемі функцію анаболізму — синтезу первинної і вторинної біомаси, а функцію катаболізму — розпаду відмерлої первинної і вторинної біомаси, виконують редуценти, які повертають оброблене одразу речовина в новий цикл метаболізму. Цей «трехтактний двигач» забезпечує життя (функціонування) будь-якої екосистеми.

Загальна маса екосистеми складається з трьох компонентів: біомаси (маси живих організмів), некромаси (маси померлих, ще не розкладених)

организмов) и минермассы (массы минерального, неорганического вещества экосистемы, участвующего в круговороте). Некромасса состоит из опада, подстилки и гумуса, представляющих разные этапы распада отмершей биомассы.

3. Степень замкнутости круговорота веществ в экосистемах растет в ходе эволюции биосферы, и к антропоцену достигла, видимо, предельных значений — 90 — 99 % (Марчук, Кондратьев, 1992, Горшков, 1995; Керженцев, 2006, 2012 и др.).

Первичные бактериальные маты цианобактерий раннего кембрия были почти проточными экосистемами — круговорот веществ в них был замкнут, по-видимому, не более, чем на 20 %. Эволюция биосферы шла в направлении уменьшения потерь веществ, попавших в биотический круговорот. Это происходило по причине все более эффективной утилизации отходов каждого трофического уровня, в т.ч. и из-за роста биоразнообразия.

4. Важное направление эволюции биосферы — интенсификация миграции и оборота химических элементов на планете. Например, апопластный тракт оттока фотосинтантов травянистых растений⁴ позволил им не только поселиться там, где деревья не могли существовать (Гамалей, 2015), но и увеличил многократно скорость оборота элементов по сравнению с таковой у древесных форм. Скорость оборота элементов у теплокровных животных в сотни раз выше, чем у холоднокровных.

5. Анаболизм в современной биосфере обеспечивается процессами фотосинтеза (небольшая часть — хемосинтеза), а также дыхания, катаболизм — процессами гумификации и минерализации. В контексте жизнедеятельности экосистем можно говорить, что при этом происходит превращение живой биомассы в мертвое вещество (некроболизм).

В процессе развития любой живой организм расходует ресурсы не только на свой рост и жизнедеятельность, но и на воспроизводство потомков. Параллельно с некроболизмом в экосистеме идет процесс подготовки появления новых зародышей живого. Поэтому мы предлагаем заменить семантически некорректный термин «некроболизм» на термин ренатуризм. Если анаболизм — это превращение минеральных веществ в биомассу с затратами внешней энергии, то ренатуризм — это возрождение новой жизни на базе возникающей по завершению биологического цикла организмов некромассы, передача в будущее подходящего для продолжения функционирования экосистемы вещества и накопленной информации. Хотя большая часть живой биомассы превращается в некромассу, небольшая по объему, но существенно важная ее часть в виде семян, спор, яиц и иных зачатков передается по стреле времени, обеспечивая самовозобновление экосистем.

В аллегорической форме метаболизм наземной экосистемы упрощенно представлен на рис. 2.

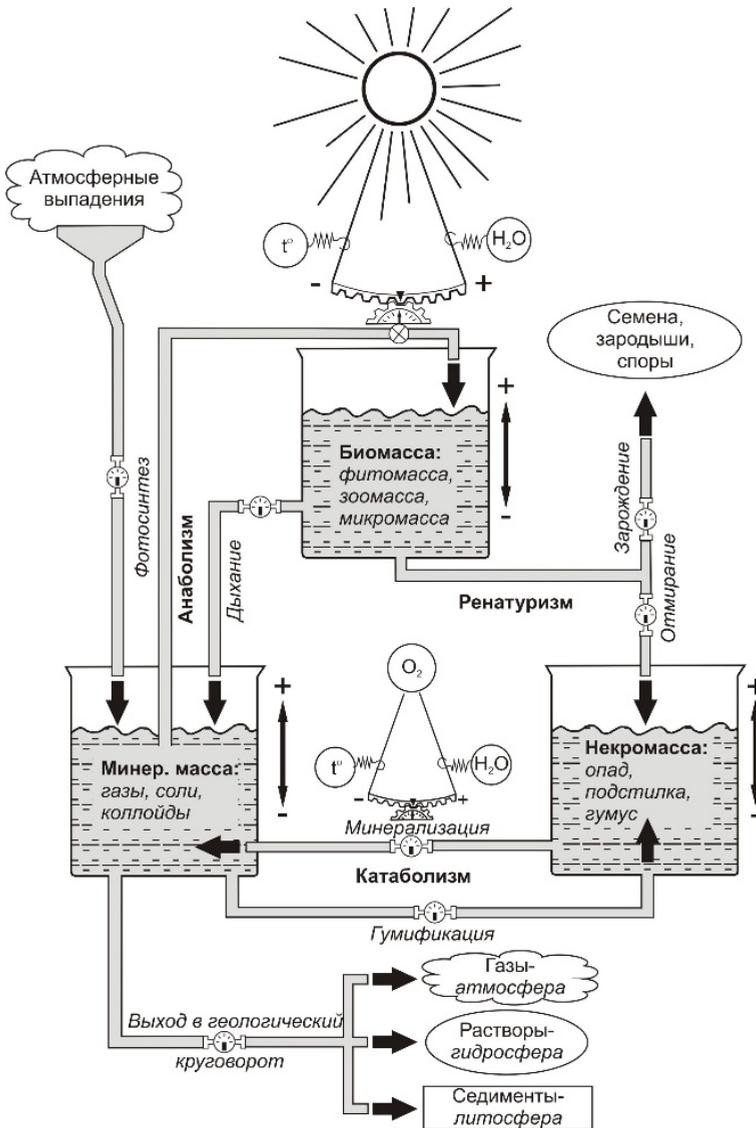
6. Трофический уровень — совокупность живых организмов, объединенных одним типом питания и занимающих определенное положение в пищевой цепи.

Первый трофический уровень — продуценты (автотрофы), — производителе-

⁴ Апопластный тракт у травянистых растений — продвижение фотосинтантов по межклеточному пространству (в отличие от симпластного продвижения по пульсирующим трубкам у деревьев). Апопластный транспорт энергетически более затратный, чем симпластный, однако избавлен от климатической зависимости.

ли первичной биологической продукции.

Второй уровень — консументы (гетеротрофы), — производители вторичной биологической продукции. Консументы первого порядка, потребляющие растительную биомассу, являются фитофагами. Среди консументов второго порядка есть хищники, питающиеся фитофагами, паразиты и комменсалы первичных консументов. Консументы третьего порядка — вторичные хищники, паразиты и комменсалы вторичных консументов. В сложных экосистемах возможно наличие и более высоких порядков консументов (вплоть до 4 — 5 в



некоторых морских экосистемах).

Рис. 2. Аллегорическая упрощенная схема метаболизма наземной экосистемы.

Движитель этого обмена веществ — возникновение биомассы из минерализованной

отмершей некромассы с помощью фотосинтеза (ориг. рисунок А.С. Керженцева).

Третий трофический уровень — редуценты. Это сапротрофы, потребляющие отмершую биомассу, и высвобождающие при этом минеральные вещества, необходимые продуцентам для производства первичной продукции.

7. Пищевая (трофическая) цепь — перенос вещества и энергии от одного трофического уровня к последующему, обычно посредством использования для питания организмами одного трофического уровня организмов предыдущего уровня. При этом любая необходимая для жизнедеятельности пища обычно разрушается до сравнительно низкомолекулярного состояния и только потом используется для синтеза биомассы. Пищевые цепи — основа круговорота веществ, метаболизма экосистем. Включение новой видовой популяции в экосистему возможно только при наличии или возникновении в ней «свободных», т.е. выпадающих из круговорота ресурсов (отметим, что имеется множество иных факторов, которые могут препятствовать такому включению). Появление в биосфере новых видов со своими экологическими нишами увеличивает степень дифференциации биомассы биосферы и степень замкнутости круговорота.

Число звеньев трофической цепи (для консументов каждый порядок — это звено) обычно не превышает пяти, т.к. при каждом переходе от одного звена к другому до 90 % энергии рассеивается. Потери вещества при таких переходах составляют 1–10 % от передаваемой массы. Это, в основном, отходы в виде минеральных веществ, которые не были использованы фитоценозом: газы — в атмосферу, соли — в гидросферу, коллоиды — в литосферу.

8. Главные характеристики экосистем (в т.ч. БГЦ), которые отражают их функционирование, — количественный и качественный состав биомассы и некромассы, а также времена полного обновления включенного в круговорот (метаболизм) вещества на разных этапах цепи превращений вещества в экосистеме. Например, полное обновление некромассы экосистем (называемое также «характерным временем обновления почвы» (Ковда и др., 1990) происходит в тайге за 70 — 80 лет, в лесостепи — за 100 — 120 лет, в степи — за 400 — 500 лет, в амазонских гилеях — за 5 — 10 лет.

6. Обсуждение

Традиционно все живое на Земле обсуждается в контексте структурно-морфологического подхода, в рамках которого рассматриваются различные живые системы, имеющие разные размеры и организацию, и использующие различные ресурсы для своего существования. Однако такой традиционный подход хотя и нагляден, но отвлекает от того обстоятельства, что любая живая система должна рассматриваться как неразрывный структурно-функциональный комплекс, причем поддержание существования системы невозможно без процессов, непрерывно происходящих в ней, и направленных на сохранение этого комплекса. Иначе говоря, любая живая система устроена так, что все ее части участвуют в совместной, скооперированной и направленной на сохранение целого, деятельности. Такой подход приводит к представлению о кооперонах — относительно автономных, самосохраняющихся динамических структурах, существующих лишь как результат протекания различных специфически организованных кооперативных процессов (Левченко, Котолупов, 2010). С

этой точки зрения все живые системы являются кооперонами разных уровней иерархии. Это и индивиды, и биогеоценозы, и биосфера в целом. В рамках представлений о кооперонах при рассмотрении жизнедеятельности биосферы продуктивно обсуждать функционирование экосистем в физиологическом контексте (подробнее — Левченко, 2012; см. также раздел 5).

В предложенной выше морфо-функциональной картине биосферы биогеоценозам придается особое значение. Эти экосистемы отличаются от других экосистем своей самостоятельностью и внутренней целостностью, Биогеоценоз (БГЦ) — минимальная пространственная единица биосферы с собственной эволюционной судьбой, а вовсе не «еще одно» название экосистемы как иногда трактуется (например, Willis, 1997). В классификации западного экосистемного подхода понятие БГЦ ближе всего, по-видимому, к «гештальт-экосистеме»⁵ (Bailey, 2009). Начиная с основополагающих работ Ч. Элтона (Elton, 1927), А. Танслея (Tansley, 1935), Г. Хатчинсона (Hutchinson, 1957), Е. Одума (Odum, 1968), разработка концепции экосистем позволила открыть и сформулировать понятия экологической ниши (Whittaker et al., 1973 и др.), «пищевых цепей» (Egerton, 2007 и др.), «ключевых» видов (Mills et al., 1993 и др.), а также принципы «конкурентного исключения» (Hardin, 1960 и др.), «экологической устойчивости» (resilience) (Holling, 1973 и др.), биоаккумуляции (Gray, 2002 и др.) и многое другое. Все это способствовало также развитию представлений В.И. Вернадского о биогеохимических циклах. В последние десятилетия были разработаны понятия «экологического следа» (Vitousek et al., 1997) «экосистемных услуг» (Constanza et al., 1997; Chapin et al., 2002; Brown et al., 2007 и др.) и «экосистемного (адаптивного) управления» (Grumbine, 1994; Brussard et al., 1998 и др.).

Признавая выдающееся значение этого направления исследований функционирования экосистем и во многом опираясь на результаты этих исследований, мы предлагаем свой подход. Мы считаем представленную выше в разделах 2 — 5 картину взаимодействия различных частей биосферы развитием не этого, а «биосферологического» направления познания закономерностей ее функционирования и эволюции. Основы его были заложены В.В. Докучаевым и В.И. Вернадским, и развиты в работах школы В.Н. Сукачева (см. выше раздел 4).

По-видимому, одной из существенных особенностей эволюции биосферы был ее нелинейный характер — периоды постепенного и плавного развития сменялись убыстренным развитием, «скачками» (Северцов, 1921; Gould, Eldredge, 1993). Ход эволюционных преобразований биосферы с этих позиций пока детально не проанализирован, но, возможно, что для этих процессов справедливы расчеты о численно единообразных «переломах» в развитии, сделанные А.В. Жирмунским для различных биологических структур (Жирмунский и др., 1981).

Главным функциональным императивом биосферы на всех этапах ее эволюции до антропоцена было поддержание жизни на планете, сохранение жизни как таковой, Условия на планете хотя и менялись, но никогда не становились столь катастрофическими, что вся биосфера гибла. «Память» биосферы (генетическая память живых организмов — «груз эволюции» в виде уже воз-

⁵ От нем. *gestalt* — личность, образ, форма, целостная структура, свойства которой не выводятся из суммы частей.

никших морфофункциональных дифференцировок, а также результаты биогенного изменения литосферы, гидросферы и атмосферы — см. пионерные работы (Lovelock, Margulis, 1973; Lovelock, 1991)) направляет, канализирует протекающие в биосфере последующие эволюционные изменения. Иначе говоря, жизнь контролирует некоторые черты собственной эволюции (парадигма автоканализирования эволюции биосферы (Левченко, Старобогатов, 1990).

Наличие «биосферной памяти» позволяло не терять и приумножать удачные эволюционные находки, являющиеся по сути технологиями выживания, и потому процесс эволюции биосферы вел к появлению все более сложных форм живого. С этой точки зрения эволюция биосферы — это создание и накопление технологий ее выживания.

Уровень накопленных знаний не позволяет пока существенно продвинуться в понимании особенностей эволюции потоков информации на биосферном уровне дальше идей, сформулированных в этом направлении несколько десятилетий назад И.И. Шмальгаузенем (1968). Информационный подход может оказаться в чем-то решающим для выяснения закономерностей экосистемной эволюции и требует отдельного, самостоятельного рассмотрения.

Обсуждая эволюцию жизни на Земле, не следует забывать, что биосфера, как единая функциональная система надорганизменного уровня, находится под воздействием астрофизических факторов, влияющих на интенсивность геологических процессов и газоотделение углекислоты из недр Земли с периодом около 200 млн. лет. Другие астрофизические факторы — это систематические колебания параметров орбиты Земли из-за влияния на нее остальных планет Солнечной системы (это происходит каждые несколько десятков тысяч лет — см. очерк 1). Изменения параметров орбиты вызывают уменьшения и увеличения инсоляции и климатические изменения в высоких широтах, а также на планете в целом. Воздействие указанных факторов стимулировало эволюционные процессы в биосфере и приводило в итоге к увеличению потока энергии через нее. Это происходило, вероятно, вследствие отбора (при временном снижении инсоляции) и последующего широкого распространения продуцентов и соответствующих фитоценозов, более эффективно использующих поток солнечной энергии (Левченко, 2004).

Хотя современный уровень знаний не позволяет пока сформулировать целостную теорию эволюции экосистем, он дает тем не менее возможность выделить основные направления эволюции биосферы до антропоцена. Это:

- экспансия живого вещества по поверхности планеты;
- энергетическое совершенствование биотического круговорота;
- структурное и функциональное усложнение экосистем;
- увеличение массы живого вещества, участвующего в биосферном круговороте.

Многие эволюционные процессы, как и процессы самовосстановления экосистем и биосферы оказались в большей или меньшей степени нарушенными по мере развития человечества. Возможности биосферы справляться с этими нарушениями почти исчерпаны или уже превзойдены (см. Очерк I, а также МАНВ, 2013 и мн. др.).

Все изложенное выше позволяет сформулировать следующее операциональное определение термина и понятия «эволюция биосферы»: эволюция

біосфери — необратимое и, в известной степени, направленное историческое развитие живой оболочки планеты Земля, сопровождающееся преобразованиями биогеоценозов (экосистем) и биосфери — в самом общем виде заключается в возникновении новых структурно-функциональных адаптаций (приспособлений), обеспечивающих более эффективное функционирование экосистем и биосфери в целом.

Особенности процесса человеческого познания позволяют пока организовывать непосредственные наблюдения и эксперименты в масштабе лишь нескольких десятков оборотов Земли вокруг Солнца, иначе говоря, — в масштабе микро-биосферных событий. Именно на этом уровне и предстоит создавать модель взаимодействия эволюционных сил, которая позволит перейти от описания эволюционных структур и взаимодействий, к сознательному управлению ими.

7. Заключение

Критическое обсуждение конспективно предложенной выше общей картины строения и функционирования (морфологии и физиологии) живого планеты и основных путей ее многоуровневой эволюции, приведших к почти полностью замкнутому (до антропоцена) самоподдерживающемуся биосферному круговороту вещества, покажет, насколько предлагаемая картина адекватна.

Все изложенное выше направлено на поиск путей и направлений перехода к управляемой эволюции биосферы. Управляемая эволюция — процесс поддержания жизнеобеспечивающей способности биосферы путем управления деятельностью человека, как «геологической силы», влияющей на природные процессы, — становится важнейшей областью деятельности для сохранения жизнеобеспечивающих свойств биосферы. Выявлению тех конкретных «рычагов», которые можно будет использовать для управления эволюцией биосферы посвящен третий очерк.



References

- Базалук О.А. Теория эволюции: от космического вакуума до нейронных ансамблей и в будущее. Киев, МФКО, 2015. —312 с.
- Вернадский В.И. Биосфера. Л., Науч. хим.- техн. изд — во, 1926. —147 с. (цит. по: Вернадский В.И. Биосфера и ноосфера. М, «Наука», 1989. —261 с.
- Гамалей Ю.В. Климатический адаптогенез жизненных форм высших растений. Усп. совр. биол., 2015. том.135, № 4. —с. 323 — 336.
- Гиляров М.А. Эволюция на уровне экосистем. Журн. общ. биол., 1973, том 34, № 1. —с. 13 — 20.
- Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. —470 с.
- Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М., изд. МГУ, 1978. —151 с.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М., КМК. 2003. —542 с.
- Жирмунский А.В., Кузьмин В.И., Яблоков А.В. Критические уровни развития популяционных систем. Журн. общ. биол., 1981, том 42, вып.1. —с. 19 — 37.
- Заварзин, Г. А. Какосфера. Философия и публицистика. М., «Ruthenica», 2011. —

460 с.

- Керженцев А.С. Функциональная экология. М., изд. «Наука», 2006. –259 с.
- Керженцев А.С. Новое перспективное научное направление. Вестник РАН, 2012, том 82, № 5. –с. 432 – 440.
- Ковда В.А., Бугровский В.В., Керженцев А.С., Зеленская Н.Н. Модель трансформации органического вещества в почве для количественного изучения функции почвы в экосистемах. Докл. АН СССР, 1990, том 312, № 3. –с. 759 – 762.
- Колчинский Э.И. Эволюция биосферы. Историко-критический очерк исследований в СССР. Л., «Наука», 1990. –236 с.
- Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии. Биологические науки, 1991, №8. –с. 7 – 20.
- Лавренко Е.М., Дылис Н.В. Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР. Бот. Журнал, 1968, том 43, № 2. –с. 155 – 167.
- Левченко В.Ф. Эволюционная экология и эволюционная физиология — что общего? Журн. эвол. биохим. и физиол., 1990, № 4. –с. 455 – 461.
- Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб, «Наука», 2004. –166 с.
- Левченко В.Ф. Биосфера: этапы жизни (эволюция частей и целого). СПб, ISVOE, 2012. –264 с.
- Левченко В.Ф., Котолупов В.А. Уровни организации живых систем: коопероны. Журн. эвол. биохим. и физиол., 2010, том 46, № 6. –с. 84 – 92.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии). Журн. общ. биол., 1990, том 51, № 5. –с. 619 – 631.
- Лежачев Э. Эволюция экосистем: основные этапы и возможные механизмы. Журн. Общ. Биол., 2003, том 64, № 5. –с. 371 – 388.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М. «Мир», 1983. –352 с.
- Марчук Г.И., Кондратьев К.Я. Приоритеты глобальной экологии. М., «Наука», 1992. –278 с.
- Медников Б.М. Н.В. Тимофеев-Ресовский и аксиоматика теоретической биологии. Избр. труды. М., КМК, 2005. –с. 278 – 286.
- Орбели Л.А. Основные задачи и методы эволюционной физиологии. Эволюционная физиология. Часть 1. Л., «Наука», 1979. –с. 12 – 23.
- Протасов А.А. О возможных механизмах ноосферогенеза. Биосфера, 2014, том 64, № 3. –с. 123 – 129.
- Пучковский С.В. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. Ижевск, изд. Удмуртского университета, 2013. –444 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М., Изд. МГУ, 1983. –296 с.
- Работнов Т.А. История фитоценологии. М., «Аргус», 1995. –158 с.
- Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции: индивидуальное развитие и эволюция. Берлин, Гос. Издат. Р.С.Ф.С.Р., 1921. –309 с.
- Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избр. Труды, том 1. Л., «Наука», 1972. –424 с.
- Сукачев В.Н., Дылис Н.В. Основы лесной биогеоценологии. М., “Наука”, 1964. —

574 с.

- Тимофеев-Ресовский Н.В. Структурные уровни биологических структур. Системный подход в экологии. Системные исследования АН СССР. Институт истории естествознания и техники. М., 1970. –с. 80 – 136.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1986. –436 с.
- Тюрюканов А.Н. Избранные труды. М., РЭФИА, 2001. –308 с.
- Чернов Ю.И. Проблема эволюции на биоценологическом уровне организации жизни. Развитие эволюционной теории в СССР. Л., «Наука», 1983. –с. 264 – 512.
- Шварц С.С. Эволюция и биосфера. Проблемы биоценологии. М., «Наука», 1973. –с. 213 – 228.
- Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука». 1968. –224 с.
- Яблоков А.В., Левченко В.Ф., Керженцев А.С. Очерки биосферологии.1. Выход есть: переход к управляемой эволюции биосферы. *Philosophy & Cosmology*. 2015, vol. 14, –с. 91 – 117.
- Bailey R.G. *Ecosystem geography: from ecoregions to sites*. 2nd ed. New York (NY), Springer-Verlag, 2009. –252 p.
- Brown T. C., Bergstrom J.C., Loomis J.B. Defining, valuing and providing ecosystem goods and services. *Nat. Resour. J.*, 2007, vol. 47, # 2. –pp. 329 – 376.
- Brussard P. F., Reed J.M., Tracy C.R. Ecosystem management: what is it really? . *Landscape and Urban Planning*, 1998, vol. 40, № 1. –pp. 9 – 20.
- Chapin F.S., Matson P.A., Mooney H.A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, Springer-Verlag, 2002. –436 p.
- Constanza R., et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 1997, vol. 387. –pp. 253 – 260.
- Crutzen P. J., Stoermer E. F. The Anthropocene. *Global Change Newsletter*, 2000, vol. 41. –pp. 17 – 18.
- Egerton F. N. Understanding food chains and food webs, 1700 – 1970. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 2007, vol.8. –pp. 50 – 69.
- Elton C. S. *Animal Ecology*. London, Sidgwick and Jackson. 1927. –207 p.
- Fox R. Energy and the evolution of life. *World Futures*, 1990, vol. 30, #1 – 2. –115 p. (русский перевод: Фокс Р. Энергия и эволюция Жизни на Земле. М., «Мир», 1992. –216 с.).
- Hardin G. The competitive exclusion principal. *Science*, 1960, vol. 131, # 3409. –pp. 1292 – 1297.
- Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, vol. 4, #1 –pp. 1–23.
- Hutchinson G. E. *A Treatise on Limnology*. New York, NY: Wiley. 1957. –1015 p.
- Gould, S. J., Eldredge N. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*, 1993, vol. 366, # 6452. –pp. 223 – 227.
- Gray J.S. Biomagnification in marine systems: the perspective of an ecologist. *Mar. Pollut. Bull.* 2002, vol. 45. –pp. 46 – 52.
- Grumbine R. E. What is ecosystem management? *Conserv. Biol.*, 1994, vol. 8, # 1. – pp. 27 – 38.

- Krassilov V.A. Evolution: System Theory. Sofia -Moscow, Pensoft, 2014. –414 p.
- Lapenis A. G. Directed Evolution of the Biosphere: Biogeochemical Selection or Gaia? *Profes. Geograph.*, 2002, vol 54, # 3. –pp. 379 – 391.
- Levchenko V.F., Kazansky A.B., Sabirov M.A, Semenova E.M. Early Biosphere: Origin and Evolution. In: N. Ishwaran (Ed.) *Biosphere*. –InTech, 2012, – pp. 1–32; <http://www.intechopen.com/books/the-biosphere/early-biosphere-origin-and-evolution>
- Lovelock J.E.. Gaia: The practical science of planetary medicine. Gaia book Lmd, 1991. – 192 p.
- Lovelock J., Margulis L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: The Gaia hypothesis. *Tellus*, 1973, vol. 26. –pp. 2 – 10.
- Margalef R. Our Biosphere. Kinne, O. (ed.) *Excellence in Ecology Book 10*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, XIX, 1992. – 194 pp. (русский перевод: Маргалеф Р. Облик биосферы. М., «Наука», 1997. – 215 с.)
- МАНБ (Millenium Alliance for Humanity and the Biosphere). Consensus Statement from Global Scientists. Information for Policy makers. 2013. – 25 p. (mahb.stanford.edu/consensus-statement-from-global-scientists)
- May R.M. The evolution of ecological systems, *Sci. Amer.*, 1978, vol. 239, # 3. – pp. 161 – 175.
- Mills L.S., Soule M.E., Doak D.F. The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. *BioScience*, 1993, vol. 43, No. 4. –pp. 219 – 224.
- Odum, E. P. Energy flow in ecosystems: A historical review. *American Zoologist*, 1968, 8 (1). –pp. 11–18.
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetational terms and concepts. *Ecology*, 1935, vol. 16, # 3. –pp. 284 – 307.
- Vitousek P.M., Lubchenco J., Mooney H.A., Melillo J. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 1997, vol. 277. –pp. 494 – 499.
- Willis A.J. The Ecosystem: An Evolving Concept Viewed Historically. *Functional Ecology*, 1997, vol. 11, # 2. –pp. 268 – 271.
- Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B. Niche, habitat, and ecotope. *Am. Natur.*, 1973, vol. 107, # 955. –pp. 321 – 338.



References

- Bazaluk O.A. Teoriya evolyutsii: ot kosmicheskogo vakuuma do neyronnykh ansambley i v budushchee. Kiev, MFKO, 2015. –312 s.
- Vernadskiy V.I. Biosfera. L., Nauch. khim.- tekhn. izd — vo, 1926. –147 s. (tsit. po: Vernadskiy V.I. Biosfera i noosfera. M, «Nauka», 1989. –261 s.
- Gamaley Yu.V. Klimaticheskij adaptogenez zhiznennykh form vysshikh rasteniy. *Usp. sovr. biol.*, 2015. tom.135, № 4. –s. 323 – 336.
- Gilyarov M.A. Evolyutsiya na urovne ekosistem. *Zhurn. obshch. biol.*, 1973, tom 34, № 1. –s. 13 – 20.
- Gorshkov V.G. Fizicheskie i biologicheskie osnovy ustoychivosti zhizni. M.: VINITI, 1995. –470 s.
- Dylis N.V. Osnovy biogeotsenologii. M., izd. MGU, 1978. –151 s.
- Zherikhin V.V. Izbrannye trudy po paleoekologii i filotsenogenetike. M., KMK.

2003. — 542 s.

- Zhirmunskiy A.V., Kuz'min V.I., Yablokov A.V. Kriticheskie urovni razvitiya populyatsionnykh sistem. Zhurn. obshch. biol., 1981, tom 42, vyp.1. —s. 19 — 37.
- Zavarzin, G. A. Kakosfera. Filosofiya i publitsistika. M., «Ruthenica», 2011. —460 s.
- Kerzhentsev A.S. Funktsional'naya ekologiya. M., izd. «Nauka», 2006. — 259 s.
- Kerzhentsev A.S. Novoe perspektivnoe nauchnoe napravlenie. Vestnik RAN, 2012, tom 82, № 5. —s. 432 — 440.
- Kovda V.A., Bugrovskiy V.V., Kerzhentsev A.S., Zelenskaya N.N. Model' transformatsii organicheskogo veshchestva v pochve dlya kolichestvennogo izucheniya funktsii pochvy v ekosistemakh. Dokl. AN SSSR, 1990, tom 312, № 3. —s. 759 — 762.
- Kolchinskii E.I. Evolyutsiya biosfery. Istoriko-kriticheskiy ocherk issledovaniy v SSSR. L., «Nauka», 1990. —236 s.
- Korotkov V.N. Novaya paradigma v lesnoy ekologii. Biologicheskie nauki, 1991, №8. — s. 7 — 20.
- Lavrenko E.M., Dylis N.V. Uspekhi i ocherednye zadachi v izuchenii biogeotsenozov sushi v SSSR. Bot. Zhurnal, 1968, tom 43, № 2. —s. 155 — 167.
- Levchenko V.F. Evolyutsionnaya ekologiya i evolyutsionnaya fiziologiya — chto obshchego? Zhurn. evol. biokhim. i fiziol., 1990, № 4. —s. 455 — 461.
- Levchenko V.F. Evolyutsiya biosfery do i posle poyavleniya cheloveka. SPb, «Nauka», 2004. —166 s.
- Levchenko V.F. Biosfera: etapy zhizni (evolyutsiya chastey i tselogo). SPb, ISVOE, 2012. —264 s.
- Levchenko V.F., Kotolupov V.A. Urovni organizatsii zhivyykh sistem: kooperony. Zhurn. evol. biokhim. i fiziol., 2010, tom 46, № 6. —s. 84 — 92.
- Levchenko V.F., Starobogatov Ya.I. Suktsessionnye izmeneniya i evolyutsiya ekosistem (nekotorye voprosy evolyutsionnoy ekologii). Zhurn. obshch. biol., 1990, tom 51, № 5. —s. 619 — 631.
- Lekyavichus E. Evolyutsiya ekosistem: osnovnye etapy i vozmozhnye mekhanizmy. Zhurn. Obshch. Biol., 2003, tom 64, № 5. —s. 371 — 388.
- Margelis L. Rol' simbioza v evolyutsii kletki. M. «Mir», 1983. —352 s.
- Marchuk G.I., Kondrat'yev K.Ya. Prioritety global'noy ekologii. M., «Nauka», 1992. — 278 s.
- Mednikov B.M. N.V. Timofeev-Resovskiy i aksiomatika teoreticheskoy biologii. Izbr. trudy. M., KMK, 2005. —s. 278 — 286.
- Orbeli L.A. Osnovnye zadachi i metody evolyutsionnoy fiziologii. Evolyutsionnaya fiziologiya. Chast' 1. L., «Nauka», 1979. —s. 12 — 23.
- Protasov A.A. O vozmozhnykh mekhanizмах noosferogeneza. Biosfera, 2014, tom 64, № 3. —s. 123 — 129.
- Puchkovskiy S.V. Evolyutsiya biosistem. Faktory mikroevolyutsii i filogeneza v evolyutsionnom prostranstve-vremeni. Izhevsk, izd. Udmurtskogo universiteta, 2013. —444 s.
- Rabotnov T.A. Fitotsenologiya. M., Izd. MGU, 1983. —296 s.
- Pabotnov T.A. Istoriya fitotsenologii. M., «Argus», 1995. —158 s.
- Severtsov A.N. Etyudy po teorii evolyutsii: individual'noe razvitie i evolyutsiya. Berlin, Gos. Izdat. R.S.F.S.R., 1921. —309 s.
- Sukachev V.N. Osnovy lesnoy tipologii i biogeotsenologii. Izbr. Trudy, tom 1. L.,

- «Nauka», 1972. –424 s.
- Sukachev V.N., Dylis N.V. *Osnovy lesnoy biogeotsenologii*. M., “Nauka”, 1964. –574 s.
- Timofeev-Resovskiy N.V. *Strukturnye urovni biologicheskikh struktur. Sistemnyy podkhod v ekologii. Sistemnye issledovaniya AN SSSR. Institut istorii estestvoznaniya i tekhniki*. M., 1970. –s. 80 – 136.
- Timofeev-Resovskiy N.V., Vorontsov N.N., Yablokov A.V. *Kratkiy ocherk teorii evolyutsii*. M., «Nauka», 1986. –436 s.
- Tyuryukanov A.N. *Izbrannye trudy*. M., REFIA, 2001. –308 s.
- Chernov Yu.I. *Problema evolyutsii na biotsenoticheskom urovne organizatsii zhizni. Razvitie evolyutsionnoy teorii v SSSR*. L., «Nauka», 1983. –s. 264 – 512.
- Shvarts S.S. *Evolyutsiya i biosfera. Problemy biotsenologii*. M., «Nauka», 1973. –s. 213 – 228.
- Shmal’gauzen I. I. *Kiberneticheskie voprosy biologii*. Novosibirsk, «Nauka». 1968. –224 s.
- Yablokov A.V., Levchenko V.F., Kerzhentsev A.S. *Ocherki biosferologii.1. Vykhod est’: perekhod k upravlyaemoy evolyutsii biosfery*. *Philosophy & Cosmology*. 2015, vol. 14, –c. 91 – 117.
- Bailey R.G. *Ecosystem geography: from ecoregions to sites*. 2nd ed. New York (NY), Springer-Verlag, 2009. –252 p.
- Brown T. C., Bergstrom J.C., Loomis J.B. *Defining, valuing and providing ecosystem goods and services*. *Nat. Resour. J.*, 2007, vol. 47, # 2. –pp. 329 – 376.
- Brussard P. F., Reed J.M., Tracy C.R. *Ecosystem management: what is it really? . Landscape and Urban Planning*, 1998, vol. 40, № 1. –pp. 9 – 20.
- Chapin F.S., Matson P.A., Mooney H.A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, Springer-Verlag, 2002. –436 p.
- Constanza R., et al. *The value of the world’s ecosystem services and natural capital*. *Nature*, 1997, vol. 387. –pp. 253 – 260.
- Crutzen P. J., Stoermer E. F. *The Anthropocene*. *Global Change Newsletter*, 2000, vol. 41. –pp. 17 – 18.
- Egerton F. N. *Understanding food chains and food webs, 1700 – 1970*. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 2007, vol.8. –pp. 50 – 69.
- Elton C. S. *Animal Ecology*. London, Sidgwick and Jackson. 1927. –207 p.
- Fox R. *Energy and the evolution of life*. *World Futures*, 1990, vol. 30, #1 – 2. –115 p. (ruskiy perevod: Foks R. *Energiya i evolyutsiya Zhizni na Zemle*. M., «Mir», 1992. –216 s.).
- Hardin G. *The competitive exclusion principal*. *Science*, 1960, vol. 131, # 3409. –pp. 1292 – 1297.
- Holling C. S. *Resilience and stability of ecological systems*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, vol. 4, #1 –pp. 1–23.
- Hutchinson G. E. *A Treatise on Limnology*. New York, NY: Wiley. 1957. –1015 p.
- Gould, S. J., Eldredge N. *Punctuated equilibrium comes of age*. *Nature*, 1993, vol. 366, # 6452. –pp. 223 – 227.
- Gray J.S. *Biomagnification in marine systems: the perspective of an ecologist*. *Mar. Pollut. Bull.* 2002, vol. 45. –pp. 46 – 52.
- Grumbine R. E. *What is ecosystem management?* *Conserv. Biol.*, 1994, vol. 8, # 1. – pp. 27 – 38.

- Krassilov V.A. Evolution: System Theory. Sofia -Moscow, Pensoft, 2014. –414 p.
- Lapenis A. G. Directed Evolution of the Biosphere: Biogeochemical Selection or Gaia? Profes. Geograph., 2002, vol 54, # 3. –pp. 379 – 391.
- Levchenko V.F., Kazansky A.B., Sabirov M.A, Semenova E.M. Early Biosphere: Origin and Evolution. In: N. Ishwaran (Ed.) Biosphere. –InTech, 2012, –pp. 1–32; <http://www.intechopen.com/books/the-biosphere/early-biosphere-origin-and-evolution>
- Lovelock J.E.. Gaia: The practical science of planetary medicine. Gaia book Lmd, 1991. –192 p.
- Lovelock J., Margulis L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: The Gaia hypothesis. Tellus, 1973, vol. 26. –pp. 2 – 10.
- Margalef R. Our Biosphere. Kinne, O. (ed.) Excellence in Ecology Book 10. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, XIX, 1992. –194 pp. (russkiy perevod: Margalef R. Oblik biosfery. M., «Nauka», 1997. –215 s.)
- MAHB (Millenium Alliance for Humanity and the Biosphere). Consensus Statement from Global Scientists. Information for Policy makers. 2013. –25 p. (mahb.stanford.edu/consensus-statement-from-global-scientists)
- May R.M. The evolution of ecological systems, Sci. Amer., 1978, vol. 239, # 3. –pp. 161 – 175.
- Mills L.S., Soule M.E., Doak D.F. The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. BioScience, 1993, vol. 43, No. 4. –pp. 219 – 224.
- Odum, E. P. Energy flow in ecosystems: A historical review. American Zoologist, 1968, 8 (1). –pp. 11–18.
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetational terms and concepts. Ecology, 1935, vol. 16, # 3. –pp. 284 – 307.
- Vitousek P.M., Lubchenco J., Mooney H.A., Melillo J. Human domination of Earth's ecosystems. Science, 1997, vol. 277. –pp. 494 – 499.
- Willis A.J. The Ecosystem: An Evolving Concept Viewed Historically. Functional Ecology, 1997, vol. 11, # 2. –pp. 268 – 271.
- Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B. Niche, habitat, and ecotope. Am. Natur., 1973, vol. 107, # 955. –pp. 321 – 338.