

# ТРЕНДЫ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ СИСТЕМЕ БИОСФЕРЫ

**А.А. Протасов**

Институт гидробиологии Национальной академии наук Украины, Киев, Украина

Эл. почта: pr1717@ukr.net

Статья поступила в редакцию 19.02.2015; принята к печати 05.09.2015

Предлагается рассматривать эволюцию биосферы как процесс, поддерживаемый совокупностью взаимосвязанных трендов, образующих ее эволюционную систему. Под трендом эволюции биосферы понимается преемственное развитие системы структур и связей, имеющее определенную направленность в эволюционном пространстве-времени. Введение понятия трендов обусловлено неоднородностью и разнообразием процесса эволюции биосферы. Эта неоднородность существовала и существует в эволюционном времени, поскольку в истории биосферы ее эволюционная система не была постоянной по структуре трендов, изменялись и механизмы эволюционных процессов. По мере развития биосферы возрастала роль кооперативных, симбиотических взаимосвязей и биотических факторов в общебиосферных процессах. Разнообразие свойственно не только эволюционирующим системам, но и самому процессу эволюции. Эволюция жизни в биосфере, биологическая эволюция, которая обычно рассматривается как «происхождение видов» и крупных таксонов, есть только часть эволюции биосферы, которая эволюционирует как единая биокосная система. Концепция эволюционной системы и трендов как ее элементов представляет собой попытку упорядочения этого разнообразия на основе системного подхода.

**Ключевые слова:** биосфера, эволюция, системный подход.

## TRENDS IN THE EVOLUTIONARY SYSTEM OF THE BIOSPHERE

**A.A. Protasov**

Institute of Hydrobiology of National academy of sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine

E-mail: pr1717@ukr.net

It is suggested to consider the evolution of the biosphere as the process supported by a set of interconnected trends, which form its evolutionary system. A trend in the evolution of the biosphere is understood as the continuing development of a system of structures and their interconnections, which has a certain orientation in the evolutionary space-time. The introduction of the concept of trends is justified by the heterogeneity and variability of evolutionary processes in the biosphere. This heterogeneity has ever been existing in evolutionary time. Over the whole history of the biosphere, its evolutionary system was not constant with regard to its structure, elements, and trends. The mechanisms of evolutionary processes changed, too. In the course of the development of the biosphere, the role of co-operative and symbiotic interrelations increased, as well as the role of biotic factors. The evolution of life in the biosphere is only a part of the evolution of the whole biosphere, which evolves as an integrated biotic-abiotic system. Variety is inherent not only in an evolving system, but also in the process of its evolution. The concept of the system of evolution and of trends as elements of the system is an attempt to organize this diversity based on the systemic approach.

**Keywords:** evolution, biosphere, systems approach.

*Посвящается светлой памяти проф. В.А. Красиловой (01.12.1937–10.02.2015)*

### Введение

Настоящая публикация продолжает серию работ, опубликованных в журнале «Биосфера» [22, 23], где автором предложены представления о структуре биосферы. Ниже приведены некоторые положения, важные для дальнейшего изложения, относящегося к эволюции биосферы.

В основе предложенных ранее представлений о структуре биосферы лежат понятия целостности и меристичности. Целостность биосферы как биокосной системы поддерживается иерархической структурой ее частей. Биосфера включает живую часть биохилиды (совокупность всех живых организмов) и геохилиды (совокупность косных элементов, которые создают среду обитания организмов и существования биохилиды). Единицей живого является организм, который существует в своем индивидуальном жизненном пространстве. Однако полноценное его существование возможно только в ассоциациях с другими организмами в их общем жизненном пространстве, характерной для них среде, что определяет формирование структурно-функциональных единиц биосферы, которыми являются экосистемы или биогеоценозы.

Состав и структура сообществ, так же как и условия обитания, их биотопы, характеризуются огромным разнообразием. Однако принципиально сходные типы экосистем, биогеомы, могут быть объединены в состав четырех биосферомеронов, самых больших подразделений биосферы, выделение которых основано на учении В.И. Вернадского о пленках и сгущениях жизни (см. [13]). В океаносфере биосферомеронами являются поверхностная пленка океана, донная пленка и третий биосферомерон – промежуточная между ними масса воды с ее населением. Четвертым биосферомероном является наземное сгущение жизни.

Биосфера, все элементы которой обладают определенной индивидуальностью, функционирует на основе взаимодействия между частями и целым, что и определяет ее состояние в определенный отрезок времени. Изменения в системе имеют как стохастическую, спонтанную, случайную природу, так и определенные закономерности. В силу разнообразия структуры биосферной системы неизбежна диверсификация и эволюционных процессов. Следствие этого – невозможность познания эволюции биосферы с позиций какой-то одной концепции.

Системная концепция эволюции, предложенная В.А. Красиловым в 1970-х гг. [11, 12, 28], – одна из немногих, учитывающих принципы организации биосферы как целостной системы. Важной составляющей этой концепции является гипотеза когерентной и некогерентной эволюции. Насколько известно автору, вопрос о когерентности эволюционных процессов в биокосных и биотических системах был поставлен В.А. Красиловым впервые. Нам представляется, что сама идея когерентности/некогерентности выходит за рамки только эволюционных исследований. Когерентность есть одно из свойств систем, их функционирования. Существует несколько типов когерентности, слаженности процессов в эволюции, но она является еще и важным показателем экологических процессов. Так, в сукцессии экосистем она должна возрастать, это один из показателей организованности экосистем как биокосных образований. В эволюционном пространстве-времени [24] отдельные элементы эволюционной системы, ее тренды, взаимодействуя, создают единый эволюционный поток.

Индивидуальность и дискретность трендов базируются не только на том, что в них эволюционирует разный «материал», но и на том, что закономерности и механизмы эволюции в них различаются. С таких позиций перенесение классических дарвиновских принципов (спонтанные изменения – отбор – закрепление нового), которые в полной мере «работают» в таксономическом тренде («происхождение видов»), не может быть эффективным в познании эволюции во всех трендах.

Развитие в разных структурах строится на различных принципах. Эволюция планеты Земля происходит путем поступательных процессов, таких как формирование атмосферы, земной коры, теплового режима, дрейфа континентальных плит, формирования стабилизированной гидрохимической структуры океана. Последующие состояния заданы предшествующими, за исключением процессов, детерминированных биохолоидой, например, образование кислородной атмосферы.

Биологические системы не детерминированы полностью ни внешними воздействиями, ни внутренней программой системы, их эволюция включает элемент перепрограммирования [8]. Биосфера, будучи системой биокосной, в своем развитии, эволюции имеет как закономерные, детерминированные процессы, так и спонтанные, непредсказуемые.

Сам ход и характер эволюционного процесса также не был неизменным, по меткому замечанию Э. Лежаквичуса [14], «эволюция сама эволюционировала».

### **Эволюционная система и трендовый принцип эволюции биосферы**

Эволюция биосферы несводима к эволюции только одного элемента, например таксонов, или к биологической эволюции вообще. Есть в потоке смен состояний биосферы отдельные «струи», тренды, и каждый имеет свои принципы эволюции, так же как и сама биосфера как система. Взаимодействуя, они представляют собой эволюционную систему биосферы. Биосфера как иерархическая система биокосных систем существует в определенном состоянии здесь и сейчас. Связывает эти состояния эволюционная система трендов.

Тренд (от англ. trend – тенденция, уклон) – это преобладающая тенденция, общее направление раз-

вития чего-либо. Так, С.А. Мороз [18] вводит понятие тренда для описания поступательного развития живых организмов (биотический тренд) и условий жизни в последовательно рассматриваемые периоды истории Земли (абиотический тренд). В.В. Жерихин [8] вводит понятие тренда как направленности филогенеза, эволюции сообществ.

Понятие тренда можно использовать в двух аспектах: как некое генеральное направление какого-то процесса и как некую дифференциацию этой серии процессов от других. Например, когда мы говорим о каких-то социальных процессах, то можем выделить тренды экономики, моды, искусства, отношения к окружающей среде, какого-нибудь направления научных исследований и др. В целом они создают некий развивающийся социальный поток, по облику своему в данный период совершенно отличный от такового 100 или 200 лет назад.

Здесь можно провести аналогию с онтогенезом или сукцессией сообществ и экосистем. Реально мы наблюдаем то или иное состояние организма или сообщества, но онтогенез или сукцессия представляют собой систему определенных трендов. Для организма это тренд усложнения взаимодействия систем, их когерентности, переход из одного экоморфного состояния в другое, для человека существуют социальные и культурный тренды. Материальная система организма и тренды его развития образуют онтогенетическую систему. В данном сравнении систем неважно, заданы ли эти тренды в значительной мере генетической программой, как в онтогенезе, или нет, как в эволюционной системе биосферы.

Э. Лежаквичус [15] выделяет две главные линии эволюции – эволюцию видов и экосистем. Это и есть отдельные тренды, элементы эволюционной системы, только их, очевидно, гораздо больше двух. Тренды эволюции биосферы – это совокупности процессов, свойственных целым группам косных, биотических и биокосных элементов биосферы, которые происходят поступательно, с различной степенью когерентности между ними.

Рассматривая эволюционный биологический процесс, А.А. Любичев [16] указывает на существование в нем по крайней мере четырех независимых составляющих: 1) тихогенетической – эволюция на основе случайных мутаций (селектогенез); 2) номогенетической – развитие в соответствии с определенными законами развития или ограничений формообразования; 3) эктогенетической – развитие, определяемое внешними факторами в эволюции; 4) телогенетической – связанной с активными адаптациями. Вопрос об их независимости спорный, скорее это система взаимосвязанных элементов одного эволюционного процесса.

Речь должна идти именно о разных составляющих целостного процесса, а не о разных способах объяснить процесс только биологической эволюции. Одна из составляющих последней – это эволюция на основе случайных мутаций и отбора, условно – «дарвиновское происхождение видов», с учетом новых знаний о механизмах, это тренд образования генетически различных организмов. Другая составляющая эволюции биосферы – это эволюция форм, экоморф, которая связана с вполне определенными закономерностями экоморфогенеза. Например, обтекаемая форма тела конкретного вида возникает на основе

случайностей, в ее закреплении играет роль отбор, но обтекаемая форма как особая экоморфологическая конструкция организмов есть неизбежное следствие их взаимодействия со средой. Таким же образом эволюция внутреннего скелета и экзоскелета не могла не подчиняться жестким законам биомеханики.

Еще один тренд связан с эволюцией химического строения биологических веществ. Живые организмы строятся из тех же элементов, что и неживые составляющие биосферы, хотя кларковые числа биохолиты выглядят совершенно иначе, чем таковые земной коры, атмосферы или океана. Живые организмы создают себя из химических веществ среды, но и сами определяют биогенную миграцию атомов в биосфере. Биохимический тренд, вероятно, один из самых древних, поскольку уходит в глубь предбиосферной эволюции планеты.

Метафора среды как литевой формы, в которой «отлита» экоморфа того или иного организма [1], подразумевает наличие определенного биологического «материала». Так, скелетные организмы могли появиться лишь при условии наличия биохимического механизма извлечения кальция или других элементов из среды для построения органо-минерального скелета [26]. Появление древесной экоморфы, которое существенно изменило весь облик наземных экосистем, не могло произойти без эволюционного возникновения лигнина. Более того, появление в процессе биохимической эволюции нового вещества создавало предпосылки появления новых элементов трофических цепей, новых организмов, которые бы могли его разрушать, то есть включать в экологические обороты в экосистемах [15], что обусловило связь с трендом эволюции сообществ.

Еще одна составляющая эволюции биосферы – это закономерные и случайные изменения среды, которые, в свою очередь, создают условия для биологической эволюции, включают механизмы когерентной и некогерентной эволюции [12].

При всей метафоричности и умозрительности модель эволюции биосферы как потока относительно обособленных трендов помогает понять некоторые важные закономерности природных процессов. Изучение всего потока эволюции подобно работе гидролога, который изучает расход воды, среднюю скорость течения. Но гидродинамик или гидромеханик исследует уже структуру потока. Сам по себе феномен необходимости наглядной схематизации эволюционного процесса заслуживает внимания. Ведь перед нами никакой эволюции, собственно, и нет, есть каменные остатки, которые только нашим разумом превращаются в каменную «летопись». Восстановление этой летописи приводит к поискам определенных закономерностей развития. Аналогия с потоком приводит к идее, что, чем больше было трендов, чем они становились мощнее, тем, интуитивно представляется, мощнее и устойчивее становилась и вся биосфера (рождается ассоциация – прочность прутика и фашины).

Не исключено, что можно говорить и о существовании своеобразного «отбора» целых направлений эволюционного процесса. Так, существует гипотеза о том, что на предбиологической стадии эволюции могла происходить конкурентная борьба между самими принципами и биохимической основой организации генетического кода [10]. Единство генетической осно-

вы всего живого может рассматриваться как следствие отбора именно этого, существующего, «победившего» направления эволюции жизни. Высказываются также гипотезы, что изначально могло существовать несколько трендов диссимметрии живых организмов (см. [20]), но по каким-то причинам преимущества получили левосторонние формы одних молекул (аминокислоты) и правосторонние других (сахара).

### Принципы выделения трендов

В группе **абиотических трендов** следует выделить тренды эволюции литосферы, гидросферы, атмосферы, то есть тех косных элементов биосферы, которые создают биотопы как элементы экосистем или единый косный «каркас» для живой части биосферы. Единый Мировой океан, периодическое единство материков, а при их разъединении – существование крупных континентов, единая система движения воздушных масс в атмосфере – все это было важнейшей предпосылкой формирования единой структуры биосферы.

Система **биотических трендов** выглядит более сложной и менее однородной. Наиболее «популярен» в исследованиях тренд **таксономический**. Многими, если не большинством исследователей, эволюция биосферы рассматривается только или в первую очередь как эволюция живых организмов, более или менее в русле дарвиновского учения о происхождении видов, даже если речь идет об эволюции всего живого [10], – биохолиты. По сути, это тренд генетической эволюции. Количество генетически различных таксонов огромно, даже на отдельных территориях или акваториях [27] при довольно ограниченном количестве экологических и биосферных функций. Для эволюционной системы важны не столько механизмы видообразования и филогенеза, сколько то, что в целом таксономическое богатство в процессе эволюции возрастало, как росло и разнообразие в этом тренде, поскольку ни один из таксонов не играл исключительной, подавляющей роли.

Однако реально организм существует в природе не только в виде носителя генетической информации, принадлежит не только к определенному виду, но и пребывает в виде конкретной реальной экоморфы, жизненной формы, которая определяется как историческими наследственными связями, так и условиями жизни организма [1]. Поэтому одним из важных эволюционных трендов является **тренд экоморфный**.

Эволюционное учение Ч. Дарвина [7] и последующее его развитие ставит в основу механизма эволюционных преобразований отбор, отношения конкурентного типа [5]. Однако в природе сильны кооперативные симбиотические в самом широком смысле отношения. Они усложнились, проходили определенные этапы эволюции. Симбиотические отношения были важны не только в чисто биотических системах, но также изменяли и отношения живого с косной средой. Поэтому **симбиотический тренд** также может рассматриваться как один из важнейших в эволюции биосферы. Двумя, вероятно, самыми значительными явлениями в этом тренде было возникновение эукариотической клетки на основе симбиоза прокариот и формирование симбиотических систем между метазоа и одноклеточными организмами.

Весь **биохимический эволюционный тренд** был историей формирования нового биологического «ма-

териала» для построения организмов. К тому же каждая из биогеохимических функций биосферы [4] поддерживается определенными биохимическими механизмами в живых организмах.

**Тренд разнообразия, информации.** Возникновение и возрастание биологического разнообразия рассматривается как основной путь эволюции экосистем и биосферы в целом. Действительно, в терминах таксономического богатства возрастание разнообразия происходило по экспоненте, во всяком случае в период фанерозоя [17]. Если привлечь для оценки разнообразия вторую компоненту – выравненность, то биологическое разнообразие также возрастало, хотя и не так стремительно в геологическом масштабе времени [21]. Скорее, следует говорить, что разнообразие биохолды стремилось к некоторому оптимуму, нежели к постоянному росту.

Вопрос об **эволюции экосистем** обсуждался многократно [8, 11, 15, 19, 25, 28]. Обоснованность выделения такого эволюционного **тренда** очевидна, поскольку именно экосистемы представляют собой единицы ее структуры. Говорить об эволюционных биосферных изменениях мы можем только на основании сравнения структурно-функциональных характеристик экосистем разных временных периодов. Эволюцией экосистем было постепенное изменение в них круговоротов вещества, состава и структуры экологических сообществ, интегрирующих параметров локальных экосистем, объединение их в иерархические системы вплоть до биосферы [15]. К этому следует добавить изменение способов получения и трансформации энергии. **Тренд эволюции биогеемов** прослеживается, на наш взгляд, достаточно определенно. Можно выделить более десяти биогеемов в современной биосфере [22]. Эволюционный возраст их различен, экосистемы биогеемов за период эволюции существенно изменялись по составу, однако сохраняли свои ключевые характеристики. Например, биогермовый биогеем с древнейших времен был представлен строматолитовыми постройками, в различные периоды фанерозоя – мшаночными, рудистовыми, коралловыми рифовыми экосистемами.

**Биоантропогенный тренд** существует с начала эволюционного периода появления на Земле прямых биологических предков человека. Но, как отмечал В.А. Красилов [11], в течение последних 30–40 тыс. лет человек как биологический вид находится в состоянии морфологического стазиса – «...человек в эволюционном смысле уникален, так как его эволюция почти полностью смещена в область культуры», – пишет он (с. 81). Таким образом, речь идет об еще одном тренде эволюции биосферы – **антропо-социально-культурном**, поскольку развитие социума и культуры есть продолжение эволюционного биологического тренда [11]. Как оказалось, этот бурно развивающийся тренд вносит в эволюцию биосферы такой значительный вклад, что следует говорить о существенной перестройке биосферы, трансформации ее в ноосферу [29].

### Типы когерентности в эволюции биосферы

Эволюционные изменения, как свидетельствуют палеонтологические, геологические данные, не происходили с постоянной скоростью. Периоды медленных изменений сменялись периодами интенсив-

ных перестроек [9, 11, 18]. Периодичность, наличие отдельных этапов – одно из свойств эволюции биосферы. Здесь возможно сравнение, предложенное для экосистем рек В.Н. Беклемишевым [2]. Их экосистемы имеют метамерную структуру – чередование лотических и условно лентических участков, то есть перекаатов и плесов. Это одно из основных отличий естественного водотока, реки, от искусственного канала, свойство самоподдерживающейся лотической экосистемы. «Метамерность» эволюционного процесса биосферы, сравнение его с речным руслом не только красивая метафора, но она отражает, очевидно, и определенные закономерности. В первую очередь обратим внимание на геологическую и палеонтологическую летопись биосферы. Она разбита на эоны, эпохи именно потому, что небольшие пограничные временные периоды, когда происходили глобальные вымирания прежних форм и появление новых, разделяют более длительные периоды относительно спокойного «когерентного» развития.

При общем, генеральном тренде неуклонного роста таксономического богатства и общей сложности эволюция биосферы происходила при периодическом возрастании и снижении таксономического богатства, смене биот. Весь ход эволюционного процесса имел характер более или менее стабильных периодов и кризисных состояний [11]. Последние скорее следовало бы назвать изменениями революционного характера, которые следовали за внутренними кризисами.

Эти эволюционные «пульсации», вполне возможно, связаны с внешними космическими влияниями, такими как периодичность орбитальных параметров Земли, характера вращения планеты. Их периодичность – около 180 и 30 млн лет в определенном смысле, как отмечено В.А. Красиловым [12], совпадает с периодами перестроек в биосфере. Однако важны и внутренние процессы биосферы. Концепция системной эволюции использует понятие так называемых периодов когерентной и некогерентной эволюции. В.А. Красилов [11] характеризует периоды существования биосферы между «кризисами» или достаточно короткими периодами перестроек как периоды увеличения продуктивности сообществ, высокой эффективности использования энергетических ресурсов, усложнения структуры, высокой специализации видов. Эти периоды рассматриваются как периоды когерентной эволюции (назовем ее по имени автора «красиловской», или К-когерентностью), то есть слаженной, взаимообусловленной (что-то вроде ламинарного потока, когда все частицы достаточно упорядоченно движутся в одном направлении). Однако вследствие кризисов изменяются условия, приходят периоды некогерентной эволюции, когда наступает «турбулизация» процесса – отмирание одних видов, бурное появление других. Эти процессы, и здесь надо согласиться с автором гипотезы, происходят не в «природе вообще», а в пределах определенных экосистем, биогеемов. Изменяются не только таксоны, биоты, изменяется организация экосистем.

Но есть еще один важный момент, на который указывал Л.С. Берг [3], – «эпидемический» характер видообразования, массовое образование новых (часто сходных) признаков на громадной территории. Таким образом, внутри некогерентной, «турбулизованной» эволюции существует когерентность другого рода: «турбулизация», так же как и «лами-

нарность», вполне слаженно охватывает практически всю биосферу. Здесь имеет место когерентность другого рода, хронологическая, или С-когерентность.

Примером тому может быть возникновение скелетной фауны на границе докембрия и кембрия. Как не важны были абиотические причины, в том числе изменения термического режима океана [26], этот процесс мог быть подготовлен только при участии биологических предпосылок, причем когерентно в разных трендах – биохимическом, экоморфном, таксономическом.

Благодаря С-когерентности конвергентно формируются сходные формы у генетически неродственных групп организмов. Что является причиной такой слаженности эволюции? Этот тип эволюционной когерентности может быть представлен как своего рода «идея», которая носится в воздухе в определенный исторический период. Многие группы организмов начинают развиваться в одном направлении, хотя и различными способами. Например, существуют понятия «маммализация» зверообразных рептилий, «орнитизация» рептилий [6].

Важно отметить не только С-когерентный характер эволюции в этот период, но и появление когерентности еще одного рода – трендовой или Т-когерентности, или слаженности эволюционных изменений сразу во многих трендах. Так, «орнитизация» была результатом эволюционных изменений в области формирования новых типов биологического материала в биохимическом тренде, необходимые для образования перьев, модификаций скелета, мышц,

физиологическом (изменения кровообращения, дыхания). Существенно модифицировался тип движителя – артроптериальный, что было составляющей экоморфного тренда. Таксономический тренд должен был существенно активизироваться, поскольку новые «модели» должны были апробироваться на многих видах рептилий. В сообществах появились популяции, которые могли занимать принципиально новые трофические и топические ниши.

### Заключение

Представляется, что концепция трендов позволяет структурировать эволюционный процесс и создавать более простые и адекватные модели различных аспектов эволюции биосферы. Однако важна она не только в редуccionистском смысле, но и в синтезе. Биосфера как целое должна быть представлена как материальная динамическая система, где в каждый из моментов ее существования функционируют определенные взаимодействующие элементы ее структуры, а эволюционные изменения происходят в системе трендов. Наблюдать и исследовать биосферу мы можем только здесь и сейчас, в относительно небольшой отрезок времени, или же на основании палеоданных реконструировать ее состояния в прошлые эпохи. Эти состояния связаны между собой разнообразными трендами развития, которые и образуют эволюционную систему биосферы. Работы В.А. Красилова в области теории эволюции близки нам именно тем, что в них эволюция биосферы рассматривается с системных позиций.

## Литература

### Список русскоязычной/кириллической литературы

1. Алеев ЮГ. Экоморфология. Киев: Наукова думка; 1986.
2. Беклемишев ВН. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли. Труды ВГБО; 1956;7:77-97.
3. Берг ЛС. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Труды по теории эволюции. Л.: Наука; 1977.
4. Вернадский ВИ. Об условиях появления жизни на Земле. В кн.: Вернадский ВИ. Геохимия живой речовины. Том 4. Кн. 2. Київ: Б.в.; 2012. с. 318-34.
5. Гиляров АМ. Ариаднина нить эволюционизма. Вестн. РАН. 2007;77(6):508-19.
6. Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир; 1991.
7. Дарвин Ч. Происхождение видов. Иллюстрированное собрание сочинений. Т. 1. М.: Издание Ю. Лепковского; 1907.
8. Жерихин ВВ. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК; 2003.
9. Заварзин ГА. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука; 2003.
10. Кордюм ВА. Эволюция и биосфера. Киев: Наукова думка; 1982.
11. Красилов ВА. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; 1986.
12. Красилов ВА. Охрана природы: Принципы, проблемы, приоритеты. М.: Институт охраны природы и заповедного дела; 1992.
13. Левченко ВФ. Происхождение жизни и биосферы – единый процесс // Труды Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология». 2009. 21–23 сентября. Санкт-Петербург. СПб.: Нестор-История; 2010. с. 338-47.
14. Лежнев Э. Элементы общей теории адаптаций. Вильнюс: Мокслас; 1986.
15. Лежнев Э. Эволюция экосистем: основные этапы и возможные механизмы. Журн общ биол. 2003;64(5):371-88.
16. Любищев АА. Систематика и эволюция. В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФ АН СССР; 1965. с. 45-57.
17. Марков АВ, Коротчаев АВ. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ. Журн общ биол. 2008;69(3):175-94.

18. Мороз СА. Історія біосфери Землі. Кн. 1. Теоретико-методологічні засади пізнання. Київ: Заповіт; 1996.

19. Пономаренко АГ. Эволюция экосистем континентальных водоемов. В кн.: Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Воронеж: Изд. центр Воронеж. гос. ун-та; 2007. с. 228-59.

20. Поярков БВ, Бабаназарова ОВ. Учение о биосфере. Курс лекций. Ярославль: Ярославский ун-т; 2003. 408 с.

21. Протасов АА. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика; 2011.

22. Протасов АА. Биогем как структурная единица биосферы. Биосфера. 2012;4:280-85.

23. Протасов АА. Макроструктура биосферы и место в ней биогема. Биосфера. 2013;5:384-92.

24. Пучковский СВ. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та; 1994.

25. Северцов СА. Эволюция популяций и эволюция биоценозов. Зоол. журн. 1997;77:517-26.

#### Общий список литературы/Reference List

1. Aleyev YuG. Ekomorfologiya. Kiev: Naukova Dumka; 1986. (In Russ.)

2. Beklemishev VN. [Biocenoses of rivers and river valleys as a part of the live cover of the Earth]. Trudy VGO; 1956;7:77-97. (In Russ.)

3. Berg LS. [Nomogenesis or evolution on the basis of laws]. Trudy po Teorii Evoliutsii. Leningrad: Nauka; 1977. (In Russ.)

4. Vernadskiy VI. [On conditions for the origin of life on Earth]. In: VI. Vernadskiy. Geokhimiya Zhivoy Rechovyny. Tom 4. Kн. 2. Kyiv; B.v., 2012. p. 318-34. (In Russ.)

5. Gilyarov AM. [Ariadne's thread of evolutionism]. Vestnik RAN. 2007;77(6):508-19. (In Russ.)

6. Grant V. Evolyutsionniy protsess. M.: Mir; 1991. (In Russ.)

7. Darwin Ch. Proiskhozhdeniye vidov. In: Illyustrirovannoye sobraniye sochineniy. T. 1. Moscow: Izdaniye Yu. Lepkovskago; 1907. (In Russ.)

8. Zherikhin VV. Izbrannyye trudy po Paleoekologii i Filotsenogenetike. M.: Tovarishchestvo Nauchnykh Izdaniy KMK; 2003. (In Russ.)

9. Zavarzin GA. Lektsii po Prirodovedcheskoy Mikrobiologii. Moscow: Nauka; 2003.

10. Kordyum VA. Evolyutsiya i Biosfera. Kiev: Naukova dumka; 1982. (In Russ.)

11. Krasilov VA. Nereshennyye Problemy Teorii Evolyutsii. Vladivostok: Dalnevostochnyy Nauchnyy Tsentr AN SSSR; 1986. (In Russ.)

12. Krasilov VA. Okhrana Prirody: Printsipy, Problemy, Prioritety. M.: Institut Okhrany Prirody i Zapovednogo Dela; 1992. (In Russ.)

13. Levchenko VF. [The origin of life and biosphere as an integral process]. Trudy Mezhdunarodnoy Nauchnoy Konferentsii «Charlz Darvin i Sovremennaya Biologiya»; 2009. 21–23 sent. Sankt-Peterburg, Saint-Petersburg: Nestor-Istoriya; 2010. p. 338-47. (In Russ.)

14. Lkyavichus E. Elementy Obshchey Teorii Adaptatsiy. Vilnius: Mokslas; 1986. (In Russ.)

15. Lkyavichus E. [The evolution of ecosystems: the main stages and possible mechanisms]. Zhurn obshchey biologii. 2003;64:371-88. (In Russ.)

16. Lyubishchev AA. [Systematics and evolution]. In: Vnutrividovaya Izmenchivost Nazemnykh Pozvonochnykh Zhivotnykh i Mikroevolyutsiya. Sverdlovsk: UF AN SSSR; 1965. p. 45-57. (In Russ.)

17. Markov AV, Korotayev AV. [The hyperbolic growth of diversity of marine and continental Phanerozoic biota and the evolution of communities]. Zhurn obshchey biologii. 2008;69:175-94. (In Russ.)

18. Moroz SA. Istoriya Biosferi Zemli. Kн. 1. Teoretiko-Metodologichni Zasady Piznannya. Kyiv: Zapovit; 1996. (In Ukrainian)

19. Ponomarenko AG. [The evolution of ecosystems of the continental water basins]. In: Problemy Vodnoy Entomologii Rossii i Sopredelnykh Stran. Voronezh: Izdatelskiy Tsentr Voronezhskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 2007. p. 228-59. (In Russ.)

20. Poyarkov BV, Babanazarova OV. Ucheniye o Biosfere: Kurs Lektsiy. Yaroslavl: Yaroslavskiy universitet; 2003. (In Russ.)

21. Protasov AA. Zhizn v Gidrosfere. Ocherki po Obshchey Hidrobiologii. Kiev: Akademperiodika; 2011. (In Russ.)

22. Protasov AA. [Biogem as a structural unit of the biosphere]. Biosfera. 2012;4:280-5. (In Russ.)

23. Protasov AA. [The macrostructure of biosphere and biogeome place in it]. Biosfera. 2013;5:384-92. (In Russ.)

24. Puchkovskiy SV. Evolyutsiya Biosistem. Faktory Mikroevolyutsii i Filogeneza v Evolyutsionnom Prostranstve-Vremeni. Izhevsk: Izdatelstvo Udmurtskogo Universiteta; 1994. (In Russ.)

25. Severtsov SA. [Evolution of populations and evolution of biocenoses]. Zool Zhurn 1997;77(5):517-26. (In Russ.)

26. Fedonkin MA. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record. Paleonthol Res. 2003;7(1):9-41.

27. Kolmakova OV, Gladyshev MI, Rozanov AS, Peltek SE, Trusova MYu. Spatial biodiversity of bacteria along the largest Arctic river determined by next-generation sequencing. FEMS Microbiol Ecology. 2014;89(2):442-50.

28. Krasilov VA. Evolution: System Theory. Sofia, Moscow: Pensoft; 2014.

29. Vernadsky VI. The Biosphere and the Noösphere. Amer Scientist. 1945;33(1):1-3.