

МИХЕЕВ А.Н.^{1✉}, ПРОТАСОВ А.А.²

¹ *Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Украина, 03143, г. Киев, ул. Акад. Заболотного, 148, e-mail: mikhalex7@yahoo.com*

² *Институт гидробиологии НАН Украины,*

Украина, 04210, г. Киев, просп. Героев Сталинграда, 12, e-mail: protasov@bigmir.net

✉ *mikhalex7@yahoo.com, (067) 890-31-05*

ЭВОЛЮЦИЯ БИОТИЧЕСКИХ И БИОКОСНЫХ СИСТЕМ СТОХАСТИЧЕСКОГО И СТРУКТУРНОГО ТИПА

В статье предпринята попытка применения системного подхода в части рассмотрения типов существующих систем для выявления специфики эволюции биотических и биокосных систем разного уровня организации. Концептуальной основой рассмотрения проблемы специфики эволюции биотических систем разного уровня организации послужили представления о чередовании типов их организации, а именно статистического (С-системы) и детерминированного (Д-системы). Для эволюционных преобразований С-систем (например, популяций) преимущественное значение имеет влияние измененных факторов внешней среды, а для Д-систем (например, сообществ) – внутренней. Обосновывается идея, что Д-системы эволюционируют по типу номогенеза, а С-системы – селектогенеза. В рамках предложенного выделения разных типов систем эволюция биосферы, вероятно, проходит по типу эволюции Д-систем. Структурными элементами биосферы являются разнообразные биогеоценозы, каждый из которых представляет систему С-типа, образованную соответствующими сообществами и элементами среды.

Ключевые слова: эволюция, уровни организации, экосистемы, биосфера.

Благодаря многообразным вариантам эволюционных теорий стало ясно, что эволюция живого является одной из доминирующих биологических проблем. Биосфера представляет собой сложное многоуровневое образование, поэтому необходимо рассмотреть как «специфику» эволюции ее организационных уровней, так и всей системы в целом, чтобы установить механизм (систему механизмов) ее эволюции. В.В. Жерихин [1] полагал, что «... проблема эволюции сообществ – один из наименее разработанных аспектов эволюционной теории. Дискуссии начинаются с вопроса о самом существ-

вовании на уровне сообществ процессов, которые можно назвать эволюционными в принятом в биологии смысле». Важно также выяснить, существует ли сходство механизмов эволюции биотических и биокосных систем разного уровня организации. Против применения понятия эволюции к системам более высокого, чем популяции уровня организации, к сообществам, «... приводятся соображения об аддитивности процесса изменения их состава и структуры, об их низкой целостности и континуальной природе, об отсутствии в них программирующего механизма, аналогичного генетическому аппарату организмов, об отсутствии у них способности к размножению, о невозможности группового отбора» [1]. В этом перечне фактически смешиваются признаки организмов (например, указание на наличие генетического аппарата) и популяций (указание на возможность группового отбора). Существующая экосистемная теория эволюции [1–3], как система представлений об эволюции биотических и биокосных систем различного уровня – биоценозов, биомов и биосферы в целом, лишь декларирует зависимость эволюции экосистем от уровня их организации, практически не используя принципов системного подхода в этой области. Мы применили системный подход в части рассмотрения типов существующих систем [4] для выявления специфики эволюции систем разного уровня организации.

Важной концептуальной основной рассмотрения проблемы специфики эволюции биотических систем разных уровней организации, по нашему мнению, должны служить представления о чередовании типов их организации.

Понятие иерархии (уровней). Подсистемы и надсистемы. Иерархичность (уровневость) – это свойство системы, указывающее на возможность многократной делимости системы на составные части-элементы, на наличие у ка-

ждой системы определенного уровня интеграции и на многообразии внутренних связей и отношений [5, 6]. Факт потенциальной делимости элементов данной системы означает, что ее элементы, в свою очередь, могут быть рассмотрены как элементы системы – *подсистемы* со своими системными свойствами. В то же время сама данная система может выступить как элемент другой, более высокоуровневой системы, т. е. *надсистемы*. Разумеется, признак делимости не является определяющим при рассмотрении иерархии. Например, в экосистеме озера можно выделить несколько топических областей – пелагическую – толща воды, донную, литоральную часть. Это действительно делимость, но не иерархия. В.И. Вернадский выделял несколько областей сгущения жизни в биосфере, однако их взаимосвязи не имеют характера иерархии [7]. Параллельно процессу возникновения новых качеств при объединении элементов в систему происходит интеграция и укрупнение объектов. Легко себе представить дальнейший процесс укрупнения с возникновением новых качеств (собственно процесс *системогенеза*, т. е. процесс укрупнения с новообразованием качеств), в котором в роли элементов будут уже выступать системы, возникшие на предыдущем этапе «укрупнения». Чтобы отобразить подчиненность систем, введено понятие «*иерархичность*» или «*уровневость*», которые указывают на относительность понятий «система» и «элемент», поскольку возможны их взаимопревращения в зависимости от рассматриваемого уровня интеграции [8]. Вероятно, смысл иерархичности состоит в том, чтобы уменьшить вероятность энтропийных процессов.

Статистические и структурные (детерминированные) системы. В иерархии биологических систем можно выделить два комплекса свойств, характеризующих степень их интегрированности и тип взаимодействия образующих их элементов. Используя термины, предложенные А.А. Ляпуновым [9], Г.М. Алещенко и Е.Н. Букваревой [4], назвали системы, радикально отличающиеся по этим признакам, *статистическими и структурными (детерминированными)*.

Статистические системы (С-системы) слабо интегрированы, состоят из функционально однотипных элементов, обладающих небольшими случайными (флуктуационными) отличиями друг от друга. Для С-систем характерно то, что:

- их многочисленные элементы («подсистемы») не связаны между собой непосредственно, а взаимодействуют преимущественно посредством общей среды;

- элементы взаимодействуют случайным образом; отсутствуют элементы, специализирующие на запоминании результатов внутрисистемного и межсистемного взаимодействия, т. е. накоплением информации занимаются все элементы системы;

- сами системы слабо интегрированы и качественно мало отличаются от простой суммы составляющих ее элементов (минимальная эмерджентность);

- их поведение определяется вероятностными законами;

- их высокая устойчивость к стрессорам определяется дублированием и взаимозаменяемостью элементов;

- восстановление численности их элементов за счет оставшихся (выживших) элементов;

- восстановление нередко происходит по типу гиперкомпенсации, следствием чего может быть повышение исходного уровня устойчивости [10];

- значительно снижено быстрое действие системы в целом по сравнению со скоростью реакции отдельных элементов;

Примеры С-систем: множество однотипных органелл в клетке, биологическая ткань, состоящая из достаточно однотипных клеток, популяция организмов и т. д.

Структурные (детерминированные) системы (Д-системы) состоят из качественно различных элементов (подсистем из разных видов С-систем), связанных друг с другом связями: от имеющих достаточно слабый характер, до существенных, определяющих четкую функциональную структуру и высокую степень интегрированности. Кроме этого, структурные системы могут иметь специализированные управляющие подсистемы, специальные запоминающие и исполнительные устройства. Примерами Д-систем являются: клетка, многоклеточный организм, сообщество. Следует сказать, что Д-системы образованы несколькими типами С-систем, в данном случае – уже подсистем. Именно стохастически организованные подсистемы обеспечивают специфические функции в Д-систем, свойства которых качественно отличается от простой суммы свойств составляющих ее элементов. Поведение Д-систем определяется динамическими закономерностями взаимодейст-

вия ее элементов. Устойчивость к внешним воздействиям обеспечивается за счет механизмов регулирования, обратной связи. Надежность функционирования Д-систем в естественных условиях повышается вследствие способности таких систем регулировать определенные свойства внешней среды или избегать неблагоприятных воздействий, т. к. выпадение (отказ) одного или большего числа элементов ведет к нарушению структуры системы и ее способности выполнять «заданные» генотипом или внешней средой функции, что может привести к гибели всей системы. Действие сублетальных доз/мощностей стресс-факторов приводит к депопуляции критических подсистем, за чем может последовать гиперрепопуляция численности их элементов за счет «наиболее приспособленных», что, в свою очередь, может повысить исходную устойчивость Д-системы.

В рамках каждого типа систем можно выделить системы с разной степенью интегрированности. Так, в начале XX века гидробиолог К. Петерсен, анализируя материал исследования морского бентоса, пришел к выводу, что сообщества состоят из несвязанных популяций, т. е. представляют собой статистические системы. С другой стороны, К. Мебиус в 1877 г, вводя понятие биоценоз, имел ввиду совершенно иные сообщества, в частности сообщество устричных банок, в котором, наоборот, имеется хорошо выраженный доминант и популяции тесно связаны и представляют собой некую систему. Попыткой «примирения» этих представлений яв-

ляется концепция МР-градиента (Мебиус-Петерсеновского), в соответствии с которой существует целый ряд биоценозов – от статистических до достаточно интегрированных систем. Все сообщества можно расположить в непрерывном градиенте их структуры соответственно условной близости к одному или другому полюсу со следующими характеристиками [11, 12] (табл.).

Параллели между М- и Р-сообществами и Д- и С-системами очевидны. Из одних и тех же элементов, вернее из систем одного и того же уровня организации, например, из клеток, могут образоваться системы разного типа – и детерминированные (трудовой коллектив), и стохастические (толпа). Очевидно, что в первом случае требуется специализация-дифференцировка элементов.

Иерархия систем вообще и биосистем в частности построена таким образом, что С-системы состоят из множества однотипных Д-систем предыдущего уровня, а сами С-системы являются подсистемами Д-систем следующего уровня. Например, конкретная ткань (С-система) состоит из множества клеток (Д-система), одновременно являясь одной из подсистем органа (Д-система). Таким образом, в этом случае нижний структурный уровень иерархии (например, клетка) связан с более высоким структурным (в данном случае с органом) посредством статистического уровня в виде множества интегрированных разнотипных тканей, образующих орган.

Таблица. Сравнительная характеристика типов сообществ в МР-градиенте

М-полюс	Р-полюс
<p>Доминирующая форма существенно модифицирует среду, изменяя характер биотопа. Влияет на доступность ресурсов для других членов сообщества. Доминирующая форма определяет преобладание биотических связей. Стабильность всего сообщества определяется стабильностью ценопопуляции доминанта. Гибель этой ценопопуляции приводит к гибели сообщества. Доминант, вероятнее – вид с продолжительным жизненным циклом, крупными размерами, образует колонии, имеет низкую резистентность.</p>	<p>Доминант формальный, статистический, не оказывает существенного влияния на формирование биотических взаимосвязей, не оказывает существенного воздействия на условия обитания других членов сообщества. Структура сообщества в большей мере определяется абиотическими факторами. Смена доминанта не имеет существенных, тем более катастрофических последствий для сообщества, носит характер флуктуаций. Доминант, вероятнее, вид с коротким жизненным циклом, малыми размерами, с выраженной подвижностью. Сообщество высокорезистентно.</p>

Идея чередований типов организации систем впервые была высказана А.А. Малиновским [13], который рассматривал чередование двух типов организации систем – дискретных (корпускулярных) и жестко организованных. Судя по описанию этих систем указанным автором, они соответствуют рассмотренным выше С- и Д-системам. До сих пор никто не пытался определить применимость идеи чередования типов систем к системам «крупных» уровней организации, например, к таким, как биоценозы и биосфера. Вероятно, надорганизменные и биокосные системы по типу их организации (без учета степени интегрированности в пределах одного типа организации системы) следует расположить в следующий ряд: организм (Д-система) – популяция (С-система) – сообщество (Д) – биоценоз (С) – живой покров, геомерида (Д). Кроме того, в структуре каждой системы могут быть элементы другого типа, т. е. существует определенная континуальность, которая, впрочем, может быть и слабо выраженной.

Перед тем, как рассматривать специфические механизмы эволюции систем указанных типов, выскажем такую гипотезу: Д-системы должны эволюционировать по типу номогенеза, а С-системы – селектогенеза. Отметим также, что далее будем рассматривать ситуацию прогрессивных эволюционных изменений, приводящих к увеличению исходного уровня устойчивости (приспособленности, адаптированности) систем, существующих достаточно долго, что становится возможным при определенном режиме и дозах/интенсивности действующих факторов.

Поскольку нас интересуют механизмы эволюции систем разного типа, необходимо также дать определение понятию «механизм явления (феномена)», под которым мы понимаем описание явления, установленного для системы конкретного уровня организации, с привлечением информации о поведении (реакции) элементов, составляющих данную систему. Например, механизмом реагирования клетки (Д-система) на облучение ионизирующей радиацией будет описание этой реакции с привлечением информации о реакции составляющих ее С-систем – комплексов органелл. С этой точки зрения механизм эволюции популяций следует рассматривать на уровне взаимодействия организменном, что, собственно говоря, и делается средствами популяционной генетики [14]. Оче-

видно, что механизмы адаптации систем разных типов к изменениям внешней и внутренней среды различны.

Для эволюционных преобразований С-систем преимущественное значение имеет влияние измененных факторов внешней среды, а для Д-систем – внутренней. Вероятно, в первом случае имеют место демулационные сукцессии, а во втором – экогенетические [15].

Ответом С-систем на воздействия внешней среды служит отбор наиболее эффективных, «наиболее приспособленных» генетически или эпигенетически, надежных, адаптированных элементов, предсуществующих или новообразованных за счет генетических или эпигенетических механизмов под влиянием внешнего стресс-фактора. Реакция Д-систем проявляется в изменении качественных характеристик составляющих ее элементов (С-подсистем, например, разных видовых популяций в сообществе), а также в изменении количества элементов (тех же С-подсистем) и отношений между ними [16]. Например, отбор одного типа элементов какой-либо С-подсистемы сохраняет или изменяет параметры ее функционирования, что, в свою очередь, приводит к изменению параметров функционирования всей Д-системы, поскольку модифицируются отношения между данной С-подсистемой и другими типами С-подсистем. Так, по мнению А.С. Северцова [17], «... микроэволюционный процесс, начавшись в той или иной популяции, автоматически приведет к изменению условий регулирования для остальных популяций сообщества, ... т. е. к филоценогенезу», поскольку разновидовые популяции в значительной степени коадаптированы. В конечном итоге может быть изменен исходный уровень устойчивости Д-системы. Другими словами, поведение Д-системы определенным образом детерминировано поведением ее частей (С-подсистем) и, наоборот, «поведение частей определяется законами целого», из чего следует, что такого рода эволюционные («исторические») преобразования представляют собой номогенетический процесс. Кажется вполне правомочным представлять и эволюцию биосферы, как Д-системы, в виде номогенеза.

Значительный вклад в разработку проблемы эволюции экосистем внес В.В. Жерихин [1], считавший, что «филоценогенез и филогенез – частные случаи биологической эволюции, подчиняющиеся ее общим закономер-

стям; различия между ними определяются различным характером индивидуального развития биocenотических систем и организмов». Ученый В.В. Жерихин под биocenозами понимает биотические системы, эволюция которых описывается понятием «филоценогенез», а под эволюцией организмов – эволюцию популяций организмов или филогенез. Таким образом, все, о чем говорит В.В. Жерихин, относится к уровню сообществ, т. е. к эволюции Д-систем. Он рассматривает явление сукцессии как ... детерминистический эквивалентный процесс, сходный с онтогенезом. ... роль детерминирующей индивидуальное развитие программы в сукцессионной системе исполняет сам набор реализованных ниш популяций. ... сукцессионная система, подобно вирусу, целиком состоит из своего «генетического материала». ... в филогенезе меняется фундаментальная ниша, а для филоценогенеза существенны изменения реализованных ниш... Сукцессионные системы эффективнее и с меньшими потерями осуществляющие оборот, получают преимущество и вытесняют менее эффективные» [1]. Неординарна мысль В.В. Жерихина, что эволюционируют *сукцессионные системы*, которые «... можно рассматривать как сообщества высшего порядка, в которых отдельные сообщества исполняют роль функциональных блоков» [1]. С нашей точки зрения, нет особой необходимости говорить о «сообществах высшего порядка», поскольку достаточно, как было уже сказано выше, рассматривать эволюцию сообществ за счет изменения параметров реализованных видовыми популяциями ниш. В конечном итоге сообщество достигает наиболее устойчивого состояния – климакса, сопровождающегося оптимизацией внутри него за счет совершенствования отношений между видовыми популяциями и межвидовой кооперацией (элементы коэволюции). Следует также согласиться с В.В. Жерихиным в том, что «сукцессионные системы ... образуют континуум по степени коадаптированности от стохастически сменяющихся абсолютных групп

пировок до полностью коадаптивных идеальных сукцессионных систем, завершающихся идеальными климаксами. Реальные системы, как и в случае отдельных сообществ, лишь в той или иной мере приближаются к этим предельным состояниям». Для начала филоценогенеза требуется не только достаточная (надпороговая) интенсивность воздействий стресс-факторов [17], но и направленность их на определенные критические («мишенные») популяции, например, растительные популяции, выполняющие в сообществе эдафические (определяющие ценотическую среду) функции. От характеристик эволюционных факторов также зависит тип эволюционных преобразований – когерентный или некогерентный [2].

Вопрос об эволюции биосферы неоднозначен и пока слабо разработан. Например, под ее эволюцией «... понимается необратимый процесс усложнения биотического круговорота веществ и потоков трансформации энергии как результат прогрессивной эволюции органического мира, одновременно протекающего в рамках биосферного, биocenотического, популяционно-видового и организменного уровней существования живого» [15]. В рамках предложенного выше выделения разных типов систем эволюция биосферы скорее всего проходит по типу эволюции Д-систем. Структурными элементами биосферы являются разнообразные биогеоценозы, каждый из которых представляет систему С-типа, между сообществами и биосферой в иерархической структуре располагается целый ряд систем, также с определенным чередованием С- и Д-типов. Может ли биосфера повысить уровень своей устойчивости, т. е. возможны ли явления, сходные с горемезисными эффектами на ее уровне? По мнению В.А. Красиловой [2], геологические кризисы, вызывая общую дестабилизацию среды, способны повлиять на устойчивость экосистем. В этой связи важен вопрос об эффектах, вызываемых деятельностью человека.

Литература

1. Жерихин В.В. Основные закономерности филогенетических процессов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 1997. 80 с.
2. Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.
3. Разумовский С.М. Закономерности динамики биocenозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
4. Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. Модель фенотипического разнообразия популяции в случайной среде. *Журнал общей биологии*. 1991. Т. 52, № 4. С. 499–508.
5. Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990. 223 с.
6. Садовский В.Н. Основания общей теории систем. М.: Наука, 1974. 290 с.

7. Биосфера и ноосфера. М.: Наука, 1989. 261 с.
8. Леонтьук А.С., Леонтьук Л.А., Сыкало А.И. Информационный анализ в морфологических исследованиях. Минск: Наука и техника, 1981. 160 с.
9. Ляпунов А.А. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука, 1980. 335 с.
10. Михеев А.Н. Гиперадаптация. Стимулированная онтогенетическая адаптация растений. К.: Фитосоцицентр, 2015. 423 с.
11. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. К.: Наук. думка, 1994. 307 с.
12. Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. К.: Академперіодика, 2011. 704 с.
13. Малиновский А.А. Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации. В кн. Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 271–277.
14. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 562 с.
15. Колчинский Э.И. Эволюция биосферы. Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 479–512.
16. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. 229 с.
17. Северцов А.С. Микроэволюция и филогенез. В кн. Эволюционная биология. Т. 1. Томск: Изд-во ТГУ, 2001. С. 89–105.

References

1. Zherykhyn V.V. The main regularities of the phylocoenogenetic processes: The author's abstract: Diss. ... doct. biol. science. Moskva, 1997. 80 p.
2. Krasyllov V.A. Unresolved problems of the theory of evolution. Vladivostok: DVNTS AN SSSR, 1986. 140 p.
3. Razumovsky S.M. Regularity of biocenosis dynamics. M.: Nauka, 1981. 231 p.
4. Aleshchenko G.M., Bukvareva E.N. Model of the phenotypic diversity of a population in a random environment. *Zurnal obshchey byolohyy*. 1991. T. 52, No. 4. P. 499–508.
5. Zhyrmunsky A.V., Kuzmin V.I. Critical levels in the development of natural systems. L.: Nauka, 1990. 223 p.
6. Sadovsky V.N. Foundations of the general theory of systems. M.: Nauka, 1974. 290 p.
7. The biosphere and the noosphere. M.: Nauka, 1989. 261 p.
8. Leontyuk A.S., Leontyuk L.A., Sykalo A.I. Information analysis in morphological studies. Mynsk: Nauka y tekhnika, 1981. 160 p.
9. Lyapunov A.A. Problems of theoretical and applied cybernetics. M.: Nauka, 1980. 335 p.
10. Mykhyeyev A.N. Hyperadaptation. Stimulated ontogenetic adaptation of plants. K.: Phytosociocenter, 2015. 423 p.
11. Protasov A.A. Freshwater periphyton. K.: Nauk. dumka, 1994. 307 p.
12. Protasov A.A. Life in the hydrosphere. Essays on general hydrobiology. K.: Akadempriyodyka, 2011. 704 p.
13. Malynovsky A.A. General features of biological levels and the alternation of types of organization. In the book. Development of the concept of structural levels in biology. M.: Nauka, 1972. P. 271–277.
14. Ly Ch. Introduction to Population Genetics. M.: Mir, 1978. 562 p.
15. Kolchynsky E. I. Evolution of the biosphere. The evolutionary theory in the USSR. L.: Nauka, 1983. P. 479–512.
16. Urmantsev Y.A. Symmetry of nature and the nature of symmetry. M.: Misl, 1974. 229 p.
17. Severtsov A.S. Microevolution and phylogenesis. In the book. Evolutionary biology. Tomsk: Izd-vo TGU 2001. P. 89–105.

MIKHYEYEV A.¹, PROTASOV A.²

¹ Institute of cell biology and genetic engineering of NAN of Ukraine, Ukraine, 03143, Kiev, Zabolotnogo str., 148, e-mail: mikhalex7@yahoo.com

² Institute of hydrobiology of NAN of Ukraine, Ukraine, 04210, Kiev, Heroyiv Stalingradu ave., 12, e-mail: protasov@bigmir.net

EVOLUTION OF THE STOCHASTIC AND STRUCTURAL TYPE ECOSYSTEM

The article attempts to apply a systematic approach to the consideration of types of existing systems to identify the specific evolution of ecosystems at different levels of organization. The conceptual main consideration of the problem of the specifics of the evolution of biotic systems at different levels of organization was the idea of the alternation of the types of their organization, namely, the statistical (C-system) and deterministic (D-system). For evolutionary transformations of C-systems (for example, populations), the influence of altered environmental factors is of primary importance, and for internal systems, for systems (for example, communities). The idea that the D-systems evolve according to the type of nomogenesis, and the C-system – selectogenesis is substantiated. Within the framework of the proposed isolation of different types of systems, the evolution of the biosphere probably proceeds according to the type of evolution of D-systems. Structural elements of the biosphere are diverse biogeocenoses, each of which represents a C-type system formed by the corresponding communities and elements of the environment.

Keywords: evolution, levels of organization, ecosystems, biosphere.

МІХЄЄВ О.М.¹, ПРОТАСОВ О.О.²

¹ Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України,
Україна, 03143, м. Київ, вул. Акад. Заболотного, 148, e-mail: mikhalex7@yahoo.com

² Інститут гідробіології НАН України,
Україна, 04210, м. Київ, просп. Героїв Сталінграда, 12, e-mail: protasov@bigmir.net

ЕВОЛЮЦІЯ ЕКОСИСТЕМ СТОХАСТИЧНОГО І СТРУКТУРНОГО ТИПУ

У статті зроблена спроба застосування системного підходу в частині розгляду типів існуючих систем для виявлення специфіки еволюції екосистем різного рівня організації. Концептуальною основою розгляду проблеми специфіки еволюції біотичних систем різних рівнів організації послужили уявлення про чергування типів їх організації, а саме, статистичного (С-системи) і детермінованого (Д-системи). Для еволюційних перетворень С-систем (наприклад, популяцій) переважне значення має вплив змінених факторів зовнішнього середовища, а для Д-систем (наприклад, спільнот) – внутрішньої. Обґрунтовується ідея того, що Д-системи еволюціонують по типу номогенеза, а С-системи – селектогенезу. В рамках запропонованого виділення різних типів систем еволюція біосфери, ймовірно, проходить по типу еволюції Д-систем. Структурними елементами біосфери є різноманітні біогеоценози, кожен з яких представляє систему С-типу, утворену відповідними спільнотами і елементами середовища.

Ключові слова: еволюція, рівні організації, екосистеми, біосфера.