

ДОКУМЕНТЫ И ПУБЛИКАЦИИ

DOI 10.24412/2076-8176-2021-3-117-135

О скоростях биологической эволюции (как мы писали статью)

В.Ф. ЛЕВЧЕНКО

Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН им. И.М. Сеченова,
Санкт-Петербург, Россия; lew@lew.spb.org

В 2016 г. авторским коллективом, состоящим из А.В. Яблокова, А.С. Керженцева и В.Ф. Левченко, была вчерне подготовлена статья «О скоростях биологической эволюции». Ввиду смерти А.В. Яблокова она так и не была тогда опубликована. Поскольку эта работа представляет определённый интерес с историко-научной точки зрения, текст этой статьи нами публикуется вместе с фрагментами электронной переписки между соавторами. Эти дискуссии, порой весьма длительные и жёсткие, позволяли в итоге разрешать терминологические споры, и результатом этого стало создание основ концепции управляемой эволюции биосферы.

Ключевые слова: биологическая эволюция, скорости эволюции, уровни организации биологических систем, биогеоценозы.

Посвящается светлой памяти моих коллег А.В. Яблокова и А.С. Керженцева, и памяти Э.И. Колчинского, предложившего мне опубликовать эти воспоминания.

Наш небольшой научный форум в Интернете «на троих» закончился со смертью Алексея Владимировича Яблокова 10 января 2017 г. Примерно через год — 6 февраля 2018 г. — умер и второй участник сообщества — Анатолий Семёнович Керженцев. Имена этих людей, безусловно, навсегда останутся в истории биологии.

Алексей Владимирович Яблоков (1933–2017) — доктор биологических наук, профессор, эколог, последние два десятилетия жизни много времени также посвящал политике. Окончил Московский государственный университет, ученик Н.В. Тимофеева-Ресовского. Значительную часть жизни проработал в Институте биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (Москва). Член-корреспондент



Рис. 1. А.В. Яблоков
Fig. 1. A.V. Yablokov

Российской академии наук с 1984 г., советник Российской академии наук, почётный иностранный член Американской академии искусств и наук с 1996 г. Автор или соавтор 30 книг по эволюционной биологии, генетике, биологии популяций, радиоэкологии и экологической политике. В его научных работах обсуждаются проблемы изменчивости млекопитающих (в том числе методы их неинвазивного исследования), проблемы сохранения живой природы и ресурсов, здоровья окружающей среды и людей. Крупнейший специалист по морским млекопитающим. Один из создателей концепции управляемой эволюции биосферы, построению которой были посвящены его последние годы жизни.

Анатолий Семёнович Керженцев (1936–2018) – доктор биологических наук, профессор, работал главным научным сотрудником лаборатории функциональной экологии в Институте фундаментальных проблем биологии РАН (Пушино). Родился в Чапаевске Самарской области. Организатор и руководитель Пушкинской биосферной станции экологического мониторинга Ока-Басин (1976–1986) и кафедры ЮНЕСКО по функциональной экологии в Пушкинском государственном университете (2010–2014). Создатель установки «Экотрон» (1997), имитирующей механизм функционирования экосистемы. Лауреат премии Правительства России (1997). Участник международного экспериментального мониторинга UVS-NOOR (1986–1998) с использованием наземных измерений, дистанционного зондирования и математического моделирования экосистем провинции Хунань (1998–2010). Сформулировал основы функциональной экологии – науки, изучающей функционирование экосистем. Автор более 250 публикаций по почвоведению и экологии, написал книги «Региональный экологический мониторинг» (1983), «Изменчивость почв в космосе и во времени» (1992), «Функциональная экология» (2006), «Лекции по функциональной экологии» (2014).



Рис. 2. А.С. Керженцев
Fig. 2. A.S. Kerzhentsev

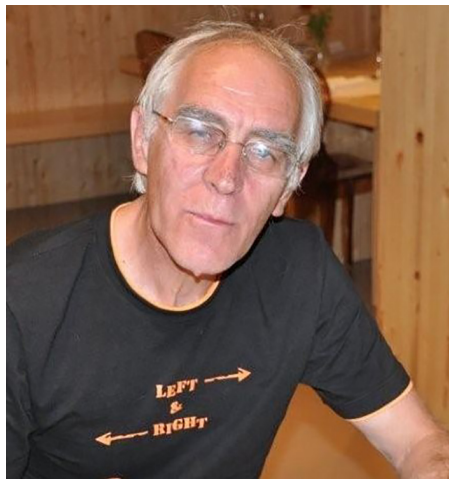


Рис. 3. В.Ф. Левченко
Fig. 3. V.F. Levchenko

Третий соавтор (являющийся также автором данной публикации) – Владимир Фёдорович Левченко – доктор биологических наук, по образованию – физик. Родился в Ленинграде в 1949 г., окончил кафедру ядерных реакций Ленинградского государственного университета. Эколог, член Союза журналистов Санкт-Петербурга. Работает в Институте эволюционной физиологии и биохимии РАН им. И.М. Сеченова (Санкт-Петербург), где является заведующим лабораторией. До середины 1984 г. работал астрофизиком в Физико-техническом институте им. А.Ф. Иоффе АН СССР (Ленинград). В 1987 г. участвовал в экспедиции Киевского зоологического института в зону Чернобыльской катастрофы. В.Ф. Левченко является автором нескольких оригинальных концепций в области эволюционной биологии, в частности концепции физической эволюции биосферы и концепции биологических кооперонов. Написал 5 монографий по эволюционной биологии. Последняя – «Эволюционная биосферология» издана в 2020 г. Автор или соавтор более 250 научных работ, которые опубликованы в журналах и книгах. Член нескольких российских и международных научных обществ.

* * *

Наше общение «на троих» продолжалось около шести лет, и практически каждый день мы обменивались идеями и соображениями друг с другом. В результате мы написали несколько статей, три из которых, посвящённые эволюции биосферы, а также (по терминологии А.В. Яблокова) «управляемой эволюции биосферы» были потом переизданы в виде небольшой книжки «Очерки биосферологии» (Яблоков, Левченко, Керженцев, 2015, 2016, 2017а, 2017б). Разумеется, в процессе такого общения обсуждались и другие вопросы, связанные главным образом с эволюцией и экологией. Алексей Владимирович образно называл такие ответвления от нашей главной темы «аппендиксами».

В этой публикации я хотел бы предложить вашему вниманию один из таких последних наших «аппендиксов», а именно заготовку статьи «О скоростях биологиче-

ской эволюции». Конечно, в ней не всё удачно, но, к великому сожалению, продолжению этой работы уже не суждено было произойти. Здесь мне хотелось бы отдать дань ушедшим и процитировать в первую очередь именно их, а не собственные рассуждения того времени.

В начале публикации приводится текст того, что в итоге получилось после наших обсуждений к 6 ноября 2016 г. (т. е. за два месяца до смерти Алексея Владимировича). Далее в хронологическом порядке идут с небольшой редакцией (главным образом, технической и грамматической) фрагменты нашей переписки до этой даты. Имена в дискуссиях приводятся так же, как это было в электронной переписке, а именно:

АВ или АЯ (он именно так всегда подписывался) – Алексей Владимирович Яблоков,

АС – Анатолий Семенович Керженцев,

ВФ – Владимир Фёдорович Левченко.

О скоростях биологической эволюции

Аннотация. Оценка скорости эволюционного процесса представляет не только теоретический интерес, но важна и для понимания возможности управления процессами, необходимыми для восстановления нарушенного в антропоцене биосферного равновесия. На основе обзора разных подходов к определению скорости эволюции делается вывод о необходимости рассмотрения проблемы скоростей эволюции применительно к разным уровням организации живого.

Введение

Оценка скорости эволюционного процесса представляет не только теоретический интерес, но важна и для понимания возможности управления процессами, необходимыми для восстановления, нарушенного в антропоцене биосферного равновесия (Яблоков, Левченко, Керженцев, 2015, 2016).

Ч. Дарвин [1872] (1991) был, вероятно, первым, кто количественно оценил скорость видообразования. Через несколько лет в 1866 г. Ч. Лайель количественно оценил скорости биогенного осадконакопления – похоже, тем самым косвенно оценив скорость биогеохимической работы морских экосистем.

Скорость эволюции – это характеристика изменения биологических структур и функций за единицу времени. Но проблема оказывается много сложнее, как только мы пытаемся определить скорость эволюции конкретных биологических структур и функций, начиная от молекулярно-генетических вплоть до особенностей строения живых организмов. Похожая ситуация складывается, и когда мы начинаем рассматривать совершенствование биохимических и биофизических свойств живого (например, процессов фотосинтеза и процессов обмена веществ).

Не простой оказывается и проблема времени – длительности или, по терминологии В.И. Вернадского [1927] (1989), «длени», которой посвящена огромная литература (рассмотрение которой не входит в нашу задачу). Цель статьи – не всесторонний анализ проблемы скоростей эволюции вообще, а вычленение проблемы скоростей эволюции на экосистемном уровне. Это требует, тем не менее, краткого анализа вопроса скоростей эволюции и на других уровнях организации живого.

1. О скоростях эволюции на молекулярном уровне

В 1960-е была выдвинута концепция «молекулярных часов» (Zuckerlandl, Pauling 1965; Кимура, 1985) – число нуклеотидных замен в эволюции филума почти постоянно и их число можно использовать в качестве мерил времени молекулярной эволюции. Затем выяснилось, что эта скорость разная для разных белков и частей генома (например, есть так называемые горячие точки хромосомы), а часы, построенные по изменениям в цитохроме, отличаются от построенных по изменениям в рибонуклеазе, скорость изменения структурных генов отличается от скорости эволюции регуляторных и т. д. Иные скорости изменения и у митохондриальных РНК. По-видимому, единицами эволюционного времени для того или иного белка можно считать среднее время, необходимое для того, чтобы в последовательности из 100 аминокислот появилась одна аминокислотная замена, или число замещений на кодон за определённое число лет.

В гомологичных белках разных организмов количество различий в аминокислотах обычно пропорционально времени их расхождения от общего предка. Зная количество различий по аминокислотам, можно вычислить время возникновения и скорость эволюции таксона. Этот же принцип справедлив и для различий по генам нуклеиновых кислот.

2. О скорости эволюции на онтогенетическом уровне

Проблема биологического времени в онтогенезе далека от понимания: пока предложены различные частные критерии, не складывающиеся в общую картину.

Дж. Холдейн в 1937 г. (Haldane, 1937) предложил считать изменение количественного признака (например, размера структуры) на 1% за тысячу лет за один «дарвин» – d . У беспозвоночных для морфологических признаков эти скорости варьируют от 0 до $3.7d$, у позвоночных – от 0 до $26.2d$. В ходе искусственного отбора эти скорости достигают $200\ 000d$ (Gingerich, 1983).

Для определения времени эмбрионального развития пойкилотермных (холоднокровных) животных предложен безразмерный показатель «детлаф» – продолжительность митотического цикла в период синхронных делений дробления (Dettlaff, Dettlaff, 1961; Детлаф, 1986).

В качестве счётчика внутреннего (индивидуального) времени у млекопитающих и птиц обсуждается также возможность использования числа ударов сердца. Оказалось, что общее число ударов сердца за жизнь составляет у всех млекопитающих (кроме человека) около 500 млн за жизнь. У карликовой землеройки (*Suncus etruscus*), весом два грамма, пульс – около 835 ударов/мин, у слона, весом три тонны, пульс – 30 ударов/мин, у синего кита, весом 150 тонн, пульс – 10 ударов/мин (Кулаев, 2006). Отсюда можно сделать вывод, что внутреннее биологическое время у землеройки течёт примерно в 83 раза быстрее, чем у кита.

Приведённые выше критерии скоростей эволюции оказываются очень частными, затрагивающими не особь как единицу эволюции на этом уровне и не её плохо известные пока управляющие онтогенетическим развитием генетические системы.

3. 0 скоростях эволюции на популяционно-видовом уровне

На этом уровне достигнута наибольшая ясность в проблеме скоростей эволюции.

Для возникновения нового вида позвоночных в среднем требуется сотни – тысячи поколений, и тысячи – десятки тысяч лет.

Скорость видообразования, определяемая по хорошо изученным непрерывным рядам ископаемых форм, составляет тысячи поколений (табл. 1).

Таблица 1. Примеры скоростей видообразования
(Грант, 1991; Яблоков, Юсуфов, 2006)

Род	Время, необходимое для образования нового вида	
	Число поколений	лет
<i>Raphia</i>	Несколько тыс.	≈ 6 000
<i>Bison</i>	2 000 — 4 000	10 000 — 16 000
<i>Arvicola</i>	150 000 — 250 000	300 000 — 350 000
<i>Columbia</i>	Несколько тыс.	5 000 — 10 000
<i>Hipparion</i>	Сотни тысяч	3 000 000

Среди млекопитающих в Европе в плио-плейстоцене¹ новый вид возникал в среднем за 900 тыс. лет (Грант, 1991).

Скорость эволюции отдельных признаков может быть многократно выше – распространение нового признака в популяции может занять всего несколько поколений (например, меланизм у пядениц, нечувствительность к варфарину у крыс и к конкретным пестицидам у насекомых).

При полиплоидии, аллополиплоидии (гибридизации) и в случае хромосомных перестроек, как полагал К.М. Завадский, форма видového ранга может возникнуть за несколько поколений. Однако превращение такого «потенциального вида» (представленного сначала отдельными особями, а потом – их мелкими группами) в «настоящий» вид занимает много поколений, необходимых для образования собственной экологической ниши. Исследование внутривидового хромосомного полиморфизма на больших выборках показывает, что все популяции насыщены такими формами (Воронцов, Ляпунова, Загоруйко, 1969).

На огромном палеонтологическом материале выделена практически удобная единица скорости эволюции – число новых родов, возникающих за один миллион лет (Simpson, 1944). С.В. Мейен (1984) предложил ещё более общее понятие – скорость таксономической эволюции, т. е. скорость возникновения таксономических групп разного ранга за миллион лет.

В каждой крупной таксономической группе (филуме) скорость эволюции менялась на разных этапах её развития (рис. 4 и рис. 5).

¹ Зубаков В.А. О тектонической подоплеке истории климата и органического мира полярных областей в плиоцене и плейстоцене. [Электронный ресурс]. URL: <http://evgengusev.narod.ru/xlii/zubakov-2009.html>

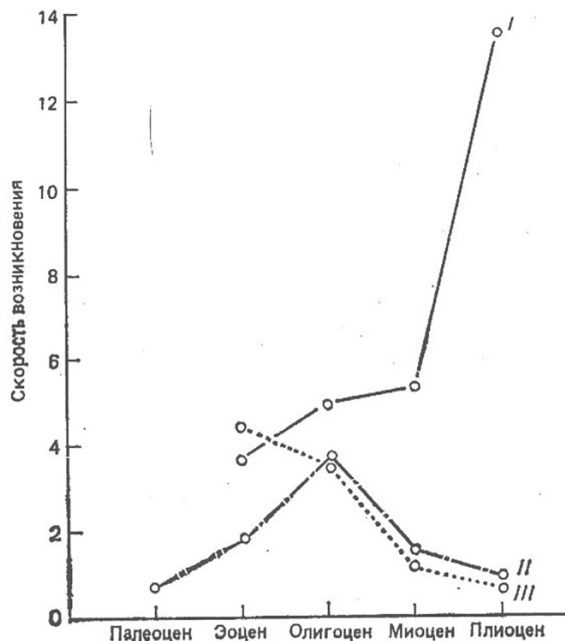


Рис. 4. Скорости возникновения родов (по оси ординат, за млн лет) в третичном периоде:

I — парнокопытные; II — нотоунгуляты; III — непарнокопытные (Грант, 1991)²

Fig. 4. The rates of emergence of new genera (on the ordinate, per million years) in the Tertiary period: I — artiodactyls; II — nototungulates; III — equids (Грант, 1991)

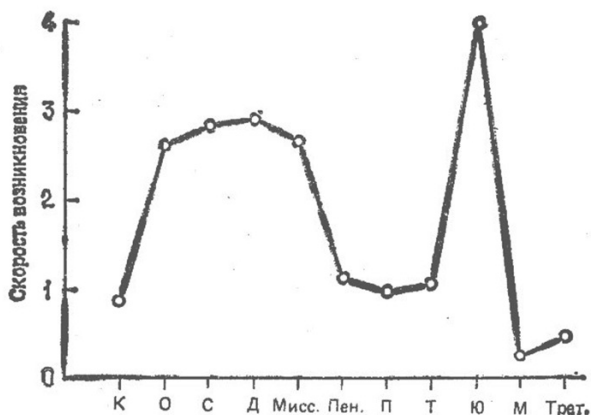


Рис. 5. Скорости возникновения новых родов брахиопод (на миллион лет, по оси ординат) от кембрия до третичного времени; по оси абсцисс — геологические периоды (Грант, 1991)

Fig. 5. The rates of emergence of new genera of brachiopods (per million years, on the ordinate) from the Cambrian to the Tertiary; on the abscissa — geological periods (Грант, 1991)

² Грант приводит эти данные со ссылкой на работу Симпсона — Simpson G.G., 1967.

Скорость эволюции на этом уровне можно определять и по скоростям возникновения видов-эндемиков в каких-то изолятах, возраст которых точно определён геологически.

4. 0 скорости эволюции на биогеоценотически-биосферном уровне

По аналогии с тем, что известно для молекулярно-генетического и популяционно-видового уровней, логично предположить, что и на этом – биогеоценотически-биосферном – уровне скорость эволюции должна быть выражена в изменениях элементарных эволюционных структур. Такими на этом уровне являются биогеоценозы – сокращённо БГЦ (Тимофеев-Ресовский, 1970).

Эволюционные события на БГЦ-уровне обладают важным общим отличием от событий на трёх других уровнях: здесь они вовлекают в процесс эволюции живое ещё и неживое вещество.

Цикл метаболизма современных экосистем замкнут на 90–99% их общей массы (экомассы). Это значит, что отходы метаболизма составляют 1–10% и включают потери вещества в атмосферу (газы), в гидросферу (растворы) и в литосферу (коллоиды, биоминералы). Газы и растворы быстро распространяются за пределы БГЦ, но тем не менее каждый БГЦ формирует при этом свою специфическую композицию биоминералов. Современная наука пока не в состоянии выделять их, однако может выделять общие композиции для функционально близких БГЦ. Так, комплексы степных БГЦ откладывают разнообразные лессы, лесных – разного рода покровные суглинки, тропических гилей – разные красноцветные латериты. Мощность этих слоёв в геологическом разрезе может указывать на длительность существования данного комплекса БГЦ на данном пространстве.

Первичные эволюционные изменения БГЦ касаются приобретения или утраты представительства тех или иных видов экосистем (понимая под экосистемой в данном случае все стадии сукцессии) (Левченко, 1990, 2004). Ни сейчас, ни в обозримом будущем точно определить число видов (за исключением представителей позвоночных и высших растений) в БГЦ вряд ли возможно.

Пример: Белгородский чернозём – степь (Керженцев, 2017b).

Разрез вскрыл толщу 6,5 метра. Нижние 0,5 метра представлены песками и расщеплёнными гранитными валунами. Этот слой представляет собой продукты механического выветривания скальных пород в экстремальных условиях арктического климата в непосредственной близости ледника.

Следующий слой, от 6 до 4 метров содержит четко выделяемые разные слои седиментации – от тёмно-бурых бескарбонатных глин до жёлто-бурых карбонатных лесов. Они маркируют последовательное существование на этой территории лесотундры, хвойных, смешанных, лиственных лесов, лесостепи и, наконец, степи. Средняя скорость седиментации составила для БГЦ:

- лесотундры – 0,1 мм/год;
- хвойных лесов – 0,2 мм/год;
- смешанных лесов – 0,3 мм/год;
- лиственных лесов – 0,3 мм/год;
- лесостепи – 0,4 мм/год.

В последнюю тысячу лет в степных БГЦ скорость седиментации составила 40 см за 1 тыс. лет, т. е. около 0,4 мм/год.

Из этих цифр следует, что время жизни каждого биома на этой территории измеряется 1–2 тыс. лет (десятками циклов сукцессии БГЦ), а время перехода от одного биома к другому – сотнями лет (1–2 цикла сукцессий).

Границу во времени между старым и новым БГЦ можно пока грубо уловить в биогенных осадках по смене руководящих форм и, возможно, палинологическим анализом. В будущем, несомненно, будут разработаны более тонкие методы.

Обсуждение

Основываясь на взглядах ряда исследователей, мы рассматриваем скорость эволюции как число структурно-функциональных изменений за единицу физического (годы) или биологического (число поколений) времени. Не найдено общего для всего живого критерия скорости эволюции, и, возможно такого общего для всех уровней организации живого критерия и не существует. Кроме того, важно отметить, что:

- скорость эволюции может быть различной в разных таксономических группах, а в ходе развития такой группы – разной на разных этапах;
- скорость эволюции может быть различной для разных органов и физиологических систем;
- скорость эволюции может быть различной для разных структурно-функциональных (морфологических, молекулярно-генетических и др.) характеристик.

Эта гетерогенность выражается и в описанной А.Н. Северцовым неравномерности эволюционного развития крупных групп: короткие периоды возникновения ароморфозов сменяются продолжительными периодами развития идиоадаптаций – адаптивной радиации (Северцов, 1939).

Эта же неравномерность скоростей эволюционного процесса на макроэволюционном этапе популяционно-видового уровня определяет неравномерность преобразования органов и функций и физиологических систем.

Хотя на скорость эволюции, несомненно, влияют внутренние факторы, которые определяют диапазон возможных изменений, определяющим является внешний – вектор естественного отбора.

Известный со времён Дарвина факт, что искусственный отбор может быть тысячекратно сильнее естественного, даёт основания надеяться, что возможно создание новых антропогенных БГЦ с заданными свойствами, подходящими для «ремонта» опасно нарушенной человеком биосферы.

Дополнение

Как мы обсуждали эту небольшую, так и оставшуюся незаконченной, статью (В сносках даются мои краткие объяснения по тексту писем)

October 25, 2016

От А.В.Яблокова (АЯ):

ВФ! Но там надо еще писать какое-то огромное резюме на английском и аннотацию так?³

Все эти дни много думаю об «аппендиксах» — небольших ответвлениях от нашей трилогии⁴. Вы как-то промолчали насчет скоростей эволюции. Есть у Вас соображения?

И промолчали насчет порогов, которые перейдены уже. Есть ли тут какие-то соображения — или я буду морщить мозги индивидуально?⁵ И еще — как Вы видите вообще развитие нашей коллаборации?

Ваш

АЯ

October 26, 2016

От В.Ф.Левченко (ВФ):

Дорогой Алексей Владимирович!

Я, действительно, промолчал про скорости, т. к. толком не вник еще в текст АС. У нас в ИЭФБ недельная юбилейная конференция закончилась только в субботу (кстати, делал сообщение о кооперонах (Левченко, Котолупов, 2010; Левченко, 2012) — эволюция биосферы, как кооперативной системы; вызвало большой интерес). Накопилось множество текущих мелких дел, и сосредоточиться не было возможности. Мои соображения на данный момент касаются того обстоятельства, что как и у организмов, так и у экосистем существует внутреннее время, т. е. нельзя все сводить к астрономическому времени⁶.

Например, у млекопитающих, кроме человека, внутреннее время — это число ударов сердца (конечно, с разбросом по разным видам), и мышь и слон живут примерно одно число этих ударов. У птиц — два сгущения, в частности врановые живут существенно больше. А человек должен бы умирать в 25–30 лет, но живет как бы по второму разу (как многолетники :-), а некоторые по третьему и даже четвертому (как Вы :-). Зачем так Природа придумала и почему — остается пока гадать и спрашивать у С.В. Кричевского. Это все к тезису о внутреннем времени. Оно может «не успевать» за астрономическим, а может и перегонять его, если жизнь слишком бурная и без должного восстанавливающего отдыха. Но главная проблема — как это все измерять?

Эта же проблема и для «порогов». С одной стороны понятно, что они определяются необратимыми изменениями, после которых возврат к исходному состоянию невозможен.

³ Речь идет о журнале *Philosophy & Cosmology* (Киев), где в итоге были опубликованы наши статьи.

⁴ Имеются в виду три наши статьи (Яблоков, Левченко, Керженцев, 2015, 2016, 2017b).

⁵ Речь идет о необратимых изменениях системы при сильных воздействиях, когда система теряет «упругость».

⁶ Далее в тексте приводятся некоторые сведения из доклада Б.С. Кулаева и частных бесед с ним в нашем Институте (см.: Кулаев, 2006).

Но, опять же, как это измерить? Особенно, учитывая, что живое постоянно пытается адаптироваться, причем иногда совершенно неожиданным образом.

Эти вопросы крутятся где-то у меня в подсознании, но пока ответы не выкристаллизовались, а говорить, чтобы что-то сказать, не хочется. Но я не забываю о них.

Из «боксовых» проблем меня интересует сейчас чисто философская «проблема аквариума»⁷ — если помните, это о том, до каких пор имеет смысл поддерживать рост населения, используя технические средства.

Что касается нашего (Вы, АС и я) сотрудничества, то оно меня вполне устраивает. Конечно, особенно с АС иногда бывают некоторые трения, но они все оказываются разрешимыми, тем более, что чаще всего они связаны с терминологией. К сожалению, молодые люди обычно не интересуются столь философскими вопросами как мы (не доросли еще :-), так что остаются люди из поколения в районе 50-и и старше, с которыми можно на эти темы продуктивно беседовать. Но учеников здесь у меня пока нет. Так что надеюсь на продолжение нашего сотрудничества.

Ваш,
ВФ

29 October 2016

От В.Ф.Левченко (ВФ):

Дорогой Анатолий Семенович!

Перечитал еще раз более внимательно Вашу замечательную статью о почвах⁸. Все очень убедительно, во всяком случае, для такого непрофессионала в этих делах, как я. Механизмы утилизации не востребуемых педоценозами отходов описаны достаточно четко. У меня только один вопрос остался, который Вы немного обсуждали с АВ: как Вы предлагаете оценивать скорости эволюции? В статье об этом не говорится прямо, речь идет о механизмах. Как бы связать эти геологические изменения с биологическими — вот в чем вопрос? И как измерять время для этих процессов? Оно ведь здесь не просто астрономическое, а какое-то внутреннее для экосистем.

Ваш,
ВФ

October 29, 2016

От А.С.Керженцева (АС):

Дорогой Владимир Федорович!

Каждая экосистема адаптируется к определенному диапазону климатических условий и функционирует в нем до тех пор, пока эти условия не изменятся. После установления новых условий экосистема путем метаморфоза адаптируется к ним и функционирует до следующих изменений климата. При этом каждая экосистема оставляет в качестве отходов метаболизма определенный тип седиментов осадочных пород. Эти седименты хранятся в виде слоев осадочных пород и видны на геологическом обнажении или в стратиграфической колонке результатов бурения. Состав слоя седиментов говорит о том, какая экосистема

⁷ См.: Яблоков, Левченко, Керженцев, 2017а; раздел «Проблема, которую мы не успели обсудить».

⁸ В связи со смертью А.С. Керженцева в 2017 г. не ясно, где полностью опубликована статья, черновик которой здесь обсуждается. Идеи и некоторые материалы см. в: Керженцев, 2017а, 2017б.

оставила этот слой осадков, а мощность этого слоя указывает на продолжительность периода существования на данной территории этого типа экосистем. Порядок отложения слоев говорит о том, в каком порядке и через какое время происходила смена конкретных типов экосистем. На этой основе можно просчитать как менялись климатические условия на протяжении времени, охваченного слоями геологического обнажения. Это и есть реперы эволюционных изменений не только наземных, но и водных экосистем. Сейчас известно очень мало: степные экосистемы откладывают лессовые породы, лесные — покровные суглинки, тропические экосистемы — латериты. Надо изучать отложения современных экосистем и классифицировать их как азбуку геологического календаря.

АС

November 04, 2016

От А.В.Яблокова (АЯ):

Коллеги,

посылаю то, что получилось у меня по скоростям. Прошу оценить, не изобретение ли это велосипеда, и если согласны в главном (разные критерии скорости на разных уровнях организации), то [нужно] подключаться к дополнениям, изменениям и проч.

Ваш

АЯ

November 04, 2016

От А.С.Керженцева (АС):

Дорогие АВ и ВФ! Посылаю свои дополнения к тексту АВ по скорости эволюции, в приложении текст, рисунок и таблица.

(ниже из приложения приведены только текст и таблица)

В качестве примеров могу привести разрез Белгородского чернозема, который я Вам уже отправлял, и новый расчет слоев Большого Каньона (Аризона, США).

Жизненные циклы экосистем определяются циклом сукцессии. Климатическая экосистема достигнув максимального возраста погибает, чтобы возродиться через несколько переходных стадий сукцессионного цикла. Продолжительность цикла зависит от типа экосистем и экологических условий их существования. Как правило, она соразмерна времени жизни вида эдификатора фитоценоза: для лесных экосистем 200 — 300 лет, для травянистых — 50 — 100 лет, для болотных — 500 — 1000 лет. При стабильном климате сукцессионные циклы повторяются без существенных изменений структуры экосистемы и она существует долго в стабильном состоянии (с теми или иными флуктуациями). При длительном отклонении климатических условий от оптимальных (средних многолетних) происходит адаптация экосистемы к новым условиям, которая продолжается в течение 1 — 2 сукцессионных циклов (метаморфозы). Это означает превращение одного типа экосистемы в другой, существующий рядом в условиях, близких к тем, в которых оказалась данная экосистема. Так экосистемы реагируют на колебания климата в сторону потепления или похолодания, манипулируя наличным набором экосистем биосферы.

Эволюционные изменения экосистем с появлением новых типов происходят при освоении новых территорий, ранее недоступных биоте, то есть при внедрении в область анабиоза. Для этого экосистема должна «изобретать» новые виды и новые коопероны, способные существовать в неблагоприятных условиях. Так сформировались по градиенту дефицита тепла и влаги экосистемы гилей, широколиственных, жестколиственных, мелколиственных, хвойных лесов, лесостепей, лесотундры, степей, саванн, прерий, памп, полупустынь, арид-

ных и арктических пустынь. В результате последовательной эволюции экосистем сформировалась биосфера — экосистема глобального масштаба, способная к саморегуляции.

Колебания климата Земли от периодов оледенения до периодов аридизации сопровождаются миграцией природных зон в сторону полюсов (потепление) или в сторону экватора (похолодание). Наступление экстремальных условий уничтожает экосистемы, оказавшихся в зоне фронтального воздействия экстремальных условий и вызывает метаморфозы экосистем, удаленных от фронта воздействия. По мере отступления экстремальных условий и наступления периода климатического оптимума, происходит восстановление нарушенной природной зональности путем перемещения их в обратном порядке с определенными потерями и приобретениями на популяционно-видовом уровне, что может отразиться на составе восстановленных экосистем в форме эволюционных изменений.

Каким образом можно измерить эти превращения экосистем в течение климатического оптимума и экстремальных изменений климата в сторону потепления и похолодания?

Известно, что цикл метаболизма экосистем замкнут на 90 — 99% их общей массы (эктомассы). Это значит, что отходы метаболизма составляют 1 — 10% и включают потери вещества в атмосферу (газы), в гидросферу (растворы) и в литосферу (коллоиды, биоминералы). Каждый тип экосистем формирует свой состав биоминералов: степные экосистемы откладывают лессы, лесные — покровные суглинки, тропические гилеи — красноцветные латериты. Мощность этих слоев в геологическом разрезе указывает на время существования данного типа экосистем на данной территории.

Пример 1. Белгородский чернозем.

Разрез вскрыл толщу 6,5 метра. Нижние 0,5 метра представлены песками и растворенными гранитными валунами. Этот слой представляет собой продукты механического выветривания скальных пород в экстремальных условиях арктического климата в непосредственной близости ледника.

Следующий слой от 6 до 4 метра сформировался при отступлении ледника в условиях активного криогенеза, при котором сформировались трещиноватые мерзлотные и болотные почвы, оставившие полигональный рельеф и большую массу отмершего органического вещества (скорее всего, торфа). После полного отступления ледника начался период голоцена, который продолжается 10 — 12 тысяч лет. За это время сформировалась лесотундра, хвойные, смешанные, лиственные леса, лесостепи и, наконец, степи. Периоды их формирования на стенке разреза оставили свои следы в виде разного состава седиментов от темнобурых бескарбонатных глин, до желто-бурых карбонатных лессов. За 10 тыс. лет голоцена накопилось 4 метра осадочных пород. Это значит, что средняя скорость седиментации составила 0,4 мм/год. С такой скоростью седиментация лесса продолжается и в наше время — 40 см за 1 тыс. лет.

Пример 2. Слои Большого Каньона (Аризона, США).

На рисунке⁹ выделено 12 слоев осадочных пород, обнаженных размывом реки Колорадо. Почти все они морского происхождения, за исключением слоя 4 с отпечатками растений и слоя 8 — пресноводного известняка. Только у одного слоя указана мощность — 150 метров, — мощность остальных я рассчитал по масштабу рисунка. Скорость седиментации отходов метаболизма морских экосистем я принял на два порядка меньшую, чем для наземных экосистем — 0,004 мм/год и составил таблицу, в которой рассчитал время формирования каждого слоя Большого Каньона. Общая мощность отложений получилась 870 метров, а время формирования этой толщи 222,4 млн лет. У авторов рисунка время рав-

⁹ Здесь не приводится.

но 295 млн лет, а общая глубина Каньона в тексте указана 1800 метров. Можно взять более точные данные у геологов и точнее рассчитать время смены слоев седиментов не только по этому обнажению, но и по другим подобным. Важно то, что экосистемы оставляют неизгладимые следы своего пребывания в конкретном месте и в конкретный период геологической истории Земли. Надо научиться читать этот надежный календарь природы, который гораздо точнее других методов отражает реальный возраст осадков, последовательность их отложения и время перехода одного типа экосистем в другой.

Таблица. Слои седиментов Большого каньона (Аризона, США)

№	Название и характеристика слоя	Мощность, метры	Время накопления, млн лет
1	Известняк Кайбаб, 250 млн лет. Песчаный известняк и лежащий под ним песчаник	30,0	7,5
2	Образование Тровип, 255 млн лет. Темнее вышележащего, цвет от желтого до серого, состоит из тех же пород	70,0	17,5
3	Песчаник Коконино, 260 млн лет. Чистый кварцевый песок от белого до кремового цвета	100,0	25,0
4	Глинистый сланец Гермит, 265 млн лет. Глубокого ржаво-красного цвета. Содержит окаменелые останки папоротников, хвойных и других растений, окаменелые следы животных	50,0	12,5
5	Группа Супаи, 285 млн лет. Сланец, смешанный с небольшими вкраплениями известняка и песчаника, цвет от красных сланцевых до желтовато-коричневых песчаниковых каменных покрывашек	200,0	50,0
6	Каньон Сюрприз, 335 млн лет. Неоднородный по глубине, отложения песка и ила в речных эстуариях	5,0	1,2
7	Известняк Рэдволл, 335 млн лет. Образует отвесную скалу высотой 150 м, естественный барьер между верхней и нижней частью Каньона. Глубоким красным цветом обязан окислам железа из вышележащих слоев, которые стекают вниз и окрашивают поверхность слоя. Многочисленные морские окаменелости, включая кораллы и улиток	150,0	37,5
8	Известняк Темпл-Бьютт, 350 млн лет. Состоит из пресноводного известняка в восточной, и доломита в западной части Каньона, цвет от пурпурного до серого или кремового	5,0	1,2
9	Известняк Муав, 515 млн лет. Известняк разделен пластинами песчаника и сланца, серого цвета, содержит мало окаменелостей	10,0	7,5
10	Сланец Брайи-Эйнджелл, 530 млн лет. Глинистый сланец с примесью песчаникового известняка, цвет неоднородный, преобладают зеленые тона с оттенком серого, коричневого и желтовато-коричневого. Встречаются окаменелости морских животных, таких как трилобиты и брахиоподы (плеченогие)	150,0	37,5
11	Песчаник Тапитс, 545 млн лет. Средне и грубозернистый песчаник. В верхней части заметны волнообразные следы, оставленные океанскими волнами древнего Кембрийского моря. Цвет темно-коричневый, встречаются окаменелости трилобитов и брахиопод	30,0	7,5
12	Сланец Вишну, 545 млн лет. Самый нижний слой, твердый черный осадочный камень, образовавший первоначальную горную цепь. Один из древнейших камней на планете образовал основание Каньона	70,0	17,5
	Всего:	870,0	222,4

5 November, 2016

А.В. Яблоков (АЯ):

(фрагмент ответа АВ на приведенный выше текст АС)

АС!

Мои комменты (их много!) по тексту Вашего письма ниже. Вы пишете:

АС: Жизненные циклы экосистем определяются циклом сукцессии. Климатическая экосистема достигнув максимального возраста погибает, чтобы возродиться через несколько переходных стадий сукцессионного цикла.

АВ: Мне кажется, мы не вводили нигде ранее понятие «жизненного цикла экосистем». Если это цикл, то какое отношение он имеет к эволюции? Судя по всему жизненный цикл БГЦ (в Вашем понимании) — это полный аналог поколения на популяционно-видовом уровне.

АС: Продолжительность цикла зависит от типа экосистем и экологических условий их существования. Как правило, она соразмерна времени жизни вида эдификатора фитоценоза: для лесных экосистем — 200 — 300 лет, для травянистых — 50 — 100 лет, для болотных — 500 — 1000 лет. При стабильном климате сукцессионные циклы повторяются без существенных изменений структуры экосистем, и она существует долго в стабильном состоянии (флуктуации).

АВ: Что такое «время жизни вида эдификатора»? Виды обычно живут миллионы лет.

АС: При длительном отклонении климатических условий от оптимальных (средних многолетних) происходит адаптация экосистемы к новым условиям, которая продолжается в течение 1 — 2 сукцессионных циклов (метаморфозы).

АВ: Нельзя ли посмотреть публикации — примеры такого метаморфоза? (То есть, как я понимаю, гибели одного БГЦ и возникновения нового БГЦ).

И разве только климатические условия — причина? А биотические факторы?

АС: Это означает превращение одного типа экосистемы в другой, существующий рядом в условиях, близких к тем, в которых оказалась данная экосистема. Так экосистемы реагируют на колебания климата в сторону потепления или похолодания, манипулируя наличным набором экосистем биосферы.

АЯ: Что такое «тип экосистемы»?

И еще: «...экосистемы реагируют..., манипулируя наличным набором экосистем» — ??

....

Дальнейший Ваш текст включен в статью.

АЯ

05.11.16

От В.Ф.Левченко (ВФ):

Оценивать скорости эволюции экосистем по седиментам, горизонтам, изменению почв, на что намекает АС, — хорошая идея. Но меня волнует еще вопрос времени — линейно ли оно для экосистем? Точнее — оно течет все время так же с их колокольни, как и астрономическое?

Ниже — мои замечания по тексту АВ (фрагмент).

(...)

АВ: В самой общей форме, несомненно, что скорость эволюции — сумма эволюционных изменений за единицу времени.

ВФ: что это за сумма? Каких изменений?

АВ: Но проблема оказывается много сложнее, как только мы пытаемся определить скорость эволюции конкретных биологических структур и функций, начиная от молекулярно-генетических до особенностей строения живых организмов, и совершенствования биохимических и биофизических свойств живого (например, процессов фотосинтеза и процессов обмена веществ).

ВФ: Здесь то же самое, что и с прогрессом: нельзя одним параметром оценивать многомерный процесс, не делая дополнительных предположений, отражающих тот или иной подход.

АВ: Не простой оказывается и проблема времени («дления» — В.И. Вернадский), которой посвящена огромная литература (рассмотрение которой не входит в нашу задачу). Цель очерка — не всесторонний анализ проблемы скоростей эволюции вообще, а вычленение проблемы скоростей эволюции на экосистемном уровне. Это требует, тем не менее, краткого анализа вопроса скоростей эволюции и на других уровнях организации живого.

1. О скоростях эволюции на молекулярном уровне

В 1960-е была выдвинута концепция «молекулярных часов» (Цукенканл, Полинг 1960, Кимура 1970) — число нуклеотидных замен в эволюции филума постоянно и их число можно использовать в качестве мерил времени молекулярной эволюции. Затем выяснилось, что эта скорость разная для разных белков.

ВФ: и частей генома — например, есть т.н. «горячие точки» хромосомы,

АВ: и часы, построенные по изменениям цитохрома, отличаются от построенных по изменениям рибонуклеазы, а скорость изменения структурных генов отличается от скорости эволюции регуляторных.

ВФ: Иные скорости их изменения и у митохондриальных РНК.

АВ: Единицами эволюционного времени для данного белка можно использовать среднее время, необходимое для того, чтобы в последовательности из 100 аминокислот появилась одна аминокислотная замена, или число замещений на кодон за определенное число лет.

(...)

ВФ

Заключение

В приведённых выше фрагментах обсуждения я попытался продемонстрировать, каким образом мы занимались теоретической биологией, стараясь осмыслить огромное количество идей и фактов, имеющих отношение к эволюции жизни на планете. Не всегда сразу нам удавалось найти общий язык, так как каждый из нас был специалистом в своей области со своей терминологией и пришёл к проблемам эволюции своим собственным путём. Тем не менее, дискуссии, порой весьма длительные и жёсткие, позволяли в итоге разрешать терминологические споры, и результатом этого было создание нами основ концепции управляемой эволюции биосферы (Яблоков, Левченко, Керженцев, 2017b). Очень хотелось бы надеяться, что мы работали не зря, а наши подходы окажутся востребованными.

Литература

- Вернадский В.И.* Биосфера и ноосфера. М.: Наука, (1927)1989. 261 с.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Загоруйко Н.Г.* Сравнительная кариология и становление изолирующих механизмов в роде *Marmota* // Зоологический журнал. 1969. Т. 48. № 3. С. 317–334.
- Грант В.* Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь : Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб.: Наука, 1991. 539 с.
- Детлаф Т.А.* Часы для изучения временных закономерностей развития животных // Конструкции времени в естествознании: на пути к пониманию феномена времени. Ч. I. М.: изд-во Московского университета, 1986. С. 135–151.
- Керженцев А.С.* Породообразующая роль биоты // Вестник Российской академии наук. 2017а. Т. 87. № 6. С. 57–63.
- Керженцев А.С.* Участие экосистем в формировании осадочных пород // Теоретическая и прикладная экология. 2017б. № 2. С. 47–51.
- Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Наука, 1985. 394 с.
- Кулаев Б.С.* Эволюция гомеостаза в биологическом пространстве — времени. М.: Научный мир, 2006. 229 с.
- Левченко В.Ф.* Эволюция биосферы до и после происхождения человека. СПб.: Наука, 2004. 168 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 // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2010. Т. 46. № 6. С. 84–92.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И.* Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 619–631.
- Мейен С.В.* Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 7–32.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 625 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.
- 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.
- Яблоков А.В., Левченко В.Ф., Керженцев А.С.* Очерки биосферологии. 2. Биосфера как живая система. Об особенностях эволюционного процесса на биосферном уровне // Philosophy & Cosmology. 2016. Vol. 17. С. 153–175.
- Яблоков А.В., Левченко В.Ф., Керженцев А.С.* Очерки биосферологии. 3. О гармонизации взаимоотношений человека и биосферы // Philosophy and Cosmology. 2017а. Vol. 18. С. 52–83.
- Яблоков А.В., Левченко В.Ф., Керженцев А.С.* Очерки биосферологии. СПб.: ISVOE, 2017б. 150 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.* Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 2006. 318 с.
- Detlaff T.A., Detlaff A.A.* On relative dimensionless characteristics of the development duration in embryology // Arch. Biol. (Liege). 1961. Vol. 72. P. 1–16.
- Gingerich P.D.* Rates of evolution: effects of time and temporal scaling // Science. Oct. 14, 1983. Vol. 222. № 4620. P. 159–161.
- Haldane J.B.S.* A Dialectical Account of Evolution // Science & Society. 1937. Vol. 1. № 4. P. 473–486.
- Simpson G.G.* Tempo and mode in evolution. New York: Columbia University Press, 1944. 237 p.
- Zuckerkanndl E., Pauling L.* Molecules as documents of evolutionary history // Journal Theoretical Biology. 1965, March. Vol. 8. № 2. P. 357–366.

On the rates of biological evolution (how we wrote this article)

VLADIMIR F. LEVCHENKO

Institute for the History of Science and Technology named after Sergey I. Vavilov, St. Petersburg
Branch, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia; lew@lew.spb.org

In 2016, a team of authors that consisted of A.V. Yablokov, A.S. Kerzhentsev, and V.F. Levchenko drafted an article, “On the rates of biological evolution,” in draft form. It has never been published, however, due to the death of A.V. Yablokov. With this work being of a certain interest from the historico-scientific standpoint, we are publishing the text of this article together with the fragments of electronic correspondence between its co-authors. These discussions, at times very lengthy and tough, allowed in the end to resolve terminological disputes, and resulted in the creation of foundations for the concept of controlled evolution of the biosphere.

Keywords: biological evolution, rates of evolution, levels of organisation of biological systems, biogeocenoses.

References

- Darwin C. ((1859)1991). *Proiskhozhdenie vidov* [On the Origin of Species], St. Petersburg: Nauka. (in Russian).
- Dettlaff T.A. (1986). Chasy dlia izucheniia vremennykh zakonomernostei razvitiia zhivotnykh [Clock for the study of temporal patterns of development of animals], *Konstruktsii vremeni v estestvoznanii: na puti k ponimaniu fenomena vremeni. Ch. I* [Constructions of time in natural science: on the way to understanding the phenomenon of time. Part I] (pp. 135–151), Moscow: izdatel'stvo Moskovskogo universiteta. (in Russian).
- Dettlaff T.A., Dettlaff A.A. (1961). On relative dimensionless characteristics of the development duration in embryology // *Arch. Biol. (Liege)*, 72, 1–16.
- Gingerich P.D. (1983). Rates of evolution: effects of time and temporal scaling, *Science*, Oct. 14, 1983, 222 (4620), 159–161.
- Grant V. (1991). *Evolutsionnyi protsess* [Evolutionary Process], Moscow: Mir. (in Russian).
- Haldane J.B.S. (1937). A Dialectical Account of Evolution, *Science & Society*, 1 (4), 473–486.
- Kerzhentsev A.S. (2017a). Porodoobrazuiushchaia rol' bioty [The rock-forming role of biota], *Vestnik RAN* [Herald of the Russian Academy of Sciences], 87 (6), 57–63. (in Russian).
- Kerzhentsev A.S. (2017b). Uchastie ekosistem v formirovanii osadochnykh porod [The participation of ecosystems in the formation of sedimentary rocks], *Teoreticheskaia i prikladnaia ekologiya* [Theoretical and Applied Ecology], 2, 47–51. (in Russian).
- Kimura M. (1985). *Molekuliarnaia evoliutsiia: teoriia neitral'nosti* [Molecular Evolution: Theory of Neutrality], Moscow: Nauka. (in Russian).
- Kulaev B.S. (2006). *Evoliutsiia gomeostazisa v biologicheskom prostranstve — vremeni* [Evolution of homeostasis in biological space-time], Moscow: Nauchnyi mir. (in Russian).
- Levchenko V.F. (2004). *Evoliutsiia biosfery do i posle proiskhozhdeniia cheloveka* [Evolution of the biosphere before and after human origin], St. Petersburg: Nauka. (in Russian).
- Levchenko V.F. (2012). *Biosfera: etapy zhizni (evoliutsiia chastei i tselogo)* [Biosphere: stages of life (evolution of parts and the whole)], St. Petersburg: ISVOE. (in Russian).

Levchenko V.F., Kotolupov V.A. (2010). Urovni organizatsii zhivyykh sistem: kooperony [Levels of organization of living systems: cooperons], *Zhurnal evoliutsionnoi biokhimii i fiziologii* [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology], 46 (6), 84–92. (in Russian).

Levchenko V.F., Starobogatov Y.I. (1990). Suktsessionnye izmeneniia i evoliutsiia ekosistem (nekotorye voprosy evoliutsionnoi ekologii) [Successional changes and evolution of ecosystems (some issues of evolutionary ecology)], *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of General Biology], 51 (5), 619–631. (in Russian).

Meyen S.V. (1984). Printsipy istoricheskikh rekonstruktsii v biologii [Principles of Historical Reconstructions in Biology], *Sistemnost' i evoliutsiia* [Systematicity and Evolution] (pp. 7–32), Moscow: Nauka. (in Russian).

Severtsov A.N. (1939). *Morfologicheskie zakonomernosti evoliutsii* [Morphological patterns of evolution], Moscow; Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR. (in Russian).

Simpson G.G. (1944). *Tempo and mode in evolution*, New York: Columbia University Press.

Timofeev-Resovsky N.V. (1970). Strukturnye urovni biologicheskikh struktur [Structural levels of biological structures]. In *Sistemnyi podkhod v ekologii. Sistemnye issledovaniia AN SSSR. Institut istorii estestvoznaniia i tekhniki*. [Systematic approach in ecology. System research of the USSR Academy of Sciences. Institute of the History of Natural Science and Technology] (pp. 80–136), Moscow. (in Russian).

Vernadsky V.I. ((1927)1989). *Biosfera i noosfera* [Biosphere and noosphere], Moscow: Nauka. (in Russian).

Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., Zagoruiko N.G. (1969). Sravnitel'naia kariologiia i stanovlenie izoliruiushchikh mekhanizmov v rode *Marmota* [Comparative karyology and the formation of isolating mechanisms in the genus *Marmota*], *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal], 48 (3), 317–334. (in Russian).

Yablokov A.V., Levchenko V.F., Kerzhentsev A.S. (2015). Ocherki biosferologii. 1. Vykhod est': perekhod k upravliaemoi evoliutsii biosfery [Essays on biospherology. 1. There is a way out: the transition to controlled evolution of the biosphere], *Philosophy & Cosmology*, 14, 91–117. (in Russian).

Yablokov A.V., Levchenko V.F., Kerzhentsev A.S. (2016). Ocherki biosferologii. 2. Biosfera kak zhivaia sistema. Ob osobennostiakh evoliutsionnogo protsessa na biosfernom urovne [The biosphere as a living system. On the features of the evolutionary process at the biosphere level], *Philosophy & Cosmology*, 17, 153–175. (in Russian).

Yablokov A.V., Levchenko V.F., Kerzhentsev A.S. (2017a). Ocherki biosferologii. 3. O garmonizatsii vzaimootnosheniĭ cheloveka i biosfery [Harmonization of the relationship between man and the biosphere], *Philosophy and Cosmology*, 18, 52–83. (in Russian).

Yablokov A.V., Levchenko V.F., Kerzhentsev A.S. (2017b). *Ocherki biosferologii* [Essays on biospherology], St. Petersburg: ISVOE. (in Russian).

Yablokov A.V., Yusufov A.G. (2006). *Evoliutsionnoe uchenie* [Evolutionary doctrine], Moscow: Vysshiaia shkola. (in Russian).

Zuckerkindl E., Pauling L. (1965). Molecules as documents of evolutionary history, *Journal Theoretical Biology*, 8(2), 357–366.