

УДК 573.22

Конъюнкции биологических систем как явление самоорганизации

Д.А. Давыдов

Биологический факультет МГТУ, кафедра геоэкологии

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН, Кировск

Аннотация. Работа рассматривает ряд наблюдаемых в природе типов объединений (конъюнкций), приводящих во многих случаях к развитию и эволюционированию живых систем разного уровня. Показано, что общие свойства биологических систем обуславливают закономерности их развития в соответствии с синергетическими положениями, в частности, процессами самоорганизации. Сделан вывод, что эволюция биосферы в сторону увеличения биоразнообразия непосредственно вытекает из характеристик данной системы.

Abstract. The paper considers a number of types of associations (conjunctions) leading to development and evolutionization of living systems at different levels. It has been shown that general characteristics of biological systems cause the mechanism of their development according to synergetic paradigms, particularly self-organization processes. The conclusion has been made that the biosphere evolution towards the biodiversity expansion follows from the characteristics of the system.

1. Введение

Для того чтобы адекватно оценить познавательный статус тех или иных биологических сведений, нужно задаться вопросом о специфике научного познания, изучающего живое (Авсюк, 1997).

Кажущееся отставание биологов в познании своего объекта от представителей других наук во многом объясняется сложной иерархичной структурой живого – системной организацией биосферы.

Понятие системы возникает в биологии неизбежно. Выделение стереотипно организованных структур одного уровня (молекул, клеток, организмов, биоценозов) и законов их взаимодействия позволяет свести биосферу к иерархической системе взаимосвязанных элементов. В этой связи термин "экосистема" (в том числе и "биосфера", как экосистема высшего уровня) как нельзя более информативен.

Биологические системы разного уровня в результате различных взаимодействий объединяются, формируя новые устойчивые системы. Вслед за А.Л. Тахтаджяном (1972) для обозначения объединения систем в данной работе используется термин **конъюнкция**. Конъюнкционные взаимодействия характерны для всех уровней организации и приводят к упорядочению системных элементов. Вектор этого упорядочения направлен на увеличение адаптивных возможностей системы.

2. Результаты исследований

2.1. Элементарная биологическая система

Чрезвычайно важным является определение элементарной биологической системы (ЭБС) – низшего уровня организации. Примем за основу определение системы по Бергаланффи (Bertalanffy, 1962), как комплекс элементов, находящихся во взаимодействии, и введем критерии для выделения ЭБС.

Ими могут служить следующие признаки:

- 1) дискретность – ограниченность системы, позволяющая вычленивать данный набор элементов из множества;
- 2) открытость – обмен веществом и энергией с внешней средой;
- 3) воспроизводимость – способность воссоздавать идентичные по своей структуре системы и поддержание собственной структуры.

Наличие всех признаков является необходимым и достаточным для выделения элементарной системы. За элементарную биологическую систему, исходя из предложенных критериев, должен быть выбран живой организм. Основное свойство любого живого организма – теоретическая способность к

автономному самовоспроизведению. Автономность не может быть полной, так как организм, являясь открытой системой, существует всегда в каких-то условиях среды и всегда с ней взаимодействует.

2.2. Объединение элементов в систему

Френсис Бэкон в "Новом Органоне" указывал, что основными и элементарными процессами, к которым можно свести все происходящее в мире, являются соединение и разделение (Тихтаджян, 2001).

Объединение систем одного уровня с образованием системы высшего уровня наблюдается в природе постоянно: возникновение микоризы, клубеньки на корнях бобовых растений, лишайники и т.п. Внимательное рассмотрение функционирования сложных систем приводит к неизбежному выводу: большинство из них характеризуется устойчивыми связями с аналогичными системами. Насколько это функционально необходимо самим системам, не является ли данное обобщение следствием особенностей мышления исследователя? Постараемся ответить на данный вопрос.

Характер и степень объединения систем могут быть различны, соответственно и результат такого объединения может варьировать. Мы можем проследить континуальный переход от случаев простого взаимодействия до истинно конъюнкционных.

Простейший случай объединения – нерасхождение материнской и дочерней клеток при делении, в результате чего образуется двуклеточный организм. Видимых отличий, с точки зрения выполняемой функции или приобретения новых свойств, между одно- и двуклеточными структурами нет. Повторное и последующее нерасхождение приведут к образованию колонии клеток.

Продолжая рассматривать вышеприведенную ситуацию, конъюнкционной можно будет считать систему (колонию клеток), в которой отдельные клетки функционально дифференцировались ("разделили" функции), т.е. возник многоклеточный организм.

Остановимся на понятии "коэволюция". Биологический энциклопедический словарь (1989) дает следующее определение данному термину: "эволюционные взаимодействия организмов разных видов, не обменивающихся генетической информацией, но тесно связанных биологически".

Таким образом, понятие "коэволюция" близко к понятию "конъюнкция". Отличие лишь в том, что коэволюция есть взаимодействие разных видов. И данную ситуацию можно рассматривать как частный (пусть и наиболее широко распространенный) случай конъюнкционных взаимодействий.

В сущности, эволюция любого вида организмов протекает как коэволюция с теми или другими видами – ближайшими партнерами по биоценозу (Иорданский, 2001). Представить себе развитие организма без взаимодействия с окружающими его условиями (в том числе и другими организмами) невозможно: растения и консументы первого порядка, паразиты и их хозяева и т.п.

Между тем, и на уровне генов и геномов, как считают некоторые авторы (Лисеев, 2001), действуют коэволюционные механизмы, предполагающие сопряженную эволюцию – интеграцию информационных единиц.

Имеющаяся среда, внешние условия, в которых обитают живые организмы, – строго конечна по своим ресурсам. Точнее, энергия, необходимая для жизни, лимитирована (Вернадский, 2002). Возникшее множество организмов стремится максимально использовать всю энергию. Поэтому оно должно быть функционально сбалансировано. Для вновь возникающих или вселяющихся организмов ресурсов недостаточно, следовательно, они должны вытеснять старые, либо "делить функции" и входить в пластические взаимодействия – образовывать систему.

Взаимное приспособление позволяет более эффективно использовать ресурсы среды, лучше распределять функции. Это обеспечивает возможность как дальнейшего совместного существования видов организмов, так и повышения устойчивости биоценоза и экосистемы, т.е. систем высшего уровня.

Принято деление на два идеальных типа систем: жесткие и корпускулярные, или дискретные. В жестких системах все части (элементы) подогнаны друг к другу так, что для нормального функционирования необходимо их одновременное существование. В корпускулярных системах элементы взаимодействуют свободно, легко заменяются на аналогичные, причем система не перестает действовать, и возможна даже утрата части элементов с последующим восстановлением. Жесткие системы не могут самовосстанавливаться, а дискретные лишены способности к сопротивлению внешнему воздействию.

Чрезмерная специализация приводит к жесткой системе, и любое изменение условий грозит гибелью. Именно излишняя жесткость, возникающая в результате конъюнкции, мешает дальнейшему успешному существованию объединенных систем.

В динамичной среде существование системы основывается на неоднородности, внутренней подвижности. Подвижность обуславливается возможностью внутренней перестройки.

Определенные условия среды и общее устройство (морфо-анатомическое строение, физиологические возможности) организма накладывают барьеры на функционирование в конкретных

условиях. Но при вступлении в ассоциативные связи с другими организмами часть барьеров можно преодолеть. Таким образом, наблюдаются эволюционные подстройки под максимальное использование ресурсов среды. Вступление в различные симбиозы приводит к появлению у системы новых свойств.

2.3. Степень конъюнкционных взаимоотношений

Рассмотрим более подробно степень конъюнкционного взаимодействия. Исходя из парадигмы континуальности, можно предположить, что будет наблюдаться постепенный переход конъюнкционных систем от более-менее рыхлых, со слабыми связями, до тесно взаимодействующих. Или, по удачному выражению И.В. Каратыгина (1993), симбиотический континуум.

Эпифитизм. По мнению М.М. Голлербаха и Т.В. Седовой (1974), одним из наиболее слабых типов взаимодействий является эпифитизм. "При таком способе сожительства между участниками устанавливаются очень непрочные связи, и они оказывают друг на друга довольно слабое влияние" (Голлербах, Седова, 1974).

В субарктических и арктических экосистемах цианобактерии (цианопрокариоты) зачастую произрастают как эпифиты на мохообразных (Alexander, 1974; Rosswall, Heal, 1975, цит. по: Jordan et al., 1978). Вряд ли данные взаимоотношения являются столь безразличными. Мохообразные являются растениями с гидротермическим способом питания, они всасывают воду и растворенные в ней питательные вещества всей поверхностью. За счет сил поверхностного натяжения и капиллярных эффектов влага сохраняется в моховых дернинах значительно лучше, чем на открытой поверхности. Соответственно, и для цианобактерий создаются благоприятные условия обитания: меньшие колебания влажности и температуры (Alexander et al., 1978). Значительная часть цианей относится к азотфиксирующим видам. Они способны переводить молекулярный азот атмосферы в доступную для растений (в том числе мохообразных) форму и выделять в окружающую среду до 60 % усвоенного азота. Таким образом, цианопрокариоты получают благоприятный режим существования, а мохообразные – источник азота. Связи, как мы видим, довольно тесные и взаимовыгодные. Остается определить, появляются ли в этой системе эмергентные свойства? Видимо, да, так как мохообразные являются теми организмами, которые успешно существуют в условиях высоких широт, часто являются пионерами на нарушенных территориях, и в таких экстремальных условиях успешно конкурируют с другими растениями. Насколько высока при этом роль эпифитных цианобактерий – на сегодняшний день до конца не ясно.

Отмечены и другие ассоциации цианопрокариот с высшими растениями (Камалова, 1991; Костяев, 2001). Например, *Nostoc sphaericum* в вентральных полостях гаметофита мха *Antoceros punctatus*.

Внеклеточный эндофитизм – следующая стадия конъюнкции. К этой обширной группе относятся организмы, живущие в тканях других организмов внеклеточно, т.е. в слизи, межклетниках, полостях. Так, хорошо изучены конъюнкции цианопрокариот и папоротников рода *Azolla* (цианобактерии располагаются здесь в полостях каждого листа); *Nostoc punctiforme* и древнего представителя голосеменных *Cycas revoluta* (в клубеньках кораллоидных корней); *Nostoc sp.* и слоевищного печеночника *Blasia pusilla* (среди гиалиновых клеток); *Richelia intracellularis* и морских диатомовых водорослей рода *Chetoceros* (внутри раковины). В таких конъюнкциях наблюдается, по-видимому, большая функциональная "подстройка" двух организмов друг к другу.

Внутриклеточный эндофитизм отличается от внеклеточного тем, что эндобионт проникает и живет внутри неповрежденных клеток хозяина. К таким конъюнкциям относятся: *Nostoc punctiforme*, живущий в стеблевых железках покрытосеменных растений *Gunnera sp.*; *Nostoc sp.* – в корневых клубеньках и вакуолях *Lemna trisulca*.

Другим интересным типом конъюнкций являются циано-бактериальные маты (Заварзин, 2003). Этот тип сложно однозначно отнести к эпи- или эндофитизму. Маты представляют собой сообщества, образованные за счет гликокаликса – выделяемой цианобактериями слизи. В ней поселяются другие микроорганизмы. В таких сообществах наблюдается устойчивая физическая локализация клеток относительно друг друга. Результат образования циано-бактериального мата – высокая степень канализации метаболических превращений, снижение энергетических потерь (Заварзин, 2003).

Симбиоз. Впервые термин симбиоз ввел Де-Бари (De-Bary, 1879, цит. по: Голубкова, 1993). В его представлении понятие "симбиоз" равнялось понятию "мутуализм", т.е. взаимовыгодному сожительству двух организмов. В дальнейшем симбиоз стали рассматривать гораздо шире: "как всякое сожительство двух или большего количества организмов, причем принципы, на которых построено сожительство, могут быть различны" (Шимкевич, 1900, цит. по: Голубкова, 1993).

Лишайниковый симбиоз не обошел своим вниманием, пожалуй, ни один из авторов, занимающихся проблемой симбиогенеза. На сегодняшний день очевидно, что "мы имеем биологическую

(биотрофическую) ассоциацию грибного организма с автотрофными, в основе которой лежат антагонистические отношения. По отношению к лишайникам понятие "симбиоз" применимо только в широком смысле, как трактовал его, например, В.М. Шимкевич" (Голубкова, 1993).

Попытаемся определить место этой ассоциации в рамках "симбиотического континуума".

Уникальность лишайниковых конъюнкций состоит в том, что у них вырабатывается множество эмергентных свойств: морфологических (строение таллома), физиолого-биохимических (синтез лишайниковых кислот), экологических – полностью отсутствующих у свободноживущих грибов и водорослей.

На основании приведенных данных можно сделать вывод, что конъюнкция водорослей (включая цианопрокариоты) и грибов – лишайниковый симбиоз, хотя и обладает высокой степенью взаимной приспособленности элементов, по уровню взаимоотношений (разобщенность геномов) не представляет в конъюнкционном ряду крайнюю форму.

Симбиогенез. Эволюционное значение симбиоза было отмечено А.С. Фаминициным, который указал, что "усложнение организации функций организмов в процессе эволюции может осуществляться... на основе симбиотического соединения самостоятельных организмов в жизненную единицу высшего порядка" (1907, цит. по: Хахина, 1983). Развивая взгляды Фаминицина, К.С. Мережковский предположил происхождение пластид эукариотных растений от прокариотных синезеленых водорослей. И "для обозначения способа эволюции путем симбиоза предложил специальный термин «симбиогенез»" (Хахина, 1983). В 60-х годах на основе данных молекулярной биологии эта гипотеза трансформировалась в синтетическую теорию о симбиотическом происхождении эукариот. Главную роль в этом сыграли работы Л. Маргулис (1983). На сегодняшний день симбиотическими по своему происхождению считают следующие органоиды эукариотной клетки: пластиды, митохондрии, жгутики, а некоторые авторы относят к ним даже ядро. Оставим критику данной теории, так как она подробно рассмотрена, например, в работе Л.Н. Серавина (1986).

В результате такого взаимодействия в системе возникают новые свойства. Например, объединение "нуклеоплазматического амeboида" (Маргулис, 1983) с аэробной бактерией – промитохондрией (типа *Paracoccus denitrificans*) приводит к появлению эмергентных свойств – окислительного метаболизма.

Отметим, что симбиогенетическая эукариотная клетка представляет собой крайнюю степень конъюнкции, так как осуществляется процесс частичного переноса генетической информации от эндосимбионта в геном хозяина. Такие организмы уже не могут существовать отдельно. Следовательно, они могут считаться новым, единым организмом.

Остановимся на происхождении пластид. Большинство исследователей считают предком пластид цианопрокариотические одноклеточные организмы. Был ли процесс захвата цианобактерий одноактовым или нет, какие именно виды цианей в нем участвовали – абсолютно неясно. Из одноклеточных цианобактерий представители 10 родов способны фиксировать атмосферный азот, причем виды рода *Cyanothece* – в аэробных условиях (Bergman et al., 1997). Если пластиды имеют полифилетическое происхождение (Заварзин, 2003), то либо их предки были не способны к азотфиксации, либо условия эукариотической клетки ставят биохимический барьер этому процессу. Отметим, что ассоциация диатомовой водоросли *Rhodopodia* sp. и тонкостенной одноклеточной цианобактерии (неизвестного вида) – способна к диазотрофии (Bergman et al., 1997).

3. Синергетика

Осмысление противоречий между вторым законом термодинамики и явлениями жизни, а также некоторыми более простыми "странными явлениями", свидетельствующими о действительном существовании обратимости процессов, привело к открытию явления самоорганизации, главной особенностью которого отмечалась его антиэнтропийная направленность (Руденко, 2000).

Термин "синергетика" был предложен Германом Хакеном в 70-х годах прошлого века. Первоначально он обозначал теорию о самоорганизации в системах различной природы (Курдюмов, Малинецкий, 2002). На сегодняшний день "синергетика представляет собой современную теорию эволюции больших, сверхсложных, открытых, термодинамических неравновесных, нелинейных, динамических систем, обладающей обратной связью и существующих квазистатично лишь в условиях постоянного обмена веществом, энергией и информацией" (Синергетическая парадигма, 2000).

Биологические системы прекрасно отвечают данному определению. Именно поэтому в последнее время в биологии начал развиваться синергетический подход (Гусев, Королев, 2004). Закономерности функционирования и развития биологических систем разного уровня не ограничиваются одними лишь причинно-следственными законами, хотя именно на это ориентирует механистическая в своей основе методология неопозитивизма.

Законы самоорганизации естественно объясняют многие парадоксальные эффекты становления и возвращают научную мысль на классическую стезю здравого смысла. Понятие самоорганизации объединяет эволюцию и становление и выступает как видовое в отношении к самодвижению – центральному понятию диалектики. Обе названные дисциплины – и диалектика, и синергетика – уверены в способности материи к творческому саморазвитию.

Концепции необходимости и случайности в синергетике и диалектике практически совпадают: обе признают неразрывное единство необходимого и случайного.

В этой связи эволюционные конъюнкции биологических систем следует рассматривать как синергетические свойства данных систем.

Из работ И. Пригожина (*Николис, Пригожин, 1979; Пригожин, 1985, Пригожин, Стенгерс, 1999*) становится очевидным, что в биологических системах, являющихся открытыми, на фоне разбалансировки и роста энтропии могут возникать новые упорядоченные структуры, получившие название диссипативных, т.е. возникающих в условиях распада системы.

Эти структуры не зависят от исходного состояния системы, ее предыстории – организация и свойства их не могут быть предсказаны. Диссипативные структуры достигают равновесного состояния, соответствующего новым условиям. Появление диссипативных структур изменяет вектор развития (при этом исходные системы могут сохраняться вследствие гетерогенности среды в пространстве).

В ответ на случайные события в живых системах осуществляется реорганизация, при этом направление развития "выбирается" самой системой. Внутренняя структура такой системы влияет на ее поведение, последнее, в свою очередь, может изменять внешние условия. Бифуркационные скачки являются следствием нелинейного отклика системы на изменение (*Гусев, Королев, 2004*).

Следует отметить, что в биологии, наряду с децентрализованными системами, формирующимися на основе стохастического взаимодействия компонентов, имеются и централизованные – с заданной генетической программой. Диалектика взаимодействия между ними (или, иначе говоря, между наследственностью и изменчивостью, частью и целым, низшими и высшими уровнями иерархии) остается в значительной степени неразрешенной.

М.В. Гусев и Ю.Н. Королев (2004) считают, что поддержание определенного уровня структурной энтропии живого организма происходит за счет увеличения "семантической (информационной) энтропии".

Наглядную иллюстрацию самоорганизующихся систем можно найти, рассматривая биоценотический уровень живого. Биоценоз есть конъюнкционная система, состоящая из различным образом взаимоприспособленных элементов.

Ф. Клементс в начале XX в. разработал концепцию об экологической сукцессии и климаксе растительности. Под сукцессией принято понимать различные виды смены или замещения растительности во времени, т.е. её динамики. Клементс создал безусловно последовательную концепцию автогенной (протекающей по внутренним причинам) экологической сукцессии, как жестко детерминированного процесса изменения растительности в направлении устойчивого состояния – климакса. Такое состояние системы в терминах синергетики получило бы название аттрактора. Смены сообществ почвенных микроорганизмов также напоминают сукцессионные ряды растительности.

Неравновесная система (в данном случае ценоз) упорядочивается также неравновесным образом.

Вначале на свободном участке появляются пионерные виды – эксплеренты. Они быстро осваивают среду, но слабо конкурентно способны. Постепенно они вытесняются, при этом видовое богатство растет, неравновесность системы повышается. Можно назвать такое состояние хаотическим режимом (*Пригожин, Стенгерс, 1999*). Он описывается через время Ляпунова, по прошествии которого память о начальном состоянии системы полностью утрачивается: происходит замена одних видов другими.

Последовательная смена сообществ, изменение видового состава, количества видов – все это временные флуктуации, которые "могут перестать быть просто «шумом» и превратиться в фактор, направляющий глобальную эволюцию системы" (*Пригожин, Стенгерс, 1999*). Такие флуктуации в устойчивых системах (климаксовое сообщество) могут не вызывать никаких существенных последствий (например, смена одного вида другим), но вдали от равновесия они оказываются весьма существенными.

Все биологические системы содержат подсистемы, которые непрестанно флуктуируют. Иногда отдельная флуктуация может стать настолько сильной, что существовавшая прежде организация не выдерживает и разрушается (переходит в другое состояние). В такой момент (точка бифуркации) принципиально невозможно предсказать, в каком направлении будет происходить дальнейшее развитие. Переход к более упорядоченной организации (диссипативной системе) требует больше энергии.

В нашем случае видовое богатство в сообществе, динамически приближающемся к климаксовому, падает, а биомасса, вначале "рассеянная", постепенно "перетекает" и "сосредотачивается" в виде-эдификаторе.

У растительных ценозов может не быть аттрактора – конечного климаксового сообщества. Это отражено в концепции климакс-континуума Р. Уиттекера.

Вернемся к рассмотрению межвидовых конъюнкций. При объединении цианей и мохообразных, описанном под термином эпифитизма, в системе появляются эмергентные свойства, позволяющие осваивать новые условия обитания. Мхи при отсутствии связанного азота существовать не могут, но хорошо накапливают влагу. Цианобактерии плохо переносят колебания влажности, но способны фиксировать азот. Ассоциация этих двух организмов, таким образом, может существовать при отсутствии азота в почве и широкой амплитуде увлажнения. Ниша явно расширяется, а система самоорганизуется в процессе эволюции. Примером может служить ассоциация печеночника *Blasia pumila* и азотфиксирующей водоросли *Nostoc* sp. В этом случае цианей посылают растению-хозяину сигналы, которые индуцируют изменение полостей последнего, в которые затем проникают водоросли (Kimura, Nakato, 1990, цит. по: Костяев, 2001).

Цианобионтные лишайники, организующиеся "по сходному принципу", существуют только в неблагоприятных условиях, а при оптимуме – распадаются на отдельно существующие виды.

Процесс самоорганизации возможен только в сильно неравновесных условиях и только в открытых системах. Эволюция биосферы, таким образом, должна быть направлена на увеличение устойчивой неравновесности. Существование такой системы будет лимитироваться количеством энергии, поступающей извне. Отсюда можно сделать следующие выводы.

1. Количество элементов, составляющих биосферу, должно увеличиваться, для поддержания неравновесности (развертывание биоразнообразия). Действительно, определяющее значение для существования организмов имеет неоднородность среды. Из-за неоднородности среды оказывается возможным развитие системы в целом (Уиттекер, 1980; Заварзин, 2003).

2. Должны существовать обратимые процессы внутри биосферы и элементы с противоположными функциями, для поддержания устойчивости (что наблюдается во всех биогеохимических циклах).

3. Наряду с упорядочением хаоса должен наблюдаться и процесс хаотизации. В процессе упорядочения хаоса возникают устойчивые подсистемы, характеризующиеся более-менее жесткими связями внутри подсистем, своего рода точки локальной упорядоченности (например, симбиозы).

4. Динамическое развитие системы возможно только при наличии механизма отбора наиболее эффективных с функциональной точки зрения элементов.

4. Заключение

1. Развитие, эволюционирование живых систем разного уровня организации во многих случаях происходит в результате различного рода объединений, конъюнкций. Конъюнкционной может быть признана система, в которой появляются эмергентные свойства.

2. Анализ биологических систем показывает наличие конъюнкционного континуума, в рамках которого наблюдается переход от нестрогих невидоспецифичных взаимоотношений, существующих в пределах биоценоза, к таким формам как эпифитизм, эндифитизм, симбиоз. Крайней формой конъюнкции на организменном уровне следует считать генетическое объединение, в результате которого появляется новая система.

3. Сходные процессы идут на всех уровнях организации, от молекулярного до надорганизменного. Любая экосистема также является продуктом конъюнкции.

4. Характеристика биологических систем как больших, открытых, взаимодействующих со средой, неравновесных, развивающихся нелинейно, обуславливает закономерности их развития в соответствии с синергетическими положениями.

5. Энергия, поступающая к таким системам, расходуется на преобразование структуры, понижающей энтропию.

6. Наблюдаются процессы самоорганизации систем. Флуктуации в таких условиях могут совершенно изменять характер развития системы.

7. Конъюнкции элементов системы (динамическое упорядочивание) вытекают из свойств данной системы, отражают ее внутреннюю сущность.

8. Эволюция биосферы, как макроскопической биологической системы, в сторону увеличения биоразнообразия непосредственно вытекает из характеристик данной системы.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 07-04-00443.

Литература

- Alexander V., Billington M., Shell D.M. Nitrogen fixation in arctic and alpine tundra. *In.: Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra. Ed. by L.L. Tieszen. New York, p.539-558, 1978.*
- Bergman B., Gallon J.R., Rai A.N., Stal L.J. N-2 fixation by non-heterocystous cyanobacteria. *FEMS Microbiol. Rev.*, v.19, p.139-185, 1997.
- Bertalanffy L. von. General system theory – A critical review. *General systems*, v.7, p.1-20, 1962.
- Jordan D.C., McNicol P.J., Marshall M.R. Biological nitrogen fixation in the terrestrial environment of a high Arctic ecosystem (Truelove Lowland, Devon Island, N.W.T.). *Can. J. Microbiol.*, v.24, N 6, p.643-649, 1978.
- Авсюк А.В. Философская рефлексия над биологией как составляющая представлений о жизни. *В кн.: Биофилософия. М., Эдиториал УРСС, с.56-61, 1997.*
- Биологический энциклопедический словарь. *Гл. ред. М.С. Гиляров. М., Сов. Энциклопедия, 975 с., 1989.*
- Вернадский В.И. Биосфера и ноосфера. *М., Рольф, 576 с., 2002.*
- Голлербах М.М., Седова Т.В. Симбиоз у водорослей. *Бот. журн.*, т.59, № 9, с.1359-1374, 1974.
- Голубкова Н.С. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза. *Новости сист. низш. раст., СПб., Наука, т.29, с.84-104, 1993.*
- Гусев М.В., Королев Ю.Н. Эволюция и "открытость" живых систем (о взаимосвязи теории и эксперимента). *Вестн. Моск. Ун-та, Серия 16, Биология, № 3, с.3-12, 2004.*
- Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. *М., Наука, 348 с., 2003.*
- Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. *М., Изд. центр "Академия", 132 с., 2001.*
- Камалова С.В. Симбиотические системы азотфиксирующих синезеленых водорослей с высшими растениями. *Укр. ботан. журн.*, т.48, № 5, с.66-74, 1991.
- Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. *СПб., Гидрометиздат, 120 с., 1993.*
- Костяев В.Я. Синезеленые водоросли и эволюция эукариотных организмов. *М., Наука, 126 с., 2001.*
- Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г. Синергетика и системный синтез. *В кн.: Новое в синергетике: взгляд в третье тысячелетие. М., Наука, с.3-29, 2002.*
- Лисеев И.К. Новые методологические ориентации в современной философии биологии. *В кн.: Методология биологии: новые идеи (синергетика, семиотика, козволюция). М., Эдиториал УРСС, с.21-32, 2001.*
- Маргулис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. *М., Мир, 351 с., 1983.*
- Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. *М., Мир, 264 с., 1979.*
- Пригожин И. Философия нестабильности. *Вопросы философии, № 6, с.46-52, 1991.*
- Пригожин И., Стенгерс И. Время, хаос, квант. *М., Изд. группа "Прогресс", 268 с., 1999.*
- Руденко А.П. Самоорганизация и синергетика. *В кн.: Синергетика. Труды семинара. М., МГУ, с.61-99, 2000.*
- Серавин Л.Н. Происхождение эукариотической клетки. I. Исторические истоки и современное состояние концепции симбиотического и аутогенного происхождения клетки. *Цитология, т.28, № 6, с.563-576, 1986.*
- Синергетическая парадигма. *Отв. ред. В.А. Кошчик. М., Прогресс-Традиция, 254 с., 2000.*
- Тахтаджян А.Л. Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. *СПб., Изд-во СПХФА, 121 с., 2001.*
- Тахтаджян А.Л. Тектология, история и проблемы. *В кн.: Системные исследования. М., Наука, с.37-64, 1972.*
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. *М., Мир, 327 с., 1980.*
- Хахина Л.Н. Проблема симбиогенеза. *В кн.: Развитие эволюционной теории в СССР. Л., Наука, с.421-435, 1983.*