

УДК 581.526

О.С. Климишин

СТРУКТУРНІ РІВНІ І СУКЦЕСІЙНА ОРГАНІЗАЦІЯ БІОСИСТЕМ

Климишин А.С. Структурные уровни и сукцессионная организация биосистем // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2008. – Вып. 24. – С. 27-34.

С позиций системного подхода рассматриваются универсальные принципы организации биотических систем и их иерархическая соподчиненность. Обосновано выделение биологических квантов для основных уровней организации биосистем. Вводится понятие „циклоценоз” (элементарная сукцессионная система) и обосновывается правомерность рассмотрения его в качестве основной эволюирующей единицы ценосистемного уровня организации биосистем.

Klymyshyn O. Structural levels and successional organization of biosystems // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2008. – 24. – P. 27-34.

The universal principles of the biosystems' organization and their hierarchical subordinations from the position of the system approach are examined. Biological quanta are grounded for the basic levels of biosystems' organization. A concept „cyclocoenon” (elementary successional system) is introduced and legitimacy of its consideration as a basic evolving unit on the coenosystem level of biosystems' organization is substantiated.

Особливою рисою екологічних досліджень в останні десятиліття є застосування системного підходу [1, 2, 5, 12, 13, 20, 33, 34]. Перевага концепції системного підходу полягає в тому, що вона полегшує розуміння сутності предмета досліджень – певні явища стають аналогічними, порівняльними, покращується синтез, узагальнення та формулювання гіпотез. Окрім того, системний підхід дозволяє виявляти відсутність або неповноту інформації про об'єкт досліджень, в окремих випадках (інтерполяцією або екстраполяцією) передбачати властивості відсутніх частин описів, а найголовніше – визначати напрями та завдання наукових досліджень.

Універсальні принципи організації, моделі і форми, шляхи і напрями трансформації різних типів біологічних систем різних рівнів і ступенів організації стали предметом дослідження окремої науки – тектології [45], яка вивчає найзагальніші структурні типи систем різних класів і найзагальніші закони їх перетворень, універсальні закономірності трансформаційних процесів.

Системний підхід передбачає вивчення структури, організації та динаміки біосистем різного рівня інтеграції, встановлення взаємозв'язків і взаємозалежностей між ними. Організм, популяція, угруповання, сукцесійна система є типовими біологічними системами і типовими об'єктами системного аналізу.

Нові завдання з поглибленого вивчення біосистем і прогнозування змін рослинного покриву змусили дослідників посилено розробляти теоретичні засади наукових напрямів, які стосуються досліджень автотрофного блоку біогеоценозів. Це знайшло відображення в низці публікацій [4, 5, 11-17, 32, 37-39, 41, 51]. Серед цих завдань постають і питання самоорганізації живої матерії як на рівні організму, так і на рівні угруповання та їх сукупностей, які до цього часу залишаються достатньо дискусійними [6, 14, 17, 40, 42, 44, 48].

Онтогенез, або індивідуальний розвиток організмів різних біологічних видів, відзначається значною варіабельністю, хоч і підпорядковується загальній схемі. Філоценогенез, або еволюція надорганізованих систем, утворених автотрофними організмами, також характеризується різними специфікаціями, залежно від первинного набору видів. Для зазначених процесів спільними є особливості самоорганізації, зумовлені як зовнішніми, так і внутрішніми чинниками, що призводять до виникнення структурно-функціональної єдності.

Різноманіття біологічних індивідумів, які проходять свій життєвий цикл, Г.П. Короткова [23] розглядає як біологічні кванти, просторово-часові дискретності. Невід'ємними загальними властивостями, що обумовлюють можливість їхнього існування і філогенію, є стійкість в часі і здатність до самовідтворення [3, 18]. Поняття біологічний квант може бути застосовано до будь-якого рівня організації біосистем, у тому числі і до надорганізованої, хоч щодо числа цих рівнів та їх розмірностей не існує єдиної думки.

На підставі визначальних і найголовніших критеріїв, серед яких – ступінь цілісності, універсальність, самостійність існування, основна функція в біосфері і наявність механізмів саморегуляції, М.А. Голубцем [7] було запропоновано виділяти три основні рівні організації живого – організований, популяційний та екосистемний. Я.П. Дідух [11], досліджуючи питання організації фітосистем, виділив чотири основні їх рівні – організований, популяційно-видовий, фітоценотичний та фітоценохоричний. Пізніше ним [12] до цих рівнів був долучений ще й фітосферний, а фітоценохоричний рівень переведений в ранг регіонального. Для того, щоби мати змогу розрізняти чи розмежовувати основні рівні організації біосистем від різноманітних вторинних, неуніверсальних і несамостійних рівнів, можна використати термін М.А. Голубця [8] „ступені структуризації” або К.М. Завадського [18] – „ступені організації.” В цій статті використовується останній термін.

Виходячи з цього, за основу приймаємо схему самоорганізації біосистем, яка є близькою до запропонованих Є.М. Лавренком [26, 27], К.М. Завадським [19], М.А. Голубцем [8, 10] і Я.П. Дідухом [11, 12], з деякими нашими доповненнями (таблиця).

Уся різноманітність живого на планеті належить до одного основного, універсального, відносно самостійного, стійкого й первинного рівня організації – організованого [7]. Поділ його за ознаками внутрішньоорганізованих структур або за ознаками складності (одноклітинні, багатоклітинні) є другорядним. Самостійно існує лише одноклітинний організм. Організм (індивід) є біологічною системою і в той же час сукупністю цих елементарних біосистем на вищих рівнях інтеграції формують інші біосистеми – клони (складні організми, або кондивіди), популяції або є складовими елементами ценосистем. Біологічним квантом цього рівня виступає особина.

Надорганізовані біосистеми мають суттєві відмінності від організованих, головною з яких є відсутність спадковості і, до певної міри, дискретності, яка властива передусім поодиноким предметам дійсності. Проте це не позбавляє надорганізовані біосистеми індивідуальності і реальності, а свідчить лише про існування іншого, а саме надорганізованого типу дискретності, звичайно з різним рівнем цілісності.

Таблиця

Категоріальні, структурні та функціональні ознаки біосистем

Основні рівні організації	Основні ступені організації	Елементи біосистеми	Форми змін	Біологічні кванти
Організмовий	Клітинний	Органела	Онтогенез	Особина
	Багатоклітинний	Клітина Орган		
Популяційний	Ценопопуляційний	Особина Клон	Мікроеволюція Велика хвиля розвитку	Місцева популяція
Ценосистемний			Філоценогенез (мегаеволюція)	Циклоценоз (елементарна сукцесійна система)
	Ценотичний	Ценопопуляція	Трансформація	
	Циклоценоотичний	Угрупування (ценоз)	Сукцесія	
	Ценохоричний	Сукцесійний комплекс	Перебудова сукцесійних систем	
	Біосферний	Ценохоріон		

Другим з основних рівнів організації біосистем є популяційний. Популяція визнається основною одиницею мікроеволюції [11, 41]. Усі найістотніші первинні процеси еволюційних перетворень, які відбуваються в популяції, визначаються її взаємодією з природним середовищем. Популяція є універсальною, цілісною, територіальною, часовою, динамічною і самостійною структурно-функціональною системою. Вона має всі без винятку біотичні властивості виду. Вид же, як правило, є сукупністю окремих популяцій і як функціональна система існувати не може. Тому, поділяючи позицію М.А. Голубця [7, 9], використання терміну „вид” для означення основного рівня організації вважаємо неправомірним. Популяційний рівень організації визнають основним й інші дослідники [21, 22, 25, 31]. Біологічним квантом цього рівня вважаємо природно-історичну, або місцеву популяцію (Завадський, 1968), яка складається із сукупності особин, між якими відбувається обмін генетичною інформацією. Така популяція ізольована від інших різними бар'єрами і для неї характерними є специфічні групові ознаки та інші властивості.

В.В. Петровський [36] і А.А. Корчагін [24] запропонували виділяти „ценозну популяцію”, або ценопопуляцію, як сукупність особин в межах одного угруповання. При такому визначенні зберігається уявлення про „популяцію” як набір біотипів виду, що властивий певному типу умов існування і який займає територію, відокремлену від територій, які зайняті іншими популяціями цього ж виду.

Фітоценопопуляція характеризується не лише певною будовою, але й здатністю до саморегуляції чисельності й вікового складу, фенотипною і генотипною структурою, рівнем стабільності та еволюційної пластичності. Серед найголовніших властивостей ценопопуляцій Ю.А. Злобін [21] відзначає: **складність**, яка полягає в характері набору елементів (особин або кондивідів) в ценопопуляції та особливостях взаємодії між ними з урахуванням щільності мережі зв'язків елементів; **різноманітність**, що визначається якісною неоднорідністю елементів в межах ценопопуляції; **цілісність**, яка забезпечує внутрішню організованість та взаємозалежність елементів з розподілом її на структурну і функціональну цілісність; **стійкість**, що виявляється у збереженні ценопопуляції за дії несприятливих чинників. Все це дає підставу виділяти в межах популяційного рівня організації біосистем *ценопопуляційний* ступінь організації (див. таблицю).

Третім основним, універсальним рівнем організації біосистем є ценосистемний, що включає ценосистеми від окремих угруповань (фітоценозу, біоценозу тощо) до їх сукупностей і біосфери загалом.

При цьому, фітоценосистема (у широкому значенні) визначається як сукупність рослинних організмів, які формують специфічне фітосередовище, що дозволяє зростання певного набору видів у певному кількісному співвідношенні, і каузально взаємодіє із середовищем в певних конкретних умовах [28]. Фітоценосистеми відрізняються від фітосистем нижчого рангу слабкою інтегрованістю, або низьким рівнем системності, більшою автономністю елементів, здатністю їх заміщення, більшою диференційованістю, що знаходить своє відображення в синтаксономічному різноманітті, та різномасштабністю. До найголовніших властивостей фітоценосистем належать різноманітність, складність, відмінність, стійкість, емерджентність і неідентичність [32].

Структура фітоценосистем формується в процесі історичного розвитку в якомусь ланцюгу змінних середовищ і відображає просторово-часові чинники дій цих середовищ. Головними типами структур фітоценосистем вважаються статичні (територіальна, еколого-ценотична, ценопопуляційна, флористична) та динамічні (сукцесійна і еволюційна) [12]. Фітоценосистеми та їхні підсистеми (елементи) відзначаються характером основних взаємозв'язків і кількісних взаємовідносин між елементами в системі, а також їх зв'язків із зовнішнім середовищем, які змінюються в просторово-часових параметрах [1, 47, 52, 53 та ін.].

Застосування системного підходу до вивчення рослинних об'єктів дало можливість зрозуміти, що на різних рівнях їх організації процеси еволюції відбуваються по-різному. При цьому, поняття „еволюція фітоценосистем” більшістю фітоценологів застосовується для узагальнення процесів їх розвитку на різних ступенях організації [43, 49]. Як вважають О.В. Яблоков [54] і Я.П. Дідух [11], процес еволюції фітоценосистем не вкладається в рамки макроеволюції. На відміну від мікро- і макроеволюції, тут діють якісно інші механізми передачі спадкової інформації, у зв'язку з чим процес еволюції на ценосистемному рівні організації умовно називають „мегаеволюцією”.

Теоретично на ценосистемному рівні можна виділити значну множину ступенів організації, проте зазвичай виділяються найголовніші, які визначають основні аспекти організованості, функціонування і розвитку ценосистем.

Перший ступінь ценосистемного рівня організації біосистем – *ценотичний*, основним елементом якого є ценопопуляція. В теорії фітоценології популяційний

підхід відіграє визначальну роль, згідно з яким відкидається організмове розуміння фітоценозу, а останній трактується як континуальна система ценопопуляцій [29]. Погоджуючись з Б.М. Міркіним [29], поняття „фітоценоз” можна прийняти, розуміючи під ним лише ділянку, виділену з фітоценотичного континууму, або сукупність популяцій рослин (ценопопуляцій), зв'язаних умовами зростання і взаємовідносинами у фітоценозі в межах більш-менш одноманітного комплексу чинників середовища. Угрупування (у тому числі фітоценози, зооценози, біоценози) не можна трактувати як біологічні кванти, тому що в переважній більшості вони не відтворюють самих себе, а є лише певними стадіями сукцесій. У ценозів немає власної історії, а вона складається з історій ценопопуляцій, що пов'язані переважно через упаковку реалізованих екологічних ніш в єдиному гіперпросторі ресурсів фізичного простору та біотичних відносин [30, 46]. Враховуючи наведені аргументи, угруповання, на нашу думку, не можна розглядати основною одиницею еволюції ценосистем, як це вважає Я.П. Дідух [11] по відношенню до фітоценозів, а ценотичний ступінь організації немає підстав трактувати одним з основних рівнів організації біосистем.

Наступний ступінь організації біосистем ценосистемного рівня визначаємо як *циклоценотичний*, елементом якого є угруповання (ценоз). Він представлений особливими структурно-функціональними утвореннями – „циклоценонами”. Можливо, тут підійшов би краще термін „ценоцикл”, проте „фітоценоцикл” вже зайнятий П.М. Овчинниковим [35], а також Ю.Р. Шеляг-Сосонком і Я.П. Дідухом [50], які використовували його під час досліджень структури флори Гірського Криму для відображення різної широти локальної еколого-ценотичної амплітуди видів.

Циклоценон визначається нами як континуально-часова достатньо детермінована сукупність генетично пов'язаних між собою угруповань в ході сукцесії в межах виділу корінної рослинної асоціації, цикл розвитку якого починається і завершується клімаксовою ценосистемою. Близьким до цього є поняття про коло угруповань одного „флізе” М. Швінкерота [за 467], під яким розуміється певна екологічна ніша ландшафту, його фація, де за відсутності антропогенного впливу формується однорідне угруповання.

На нашу думку, саме циклоценон, як елементарна сукцесійна система, і є тим біологічним квантом, який здатен до самовідтворення і який пропонуємо вважати основною еволюційною одиницею ценосистемного рівня організації, хоча часткові зміни відбуваються в окремих угрупованнях, що представляють у більшості випадків серіальні стадії сукцесії.

Циклоценони представлені різними типами, так само як організмівий рівень представлений різними видами. Кожний тип циклоценону, який існує, існував в минулому і може виникнути в майбутньому, є історично сформованою в певних умовах екотопу морфо-функціональною системою (сукупністю популяцій певного набору видів), яка має свій цикл розвитку і здійснюється шляхом просторово-часової зміни ценопопуляцій. Циклоценони повторюються в часі, отже, на відміну від окремих ценозів, мають здатність до самовідтворення, що є невід'ємною властивістю біологічних квантів. На нашу думку, циклоценон можна трактувати і як елементарну сукцесійну систему. Подібних поглядів на сукцесійну систему як мінімальну біоценотичну одиницю, що може самовідтворюватися, дотримувалася С.М. Разумовський [38], який вважав, що до ценосистем, здатних до еволюціонування, належать не первинні угруповання (у широкому розумінні), а сукупності угруповань,

пов'язаних відношеннями детермінованої ендекогенетичної сукцесії – „сукцесійні системи”. Поділяючи загалом його погляди, зауважимо лише, що такі сукупності угруповань (елементарні сукцесійні системи) формують ценози й інших варіантів антропогенної сукцесії, наприклад, гейтогенетичної або сингенетичної, які власне і утворюють циклоценози.

Ценохоричний ступінь організації ценосистемного рівня представлений ценохоріонами, або макроценосистемами, які визначаємо як макросукцесійні системи, що складаються з сукцесійних комплексів корінних асоціацій (мезосукцесійних систем) і серійних угруповань первинних сукцесій в межах певного регіону. Близьким до такого розуміння ценохоріону є визначення С.М. Разумовського [38, 40], за яким угруповання, що співіснують в регіональному масштабі, організовані в сукцесійну систему.

Біосферний ступінь організації біосистем є найвищим на ценосистемному рівні. Біосферу розглядаємо як мегаценосистему планетарного масштабу.

Як зазначає Я.П. Дідух [12], структура фітосистеми формується в процесі історичного розвитку в якомусь ланцюгу змінних середовищ і відображає просторово-часові чинники дій цих середовищ. Головними типами структур фітосистем він вважає статичні (територіальна, еколого-ценотична, ценопопуляційна і флористична) та динамічні (сукцесійна і еволюційна). На нашу думку, такий підхід є цілком прийнятним і стосовно біосистем загалом. При цьому, можливе подвійне тлумачення певної біосистеми (рисунок). Наприклад, ценохоріон, з одного боку, може розглядатися як статична територіальна одиниця (макроценосистема), а з іншого – як динамічна одиниця (макросукцесійна система).



Рис. Співвідношення між головними типами статичних і динамічних структур біосистем.

Загалом, застосовуючи системний підхід, ієрархію типів сукцесійної структури біосистем пропонуємо розглядати наступним чином. Біосфера є мегасукцесійною системою планетарного рангу (див. рисунок), яка формується із сукупності ценохоріонів – макросукцесійних систем регіонального рівня, елементами яких є сукцесійні комплекси корінних рослинних асоціацій (мезосукцесійні системи), а останні, у свою чергу, становлять сукупності циклоценозів – елементарних сукцесійних систем.

1. Александрова В.Д. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1961. – 66, вып. 3. – С.101-113.

2. Александрова В.Д. О методе моделирования в фитоценологии // Бот. журн. – 1970. – 55, № 3. – С. 369-375.
3. Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Сер. биол. – 1960. – 65, вып. 2. – С. 41-50.
4. Быков Б.А. Биоценозы и эволюция // Флора и растительные ресурсы Казахстана. – Алма-Ата: Наука КазССР, 1975. – С. 23-35.
5. Василевич В.И. Очерк теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.
6. Василевич В.И., Ипатов В.С. Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры // Структурные уровни биосистем. – М.: Наука, 1967. – С. 158-172.
7. Голубец М.А. Три основні рівні організації живого на планеті // Вісник АН УРСР. – 1977. – № 3. – С. 76-86.
8. Голубец М.А. Актуальные вопросы экологии. – К.: Наук. думка, 1982. – 157 с.
9. Голубец М.А. Биотическая эволюция: сущность, условия, факторы, особенности // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту: Изд-во Ин-та зоологии и ботаники АН ЭССР, 1984. – С. 50-52.
10. Голубец М.А. Біотична різноманітність і наукові підходи до її збереження. – Львів: Ліга-Прес, 2003. – 33 с.
11. Дідух Я.П. Еволюція фітоценосистем і роль антропогенного фактора в її процесах // Укр. ботан. журн. – 1987. – 44, № 2. – С. 86-93.
12. Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция, охрана). – К.: Наук.думка, 1992. – 256 с.
13. Дидух Я.П. Популяційна екологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
14. Дідух Я.П. Теоретичні проблеми еволюції рослинного покриву // Ю.Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука: Матеріали читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю.Д. Клокова (Київ, 10-13 листопада 2002 р.). – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 12-26.
15. Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
16. Жерихин В.В. Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. – С.-Пб.-М.: Ин-т геогр. РАН, 1993. – С. 29-49.
17. Жерихин В.В. Усечение сукцессий: возможный механизм диверсификации биомов // Избранные труды по палеобиологии и филогенетике. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. – С. 173-188
18. Завадский К.М. Основные формы организации живого // Философские проблемы современной биологии. – М.; Л., 1966. – С. 29-47.
19. Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 404 с.
20. Злобин Ю.А. Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценологическую структуру растительного покрова // Бот. журн. – 1976. – 61, № 4. – С. 466-479.
21. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
22. Злобин Ю.А., Кохановский В.М., Сухой И.Б. Ценопопуляционный уровень в решении проблем фитоценологии // Флора и растительность Украины. – К.: Наук. думка, 1986. – С. 41-43.
23. Короткова Г.П. Происхождение и эволюция онтогенеза. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. – 294 с.
24. Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 63-131.
25. Куркин К.А., Матвеев А.Р. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов: Системно-иерархический подход // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1981. – 86, вып. 4. – С. 54-74.
26. Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. – М.-Л.: АН СССР, 1959. – Т. 1. – С. 23-75.
27. Лавренко Е.М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1964. – № 1. – С. 32-46.

28. Малиновський А.К. Системний підхід у фітоценології // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 119-136.
29. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
30. Миркин Б.М. Множественность синтаксономических решений: причины и следствия // Журн. общ. биологии. – 1986. – 47, № 4. – С. 494-504.
31. Миркин Б.М. Заметки о «Перспективах теории фитоценологии» // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 65-76.
32. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
33. Нищенко А.А. Структура растительного покрова и ее изучение // Тр. Петергоф. биол. ин-та. – 1973. – № 22. – С. 275-285.
34. Норин Б.Н. Растительный покров: ценогическая организация и объекты классификации // Бот. журн. – 1983. – 68, № 11. – С. 1449-1455.
35. Овчинников П.Н. К истории растительности юга Средней Азии // Сов. ботаника. – 1940. – № 3. – С. 23-48.
36. Петровский В.В. Синузии как формы совместного существования растений // Бот. журн. – 1961. – 46, № 11. – С. 1613-1626.
37. Работнов Т.А. Фитоценология. – 2-е изд. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
38. Разумовский С.М. Основные закономерности сукцессионной динамики фитоценозов // Моделирование биогеоценотических процессов. – М.: Наука, 1981а. – С. 47-62.
39. Разумовский С.М. Закономерности динамики биогеоценозов. – М.: Наука, 1981б. – 232 с.
40. Разумовский С.М. Избранные труды. – М.: КМК Scientific Press, 1999. – 560 с.
41. Северцов А.С. Основы теории эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320 с.
42. Ситник К.М., Голубець М.А. До питання про еволюцію екосистем // Укр. ботан. журн. – 1983. – 40, № 1. – С. 1-9.
43. Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботан. – 1942. – № 1/3. – С. 5-17.
44. Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. – 1983. – Т. 68, № 12. – С. 1593-1603.
45. Тахтаджян А.Л. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. – С.-Пб., 1998. – 230 с.
46. Уиттеккер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
47. Фрей Т. Э.-А. Фитоценоз как многомерная стохастическая система // Тр. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1970. – 38. – С. 237-247.
48. Хайтун С.Д. Фундаментальная сущность эволюции // Вопр. философии. – 2001. – № 2. – С. 152-166.
49. Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 213-228.
50. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П. Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Ботанико-географический очерк. – К.: Наук. думка, 1980. – 184 с.
51. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Крисаченко В.С., Мовчан Я.И. Методология геоботаники. – К.: Наук. думка, 1991. – 272 с.
52. Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1961. – 66, вып. 2. – С. 104-134.
53. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968. – 223 с.
54. Яблоков А.В. Популяционная экология. – М.: Высш. школа, 1987. – 304 с.