

### 3

## Конкуренция, кооперация, естественный отбор и эволюционный прогресс\*

Н. Н. Иорданский

*В процессах формирования сообществ организмов конкурентные внутри- и межвидовые взаимоотношения являются одним из факторов, которые стимулируют возникновение сил естественного отбора, способствующих возникновению межвидовых кооперативных взаимодействий. Общим результатом действия естественного отбора – повышение выживаемости организмов (= повышение независимости организмов от внешней среды) – может быть достигнуто на основе разных эволюционных стратегий. При активном образе жизни такой общей стратегией является арогенез, способствующий повышению уровня метаболизма и гомеостаза организмов. Напротив, при пассивном образе жизни, изначально присущем прокариотам, более характерна стратегия выживания, основанная на чрезвычайно высокой численности, интенсивном размножении и гаплоидности особей, обеспечивающей моментальную апробацию новых мутаций и очень быструю приспособительную эволюцию. Однако и в эволюции прокариот имели место некоторые ароморфозы, что позволяет говорить об арогенезе как об общей закономерности эволюции жизни.*

**Ключевые слова:** естественный отбор, Г. А. Заварзин, гетеротрофы, автотрофы, продуценты, деструкторы, конкурентные механизмы, ароморфозы, арогенез, эволюционные стратегии, кооперативные взаимодействия.

В течение последних десятилетий Г. А. Заварзин опубликовал ряд работ (1995а; 1995б; 2000; 2004; 2006; 2007), в которых подводятся теоретические итоги его многолетних разносторонних исследований прокариот и их сообществ. Позднее эти статьи были перепечатаны в сборнике избранных трудов Г. А. Заварзина (2011). В данных публикациях рассмотрены некоторые важные общие проблемы биологии, связанные с теорией эволюции, и выдвинут ряд весьма интересных (в том числе спорных) положений, стимулировавших написание предлагаемой статьи.

---

\* Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 12-04-00021-а).

Концепцию Г. А. Заварзина можно кратко представить в виде следующих основных пунктов. На протяжении всей истории жизни на Земле, начиная с самого ее возникновения, виды организмов могли существовать только в составе определенных сообществ, состоящих из разных организмов с различными взаимодополняющими биогеохимическими функциями, взаимодействия которых способны обеспечить биогенный круговорот веществ. Эти сообщества обязательно должны включать, с одной стороны, виды-продуценты, способные к синтезу органических веществ из неорганических, используя энергию химических связей или солнечного света (хемо- и фотолитоавтотрофы), с другой – органотрофные виды-деструкторы (редуценты), разлагающие органические соединения до исходных минеральных веществ. Разнообразные представители той и другой категорий видов формируют в сообществах трофические цепи, по которым происходит циркуляция веществ и энергии, осуществляя биогенный круговорот.

В течение двух первых миллиардов существования жизни на Земле сообщества организмов состояли из видов различных прокариот; продуценты были представлены в основном фотоавтотрофными цианобактериями (сине-зелеными водорослями), а деструкторы – органотрофными зубактериями и архебактериями (среди последних групп имелись также и хемоавтотрофные формы). Лишь в мезопротерозое (около 1,3 млрд лет назад) возникли эукариоты, но различные прокариоты сохраняют важную роль и в сообществах организмов более позднего возраста, включая современные, поскольку некоторые биохимические функции могут выполнять только бактерии (например, связывание атмосферного азота или расщепление целлюлозы). При этом общий уровень организации прокариот, по существу, не претерпел изменений более чем за 3 миллиарда лет их эволюционной истории. Характерной особенностью механизмов генетических преобразований у прокариот является значительная роль в этих преобразованиях так называемого «горизонтального (или латерального) переноса» фрагментов аппарата наследственности между разными видами, в том числе не связанными близким родством. Явления горизонтального переноса наследственной информации между разными филогенетическими линиями нарушают привычный (установленный по исследованиям эволюции эукариот) облик филогенетического (генеалогического) древа с дивергирующими друг от друга ветвями, преобразуя «древо» в своего рода сетку («сеть Арахны», по метафорическому выражению Г. А. Заварзина [2007]).

Из этих фактов Заварзин (1995б) делает несколько неожиданные выводы: «Таким образом, неизменное в качественном отношении сообщество, по-видимому, прошло через всю историю биосферы. Менялась только степень его участия в потоках углерода... Эта неизменность прокариот с начала геологической истории может быть воспринята как отсут-

ствие у них эволюции» (Заварзин 2011: 210). По его мнению, в современной биологии происходит «смена парадигмы», заключающаяся в отходе от идеи эволюции, основанной на дарвинистских представлениях о конкуренции и селекции, в пользу признания ведущей роли процессов кооперации разных видов в формировании и функционировании сообществ организмов. Позднее, отвечая на критику А. М. Гилярова (2007), Г. А. Заварзин (2007: 517) указал, что в действительности он не отрицает эволюцию, «представляющую собой фундаментальный экспериментальный факт естествознания», но организация сообществ организмов имеет целесообразный характер, и ключ к ее пониманию дает не предшествовавшая дивергентная эволюция, а функциональные взаимосвязи между разными видами, обуславливающие кооперативные взаимодействия последних в сообществе. «Выживание наиболее приспособленных есть лишь модифицирующий процесс низшего уровня. Определяющим оказывается функциональное соответствие компонента большей системе. Выживание наиболее приспособленных на основе рыночной конкуренции доминирует только в ограниченных рамках общей экониши. Объекты, находящиеся в разных нишах, между собой не конкурируют, а чаще находятся в кооперативных отношениях» (Заварзин 2000; цит. по: Он же 2011: 273). Г. А. Заварзин, видимо, склонен ограничивать сферу действия естественного отбора остроконкурентными внутривидовыми и межвидовыми отношениями, которые, по его мнению, обязательно должны в итоге приводить к элиминации менее приспособленных форм. Сохранение и сосуществование в большинстве сообществ организмов представителей более древних примитивных групп вместе с более молодыми видами, нередко даже с потомками первых, Заварзин рассматривает как парадокс. «Этот парадокс конкурентные механизмы происхождения видов, основанные на прогрессивной эволюции и элиминировании предковых форм, не могут объяснить в принципе» (Он же 2004; 2011: 263).

В рассматриваемых работах Г. А. Заварзина дарвиновская концепция борьбы за существование, по сути дела, сводится к острой внутривидовой конкуренции, аналогизируемой с рыночной конкуренцией в экономике. Основания для такого понимания, пожалуй, можно действительно найти в некоторых замечаниях самого Ч. Дарвина (1937: 123, 179), указывавшего на наибольшую остроту конкурентных взаимоотношений между наиболее близкими по своим основным потребностям особями одного и того же вида и наиболее близкими видами в результате избыточного размножения и перенаселения. «Рыночные корни» таких представлений Ч. Дарвина и их связь с идеями английских экономистов XIX в. Т. Мальтуса и А. Смита отмечали различные авторы (см.: Лекавичус 2009)\*\*.

---

\*\* Создается впечатление, что для Г. А. Заварзина (как и для автора этих строк) идеи рыночной экономики оказались связанными с безобразными «рыночными» экономическими ре-

что борьба за существование, являющаяся движущей силой естественного отбора, представляет собой результат присущей любому виду организмов тенденции к безграничному размножению: «Так как производится более особей, чем может выжить, в каждом случае должна возникать борьба за существование либо между особями того же вида, либо между особями различных видов, либо с физическими условиями жизни» (Дарвин 1937: 108). Необходимо подчеркнуть, что Ч. Дарвин включал в понятие борьбы за существование все формы взаимодействий организмов с факторами внешней среды, причем эти взаимодействия имеют место всегда (вне зависимости от размножения организмов).

При этом конкуренция может происходить и в пассивной (потенциальной) форме, в которой собственно конкуренция имеет, по сути дела, условный характер, и она отнюдь не обязательно приводит к элиминации одного из конкурирующих видов. Ее исход зависит от соотношений между обилием необходимых ресурсов и численностью конкурирующих видов, которая может регулироваться специальными внутривидовыми физиологическими и поведенческими механизмами, способствующими ограничению прироста численности вида и повышения плотности его популяций на более низком уровне, чем тот, который угрожал бы истощением природных ресурсов в данной части ареала. Такие механизмы включают запускаемые частотой контактов между разными особями данного вида изменения физиологического состояния организмов, снижающие их репродуктивную и стимулирующие миграционную активность, что приводит к выселению более или менее значительной части популяции в другие районы, в том числе за пределы видового ареала (см., например: Andrews 1970; Andrews, Belknap 1979; Andrews, Strohbehn 1971). В результате такого ограничения численности вида снижается и острота конкуренции – как внутривидовой, так и между экологически близкими разными видами. Если лимитирующие ресурсы среды обитания имеются в достаточном количестве, вполне возможно сосуществование в одних и тех же местообитаниях популяций экологически близких видов организмов в определенном равновесии друг с другом. Рост численности и плотности популяций этих видов не идет дальше некоторых пределов, определяемых внутривидовыми механизмами их регуляции (Inger, Greenberg 1966; Ayala 1972).

Естественный же отбор продолжает действовать и при отсутствии перенаселения, при существовании лишь пассивной (условной) конкуренции: в результате возникновения наследственных вариаций у разных особей некоторые из них могут получить преимущества в шансах на выживание или хотя бы на более успешное оставление потомства при каких-либо неблагоприятных внешних воздействиях. Это и приводит к изменениям

---

формами в России в 90-е гг. прошлого века, что, видимо, способствовало их эмоциональному неприятию.

частоты встречаемости соответствующих наследуемых признаков в популяции, причем полная элиминация альтернативных признаков отнюдь не обязательна.

Вообще напряженность внутривидовой конкуренции и других проявлений борьбы за существование в природных условиях нередко преувеличивают. Вероятно, в действительности достаточно широко распространены ситуации, когда по тем или иным причинам данный вид оказывается в особенно благоприятных условиях, способствующих выживанию даже слабо приспособленных его особей и оставлению ими потомства (ситуация, обозначенная С. В. Мейеном [1987: 304] как «попустительство естественного отбора»). Это доказывается многочисленными фактами успешного длительного выживания и активного участия в размножении некоторых особей различных видов животных, получивших серьезные травмы и преодолевших их последствия с помощью морфофизиологических и поведенческих компенсаторных модификаций, развитие которых требовало достаточно длительного времени и благоприятных условий (см.: Иорданский 2009а).

Нужно отметить, что Г. А. Заварзин (как, впрочем, и целый ряд других исследователей) рассматривает лишь один аспект действия естественного отбора – его элиминирующую роль, устранение из популяций менее приспособленных вариантов, – оставляя без внимания творческую роль отбора, выражающуюся в накоплении удачных вариантов, их интеграции и формировании на их основе адаптаций любой степени сложности, в том числе и взаимных приспособлений организмов разных видов. При этом естественный отбор является, в сущности, единственным эволюционным механизмом, обеспечивающим развитие приспособлений организмов к изменениям условий среды обитания и интеграцию целостного организма.

Как уже было упомянуто, Заварзин подчеркивает роль кооперации между разными видами (обычно – между филогенетически далекими друг от друга), формирующей разнообразные функциональные взаимосвязи в сообществах организмов, противопоставляя кооперативные взаимодействия конкурентным. Кооперативные взаимодействия разных видов в функционировании потоков вещества и энергии в биоценозах вполне очевидны. Однако неизбежно появляется вопрос о механизмах возникновения и последующих преобразований этих взаимодействий в процессе развития сообществ. Остановимся вкратце на этой проблеме.

В. И. Вернадский (1926; 1931) полагал, что жизнь на Земле возникла не как некий единственный первый вид организмов, но сразу как совокупность нескольких видов, которые могли взаимодействовать друг с другом, осуществляя первичный круговорот веществ в качестве продуцентов и редуцентов (деструкторов). Другими словами, виды организмов должны были возникнуть, по сути дела, одновременно с их сообществами – ценозами. В соответствии с этой точкой зрения, к которой сочув-

ственно относился и Г. А. Заварзин (1995б; 2000), среди древнейших живых существ уже сразу были представлены и гетеро-, и автотрофы.

Однако кажется более вероятным, что протоорганизмы были гетеротрофами, получавшими вещества для построения своего тела с помощью осмоса из окружающей их среды («первичного бульона»); они могли использовать также компоненты тела других протоорганизмов, подвергшихся по каким-либо причинам разрушению. Ю. А. Чернов (1984: 11) полагает, что последний процесс мог быть «зародышем первых трофических ценотических связей. Конкуренция за вещество, очевидно, осуществлялась химическими системами еще до их структурного обособления». Очевидно, такая конкуренция могла иметь только пассивную форму; при наличии самовоспроизведения (размножения) первичных биологических систем и возникновении их разнокачественности в результате неизбежного при этом появления наследственных вариаций такая конкуренция становилась основой для начала действия естественного отбора. Последний благоприятствовал сохранению и распространению в популяциях таких изменений протоорганизмов, которые способствовали совершенствованию способов усвоения органических веществ и энергии из окружающей среды.

После возникновения у каких-то организмов способности к фото- или хемосинтезу эти виды стали продуцентами органических веществ в составе сообществ, в которых после этого действительно могла возникнуть кооперация видов продуцентов и редуцентов. В результате сообщества получили возможность сделаться автономными устойчивыми биогеохимическими системами, осуществляющими биогенный круговорот веществ.

Так или иначе, именно при возникновении контакта видов-продуцентов и деструкторов возникают их кооперативные взаимодействия. Вероятно, механизм их возникновения в древнейших сообществах организмов был в принципе таким же, как и при возникновении разных форм межвидовой кооперации в сообществах современных видов. Для любого данного вида другой вид (особенно не связанный с первым близким филогенетическим родством) является объектом среды обитания, обладающим определенными свойствами, которые могут оказаться полезными для первого, способствуя лучшему выживанию или оставлению потомства его особями. Если это так, естественный отбор будет благоприятствовать закреплению, накоплению и распространению в популяциях вариаций, оптимизирующих использование данным видом полезных для него свойств другого вида. При взаимодействии в сообществе видов-продуцентов и деструкторов отбор оптимизирует использование вторыми продуктов органического синтеза, осуществляемого первыми, завершающееся разрушением органических соединений с их переводом в неорганическое состояние, что замыкает соответствующий биогеохимический цикл. Таким образом, можно сказать, что функциональная кооперация разных видов,

характеризующая нормальное существование биоценозов и противопоставляемая Г. А. Заварзиным конкуренции, возникает в ходе их исторического развития под воздействием естественного отбора на основе конкурентных (обычно пассивных) внутривидовых взаимоотношений.

Разумеется, Заварзин совершенно прав, подчеркивая важность кооперации разных видов организмов, осуществляющих различные биогеохимические функции в круговороте веществ. Однако противопоставление биологических ролей конкуренции и кооперации не имеет смысла: первая является предпосылкой для действия естественного отбора, вторая же представляет собой один из его возможных результатов. Естественный отбор – единственный известный науке фактор, направляющий эволюционные изменения организмов в русло формирования адаптаций (в том числе кооперативных взаимодействий разных видов).

Г. А. Заварзин (1995б; 2000; цит. по: Заварзин 2011: 269) обратил внимание на чрезвычайный консерватизм общего типа организации прокариот, оставшегося практически неизменным в течение более 3 млрд лет. В то же время эволюционная история эукариот с момента их возникновения (примерно 1,3 млрд лет назад) демонстрирует в разных филогенетических стволах ряд крупномасштабных преобразований, включающих изменения общих типов организации, на пути морфофизиологического прогресса (арогенеза). Сравнивая биологические особенности прокариот и эукариот, Г. А. Заварзин (2000; цит. по: Заварзин 2011: 262–263) приходит к выводу, что эволюция происходила вопреки логике дарвинизма, основанной на естественном отборе (то есть преимущественном выживании и оставлении потомства наиболее приспособленными организмами): выживаемость, обусловленная способностью переносить неблагоприятные условия, у бактерий существенно выше, чем у сложно устроенных макроорганизмов – эукариот! С другой стороны, как уже было упомянуто, Заварзин (2000; 2004) рассматривал сосуществование примитивных видов в одних и тех же сообществах с более молодыми видами как парадокс, неразрешимый для модели прогрессивной эволюции, основанной на конкуренции близких форм и вымирании хуже приспособленных. Очевидно, эти положения концепции Г. А. Заварзина противостоят представлениям об эволюционном морфофизиологическом прогрессе как общей закономерности филогенеза, разделяемым рядом авторов (Frazz 1935; Huxley 1942; Завадский 1958; Оленов 1961; Bertalanffy 1969; Иорданский 2011 и др.).

Морфофизиологический прогресс (арогенез) представляет собой направление эволюционного процесса, ведущее к общему повышению уровня организации, имеющее поступательный характер и включающее: повышение степени дифференциации и интеграции организма, рационализацию и оптимизацию его систем (применительно к их адаптивной роли); интенсификацию функций (в частности, метаболизма); увеличение

объема и совершенствование обработки информации; повышение уровня гомеостаза организма. В итоге арогенез обеспечивает общее возрастание независимости организмов от внешней среды. Такие характеристики морфофизиологического прогресса, как общность его основных проявлений и широта распространения в макроэволюции самых различных групп организмов, а также его поступательный характер (интеграция последовательных ароморфозов, часто далеко разобщенных во времени и различающихся по своим конкретным проявлениям), позволяют говорить об арогенезе как общей закономерности эволюции организмов. Поступательный характер арогенеза обусловлен накоплением под воздействием естественного отбора изменений организмов, совершенствующих приспособления, связанные с фундаментальными свойствами живых существ: метаболизмом и гомеостазом (Иорданский 2009б; 2010; 2011: 147–151).

При этом уровень морфофизиологического прогресса, достигнутого в разных филогенетических стволах, весьма различен. Конечно, Г. А. Заварзин совершенно прав, указывая на обычное сосуществование в современных биоценозах представителей самых высокоразвитых групп (высшие позвоночные, членистоногие, моллюски) и групп, сохранивших более простую и даже самую примитивную организацию (различные прокариоты). Однако этот факт отнюдь не противоречит рассмотренным выше представлениям о ведущей роли естественного отбора в формировании взаимных приспособлений организмов разных видов. Совместное существование и широко распространенные кооперативные взаимодействия представителей филогенетически далеких групп благоприятствуются отбором, что обусловлено их разной ролью и взаимодополняющими функциями в трофических цепях и биогеоценотических циклах. В связи с этим А. М. Гиляров (2007: 513) отметил, что эукариоты не могут вытеснить из биосферы прокариот хотя бы уже потому, что не способны сами осуществлять многие окислительно-восстановительные реакции, обеспечивающие их необходимыми веществами и энергией. Но остается вопрос о причинах столь разной высоты уровня организации, достигнутого в различных филогенетических стволах.

Направления и конкретные возможности дальнейших эволюционных преобразований любого вида организмов (или любого макротаксона – естественной монофилетической группы видов разного масштаба) определяются взаимодействиями сил естественного отбора (обусловленных характером изменений среды обитания) и исторически сложившейся организации данного вида или макротаксона. При этом отбор всегда действует только «в настоящем времени», благоприятствуя более удачным вариантам изменчивости, способствующим повышению выживаемости и/или более успешному размножению – в данный момент времени и при данных внешних условиях, не «предвидя» дальнейших изменений среды и организмов. Отбор не имеет каких-либо «имманентных» тенденций, ко-



торые способствовали бы в первую очередь какому-то одному определенному направлению эволюции (например, арогенезу). С другой стороны, еще Ч. Дарвин (1941: 478–479) обратил внимание на тот факт, что воздействие различных изменений внешних условий нередко стимулирует возникновение у организмов сходных вариаций, и наоборот – разные вариации могут появиться в ответ на сходные внешние изменения. Можно заключить, что конкретный характер эволюционных изменений организмов в большей мере определяется спецификой их организационной основы и ее адаптаций к определенному образу жизни, чем характером изменений внешних условий (см.: Иорданский 2011: 136–138).

Повышение выживаемости и успешности размножения, способствующее возрастанию независимости организмов от внешних условий, может быть достигнуто на основе разных эволюционных стратегий. Одной из таких стратегий является морфофизиологический прогресс. Арогенез как направление эволюционных преобразований в наибольшей степени способствует повышению независимости организмов от внешней среды при активном образе жизни (то есть при активном передвижении, питании, газообмене, размножении и др.), характерном для многих филогенетических стволов эукариот, особенно животных. Имеются основания предполагать, что возникновение эукариот было связано с развитием у их предков актино-миозиновой двигательной системы и обусловленной ею цитоплазматической подвижности, что открыло для эукариот качественно новые приспособительные и организационные возможности (фаготрофное питание, компартментализация, дифференциация и интеграция клетки, развитие механизмов упорядоченного клеточного деления и др.) (Мирабдуллаев 1989). Вероятно, возникновение актино-миозиновой двигательной системы, связанной с клеточным аппаратом микротрубочек, можно рассматривать как ключевой ароморфоз в эволюции предков эукариот (Иорданский 2001: 382–383). В дальнейшей эволюции эукариот столь же важным ароморфозом явилось развитие многоклеточного состояния, позволившего достичь нового качественного уровня гомеостаза организма при формировании эффективной системы фенотипической модификационной изменчивости.

Прокариоты, характеризующиеся изначально пассивным образом жизни, использовали (и продолжают успешно использовать ныне) совершенно другую эволюционную стратегию выживания, основанную на колоссальной численности особей и чрезвычайно интенсивном размножении этих одноклеточных организмов. При этом горизонтальный перенос генетической информации расширяет возможности возникновения наследственных вариаций, а гаплоидность позволяет в первом же поколении естественному отбору апробировать приспособительную ценность новых признаков. Результатом является очень быстрая эволюция, происходящая в основном на биохимическом уровне и обеспечивающая эффективное приспособление

прокариот к новым условиям посредством возникновения новых штаммов, обладающих повышенной устойчивостью к неблагоприятным внешним факторам. Прокариоты используют также адаптации, связанные с механизмами пассивной защиты (например, переход в состояние анабиоза в спорах, снабженных высокоустойчивыми оболочками). Такая эволюционная стратегия эффективно обеспечивает высокую выживаемость прокариот, существующих уже около 4 миллиардов лет и сохраняющих важнейшую биогеохимическую роль в биосфере Земли, но, очевидно, не способствует их существенному морфофизиологическому прогрессу.

Однако все же нельзя утверждать, что арогенетические изменения совершенно отсутствовали в эволюции прокариот. Уже на ранних ее этапах сформировались основные черты их организации: клеточное строение; аппарат наследственности; механизм синтеза белка; ферментативные системы, обеспечивающие метаболизм и гомеостаз – важнейшие характеристики живых организмов. Позднее они были у различных прокариот дополнены системами фото- и хемосинтеза, а также других важных биохимических процессов. Возникновение этих по существу арогенетических изменений у прокариот (при характерном для них пассивном образе жизни и эволюционной стратегии гаплоидности, быстрого размножения и моментальной апробации новых вариаций с выбраковкой множества особей) позволяет вновь говорить об особом значении арогенеза как общей закономерности эволюции жизни.

### Библиография

- Вернадский В. И. 1926.** *Биосфера*. Л.: Научно-техн. изд-во.
- Вернадский В. И. 1931.** Об условиях появления жизни на Земле. *Известия АН СССР* 5: 633–653.
- Гиляров А. М. 2007.** Ариаднина нить эволюционизма. *Вестник РАН* 77(6): 508–516.
- Дарвин Ч. 1937.** *Происхождение видов*. М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры.
- Дарвин Ч. 1941.** *Изменения животных и растений в домашнем состоянии*. М.; Л.: Изд-во АН СССР.
- Завадский К. М. 1958.** К пониманию прогресса в органической природе. *Проблемы развития в природе и обществе*, с. 79–120. Л.: Наука.
- Заварзин Г. А. 1995а.** Анти-Рынок в природе. *Природа* 3: 46–60.
- Заварзин Г. А. 1995б.** Смена парадигмы в биологии. *Вестник РАН* 65(1): 8–23.
- Заварзин Г. А. 2000.** Недарвиновская область эволюции. *Вестник РАН* 70(5): 403–411.
- Заварзин Г. А. 2004.** Будущее отбирается прошлым. *Вестник РАН* 74(9): 813–822.
- Заварзин Г. А. 2006.** Составляет ли эволюция смысл биологии? *Вестник РАН* 76(3): 292–302.

- Заварзин Г. А. 2007.** Ариаднина нить или паутина Арахны? *Вестник РАН* 77(6): 517–519.
- Заварзин Г. А. 2011.** *Какосфера: Философия и публицистика*. М.: Ruthenica.
- Иорданский Н. Н. 2001.** *Эволюция жизни*. М.: Академия.
- Иорданский Н. Н. 2009а.** Фенотипическая пластичность организмов и эволюция. *Журнал общей биологии* 70(1): 3–9.
- Иорданский Н. Н. 2009б.** Факторы эволюционного прогресса. *Эволюция: космическая, биологическая, социальная* / Ред. Л. Е. Гринин, А. М. Марков, А. В. Коротаев, с. 153–175. М.: ЛИБРОКОМ/URSS.
- Иорданский Н. Н. 2010.** Чарлз Дарвин и проблема эволюционного прогресса. *Журнал общей биологии* 71(6): 488–496.
- Иорданский Н. Н. 2011.** *Организмы, виды и эволюция*. М.: ЛИБРОКОМ/URSS.
- Лежачичус Э. 2009.** О некоторых аналогиях между эволюцией экосистем и развитием экономики: от А. Смита и Ч. Дарвина до новейших идей. *Эволюция: космическая, биологическая, социальная* / Ред. Л. Е. Гринин, А. В. Марков, А. В. Коротаев, с. 226–259. М.: ЛИБРОКОМ/URSS.
- Мейен С. В. 1987.** География макроэволюции у высших растений. *Журнал общей биологии* 48(3): 291–309.
- Мирабдуллаев И. М. 1989.** Проблема происхождения эукариот. *Успехи современной биологии* 107(3): 341–356.
- Оленов Ю. М. 1961.** *Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма*. М.; Л.: Изд-во АН СССР.
- Чернов Ю. И. 1984.** Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ. *Фауногенез и филоценогенез* / Ред. Ю. И. Чернов, с. 5–23. М.: Наука.
- Andrews R. V. 1970.** Endocrine Adjustments of Lemmings and Voles to Arctic Extremes in Temperature, Photoperiod and Social Environment. *Адаптация организма человека и животных к экстремальным природным факторам среды*, с. 120–124. Новосибирск: Наука.
- Andrews R. V., Belknap R. W. 1979.** Deer Mouse and Lemming Adrenal and Pathological Responses to Increases in Animal Numbers. *Comparative Biochemistry and Physiology* A63(1): 15–18.
- Andrews R. V., Strohhahn R. 1971.** Endocrine Adjustments in a Wild Lemming Population During the 1969 Summer Season. *Comparative Biochemistry and Physiology* A38(1): 183–201.
- Ayala F. J. 1972.** Competition between Species. *American Scientist* 60(3): 348–357.
- Bertalanffy L., von. 1969.** Chance or Law. *Beyond Reductionism: New Perspectives in the Life Science* / Eds. A. Koestler, J. R. Smythies, pp. 56–84. London: Hutchinson.
- Franz V. 1935.** *Der biologische Fortschritt. Die Theorie der Organismengeschichtlichen Vervollkommung*. Jena: Fischer.
- Huxley J. S. 1942.** *Evolution: The Modern Synthesis*. London: Allen and Unwin.
- Inger R. F., Greenberg B. 1966.** Ecological and Competitive Relations among Three Species of Frogs (Genus Rana). *Ecology* 47(5): 746–759.