

БИОГЕОМ КАК СТРУКТУРНАЯ ЕДИНИЦА БИОСФЕРЫ

А.А. Протасов

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, Украина

Эл. почта: protasov@bigmir.net

Статья получена редакцией 12.06.2012, принята к печати 23.08.2012

Сравнение взглядов В.И. Вернадского и В.Н. Беклемишева на структуру биосферы показывает их значительное сходство, а также сходство понятий «живое вещество» и «живой покров Земли». Предлагается термин «биохонида» для обозначения биосферной совокупности биоценозов и «геохонида» – для совокупности биотопов, условий существования жизни. Биогем рассматривается как совокупность сходных по своим основным характеристикам экосистем и как первый (суббиосферный) уровень ее организации.

Ключевые слова: биосфера, Геомерида, биохонида, геохонида, биом, биогем.

BIOGEOOME AS A STRUCTURAL UNIT OF THE BIOSPHERE

A.A. Protasov

Institute of Hydrobiology of the National Academy of Science of Ukraine, Kiev, Ukraine

E-mail: protasov@bigmir.net

V.I. Vernadsky's and V.N. Beklemishev's views on the structure of the biosphere are compared to show significant similarities between them and between the concepts "the living matter" and "the living envelope of the Earth". The terms "bioholida" and "geoholida" are suggested to denote the biospheric totality of biocenoses and the totality of biotopes or environmental conditions for life, respectively. Biogeome is viewed as the totality of basically similar ecosystems and as the first sub-biospheric level of the structure of the biosphere.

Keywords: biosphere, Geomerida, biome, bioholida, geoholida.

Наши представления о биосфере и ее структуре постоянно пополняются новыми данными. Формируются новые концепции и подходы, связанные с изучением проявлений жизни в планетарном масштабе, которые необходимо соотносить с истоками учения о биосфере. Трудно в этой связи переоценить такие обобщающие работы, как публикации А.И. Кафанова [16], Б.С. Соколова [21], Э.Н. Мирзояна [17] и других, в которых проведен анализ основополагающих концепций, представленных в работах В.И. Вернадского и В.Н. Беклемишева.

Корректное и безусловно бережное отношение к научному наследию, основополагающим концепциям отнюдь не предполагает, что они должны приниматься как догмы, не подлежащие анализу или критике. Они служат фундаментом для дальнейшего развития мысли, расширения и углубления исследований (см., например, публикацию А.М. Гилярова [10]). То, что концепции Биосферы, Геомериды и сегодня являются не только предметом обсуждения, исследования историков, но и рабочими инструментами, основой для дальнейших исследований, говорит об их ценности для науки, о том, что это живые, развивающиеся учения.

Биосфера, живое вещество, Геомерида – основные понятия, на которых базируется учение о живом покрове Земли. Как эти понятия взаимосвязаны? Дополняют ли они друг друга или находятся в противоречии? Ответы на эти вопросы важны для формирования целостных представлений о жизни на Земле в рамках биосферологии как самостоятельной научной дисциплины. Существуют представления о значительных различиях этих понятий. Как полагает

Б.С. Соколов [21, с. 3], «в биогеохимической концепции биосферы В.И. Вернадского Геомериде Беклемишева места нет». Однако такое противопоставление «живого вещества» «Геомериде», с нашей точки зрения, нельзя признать верным. Геомерида в понимании В.Н. Беклемишева есть живой покров Земли, вся структурированная совокупность живых организмов, представленных в ней целым рядом индивидуальных – от организма до «всевозможных биоценозов» [5]. Важнейшим является вопрос о функционировании этих индивидуальностей. Как подчеркивал А.И. Кафанов [15], понятия «биосфера» и «геомерида» существенно различаются. «Если биосфера – это географическая оболочка Земли, то Геомерида (биострома) – живой покров, органическая составляющая биосферы» (с. 487). Именно живой и поэтому – функционирующий, и функционирование это происходит в теснейшей связи с косным веществом.

Важное замечание делает В.И. Вернадский: «Биосфера может рассматриваться как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космическое излучение в действенную земную энергию» [9, с. 321]. То есть биосфера – это не только «вместилище», но также и «вмещаемое», это их система. Функционирование «трансформаторов» возможно только за счет использования внешней энергии, что поддерживает циклы вещества в масштабах как экосистем-ландшафтов, так и биосферы в целом [14].

Следует обратить внимание на то, что часто цитируемая в связи с рассмотрением его концепции Геомериды работа В.Н. Беклемишева 1928 г.¹ «Ор-

¹ В работах [19, 20], в которых было ошибочно отмечено, что В.Н. Беклемишев предложил концепцию Геомериды в 1931 г., фактически это было сделано четырьмя годами раньше.

ганизм и сообщество» имеет подзаголовок «К постановке проблемы индивидуальности в биоценологии» и представляет собой введение к статье о биоценозах Камской поймы. Работа начинается весьма примечательно: «Одна из основных проблем биологии – взаимоотношение целого и частей» [2, с. 127]. Эта проблема занимала его всю жизнь. В 1950 г. выходит его статья «К проблеме индивидуальности в биологии», в 1964 г. – «Об общих принципах организации жизни», где проблема эта рассматривается как ключевая [4]. Будучи морфологом, В.Н. Беклемишев глубоко понимал и разрабатывал проблему взаимоотношений части и целого на уровне организма, однако с присущей ему оригинальностью переносил эти представления и на другие объекты, более высоких уровней. Так, в работе, посвященной биоценозам реки (1956), он обращает внимание на метамерную структуру речной экосистемы – чередование плесовых участков и перекатов, – которая и поддерживает целостность всей экосистемы [3]. Для биоценологии, изучения живого покрова Земли, основной вопрос для В.Н. Беклемишева вытекает из важнейшего для всей биологии: «Всякое конкретное сообщество, будь то микроценоз, пятно ассоциации или целое озеро, построено из частей, но являются ли они в какой-либо мере целым? Какие биоценологические единицы и в какой мере обладают индивидуальностью – вот основной вопрос биоценологии» [2, с. 128]. Можно добавить: вопрос об «индивидуальностях» важен не только для биоценологии, но и для биосферологии.

Геомерида, этот «копошащийся безбрежный мир живого», устроена «подобно структуре нашего тела: она слагается из отдельных частей – всевозможных биоценозов разного порядка» [5, с. 61–62]. Могут ли они рассматриваться как определенные группы сходных элементов, и что происходит при их интеграции? Озеро и река – два примера экосистем, их население – примеры этих «всевозможных биоценозов». Но как соотносятся друг с другом все биоценозы озер (их совокупность в биосфере) со всеми биоценозами рек? Очевидно, что мы имеем две группы реально существующих и реально различных биоценозов. Также мы можем противопоставить все тесно взаимосвязанные биоценозы континентальных вод (озерные и речные) биоценозам океана, которые, в свою очередь, также неоднородны.

Таким образом, «мир биоценозов» имеет иерархическую природу, и каждый уровень этой иерархии подчиняется закону эмерджентности, то есть более крупные ценотические системы обладают своими свойствами, а не являются простой суммой частей.

Геомерида Беклемишева, живой покров Земли имеет меристическую природу, как и все живое. Образно говоря, «Мерос» определяет «Биос». Было бы наивным полагать, что В.Н. Беклемишев не отдавал себе отчета в отсутствии прямых аналогий между живым покровом Земли и организмом, но ему были важны тектологические, системные параллели. Кстати, основная идея тектологии, науки об общих закономерностях организации и дезорганизации систем, и название самой науки заимствовано ее создателем А.А. Богдановым у Эрнста Геккеля, который употреблял это слово по отношению к законам организации живых существ.

Важный вопрос о биоценологической индивидуальности следует решать, очевидно, на основе градиен-

тного подхода [15, 16, 19], не возводя в абсолют ни индивидуалистический, ни континуалистский подходы [12]. Необходимы исследования как собственно биоценозов, так и их системных совокупностей. К сожалению, следует отметить, что биоценологические исследования, столь разнообразные и обширные в 1920–1950 гг., в настоящее время в значительной мере сократились (во всяком случае, в области исследований биоценозов в гидросфере), что, безусловно, наносит значительный ущерб не только экологии, биогеографии, гидробиологии, но и биосферологии. Ибо нельзя изучать целое, оставляя в стороне элементы этого целого.

Подчеркивая различия между подходами В.И. Вернадского и В.Н. Беклемишева к структуре глобальных проявлений жизни, Б.С. Соколов отмечает, что «Беклемишев рассматривал живой покров Земли... в его таксономическом и биоценологическом разнообразии», в то время как «для Вернадского <биосфера> важна в своей биогеохимической функции» [21]. Иными словами, отмечается различие меристического подхода Беклемишева («Геомерида... слагается из отдельных частей») и холистического (функции живого вещества едины для всей биосферы) Вернадского. Такое противопоставление представляется не совсем обоснованным. Беклемишев, уделяя большое внимание индивидуальности частей, неизменно подчеркивал жизнеспособность целого: «В каждый данный момент времени, от докембрия и до наших дней, живой покров Земли представлял организованное целое, существующее благодаря достаточно сложному функционированию своих частей» [4, с. 26].

Хотя В.Н. Беклемишев принял термин «Геомерида», предложенный К.Д. Старынкевичем в 1919 г., он вполне мог использовать частицу «-холида» (от греч. ὅλος – целый, целостный). Живой покров Земли так же меристичен, как и целостен.

Формальное сравнение двух подходов (Вернадского и Беклемишева) к структуре собственно живого покрова Земли указывает на существенные различия между ними.

«Я ввожу новое понятие «сгущение живого вещества» и не беру старое понятие биоценоза, так как в основу нашего рассмотрения жизни мы берем такие данные как массу, состав и энергию живых организмов» [8, с. 68].

«Геомерида не может непосредственно слагаться из отдельных животных и растений. Между ними и общей организацией Геомериды включены многочисленные промежуточные индивидуальности... таковы, прежде всего, всевозможные биоценозы» [5, с. 61].

Однако необходимо отметить, что В.И. Вернадский достаточно широко использует понятие биоценоза. Совершенно ясно, что он не рассматривал живое вещество как однородное образование, подобно минералам или воде. Живое вещество было всегда для него структурировано. Определенные выводы относительно геохимических функций живого вещества, считал он, могут быть сделаны на основании не взятия «образца» любой величины, как это возможно для минерала, а только на основании статистических усреднений: «Для того чтобы учесть геохимический эффект скопления живого вещества, необходимо изучать геохимический эффект

жизни в какой-нибудь естественной области земной коры. Только химический анализ средней пробы... сообщества организмов может иметь значение для учета геохимических процессов» [8, с. 67].

Целые разделы «Живого вещества» [8] посвящены «биологическим разностям», «сгущениям живого вещества», то есть именно неоднородного живого вещества. Все «сообщество вместе с его растительной, животной, грибной и микроскопической жизнью» он называет «новым именем **сгущения** живого вещества», как ставя знак равенства между ними (выделено нами).

Вряд ли стоит говорить о противопоставлении двух концепций – живого вещества и Геомериды. Биоценозы представляют собой не только **качественно** различные биотические образования (Беклемишев), элементы системы живого покрова Земли, но и **количественно** различающиеся сгущения (количество больше среднего) и разрежения (количество меньше среднего) живого вещества (Вернадский), «учет этого количества главным образом и отличает сгущение живого вещества от биоценоза» [8, с. 68]. Любой биоценоз имеет не только характерный состав, но и определенные показатели обилия. И это касается не только «сгущений», но и «разрежений», ибо последние тоже являются биотическими системами, биоценозами. В условиях практически полностью заселенной планеты, окружением для той или иной экосистемы, их средой являются другие экосистемы. Представляется, что Вернадский не столько отрицал «старое понятие биоценоза», сколько предлагал совершенно новый, а потому не до конца понятный тогда биологам подход.

Живое вещество и Геомерида — понятия, дополняющие друг друга, это два взгляда на живой покров Земли, на «высший биоценоз», как называет его Б.С. Соколов [21]. Именно концепция живого вещества позволяет подойти к вопросу распространения жизни на Земле с самых общих позиций.

Согласно представлениям В.И. Вернадского, в основу изучения структуры биосферы «должна быть положена густота жизни – выделение участков, ею обогащенных» [9, с. 382].

И здесь его взгляд обращен в первую очередь именно к гидросфере – этой огромной массе воды, насыщенной жизнью. Однако он видит гораздо больше, чем просто насыщенность гидросферы жизнью, и вводит очень важные для рассмотрения всей структуры биосферы понятие пленок жизни. Им было выдвинуто важное положение о том, что пленки и сгущения жизни «образуют в океане области наибольшей трансформации солнечной энергии». Как «основная форма концентрации жизни» выделяется «верхняя живая пленка планктона, богатого зеленой жизнью» [9, с. 383].

Второй важнейшей пленкой в гидросфере, по мнению В.И. Вернадского, является донная, локализованная в области раздела придонных вод и донных отложений с их населением. Знания о жизни на дне океана в тот период были крайне скудны, надо было обладать мощной интуицией, чтобы выделить это сгущение жизни. В.И. Вернадский вслед за гидробиологами того времени высказывает сомнение в существовании животных бентоса на глубине более 7 тыс. м. Тем не менее, он совершенно верно описывает донное сообщество как сложную систему, организмы которой обитают в двух близко соседствующих слоях – аэробном и анаэробном.

У берегов эти две пленки сходятся и образуют прибрежные сгущения. Они чрезвычайно разнообразны по своей природе, структуре: от населения ледовых берегов континентов в высоких широтах до мангровых лесов и окаймляющих коралловых рифов в тропиках. В настоящее время сформулирована концепция контурных биотопов и экосистем моря [13], которая, хотя и в меньших масштабах, может быть применена и к континентальным водоемам. Поскольку в океане фотическая зона может простираться до глубин, достигающих 200–250 м, на шельфе две «пленки Вернадского» – поверхностная и донная – активно взаимодействуют. Иное дело за пределами шельфа. Здесь (на это, видимо, одним из первых обращает внимание В.И. Вернадский) между двумя этими пленками находятся огромные массы воды, в которых отсутствуют сгущения, подобные маргинальным, краевым. Он пишет: «... в общей массе воды океана, средняя мощность которой равна 3,8 км, а наибольшая глубина доходит до 10 км, живые организмы образуют тончайшую пленку... В химизме океана эта его часть может рассматриваться как активная, а остальная масса воды — как биохимически слабо деятельная.

Исходя из этого ясно, что едва ли 2% общей массы океана заняты сгущениями жизни. Вся остальная масса содержит жизнь рассеянную» [9, с. 385, 387].

Модель «биохимической» (термин самого Вернадского, как следует из вышеприведенной цитаты) структуры океана может быть дополнена и расширена с учетом положений концепции биологической структуры океана [6], а также циркумграничной его структуры [1].

Термин «Геомерида», как известно, не принадлежит В.Н. Беклемишеву: сам он отмечал, что «название <живого покрова> может быть и более удачным» [5, с. 61]. Но восемь десятков лет спустя термин был несколько трансформирован, скорее дополнен: «для полной ясности его <термин Геомерида> необходимо дополнить частицей «био» [21, с. 4].

Изменение любой, тем более давно существующей терминологии – дело крайне неблагодарное; тем не менее, следует согласиться не только с предложенным дополнением, но и, более того, существенно изменить термин (оправдывая это еще и тем, что сам В.Н. Беклемишев не считал его очень удачным).

В плане терминологической трансформации интересна судьба одного распространенного термина экологии, а именно термина «биогеоценоз». Автору данных заметок как гидробиологу вполне естественно казалось, что произошла трансформация широко известного и ранее предложенного гидробиологом К. Мебиусом (1877) термина «биоценоз», который В.Н. Сукачев, добавив частицу «гео», наполнил новым содержанием. Однако при внимательном взгляде на происхождение понятия и самого термина «биогеоценоз» [24] это оказалось не так. В.Н. Сукачев отнюдь не трансформировал термин «биоценоз», он изначально предложил термин «геоценоз» как термин, «характеризующий известную общность (κοινος – общий) явлений на поверхности Земли и замеченный несколько позже (1944) выражением «биогеоценоз» [24, с. 316]. Сам автор термина «биогеоценоз» отмечает, что он был введен скорее потому, что им предложенный термин «геоценоз» уже был ранее предложен С.И. Медведевым (в 1936 г.).

Частица «гео» совершенно органично была принята экологами именно как отражение «земного биотопа» для «био» – его населения. Хотя были попытки уточнить этот термин для гидросферы и ввести термин «биогеоценоз» [26], это вряд ли целесообразно, поскольку частица «гео» обозначает не «наземный», а «земной». Приводя полтора десятка различных терминов (микрокосм, биосистема, экосистема, голоцен и др.), В.Н. Сукачев обосновывает применение именно термина «биогеоценоз». Действительно, он состоит из трех «универсальных» частей: «био» – живые элементы, «гео» – косные элементы земной среды, «цено» – единство.

Исходя из этого, целесообразно не только добавить к термину «Геомерида» частицу «био» [21], но стоило бы и убрать «гео», обозначив таким образом живой покров Земли термином «биомериды». Исходя из этой же логики, под термином «геомериды» следует понимать тот самый глобальный биотоп биомериды, о котором пишет Б.С. Соколов [21]. Комбинированный термин «биогеомериды» по сути аналогичен термину «биосфера». Однако последний термин более отвечает основной идее – связь с другими геосферами и всепланетарный («сферический») характер. Однако существование двух одинаковых терминов с совершенно различным содержанием явно неприемлемо. И здесь, на наш взгляд, вполне обоснованными могут быть термины «биохолиды» и «геохолиды», в которых подчеркивается целостность как самой жизни, так и ее среды существования. Идеи меристичности живых систем они отнюдь не отвергают (см. выше). И это заставляет нас задаваться вопросом: какова структура, каковы элементы биосферы? Биосфера как «высшая экосистема» не представляет собой суммы биогеоценозов-экосистем. Она имеет иерархическое строение, каждый из уровней ее организации должен иметь некоторые свои эмерджентные свойства.

Как биоценоз представляет собой минимальную единицу Геомериды (биохолиды), так экосистема, биогеоценоз представляет собой элементарную единицу биосферы. Какие же «индивидуальности», совокупности экосистем находятся между локальной экосистемой и биосферой? Вопрос этот во всей своей полноте в настоящее время не разработан. Географический подход в этом аспекте [22] базируется скорее на физиономических признаках ландшафта, чем на экологических критериях.

Представляется, что в качестве первого суббиосферного уровня можно выделить биогеом. Его можно представить как совокупность близких по своему характеру экосистем. Показательно определенное совпадение представлений о подразделениях биосферы с экологической и географической точек зрения. Как полагает В.Б. Сочава [22, с. 63], «биогеографы, в первую очередь придающие значение входящему в геосистемы живому веществу, именуют их экосистемами», таким образом ставится знак равенства между геосистемой (ландшафтом) и экосистемой, только указывается на смещение центра внимания в сторону биологической составляющей. В то же время, выделяется категория "тип ландшафта", в который объединяются "сходные классы различных физико-географических областей", например, классы таежных ландшафтов всех областей внутритропической поясной

системы. Тип ландшафта или тип экосистем – понятие широкое, на Земле их насчитывается около 30. Однако в качестве наиболее крупного подразделения ландшафтной оболочки географы выделяют физико-географический пояс [22].

Рассматривая биом (в отличие от Ф. Клементса, предложившего это понятие) как систему экосистем, а не биоценозов, Я.И. Старобогатов [23, с. 17] прямо указывал, что «под биомами понимают большие экосистемы, главные экосистемы планеты, или главные подразделения биосферы». Биомы, с его точки зрения, «занимают второе место в подразделении биосферы после основных областей жизни (суша, океан, мировой сток)». Такой же точки зрения – что биом представляет собой не совокупность биоценозов, а биогеоценозов-экосистем, придерживались и мы [19], а также И.В. Бурковский [7] и Н.Н. Дроздов и Е.Г. Мяло [11]. Тем не менее, разделение биома и геома представляется достаточно конструктивным и, кроме того, не нарушает приоритета Ф. Клементса, определявшего биом как чисто биотическую единицу.

Таким образом, биом представляет собой совокупность сообществ, близких по составу экоморф и жизненных форм, характеру биоценологических связей, трофической структуре. Биом – это основное, самое крупное подразделение биохолиды. Геом – это «биотоп» биома, совокупность условий обитания сообществ того или иного биома, основное подразделение геохолиды. Биогеом рассматривается как совокупность сходных экосистем, структурно-функциональное единство биома и геома. Следует сказать, что термин «биогеом» уже был введен в палеонтологический словарь [27] для обозначения биогеологического объединения, связанного с биомом бассейна и его средой обитания (геомом). Однако из определения биогеома, которое дано Ю.И. Тесаковым, неясно, имеет ли он отношение к живым биоценозам (экологическое понятие) или к танатоценозам (палеонтологическое).

Уже в конце 1930-х гг. [28] в глобальной экологии континентов сложились представления о биомах как крупных ландшафтных единицах живого покрова Земли, облик которых определяет тип растительности [18, 25]. Наиболее важные различия условий среды для биомов обуславливают режим влажности и температуры, который может быть представлен в виде климатодиаграмм. Таким образом, выделяется от десятка до нескольких десятков типов растительности, с которыми связаны животные, грибные, бактериальные ценозы. Эти целостные биоценозы, в совокупности с аналогичными, образуют биомы тундры, степи и др. Так, например, для тундрового биома среди автотрофов характерно преобладание травянистых форм растений, а среди гетеротрофов – грибов, почвенных беспозвоночных, крупных копытных. Для биома дождевого тропического леса среди автотрофов характерно преобладание древесной экоморфы, а среди гетеротрофов – насекомых фито- и ксилофагов. Очевидно, что и геома, в которых существуют эти биомы, совершенно отличны друг от друга: существенные колебания температуры и влажности, наличие вечной мерзлоты, продолжительный световой день в летнее время в первом случае и достаточно стабильные влажность и температура в течение всего года во втором.

Выделение биогеомов для гидросферы требует совершенно иных критериев, нежели для суши. Так, например, отсутствие света на значительной глубине определяет полную гетеротрофность донного биома в океане, за исключением зон, где преобладают восстановительные условия и существует автотрофно-гетеротрофные сообщества на основе хемосинтеза (гидротермально-сиповые сообщества). Замедленный водообмен как основная характеристика условий обитания лентических сообществ, в отличие от лотических, определяет основные особенности и характеристики лимнобиогеома.²

Единство геома и биома и определяет своеобразие биогеома в целом, так же как единство биоценоза и биотопа определяет характеристики экосистемы.

Вышеизложенное приводит к следующим выводам:

– Концепции биосферы и живого вещества В.И. Вернадского и Геомериды В.Н. Беклемишева органически взаимодополняют друг друга.

– Вопрос об иерархической структуре биосферы является одним из важнейших в биосферологии и глобальной экологии.

– Целесообразно уточнение терминологии в этой области и введение терминов и понятий биохолоида (совокупность живых организмов, их биоценозов, структурированное живое вещество биосферы) и геохолоида (совокупность условий существования и функционирования организмов, биоценозов, биохолоиды в целом).

– Наиболее высоким структурным уровнем биохолоиды является биом (совокупность сходных по ключевым характеристикам структуры и функционирования биоценозов); элементами геохолоиды являются

геомы (совокупности сходных по своему характеру условий жизни, биотопов).

– Биогеом как совокупность сходных по своим основным структурно-функциональным характеристикам биогеоценозов, как системная совокупность биома и геома представляет собой наиболее высокий суббиосферный структурный уровень.

Биосфера существует более 3 млрд лет. Она многократно изменяла свой облик, однако всегда в основе функционирования ее находились взаимосвязи между живым и косным веществом. Сложность и разнообразие этих отношений постоянно возрастали. При этом отношение как внутри биокосных элементов биосферы, так и между биотой и косной средой находились в определенной гармонии; негармоничные системы должны были быть отсеяны отбором, что, очевидно, и происходило в периоды великих биосферных кризисов (пермский, мезозойско-кайнозойский). Эта гармония и есть основа существования биосферы. Однако все более и более в эту гармонию вмешивается человеческая деятельность, в результате которой создается новая система планетарного масштаба – техно-экофера, в основе которой находятся разнообразные техно-экосистемы. Поэтому биосферология – это наука не сугубо академическая, ее основные вопросы переходят в область вполне насущных проблем человечества.

Вопрос о том, формируют ли техно-экосистемы отдельный *био-техногеом*, важен не только в теоретическом плане. Негармоничные отношения с природой отдельных техно-экосистем приводят к локальным кризисным ситуациям, негармоничность в масштабах биогеома – к биосферному кризису.

Литература

1. Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М. Океан. Активные поверхности и жизнь. – Л.: Гидрометеиздат, 1979. – 192 с.
2. Беклемишев В.Н. Организм и сообщество (К постановке проблемы индивидуальности в биоценологии) // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та и Биол. ст. при Пермском ун-те. – 1928. – Т. 1 (2–3). – С. 127–147.
3. Беклемишев В.Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли // Тр. ВГБО. – 1956. – Т. VII. – С. 77–97.
4. Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1964. – Т. 69 (2) – С. 14–26.
5. Беклемишев В.Н. Методология систематики / Ред. Г.Ю. Любарский – М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. – 250 с.
6. Богоров В.Г., Зенкевич Л.А. Биологическая структура океана // Экология водных организмов. – М.: Наука, 1966. – С. 3–14.
7. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. – 285 с.
8. Вернадский В.И. Живое вещество. – М.: Наука, 1978. – 358 с.
9. Вернадский В.И. Живое вещество и биосфера. – М.: Мысль, 1994. – 672 с.
10. Гиляров А.М. Вернадский, дарвинизм и Гея. Критические заметки на полях «Биосферы» // Журн. общ. биол. – 1994. – Т. 55 (2). – С. 238–249.
11. Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Экосистемы мира. – М.: АБФ, 1997. – 340 с.
12. Жирков И.А. (при участии А.И. Азовского и О.В. Максимовой). Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – 454 с.
13. Зайцев Ю.П. Введение в экологию Черного моря. – Одесса: Эвен, 2006. – 224 с.
14. Заварзин Г.А. Лекции по природо-ведческой микробиологии. – М.: Наука, 2003. – 348 с.
15. Кафанов А.И. Континуальность и дискретность геомериды: бионический и биотический аспекты // Журн. общ. биол. – 2004. – Т. 56. – С. 486–512.
16. Кафанов А.И. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. – Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. – 208 с.

² Обзор биомов гидросферы сделан в работе [19].

17. Мирзоян Э.Н. К истории глобальной экологии. Концепция Геомериды В.Н. Беклемишева // Экология и современность. – М. : Экол. Центр Ин-та истории естествознания и техники, 2007. – 128 с.
18. Одум Ю. Основы экологии. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
19. Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. – Киев : Академперіодика, 2011. – 704 с.
20. Протасов А.А., Карпинский М.Г. Гидробиология в датах. Хронология ключевых научных событий // Морской экол. журн. – 2011. – Т. 10 (3). – С. 86–100.
21. Соколов Б.С. Биосфера как биогеомериды и ее биотоп // Биосфера. – 2009. – Т. 1. – С. 1–5.
22. Сочава В.Б. Проблемы физической географии и геоботаники. Избранные труды. – Новосибирск : Наука, 1986. – 344 с.
23. Старобогатов Я.И. О биомах и их классификации // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. – М. : Тов. научных изданий КМК, 2007. – С. 17–24.
24. Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биоценологии // Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. – Л. : Наука, 1972. – С. 311–356.
25. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.
26. Цеев Я.Я. Биогеоценология или экоценология. Об основных понятиях и терминах // Гидробиол. журн. – 1976. – Т. 12 (2). – С. 103–107.
27. Янин Б.Т. Терминологический словарь по палеонтологии (палеоихнология, палеоэкология, тафономия). – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 136 с.
28. Clements F.T., Shelford V.E. Bio-Ecology. – N.Y. : Wiley&Sons Inc., 1939. – 425 p.

