

УДК 574.2;574.3;57.04

## ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ГОМЕОСТАЗ РАЗВИТИЯ

© 2014 г. В. М. Захаров, И. Е. Трофимов

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН*

*119334, г. Москва, ул. Вавилова, д. 26*

*E-mail: ecopolicy@ecopolicy.ru*

Поступила в редакцию 11.12.13 г.

Окончательный вариант получен 15.01.14 г.

Гомеостаз, как способность к поддержанию структурно-функциональных параметров системы на необходимом уровне, является базовой характеристикой для обеспечения устойчивости любой биологической системы от биосферы и отдельных экосистем до сообществ, популяций и особей. Исследование гомеостатических механизмов, обеспечивающих устойчивость биологических систем, оказывается узловой задачей для решения многих теоретических и практических вопросов. Принципиально важными в этом направлении являются поиск критериев оценки гомеостаза и исследование соотношения гомеостатических механизмов на разных уровнях. Перспективной представляется оценка роли гомеостатических механизмов организма и популяции для обеспечения устойчивости биологических систем разного уровня при использовании подхода, основанного на оценке состояния популяций с онтогенетических позиций (популяционная биология развития).

*Ключевые слова:* гомеостаз развития, стабильность развития, здоровье среды, биоразнообразие, изменение климата, антропогенное воздействие, популяционная биология развития.

DOI: 10.7868/S0475145014030100

### ВВЕДЕНИЕ

Гомеостаз, как способность к поддержанию структурно-функциональных параметров системы на необходимом уровне, является базовой характеристикой для обеспечения устойчивости любой биологической системы от биосферы и отдельных экосистем до сообществ, популяций и особей. Определенные гомеостатические механизмы на более низких уровнях (молекулярном, клеточном), в конечном счете, нацелены на обеспечение гомеостаза особи.

При очевидной важности поддержания устойчивости биосферы и отдельных экосистем проведение исследований устойчивости и гомеостатических механизмов на этом уровне сопряжено со значительными трудностями. Нарастание антропогенного воздействия определяет необходимость поддержания средообразующей функции биосферы, несущей и ассимиляционной емкости среды. Оказалось, что многие экосистемы в действительности могут продолжать функционировать при достаточно высокой антропогенной нагрузке. Но при этом обычно не учитывается, что при выполнении своей роли в экосистеме состояние живых существ может быть крайне неблагоприятным, что, в конечном счете, может поставить под вопрос саму возможность длительного

благополучного функционирования экосистемы. Открытым остается и принципиальный вопрос о критериях оценки ассимиляционной емкости и предельно допустимой нагрузки на биологические системы.

Оценка механизмов поддержания структуры общества и ее динамики при воздействии естественных и антропогенных факторов является узловой задачей исследования на следующем уровне. Устойчивость на уровне сообщества может обеспечиваться не только за счет изменения видового состава, но и популяционных параметров. Кроме того, во внешне благополучном местообитании в многочисленной популяции состояние особей может быть вовсе неблагоприятным (вследствие генетического или средового стресса). В загрязненных районах биоразнообразие нередко сохраняется на прежнем уровне или даже возрастает.

Таким образом, оценка возможности характеристики гомеостаза на уровне особи, на уровне индивидуального развития, представляет как самостоятельный интерес, так и важна для понимания гомеостатических механизмов биологических систем на других уровнях (включая популяцию, сообщество и экосистему).

## ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ГОМЕОСТАЗЕ РАЗВИТИЯ

Гомеостаз, или стабильность развития (гомеорез) является одной из наиболее общих характеристик развивающегося организма. Было показано, что высокая стабильность развития поддерживается на базе генетической коадаптации при оптимальных условиях развития (Захаров, 1987; *Developmental stability...*, 1992; *Developmental instability...*, 1994; *Developmental homeostasis...*, 1997; Moller, Swaddle, 1997).

Для характеристики стабильности развития задача сводится к оценке нормальности, совершенства процессов развития, в качестве основных показателей которых были предложены нарушения развития и онтогенетический шум. Если собственно нарушения развития, фенотипические, представляющие собой существенные изменения морфологии, встречаются крайне редко, то онтогенетический шум оказывается операциональным критерием оценки стабильности развития (Mather, 1953; Захаров, 1987). Онтогенетический шум (Waddington, 1957) — случайная спонтанная изменчивость развития (Астауров, 1974), или реализационная изменчивость (Струнников, Вышинский, 1991), наиболее четко и просто может быть оценен по флуктуирующей асимметрии билатеральных структур. Преимущество подхода состоит в том, что при этом известна генетически заданная норма — симметрия, отклонения от которой в ходе развития и представляют собой онтогенетический шум. Практически идентичный фенотипический эффект слева и справа, достигаемый в ходе индивидуального развития независимо, — едва ли не наиболее впечатляющее свидетельство мощи и точности фенотипической реализации генотипа.

Наблюдаемые при этом некоторые различия в фенотипической реализации на разных сторонах тела, как выражение случайной по своей природе изменчивости, видимо, обычно находятся в пределах определенного люфта, допуска. Уровень этой изменчивости отражает состояние системы и воздействие средового стресса. Оказалось, что ранее рекомендованная мера нестабильности развития — частота фенотипических (собственно нарушения, аномалии развития) (Lerner, 1954; Rasmuson, 1960) не может служить операциональным показателем. Такие отклонения редки, но не столько потому, что элиминируются естественным отбором, а потому, что обычно не возникают вовсе. Нормальное развитие легко узнаваемого нами организма по определенному пути обеспечивается во всем диапазоне пригодных для его жизни условий, что является свидетельством мощи канализированности развития. Главным показателем при этом является величина флуктуирующей асимметрии, определяемая как незначительные ненаправлен-

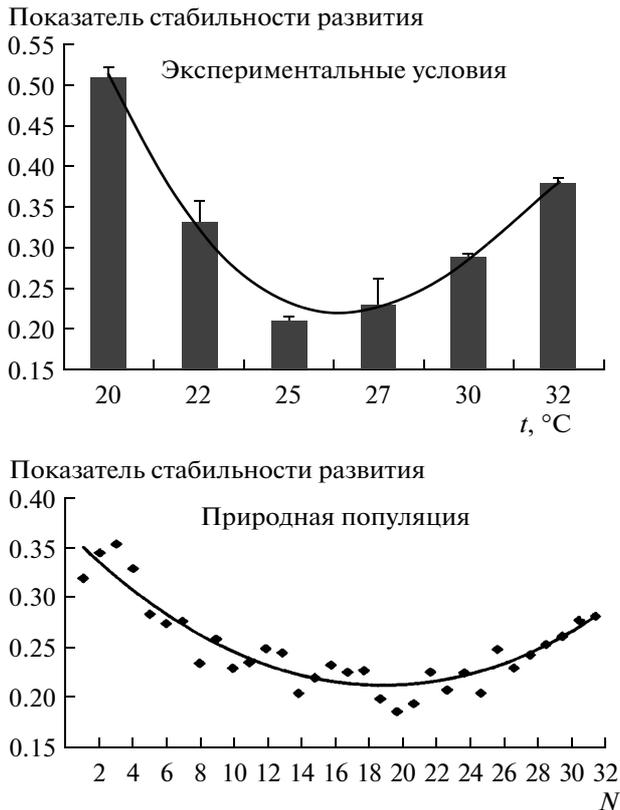
ные отклонения от строгой билатеральной симметрии.

Для оценки общей стабильности развития лучше использовать интегральные показатели по комплексу морфологических признаков. Для меристических признаков, связанных с подсчетом числа определенных структур, наиболее простой и надежной мерой является средняя частота асимметричного проявления на признак. Для пластических признаков, связанных с промерами, в качестве интегрального показателя можно рекомендовать среднюю величину относительно различия между сторонами на признак.

Еще с первых работ по анализу генетической детерминации флуктуирующей асимметрии был поставлен вопрос о вероятной ее зависимости даже для отдельного признака не от конкретного локуса, а от общих характеристик генотипа (Mather, 1953; Thoday, 1958). В качестве таковых был предложен общий уровень гомозиготности, а в дальнейшем — генетической коадаптации (Захаров, 1987, Zakharov, 1989; Clarke, 1993; *Developmental homeostasis...*, 1997). Несмотря на то, что в ряде случаев было обнаружено возрастание асимметрии при высокой гомозиготности, в более общем виде зависимость стабильности развития от генетических особенностей может быть сформулирована как зависимость от генетической коадаптации.

Скрещивание близких форм с достаточно высокой стабильностью развития не приводит к изменению этой характеристики (это наблюдается при скрещивании близких лабораторных линий, природных популяций и даже близких, в особенности близнецовых видов). При скрещивании близких форм с низкой стабильностью развития вследствие повышенной гомозиготности стабильность развития повышается за счет снятия инбредной депрессии (это обычно наблюдается при скрещивании близких высокогомозиготных лабораторных линий). При скрещивании далеких форм, генетически существенно отличных, адаптированных к разным условиям, происходит снижение стабильности развития (это наблюдается при скрещивании далеких линий, внутри- и межвидовых форм). При этом может наблюдаться даже обратная тенденция — снижение стабильности развития при повышении гетерозиготности (Graham, Felley, 1985). Таким образом, общим итогом этого направления исследований является заключение о зависимости стабильности развития, оцениваемой по флуктуирующей асимметрии отдельных признаков, от генетической коадаптации.

Оценка влияния средовых факторов позволила сделать вывод о нарушении стабильности развития при средовом стрессе. На рис. 1 представлен пример экспериментальной оценки зависимости стабильности развития от температуры инкубации для прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Захаров 1987,



**Рис. 1.** Зависимость показателя стабильности развития от температуры инкубации в экспериментальных условиях и в природных популяциях (N номер выборки из природных популяций от Ставропольского края до Новгородской области, 1–32, выборки расположены с севера на юг) (прыткая ящерица, *Lacerta agilis*) (см. текст).

Zakharov, 1989, 1993). Очевидно, что минимальная флуктуирующая асимметрия имеет место лишь при определенном режиме, возрастая как при понижении, так и при повышении температуры, что свидетельствует о снижении стабильности развития. Сходные данные были получены и при исследовании воздействия температуры на другие виды. Общим выводом явилось то, что при оценке естественного фактора, в данном случае температуры, зависимость показателей нестабильности развития имеет форму кривой с минимумом, который соответствует оптимуму. При оценке неблагоприятных факторов, оптимальным значением которых для развивающегося организма является нуль (как в случае химического загрязнения), зависимость имеет форму лишь одной ветви этой кривой. Это соответствует снижению стабильности развития по мере нарастания степени воздействия неблагоприятного фактора.

Общая схема зависимости стабильности развития от генотипа и условий среды может быть прослежена на результатах эксперимента, проведенного на тутовом шелкопряде. Была проанализи-

зирована зависимость стабильности развития от температуры инкубации для трех линий, существенно различных по уровню гетерозиготности (Захаров, Щепоткин, 1995). Определенный уровень общей гетерозиготности был получен и зафиксирован для этих линий путем мейотического и амейотического партеногенеза. Оказалось, что зависимость стабильности развития от температуры для всех линий одна и та же, но кривые зависимости идут параллельно. При всех температурных режимах уровень стабильности развития минимален для высокогомозиготной линии и максимален для гетерозиготной.

Таким образом, стабильность развития обнаруживает зависимость как от генетического, так и от средового стресса. Представления о генетическом и средовом стрессе во многом смыкаются. При изменении среды можно считать недействительной прежнюю генетическую коадаптацию и, наоборот, при нарушении коадаптации можно считать, что прежние оптимальные условия становятся неоптимальными для данного генотипа. Ответ на любые неблагоприятные воздействия как со стороны генотипа, так и со стороны среды оказывается одним и тем же: изменяется состояние организма, которое и фиксируется по нарушению стабильности развития (рис. 2). Лишь по природе факторов, его вызывающих, оно может быть определено как средовой или генетический стресс. Стабильность развития дает оценку состояния организма, которое зависит как от мощи самой системы (генетическая коадаптация), так и от внешних условий (средовой стресс) и выступает как онтогенетическая характеристика состояния организма, морфологическая мера генетической коадаптации и воздействия средового стресса.

#### ОЦЕНКА ГОМЕОСТАЗА РАЗВИТИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ: ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

Исследование стабильности развития в природных популяциях перспективно для обнаружения изменения состояния развивающегося организма при генетическом или средовом стрессе, оценки механизмов эволюционных преобразований.

Возможности для оценки генетических изменений связаны с выявлением случаев нарушения генетической коадаптации. В случае скрининга природных популяций такие ситуации встречаются редко. В подавляющем большинстве случаев в природных популяциях поддерживается генетическая коадаптация. Ее нарушение может наблюдаться при гибридизации, в зонах вторичной интерградации генетически различных форм, адаптированных к существенно различным условиям (Захаров, 1987; Zakharov, 1993). В большинстве своем такие зоны известны. Задача при этом сво-

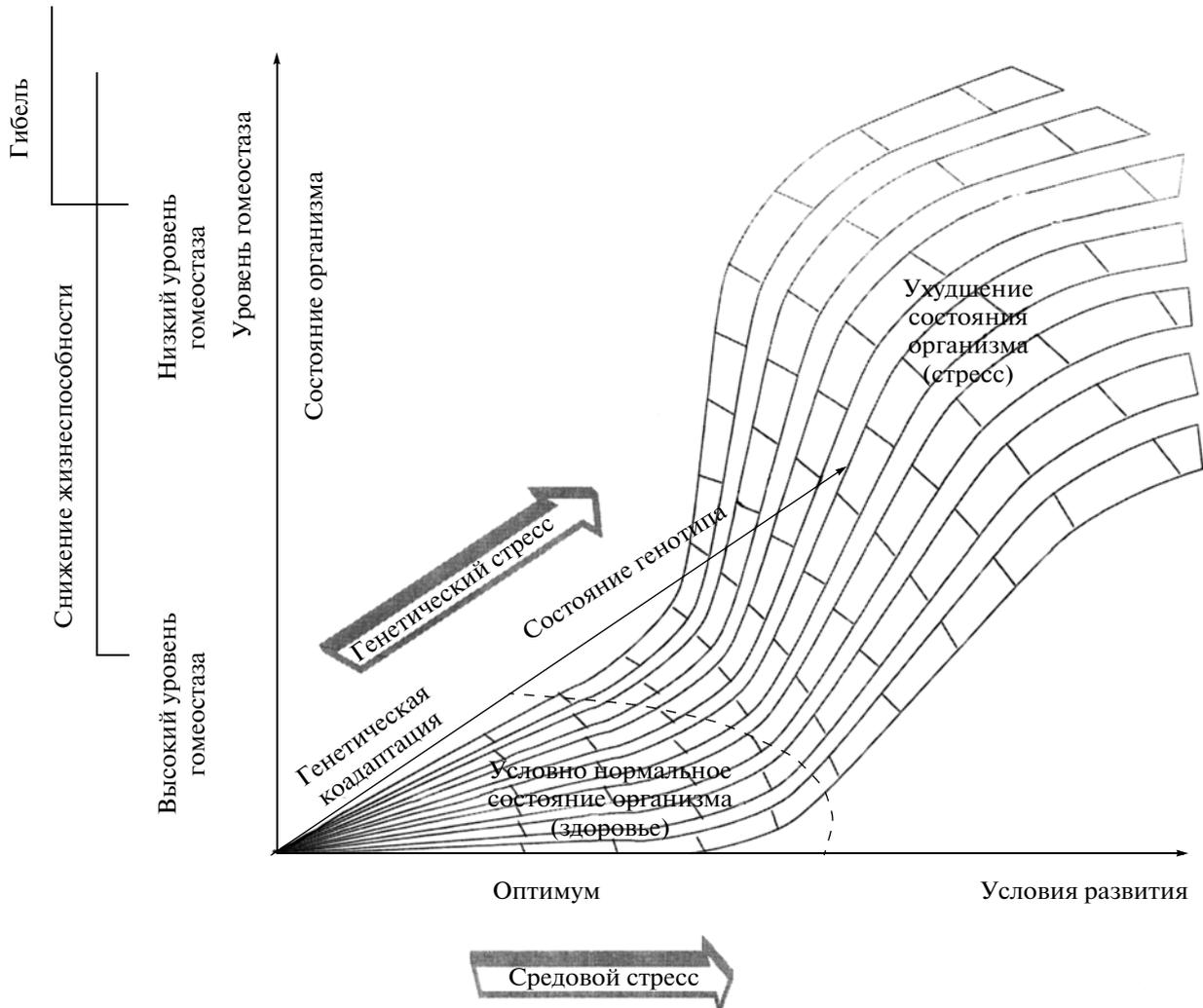


Рис. 2. Условная схема зависимости уровня гомеостаза развития от состояния генотипа и условий развития (см. текст).

дится не к их выявлению, а к проверке того, приводит ли эта гибридизация к нарушению генетической коадаптации. Другой причиной изменения стабильности развития может быть высокий уровень гомозиготности. Далеко не любые изменения гетерозиготности приводят к ухудшению состояния организма. Оценка стабильности развития как раз и является адекватным способом ответа на вопрос, сопровождается ли в каждом конкретном случае изменение уровня гетерозиготности изменением состояния организма. Еще одна ситуация, представляющая интерес для таких исследований, — это возможное нарушение стабильности развития вследствие изменения генетической коадаптации на определенном этапе микроэволюционных преобразований: при генетических изменениях на пути адаптации к новым условиям.

Существенно большие возможности при исследовании природных популяций предоставляет

изучение стабильности развития как показателя среднего стресса.

В области исследования популяционной динамики подход позволяет ответить на ряд принципиально важных вопросов: как изменяется состояние популяции в ходе популяционных циклов; какова связь этих изменений с популяционной плотностью; какова роль биотических и абиотических факторов; какова роль плотности в изменении численности популяции? (Zakharov et al., 1991).

Одной из наиболее интересных задач при исследовании межпопуляционной изменчивости является оценка периферии ареала, причем не столько географической, сколько экологической. Снижение стабильности развития является индикатором ухудшения состояния организма на экологической периферии ареала (Soule, Baker, 1968; Kat, 1982; Захаров, 1987). Например, при исследовании прыткой ящерицы *Lacerta agilis* нарушение стабильности развития было обнаружено по

мере продвижения к северной и южной экологической периферии ареала (рис. 1). При этом надо иметь в виду, что сейчас условия экологической периферии могут встречаться повсеместно за счет антропогенного воздействия. Стабильность развития – операциональный критерий определения оптимальных местообитаний для исследуемого вида. Важно, что многие популяции, в том числе и пространственно удаленные друг от друга, характеризуются сходным уровнем стабильности развития. В то же время его отклонения наблюдаются при существенном изменении среды и на незначительном пространстве. Это приводит к выводу о том, что многие популяции вида, несмотря на некоторые различия, имеют сходный оптимум по стабильности развития, что позволяет выделять популяции, существующие и при неоптимальных условиях.

В области межвидовых сравнений наиболее интересно сравнение симпатрических популяций разных видов для выявления их реакции на одни и те же условия. Такие данные были получены для насекомых и рептилий (Захаров, 1987). Разная реакция означает, что одни и те же условия оказываются оптимальными для одного и неоптимальными для другого вида.

Перспективен подход и для ориентировочной оценки природы наблюдаемого фенотипического разнообразия. Оказалось, что значительная доля общей фенотипической изменчивости в природных популяциях может происходить от онтогенетического шума (Захаров, 1987). Она во многом может определять и наблюдаемую в природных популяциях динамику уровня фенотипического разнообразия.

Для оценки механизмов микроэволюционных преобразований важно учитывать два аспекта гомеостаза развития: не только стабильность, но и канализованность, или пластичность, как способность к развитию сходного фенотипического эффекта при разных условиях среды (Mather, 1953; Захаров, 1987). При этом возможна экспериментальная оценка того, что происходит в природе, при учете определенных факторов среды. Оказалось, что у *Drosophila subobscura* из двух популяций (Норвегия и Италия), зависимость длины крыла от температуры одна и та же, но кривые идут параллельно со сдвигом в направлении модификационных изменений, сходных для обеих популяций. Значимые межпопуляционные различия при каждом температурном режиме свидетельствуют о генетической детерминации новой нормы реакции. Сходные данные были получены для ящериц рода *Lacerta*. Эти данные говорят в пользу механизма возникновения современных межпопуляционных и межвидовых различий путем генетической детерминации новой нормы реакции, возникающей на основе модификационного ответа. Весь процесс, включающий ряд эта-

пов, представляет собой микроэволюционное преобразование на пути адаптации к новым условиям. При этом происходит смена оптимума, т.е. изначально неоптимальные условия становятся оптимальными (Zakharov, 1993).

Значимость характеристик, получаемых при использовании такого подхода, определяется рядом принципиально важных особенностей. Прежде всего, на уровне популяционных оценок асимметрии разных признаков обычно оказывается высококоррелированной. Согласованность их изменений как раз и является надежным свидетельством того, что в исследуемой группе выборок в действительности существуют различия по общей стабильности развития. Крайне важным для выяснения значимости изменений стабильности развития является их согласованность с изменением других показателей состояния организма, которые с разных сторон характеризуют гомеостаз развития. Многочисленные примеры таких согласованных изменений совершенно разных показателей гомеостаза организма были получены при исследовании воздействия антропогенных факторов (Захаров и др., 2000). Среди них: возрастание асимметрии промеров листа сопровождалось снижением интенсивности фотосинтетических процессов у растений; возрастание асимметрии признаков черепа сопровождалось возрастанием частоты хромосомных aberrаций в соматических клетках, изменением показателей иммунного статуса, активности супероксиддисмутазы в качестве показателя оксидантного стресса и ростовых процессов у млекопитающих.

Было показано, что нарушение стабильности развития имеет место при ухудшении состояния организма в силу различных факторов, но не является причиной его гибели (Vorisev et al., 1997). Это открывает возможность для использования данной характеристики в качестве тонкого показателя состояния организма. Использование разных подходов к оценке гомеостаза развития показало, что они изменяются согласованно с оценкой стабильности развития (Последствия..., 1996; Захаров и др., 2000). Следовательно, анализ стабильности развития дает не только характеристику морфогенетических процессов, но и общего состояния организма. Кроме того, эти оценки оказались скоррелированными и с собственно популяционным показателем, успехом размножения (Zakharov et al., 1991).

В целом это свидетельствует о значимости такой оценки для характеристики состояния популяций при ее большей чувствительности по сравнению с другими подходами.

Если оцениваемое стрессорирующее воздействие среды затрагивает лишь данный вид, то изменение стабильности развития может быть обнаружено лишь у него. В то же время, если воздействие определенного фактора затрагивает группу видов, то

сходная реакция может быть обнаружена у разных видов. Согласованность изменения показателей состояния организма для разных видов свидетельствует о надежности получаемого результата и позволяет на основе анализа стабильности развития разработать оценку здоровья среды по состоянию населяющих ее видов. Принципиальным преимуществом такого онтогенетического подхода является возможность выявления изменений состояния организма при разных видах загрязнения, когда ни по показателям биоразнообразия (на уровне сообществ), ни по популяционным показателям изменения обычно не наблюдаются (Последствия..., 1996; Захаров и др., 2000).

Этот подход дает возможность оценить здоровье среды, понимая под этим оценку ее благоприятности для живых существ, включая и человека. Оценка качества среды проводится по состоянию, здоровью населяющих ее живых организмов. Суть предлагаемого подхода состоит в оценке состояния живых существ по гомеостазу развития как наиболее общей характеристике функционирования живого организма. Это направление может быть определено как оценка состояния природной популяции по состоянию здоровья составляющих ее живых организмов или в более общем виде как оценка здоровья среды.

Принципиально важным моментом является оценка степени отклонения от нормы. Пятибалльная шкала была разработана для основных подходов предлагаемой методологии. В результате в рамках каждого подхода можно говорить о степени изменения состояния организма по данной характеристике (морфологической, генетической, иммунологической). При сопоставлении баллов по разным подходам у разных видов оказалось, что в большинстве случаев шкала универсальна для разных видов, а результаты, получаемые при использовании разных подходов, обычно дают сходную картину. Это позволяет говорить о возможности балльной оценки состояния живого организма в целом (Захаров и др., 2000).

Таким образом, несмотря на некоторые различия между данными, получаемыми по разным параметрам и видам, выявляемая картина оказывается сходной. Вместо обычной мозаики биологических ответов по разным методам и для разных объектов основные показатели предлагаемого подхода дают скоррелированный ответ. Эта согласованность ответов является одним из базовых принципов предлагаемой методологии оценки здоровья среды и неизменно имеет место при соблюдении двух условий: если все используемые показатели характеризуют состояние организма по гомеостазу развития и если в рассматриваемой группе выборок имеет место реальное изменение этой характеристики. Согласованность изменений разных показателей онтогенетического шума для разных морфологических признаков свиде-

тельствует об изменении общей стабильности развития. Согласованность показателей для разных подходов к оценке гомеостаза развития говорит об изменении общего состояния организма. Согласованность ответов разных видов свидетельствует об изменении здоровья среды.

Предлагаемая методология оценки состояния (здоровья) живых систем по гомеостазу развития — не просто один из методов, а принципиально новый подход, позволяющий по-новому подойти к решению вопроса оценки и мониторинга среды.

### РОЛЬ ГОМЕОСТАТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СРЕДЫ: ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Приоритетность оценки и мониторинга состояния биологических систем (определяемая сегодня как сохранение биоразнообразия) и его возможных изменений, определяется тем, что от этого зависит поддержание баланса и жизнеобеспечивающих функций биосферы (Павлов, Стриганова, Букварева, 2010). Не менее важной задачей является и обеспечение благоприятной окружающей среды, здоровья среды, необходимой для нормальной жизнедеятельности живых существ, включая человека (Захаров, Трофимов, 2011). Эти задачи приобретают все большую актуальность на фоне все нарастающего антропогенного воздействия, как на локальном уровне, так и глобально, включая загрязнение среды, изменение климата и другие факторы, и определяют приоритетность мониторинга состояния биоты.

Ключевой задачей при решении задачи сохранения биоразнообразия является сохранение изначальных природных комплексов, естественной структуры сообществ. При этом необходимо иметь в виду, что изменения биоразнообразия, которые при антропогенном воздействии в большей степени связаны с физическими преобразованиями местообитания, в настоящее время происходят практически повсеместно вследствие климатических изменений, что ставит на повестку дня необходимость специального мониторинга состояния биоразнообразия в этом ключе (Павлов, Захаров, 2011). Важен учет особенностей используемых подходов для решения задачи сохранения биоразнообразия и применимости оценок биоразнообразия для обеспечения благоприятной экологической обстановки.

Кроме базовой информации по обычно используемым параметрам состояния биоразнообразия для обеспечения длительного благополучного существования сохраняемых видов необходимо получение определенной дополнительной характеристики исследуемых популяций. Это определяется тем, что во внешне благополучном местообитании в многочисленной популяции может иметь место существенное изменение со-

стояния особей. Это нередко наблюдается в районах химического и радиационного загрязнения (Захаров и др., 2000). Кроме того, восстановление популяции от небольшого числа основателей может приводить к существенному угнетению состояния организма. В результате, многочисленные популяции могут быть представлены особями в гораздо худшем состоянии, чем малочисленные (Baranov et al., 1997). Причем, собственно генетический анализ не дает необходимой при этом информации. В одних случаях, существенное снижение генетического разнообразия может сопровождаться благополучным состоянием организма, в других – незначительное его снижение может вести к угнетенному состоянию. Число примеров таких ситуаций, видимо, велико, но это зачастую остается неизвестным, поскольку специально не исследуется.

Перспективным подходом для фоновой мониторинга и оценки последствий различных видов воздействия, как для отдельных видов, так и для экосистем, является оценка качества среды по состоянию населяющих ее живых организмов. Суть подхода в оценке гомеостаза развития, как наиболее общей характеристики функционирования живого организма. Такое направление исследований здоровья среды, основанное на оценке состояния природных популяций по гомеостазу развития, определяется сегодня как популяционная биология развития (Захаров и др., 2001) или экологическая биология развития (Гилберт, 2004; Захаров, 2004). Подход предполагает использование разных методов для оценки гомеостаза развития в отношении разных видов, что необходимо для характеристики экосистемы в целом, но, как показала практика, для первой рекогносцировочной оценки здоровья среды возможно использование оценки стабильности развития (по интегральным показателям флуктуирующей асимметрии морфологических признаков) в отношении отдельных фоновых модельных видов.

Такие оценки были проведены в разных районах как в естественных условиях, так и при разных видах антропогенного воздействия, включая химическое и радиационное, промышленное и сельскохозяйственное загрязнение, комплексное антропогенное воздействие. Практика оценки показала возможность использования подхода для выявления первых ответов биоты, когда по другим популяционным показателям или показателям биоразнообразия (на уровне сообщества) они еще не могут быть выявлены, а также оценки возможных изменений состояния организма в ходе популяционной динамики и изменения структуры сообщества.

Характеристика состояния биоразнообразия представляет самостоятельный интерес для оценки благоприятности экологической обстановки. Но при этом необходим учет ряда важных моментов.

Внешне благополучная ситуация при прежнем биоразнообразии и многочисленных популяциях вовсе необязательно является свидетельством реального экологического благополучия. И на фоне прежнего биоразнообразия при значительном негативном воздействии могут иметь место существенные изменения здоровья среды.

Серьезные изменения состояния организма зачастую наблюдаются на фоне прежнего биоразнообразия. Общим выводом таких экологических исследований является то, что уровень биоразнообразия и численности отдельных видов в зонах химического и радиационного загрязнения может сохраняться на прежнем уровне или оказывается даже выше, чем на незагрязненной контрольной территории. В качестве примера можно привести результаты исследований, проведенных вблизи химических предприятий на Средней Волге (Захаров и др., 2000). На фоне крайне серьезных нарушений стабильности развития (возрастания интегральных показателей асимметрии по комплексу морфологических признаков) уровень биоразнообразия исследуемых сообществ мелких млекопитающих и рыб оказался выше в зоне воздействия, чем на условно контрольной территории (рис. 3).

Можно отметить ряд причин такого эффекта. Обитающие здесь виды не ощущают этого воздействия. Они не могут быть замещены другими видами, поскольку ни для каких видов эти условия не являются оптимальными. Главным фактором исчезновения определенных видов является физическое изменение местообитания, а в зонах загрязнения такая деятельность человека обычно ограничена. Промышленные предприятия часто строятся в местах, представляющих собой крайне богатые местообитания (например, пойменные участки). Важным фактором для поддержания богатого биоразнообразия является то, что в таких местах обычно имеет место эвтрофикация, что является привлекательным для многих видов.

Не является универсальным и подход, основанный на оценке видов-индикаторов. В сильно загрязненных районах нередко широкого известные виды-индикаторы оказываются многочисленными. На фоне неизменного ландшафта многочисленные представители различных видов, выполняя свою экосистемную функцию, могут находиться в плачевном состоянии (Захаров и др., 2000).

Таким образом, оценка обычно используемых показателей биоразнообразия, как важный аспект характеристики состояния среды, представляет собой исследование, связанное с получением ответа на вопрос о том, в какой степени они могут быть затронуты при том или ином воздействии.

В целом, оценка определенного воздействия и его последствий в рассматриваемом ключе предполагает проведение самостоятельных специальных

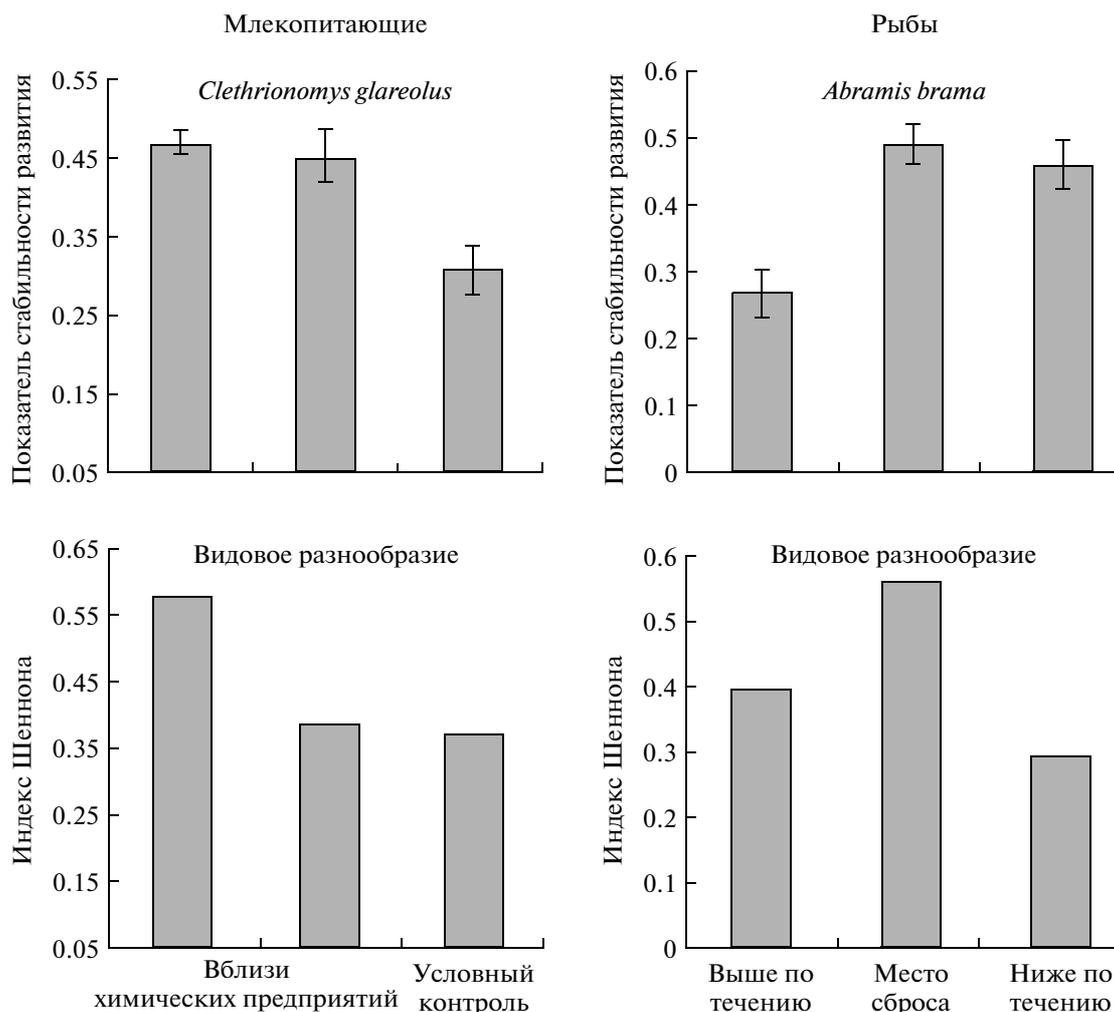


Рис. 3. Зависимость показателей стабильности развития и видового разнообразия от загрязнения среды (см. текст).

исследований по трем направлениям. Определение степени воздействия предполагает проведение специальных измерений параметров оцениваемого фактора, обычно связанных с физическими или химическими анализами. Оценка благоприятности или степени негативного эффекта воздействия для состояния живого организма предполагает использование подходов, связанных с оценкой здоровья среды. Характеристика последствий определенного воздействия для биоразнообразия предполагает оценку возможных изменений численности и многообразия видов. Таким образом, ответ на каждый из этих вопросов: о силе воздействия и его последствиях для биоразнообразия и здоровья среды, предполагает самостоятельные исследования, а степень согласованности получаемых при этом результатов может быть совершенно различной и требует специального анализа в каждом конкретном случае. Специфика ответа и отсутствие связи результатов каждого подхода дает важную

информацию для характеристики последствий исследуемого воздействия.

Глобальное изменение климата определяет необходимость разносторонней оценки его последствий для характеристики сложившейся ситуации и прогнозирования развития событий.

Нарастающие климатические изменения приводят ко все более явным последствиям для биоты. Если несколько лет назад большинство исследователей говорили о таких возможных последствиях с осторожностью и в большей степени в виде предположения, то сегодня эти изменения уже не вызывают сомнений (Изменения климата..., 2007, 2008; Павлов, Захаров, 2011). Все более сложной задачей становится не обнаружение последствий изменения среды, что имеет место практически повсеместно, а поиски контроля, то есть тех зон, где возможна оценка изначальной естественной структуры сообществ и их динамики.

В качестве приоритетных направлений таких исследований можно отметить: фенологические



**Рис. 4.** Зависимость показателя стабильности развития от высоты над уровнем моря (береза повислая, *Betula pendula*) (см. текст).

наблюдения, оценку динамики численности популяций и сообществ и мониторинг изменения ареалов. Специальный интерес представляет разработка и использование подходов, основанных на исследовании онтогенетических характеристик в природных популяциях (популяционная биология развития).

К настоящему времени получены результаты, свидетельствующие об изменении состояния популяций на экологической периферии ареала (на пределе высотного распространения вида для березы повислой, *Betula pendula* Roth) (Захаров и др., 2011а). Это позволяет охарактеризовать ответ развивающегося организма на изменения условий среды (снижение стабильности развития), вызванные глобальными климатическими изменениями (рис. 4). Выявленная реакция недавних вселенцев в новые местообитания (видимо, вследствие уменьшения площади ледников, что повсеместно отмечается в последние годы в высокогорных регионах (Гулёв и др., 2008)) подтверждает это предположение и представляет собой модель того, что может происходить в таких ситуациях (Захаров и др., 2011а). Такая реакция может наблюдаться как у самих вселенцев, так и у ряда других видов, вследствие произошедших в сообществе изменений. Эти исследования перспективны для развития подходов для решения глобальных проблем оценки и прогноза последствий инвазий чужеродных видов (Дгебуадзе, 2007).

Исследуемый вид, береза повислая, широко распространен и обычен в условиях умеренного климата, преимущественно в лесной зоне. Его распространение ограничивается зоной высоких температур. Это позволяет предположить, что зависимость стабильности развития для этого вида от высоты произрастания над уровнем моря в исследуемом районе (Краснодарский край) будет иметь вид кривой с минимумом. На небольшой

высоте над уровнем моря при высокой температуре и влажности, в условиях близких к субтропикам, можно ожидать нарушение стабильности развития (высокие значения флуктуирующей асимметрии). При подъеме высоты в горах в лесной зоне должно быть повышение стабильности развития (снижение показателя флуктуирующей асимметрии). На больших высотах при приближении к зоне альпийских лугов можно вновь ожидать ухудшение стабильности развития. Именно такая картина изменения величины интегрального показателя стабильности развития и наблюдается в исследуемых популяциях в градиенте изменения высоты (рис. 4).

Реакция организма на необычные условия развития была прослежена и на другой модели. Была проведена оценка стабильности развития у растений, выращенных при одних из тех же условиях (в одном и том же месте) из семян из разных природных популяций, из географических точек, находящихся на значительном удалении друг от друга. Полученные результаты свидетельствуют о снижении стабильности развития (возрастании показателя флуктуирующей асимметрии) у растений, берущих начало от популяций, обитающих в иных условиях, по сравнению с местной популяцией (Захаров и др., 2011а). Важно, что такая реакция имеет место у выходцев из всех исследованных популяций, характеризующихся иными условиями развития. Это имеет место на фоне того, что по таким показателям как показатели роста, выходцы из южных популяций превосходят представителей других и даже местной популяции. Эти результаты подтверждают предположение о возможном изменении состояния популяций при изменении условий развития в следствие климатических изменений.

Очевидно, что происходящие в последнее время практически повсеместно изменения климатических условий, могут приводить к изменению состояния организма во многих районах, а не только на географической и экологической периферии ареала. Это определяет важность проведения таких оценок и организации фонового мониторинга состояния популяций в разных частях ареала. При всей сложности выявления таких изменений, вследствие того, что они носят значительно менее выраженный характер, чем это наблюдается в условиях экологической периферии ареала и особенно при заселении новых местообитаний, появляются первые данные о тенденции к повышению значений показателей нестабильности развития даже в тех популяциях, которые обычно рассматривались в качестве фоновых (Стрельцов, Илюшина, 2008; Трофимов, Захаров, 2011). Это ставит на повестку дня задачу оценки последствий того, что развитие организма в большинстве популяций вида протекает при неоптимальных условиях и свидетельствуют о необходи-

мости использования именно онтогенетических показателей.

Полученные данные важны и в ключе решения проблемы поиска контроля, характеристики фонового условно нормального состояния. Поскольку изменение стабильности развития вследствие климатических изменений приобретает все более широкий характер поиск контроля становится значительно более сложной задачей, чем анализ ситуаций, связанных с воздействием тех или иных возмущающих факторов, а попытка характеристики фонового состояния без учета отмеченных моментов может давать искаженные результаты. Обычная ситуация, когда большинство популяций вида находится при относительно оптимальных условиях начинает меняться. Вследствие повсеместных последствий изменений климата все большее число популяций оказывается в необычных условиях, по сути, в условиях экологической периферии ареала.

О важности выявляемых изменений для жизнеспособности организма и состояния популяции в целом свидетельствует то, что нарушения стабильности развития оказываются скоррелированными с другими показателями общего гомеостаза развития, включая генетические, иммунологические и физиологические показатели (Захаров и др., 2001). Специального внимания заслуживают последствия выявляемых изменений с биоэнергетических позиций. Известно, что наиболее экономичный энергетический обмен, минимальные траты энергии на прохождение как отдельных стадий развития, так и всего онтогенеза, для любого вида имеет место лишь в достаточно узком диапазоне условий, который и характеризуется в качестве оптимального по гомеостазу развития (Зотин, 1988). При отклонении условий среды от этих значений имеет место большее потребление энергии. Применительно к температуре, это означает, что энергетические затраты на развитие выше как при повышении, так и снижении температуры относительно оптимальных значений. Учитывая, что вследствие климатических изменений отклонения от оптимума наблюдаются практически повсеместно, развитие все большего числа организмов самых разных видов протекает при неоптимальных условиях, связанных с повышенными энергозатратами. Эти процессы могут иметь не только собственно биологические последствия но и вносить свой вклад в глобальные изменения, усиливая происходящие нарушения баланса биосферы.

Таким образом, полученные данные позволяют охарактеризовать нарушение стабильности развития в природных популяциях как реакцию развивающегося организма на изменения среды, вследствие изменения климата, не только при освоении новых высокогорных территорий, но и при повышении температуры в равнинных условиях.

Изменения состояния популяций может иметь место и при нарушении прежней популяционной динамики, обусловленном изменениями климата (Захаров и др., 2011б). Специальный интерес проведение таких исследований представляет на значительных континентальных территориях. Появляются первые свидетельства того, что для таких территорий, экосистемы которых адаптированы к стабильным условиям, даже незначительные климатические изменения могут иметь более существенные последствия, чем для экосистем, адаптированных к колебаниям климатических условий. Исследования показали, что результатом климатических изменений может быть нарушение обычной для популяций цикличности и в дальнейшем, даже при восстановлении прежней динамики численности, могут наблюдаться существенные изменения в структуре сообщества (Захаров и др., 2011б). Измененное вследствие этих процессов сообщество может, в свою очередь, выступать в качестве дополнительного фактора, определяющего динамику и состояние популяций отдельных видов. Отклонения от обычной динамики отмечались и в других исследованиях как для мелких млекопитающих (Bertheaux et al., 2006; Bierman et al., 2006), так и для ряда других видов (Ims et al., 2008). В качестве главной причины наблюдаемых отклонений также предполагались климатические изменения.

В целом, представленные результаты свидетельствуют о важности мониторинга возможных изменений популяционной динамики вследствие глобальных изменений климата и их последствий как для популяций отдельных видов, так и для сообществ в целом.

Во многих случаях, однозначное выявление последствий собственно климатических изменений затруднительно на фоне все возрастающих различных видов антропогенного воздействия (Изменения климата..., 2007, 2008). Исследования последствий климатических изменений несомненно сыграет свою роль в определении в качестве приоритетного направления исследований по выявлению последствий глобального изменения среды в целом, определяющим фактором которого все больше выступает антропогенное воздействие.

Все более сложной задачей оказывается нахождение контроля для характеристики фонового состояния, вследствие усиления и все более широкого распространения самых разных воздействий, прежде всего, связанных с деятельностью человека.

В этой связи принципиальную важность приобретают представления о норме и возможности оценки степени и направления отклонений от нее. Преимущество подхода, связанного с оценкой здоровья среды (популяционная биология развития), — наличие характеристики обычного условно нормального состояния исследуемых показателей. Следующая важная черта подхода —

выявление негативных изменений даже на фоне возможных при определенных условиях положительных эффектов воздействия на такие показатели как размеры и темп роста организма или численность и видовое богатство. Еще одной важной особенностью подхода является уровень определяемой условной нормы, что, в свою очередь, зависит от чувствительности используемых показателей (Захаров, Трофимов, 2011). Достаточно широкий диапазон условий в градиенте нарастания степени воздействия, который характеризуется существенным изменением показателей стабильности развития, обычно укладывается в пределы зоны выживания, когда не наблюдается существенных изменений обычно используемых показателей жизнеспособности. В качестве примера можно привести исследование, проведенное в градиенте нарастания степени загрязнения в районе промышленного комплекса (Бойко, Уразгильдин, 2003; Бойко, 2004). Значительное нарастание степени нестабильности развития наблюдается у березы повислой (*B. pendula*) на фоне обычного общего жизненного состояния, крайне важного показателя, который, в большей степени, характеризует диапазон условий, пригодных для выживания. Выявление первых, обычно еще обратимых эффектов предполагает использование показателей здоровья среды.

Современная ситуация характеризуется повсеместным нарастанием изменений среды вследствие локальных и глобальных воздействий, главным образом, за счет антропогенного пресса. Именно он все больше выступает в качестве главного фактора происходящих изменений. В этих условиях все больший теоретический и практический интерес и значимость начинает приобретать организация фонового мониторинга, как приоритетного направления исследований.

Все более проблематичным становится нахождение не мест воздействия, а контроля. Обычная ситуация, когда большинство популяций вида находится при относительно оптимальных условиях, начинает меняться. Вследствие повсеместных последствий изменений климата и других антропогенных воздействий все большее число популяций оказывается в необычных условиях, по сути, в условиях экологической периферии ареала. Это ставит на повестку дня задачу оценки последствий развития организма большинства популяций вида в неоптимальных условиях, характеристики фонового состояния и возможности его определения в качестве условной нормы.

Как показывает практика, для понимания реальных последствий наблюдаемых воздействий среды необходима не просто разовая оценка ситуации и фиксация определенных отклонений, а продолжение исследований для выяснения дальнейшей судьбы выявляемых изменений.

Принципиально важным оказывается исследование гомеостатических механизмов обеспечения устойчивости при оценке последствий выявляемых изменений на разных уровнях — от изменения состояния организма до изменения популяционных параметров и структуры сообществ и их динамики.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка гомеостаза развития может проводиться с использованием различных подходов, включая морфологические, генетические, физиологические, биохимические и иммунологические характеристики онтогенеза, которые обычно дают сходные результаты. Такая оценка является важной для характеристики не только состояния организма, но и процессов, происходящих в популяции, сообществе и экосистеме. Во многих случаях изменения на этих уровнях предваряются изменениями состояния организма. В то же время изменения на более высоких уровнях (включая популяцию, сообщество и экосистему) сказываются на состоянии особей.

В целом, исследование гомеостатических механизмов, обеспечивающих устойчивость биологических систем, оказывается узловой задачей для решения многих теоретических и практических вопросов. Принципиально важными в этом направлении являются поиск критериев оценки гомеостаза и исследование соотношения гомеостатических механизмов на разных уровнях. Перспективной представляется оценка роли гомеостатических механизмов организма и популяции для обеспечения устойчивости биологических систем разного уровня при использовании подхода, основанного на оценке состояния популяций с онтогенетических позиций (популяционная биология развития).

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”. Авторы выражают признательность Т.Б. Трофимовой и Н.А. Шаровой за помощь в выполнении настоящей работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 362 с.
- Бойко А.А. Оценка стабильности развития листьев березы повислой в условиях аэротехногенного загрязнения окружающей среды // Лесной вестник. 2004. № 5. С. 121–123.
- Бойко А.А., Уразгильдин Р.В. Оценка жизненного состояния березняков Уфимского промышленного центра // Лесное образование, наука и хозяйство. Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ, 2003. С. 168–171.
- Гилберт С.Ф. Экологическая биология развития — биология развития в реальном мире // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 6. С. 425–438.

- Гулёв С.К., Катцов В.М., Соломина О.Н. Глобальное потепление продолжается // Вестник Российской академии наук. 2008. Т. 78. № 1. С. 20–27.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Глобальное изменение климата и инвазии чужеродных видов // Изменение климата и биоразнообразия России / Под ред. Павлова Д.С., Захарова В.М. М.: Акрополь, 2007. С. 8–16.
- Захаров В.М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М. Экологическая и популяционная биология развития: Туда и обратно (комментарий к статье С.Ф. Гилберта) // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 6. С. 439–440.
- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.
- Захаров В.М., Кряжева Н.Г., Дмитриев С.Г., Трофимов И.Е. Оценка возможных изменений состояния популяций вследствие климатических изменений (на примере исследования стабильности развития березы повислой) // Успехи современной биологии. 2011а. Т. 131. № 4. С. 425–430.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е. Оценка здоровья среды: экологическое нормирование (оценка состояния природных популяций по стабильности развития) // Вопросы экологического нормирования и разработка системы оценки состояния водоемов: Материалы Объединенного Пленума Научного совета ОБН РАН по гидробиологии, Гидробиологического общества при РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии / Под ред. Павлова Д.С., Розенберга Г.С., Шатуновского М.И. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011. С. 102–120.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К. // Здоровье среды: Методика и практика оценки в Москве. 2001. Центр экологической политики России. Центр здоровья среды. РАН. Москва. 67 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Крысанов Е.Ю., Кряжева Н.Г., Пронин А.В., Чистяко-ва Е.К. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 320 с.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. 2011б. Т. 131. № 5. С. 435–439.
- Захаров В.М., Шепоткин Д.В. Влияние температуры на стабильность развития линий тутового шелкопряда (*Bombix mori*), различающихся по уровню гетерозиготности // Генетика. 1995. Т. 31. № 9. С. 1254–1260.
- Зотин А.И. Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Изменение климата и биоразнообразия России / Под ред. Д.С. Павлова, В.М. Захарова. М.: Акрополь, 2007. 96 с.
- Изменение климата и биоразнообразия России / Под ред. Д.С. Павлова, В.М. Захарова. Выпуск 2. М.: Акрополь, 2008. 148 с.
- Павлов Д.С., Захаров В.М. Последствия изменения климата для биоразнообразия и биологических ресурсов России: приоритетные направления исследований // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 4. С. 323.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварёва Е.Н. Экологическая концепция природопользования // Вестник РАН. 2010. Т. 80. № 2. С. 131–140.
- Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды / Под ред. Захарова В.М., Крысанова Е.Ю. М.: Центр экологической политики России, 1996. 170 с.
- Стрельцов А.Б., Илюшина Л.А. Динамика показателя стабильности развития березы бородавчатой на территории Калужской области // Изменение климата и биоразнообразия России / Под ред. Павлова Д.С., Захарова В.М. Выпуск 2. М.: Акрополь, 2008. С. 128–131.
- Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 99–114.
- Трофимов И.Е., Захаров В.М. Анализ динамики показателей стабильности развития для мониторинга последствий изменений климата (на примере жуков-мертвоедов) // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 4. С. 431–432.
- Baranov A.S., Pucek Z., Kiseleva E.G., Zakharov V.M. Developmental stability in hybrids of European bison *Bison bonasus* and domestic cattle // Acta Theriologica. 1997. Suppl. 4. P. 79–85.
- Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J., Lima M., McAdam A.G., Pettorelli N., Reale D., Saitoh T., Tkačlec E., Weladji R.B., Stenseth N.C. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. *Climate Research*. 32. 2006. P. 151–158.
- Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S.J., Elston D.A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.). *The American Naturalist*. 2006. V. 167. № 4. P. 583–590.
- Borisov V.I., Baranov A.S., Valetsky A.V. et al. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB // *Ibid*. 1997. P. 17–26.
- Clarke G.M. The genetic basis of developmental stability, heterozygosity and genomic coadaptation // *Genetica*. 1993. V. 89. P. 15–23.
- Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach. 1997. V.M. Zakharov, A.V. Yablokov (eds). *Acta Theriologica*, Suppl. 4. 92 p.
- Developmental instability: its origins and evolutionary implications / Ed. T.A. Markow. Dordrecht et al.: Kluwer Acad. Publ., 1994. 444 p.
- Developmental stability in natural populations / Eds. V.M. Zakharov, J.H. Graham // *Acta Zool. Fennica*. 1992. № 191. 200 p.
- Graham J.H., Felley J.D. Genomic co-adaptation and developmental stability within introgressed populations of *Enneacanthus gloriosus* and *E. obesus* (Pisces, Cntrarchi dae) // *Evolution*. 1985. V. 39. P. 104–114.

- Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S.T.* Collapsing population cycles. // *Trends in Ecology and Evolution*. 2008. V. 23. № 2. P. 79–86.
- Kat P.W.* The relationship between heterozygosity for enzyme locy and developmental homeostasis in peripheral populations of aquatic bivalves // *Amer. Natur.* 1982. V. 119. № 6. P. 824–832.
- Lerner I.M.* Genetic homeostasis. L.: Oliver and Boyd, 1954. 134 p.
- Mather K.* General control of stability in development // *Heredity*. 1953. V. 7. P. 297–336.
- Moller A.P., Swaddle J.P.* Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford: University Press, 1997. 291 p.
- Rasmuson M.* Frequency of morphological deviations as a criterion of a developmental stability // *Hereditas*. 1960. V. 46. P. 511–536.
- Soule M.E., Baker B.* Phenetics of natural populations. IV: The populations asymmetry parameter in the butterfly *Coenonympha tullia* // *Heredity*. 1968. V. 23. Pt. 4. P. 611–614.
- Thoday J.M.* Homeostasis in a selection experiment // *Heredity*. 1958. V. 12. P. 401–415.
- Waddington C.H.* The strategy of the genes. L.: George Allen & Unwin, 1957. 262 p.
- Zakharov V.M.* Appearance, fixation and stabilization of environmentally induced phenotypic changes as a microevolutionary event // *Genetica*. 1993. V. 89. P. 227–234.
- Zakharov V.M.* Future prospects for population phenogenetics // *Sov. Sci. Rev. F Physiol. Gen. Biol.* 1989. V. 4. P. 1–79.
- Zakharov V.M., Pantakoski E., Sheftel B.I. et al.* Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // *Amer. Natur.* 1991. V. 138. № 4. P. 797–810.

## Homeostatic Mechanisms of Biological Systems: Development Homeostasis

V. M. Zakharov and I. E. Trofimov

*Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia*

*e-mail: ecopolicy@ecopolicy.ru*

Received December 11, 2013; in final form, January 15, 2014

**Abstract**—Homeostasis as an ability to maintain structural–functional parameters of the system at the required level is a basic characteristic for providing the stability of any biological system (from biosphere and separate ecosystems to communities, populations, and individuals). The study of homeostatic mechanisms that provide the stability of biological systems is the main task for solving many theoretical and practical questions. The search for criteria of homeostasis estimation and study of homeostatic mechanism ratio at different levels are principally important in this direction. Estimation of the role of homeostatic mechanisms of the organism and population for providing the stability of biological systems of different levels when using the approach based on estimation of the population state from ontogenetic positions (population developmental biology) seems promising.

**Keywords:** development homeostasis, development stability, environmental health, biodiversity, climate change, anthropogenic influence, population developmental biology