

УДК 574.2;574.3;57.04

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ЗДОРОВЬЯ СРЕДЫ: ИССЛЕДОВАНИЕ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ

© 2017 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 22.06.2017 г.

Исследование стабильности развития в природных популяциях оказалось перспективным направлением популяционной биологии развития, которое открывает новые возможности для оценки природы наблюдаемого фенотипического разнообразия, понимания механизмов динамики популяций и микроэволюционных преобразований. Это направление исследований позволяет подойти к оценке состояния природных популяций. Специальный анализ возможных изменений показателей стабильности развития при разных антропогенных воздействиях позволяет охарактеризовать этот подход в качестве одного из основных в рамках методологии оценки здоровья среды, основанной на характеристике состояния организма по гомеостазу развития. Подход представляется перспективным для оценки и мониторинга состояния природных популяций разных видов, а также для оценки качества среды.

Ключевые слова: стабильность развития, природные популяции, здоровье среды

DOI: 10.7868/S0475145017060064

ВВЕДЕНИЕ

Стабильность развития, как одна из наиболее общих характеристик состояния развивающегося организма, поддерживается на базе генетической коадаптации при оптимальных условиях развития (Захаров, 1987; Захаров и др., 2001). Исследование этой характеристики в природных популяциях оказалось перспективным направлением популяционной биологии развития, которое открывает новые возможности для оценки природы наблюдаемого фенотипического разнообразия, понимания механизмов динамики популяций и микроэволюционных преобразований (Developmental Stability..., 1992; Developmental Homeostasis..., 1997; Developmental Instability..., 2003; Захаров, Трофимов, 2014).

Получаемая при таком подходе информация позволяет подойти к характеристике состояния природных популяций с онтогенетической точки зрения. Все нарастающая важность обеспечения оценки последствий различных видов антропогенного воздействия на окружающую природную среду, характеристики ее благоприятности для живых существ и человека, определяет необходимость оценки возможности использования подхода, основанного на исследовании стабильности развития для решения этой задачи. В этой связи он был предложен в качестве одного из основных подходов для интегральной характеристики каче-

ства среды, ее благоприятности для живых существ и человека, в рамках методологии оценки здоровья среды (Захаров и др., 2000).

Оценка возможностей подхода для оценки и мониторинга состояния природных популяций разных видов и его места и роли в практике использования методологии здоровья среды и является назначением настоящей работы.

ЗНАЧИМОСТЬ ОЦЕНОК СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ

При характеристике стабильности развития задача сводится к оценке нормальности, совершенства процессов развития. В качестве показателей выступает частота и значимость различных нарушений, отклонений в ходе индивидуального развития. В силу того, что собственно нарушения, как существенные морфологические изменения, фенотипические, как и патолого-анатомические отклонения обычно являются свидетельством существенных отклонений в развитии, в качестве более операционального подхода для оценки выступает уровень “онтогенетического шума”, спонтанной, случайной, реализационной изменчивости (Waddington, 1957; Астауров, 1974; Струнников, Вышинский, 1991). Наиболее адекватным подходом при этом оказывается флуктуирующая асимметрия,

незначительные ненаправленные отклонения от строгой симметрии (Soule, 1967; Захаров, 1987).

При популяционном подходе высокая стабильность развития соответствует минимизации фенотипического разнообразия, происходящего от различных отклонений в развитии, “онтогенетического шума”. Сложность выявления этой части общего фенотипического разнообразия связана с затруднительностью четкого вычленения последствий “онтогенетического шума” среди других видов изменчивости, связанных с направленными изменениями вследствие генетических или средовых различий. В этой связи различия между сторонами при флуктуирующей асимметрии как раз и предоставляют такую возможность, поскольку известна норма, которая в данном случае означает обеспечение развития сходного фенотипического эффекта на двух сторонах тела, слева и справа. Отклонения от этой заданной нормы и дают характеристику “онтогенетического шума”. Это, прежде всего, и определяет значимость исследования флуктуирующей асимметрии.

Еще одна особенность этого явления, которая также определяет значимость его исследования, состоит в том, что при этом скорее можно говорить не о нарушениях в развитии, а об определенных отклонениях или различиях фенотипической реализации. Поскольку в случае флуктуирующей асимметрии на обеих сторонах представлены нормально развитые структуры, остается неопределенным, какой из вариантов в строгом смысле является заданным, какой — отклонением от него. Таким образом, при таких оценках скорее можно говорить о характеристике совершенства онтогенетических процессов. Повсеместное распространение такой изменчивости — свидетельство наличия определенного допуска, люфта, допускаемого естественным отбором, в пределах которого и находятся наблюдаемые при этом морфологические различия. Уровень такого люфта, видимо, соответствует необходимому уровню точности реализации определенных морфологических особенностей в онтогенезе. Поиски значимости каждого такого фенотипического различия в реализации признака на разных сторонах для жизнеспособности организма вряд ли целесообразны. В то же время частота и степень таких различий может служить характеристикой состояния развивающейся системы.

Здесь уместна аналогия с опечатками при наборе определенного текста. Поиски природы и значимости каждой из них вряд ли могут увенчаться успехом, но их частота может служить характеристикой оператора и условий его работы.

На практике задача сводится к оценке частоты и величины различий между сторонами для разных признаков. При наличии принципиальной возможности получения определенной информа-

ции о стабильности развития при использовании отдельного признака, более целесообразным является использование ряда признаков. Использование выборки признаков, как и использование выборки особей, снижает вероятность получения ошибочного суждения и повышает репрезентативность получаемых оценок. В качестве наиболее простых и операциональных можно предложить интегральные показатели, связанные с оценкой средней частоты или величины различий между сторонами на признак, применительно к исследуемой группе признаков (Захаров, 1987, Захаров и др., 2001).

Особенностью флуктуирующей асимметрии является и то, что величина различия между сторонами обычно оказывается не связанной даже для высоко скоррелированных признаков на уровне отдельных особей. В то же время на уровне популяционных оценок асимметрия разных признаков нередко оказывается высоко скоррелированной. Согласованность их изменений как раз и является надежным свидетельством того, что в исследуемой группе выборок действительно существуют различия по стабильности развития.

Принципиальной особенностью показателей стабильности развития является то, что их зависимость от естественных факторов среды, скажем температуры, имеет форму кривой с минимумом, который и 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.

Сходные кривые с минимумом, позволяющие определять те же диапазоны условий в качестве оптимальных, были получены для тех же объектов в отношении такой физиологической характеристики гомеостаза как экономичность энергетического обмена (определяемой по суммарному потреблению кислорода, необходимому для прохождения определенной стадии развития (Зотин, 1988)). Это означает, что такие оценки стабильности развития позволяют подойти к выявлению отклонений в гомеостазе развития в целом.

Еще одной принципиальной особенностью показателей стабильности развития оказывается наличие определенной нормы. Это прослеживается как на уровне определения природы наблюдаемых при этом фенотипических различий (поскольку известна норма, заданным является формирование идентичного эффекта на каждой стороне тела), так и на уровне характеристики зависимости показателей стабильности развития от генотипа и среды. Минимальный уровень “онтогенетического шума” достигается на базе генетической коадапта-

ции при определенных условиях развития, которые и могут быть охарактеризованы как оптимальные. Любые отклонения будут вести к возрастанию уровня фенотипических отклонений, которые и фиксируются по величине показателей флуктуирующей асимметрии. Все это и дает возможность для характеристики определенной нормы, что принципиально важно для определения возможностей подхода для характеристики состояния системы и его возможных отклонений.

Важной особенностью подхода является возможность выявления существенных отклонений от условно нормального состояния даже на фоне неизменных значений иных показателей, которые в большей степени характеризуют весь диапазон условий, пригодных для выживания.

Наличие представлений об условной норме принципиально важно для выявления последствий различных антропогенных воздействий. Повсеместное распространение самых разных воздействий как глобального, так локального характера приводит к тому, что все более проблематичным становится поиск контроля, определение условно нормального, фонового состояния. В этих условиях все большее значение приобретает использование характеристик, позволяющих не просто выявить определенное изменение, но и определить степень отклонения от нормы.

Принципиальным при этом оказывается разработка определенной шкалы для ориентировочной оценки степени отклонений от условной нормы. При получении данных по разным популяциям из разных точек может быть получена информация о наличии определенного различия и его статистической значимости. Затруднения вызывает оценка степени выявленных отклонений, их места в общем диапазоне возможных изменений показателя. Разработка такой шкалы возможна при накоплении достаточно большого объема данных по разным видам воздействия. Поскольку при этом получается информация по интегральному показателю, она может быть использована для оценки состояния организма. Кроме того, получаемые при этом оценки, как свидетельствует практика, оказываются связанными и с другими показателями гомеостаза развития. При определенной степени выявляемых при этом изменений в ответ на усиление воздействия они уже оказываются связанными с обычно используемыми показателями жизнеспособности. Практика показывает, что такая шкала может быть использована как для разных популяций вида, так и для ориентировочной оценки для разных видов. Такие шкалы были подготовлены для разных групп по стабильности развития. Определенные наработки в этом отношении есть и по другим показателям. В частности, по показателям цитогенетического гомеостаза, есть определен-

ные наработки в этом отношении и для оценки иммунного статуса организма (Захаров и др., 2000). Такая шкала может совершенствоваться далее, но несомненно оказывается полезной для практических оценок, давая представления о положении выявленных значений в общем диапазоне возможных изменений исследуемого показателя. При этом появляется возможность для ориентировочной характеристики даже отдельных значений.

Все эти особенности и определяют возможности подхода для выявления изменений состояния организма при неблагоприятном воздействии как во времени, так и в пространстве.

О значимости оценок, получаемых при исследовании показателей стабильности развития свидетельствуют результаты токсикологического эксперимента на американских норках (*Mustela vison*) (Borisov et al., 1997). Если в контрольной группе стабильность развития у мертворожденных норок была существенно ниже (высокий интегральный показатель асимметрии, $p < 0.05$), чем у живорожденных, то в опытной группе среди потомков интоксцированных самок и те и другие имели сходный высокий уровень нарушений развития (рис. 1). Таким образом, нарушение стабильности развития имеет место при ухудшении состояния организма, но не является причиной его гибели. Это открывает возможность для использования данной характеристики в качестве тонкого показателя состояния организма. О значимости подхода свидетельствует и обнаружение сходных изменений показателей стабильности развития и других показателей гомеостаза развития, включая показатели цитогенетического гомеостаза и иммунного статуса организма (Developmental Homeostasis..., 1997). При оценках популяционной динамики мелких млекопитающих была выявлена корреляция показателей стабильности развития с успехом размножения (популяционный показатель, оцениваемый как отношение прибылых особей этого года рождения к числу взрослых особей, участвующих в размножении) (Zakharov et al., 1991; Захаров и др., 2011б).

Проведенный анализ свидетельствует о значимости оценки стабильности развития для характеристики состояния популяций и его возможных изменений даже на начальных этапах определенного неблагоприятного воздействия, когда выявление эффекта оказывается затруднительным при использовании иных подходов.

ПРАКТИКА ОЦЕНКИ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ ПРИ АНТРОПОГЕННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

Специальный анализ возможности использования стабильности развития (как и самой методологии и технологии оценки здоровья среды, ос-

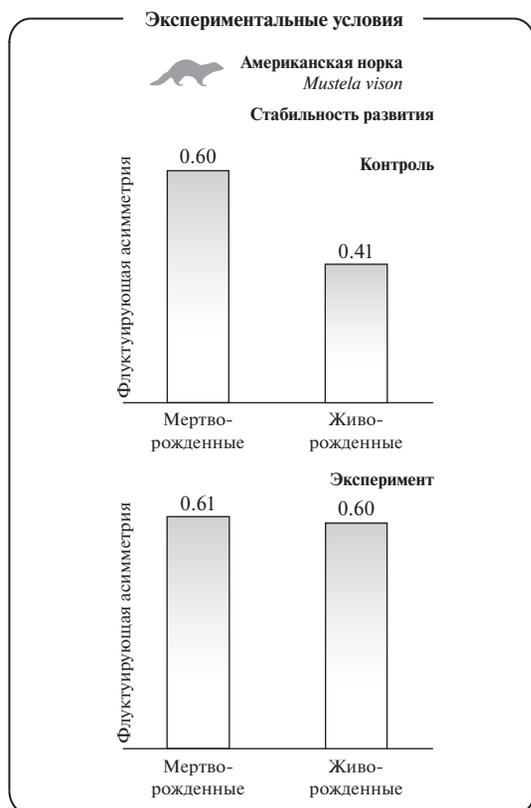


Рис. 1. Величина показателя стабильности развития у мертво- и живорожденных американских норок (*Mustela vison*) в контроле и в потомстве самок, интоксцированных ПХБ. Стабильность развития оценивалась по величине интегрального показателя: средняя частота асимметричного проявления по комплексу из 14 кра-ниологических и дерматоглифических признаков.

нованной на характеристике состояния организма по гомеостазу развития) в качестве метода биомониторинга был проведен в ходе реализации ряда проектов по оценке последствий разных видов антропогенного воздействия (Захаров и др., 2000б; Zakharov, 2003).

Было показано, что нарушение стабильности развития (фиксируемое по возрастанию величины интегрального показателя флукутирующей асимметрии по комплексу морфологических признаков, $p < 0.05$) наблюдается при разных видах антропогенного воздействия, включая химическое (в районе химического предприятия I) и радиационное (в районе радиационного заражения вследствие аварии на ЧАЭС на территории Брянской области) воздействие, как при хроническом (на протяжении длительного времени, в течение жизни многих поколений исследуемых объектов), так и при разовом воздействии (как в случае аварийного химического загрязнения) (рис. 2).

При этом появляется возможность для выявления не только самого факта изменений, но и для оценки степени выявленных отклонений от условно

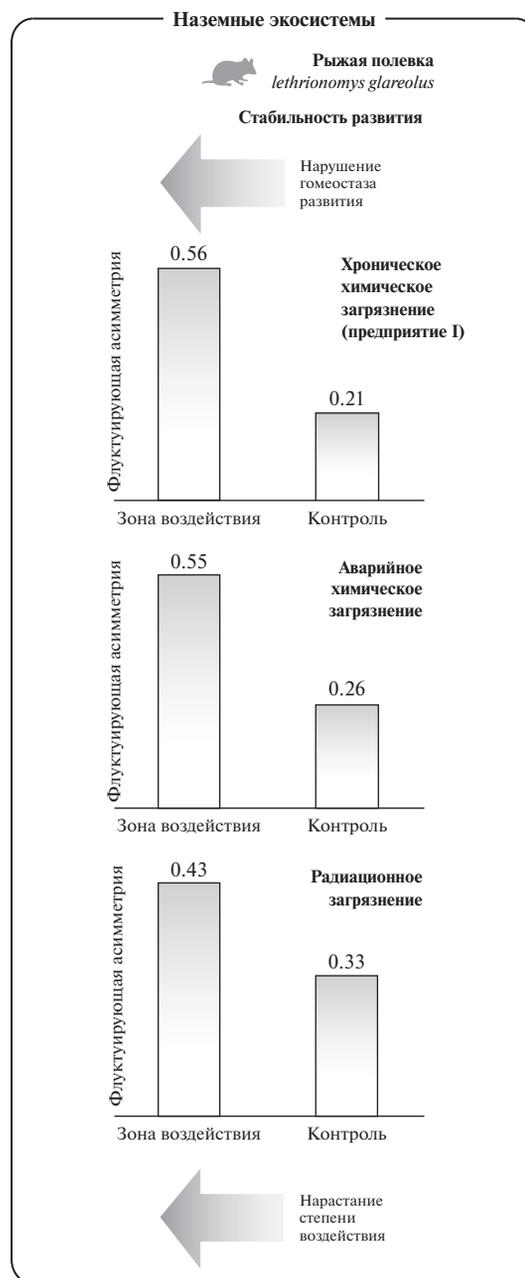


Рис. 2. Изменение показателя стабильности развития мелких млекопитающих при разных видах антропогенного воздействия. Стабильность развития оценивалась по величине интегрального показателя: средняя частота асимметричного проявления по 10 кра-ниологическим признакам.

нормального состояния (по величине используемого интегрального показателя стабильности развития) в зависимости от имеющего место воздействия. Так, при оценке двух предприятий, связанных с производством азотных удобрений (химические предприятия I и II), величина показателей нарушения стабильности развития была существенно различной (рис. 2 и 3). Если в первом случае вы-

Рис. 3. Изменение различных показателей гомеостаза развития мелких млекопитающих при химическом загрязнении в районе промышленного предприятия (предприятие П). Стабильность развития оценивалась по величине интегрального показателя: средняя частота асимметричного проявления по 10 краниологическим признакам. Иммунный статус оценивался по величине индекса отклонения от условной нормы по ряду показателей состояния иммунной системы. Оксидантный стресс оценивался по активности супероксиддисмутазы (удельная активность в единицах оптической плотности).

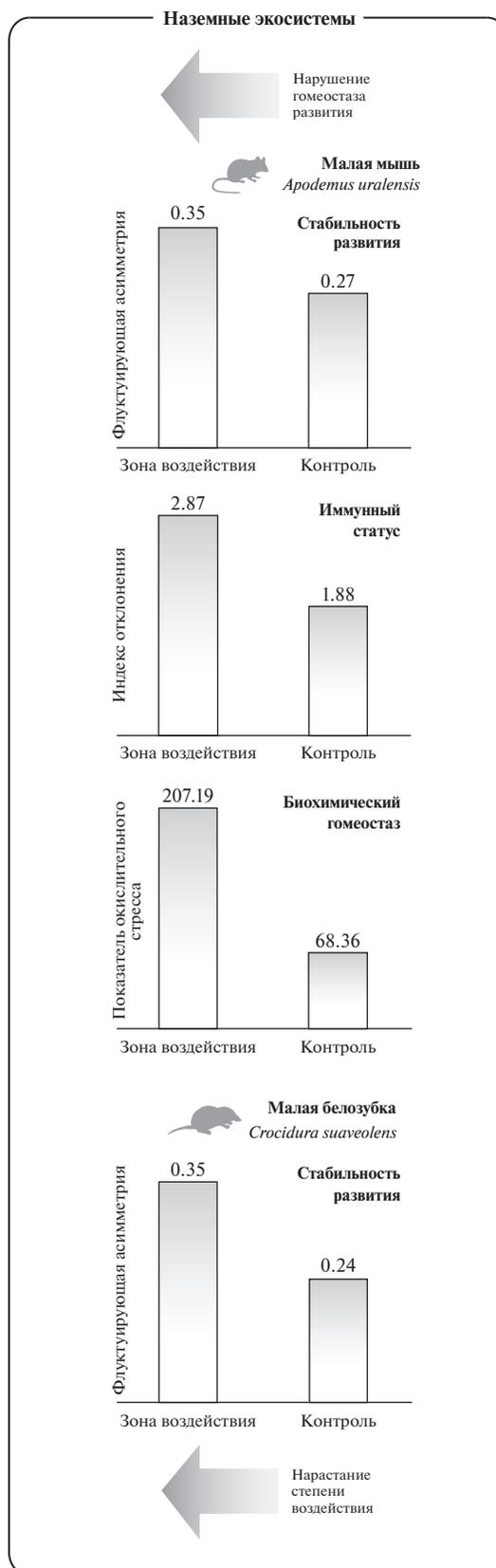
явленное отклонение соответствует пятому баллу пятибалльной шкалы отклонений состояния организма от условной нормы, “критическое состояние”, то во втором – второму баллу, “начальные изменения”.

О значимости таких оценок, получаемых при исследовании стабильности развития, свидетельствует то, что во всех исследованных случаях изменения различных подходов к оценке гомеостаза сопровождались изменениями показателей этой характеристики, включая показатели цитогенетического гомеостаза, иммунного статуса, а также биохимические и физиологические показатели (рис. 3).

При оценке местообитаний в районах, подверженных негативному антропогенному воздействию, картина изменения показателей стабильности развития, не смотря на некоторые возможные различия, оказывается сходной как для близких видов, так и для представителей разных систематических групп. В качестве примера можно отметить сходство изменений, выявляемых для позвоночных и беспозвоночных животных при оценке морских экосистем (рис. 4), разных видов млекопитающих (рис. 3), а также для растений и млекопитающих при оценке состояния наземных экосистем (рис. 5). Это открывает возможность для характеристики благоприятности местообитаний для состояния живых существ, оцениваемого по гомеостазу развития.

Оценка стабильности развития может проводиться как во времени, так и в пространстве. В качестве примера можно отметить результаты такого анализа на урбанизированной территории (город Москва). Возрастание степени отклонений от условно нормального состояния (оцениваемое по интегральному показателю флуктуирующей асимметрии у березы повислой (*Betula pendula*)) наблюдается как в пространстве, при приближении к источнику неблагоприятного воздействия (в данном случае, автомагистрали), так и во времени, по мере возрастания степени воздействия (рис. 6) (Захаров и др., 2001, Захаров, Трофимов, 2015).

На основании опыта проведения таких оценок, в качестве дополнительных возможностей использования подхода для характеристики последствий



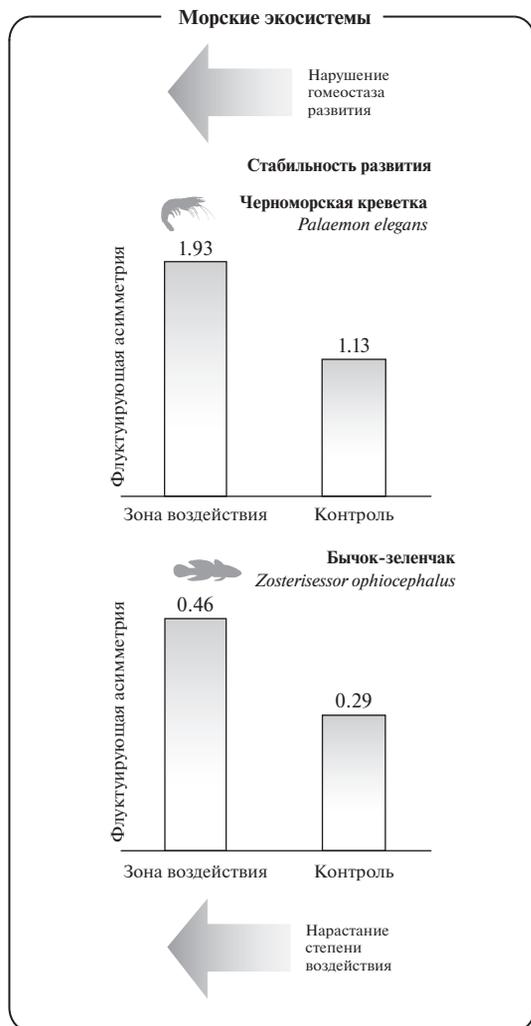


Рис. 4. Изменение показателей стабильности развития у двух представителей морских экосистем вследствие химического загрязнения в районе порта. Стабильность развития оценивалась по величине дисперсии одного признака (число сегментов на вторичных антеннулах) у ракообразных и по величине интегрального показателя: средняя частота асимметричного проявления по 7 меристическим признакам у рыб.

разных видов антропогенного воздействия для биоты можно отметить следующие.

Поскольку характеристика стабильности развития может быть ограничена исследованием морфологических признаков, появляется возможность для мониторинга изменений состояния популяций на основе анализа коллекционных материалов. Так, была проведена оценка возможных изменений состояния популяций тюленей (кольчатая нерпа (*Pusa hispida*) и серый тюлень (*Halichoerus grypus*)) Балтийского моря. На остеологическом материале (для характеристики стабильности развития был использован интегральный показатель асим-

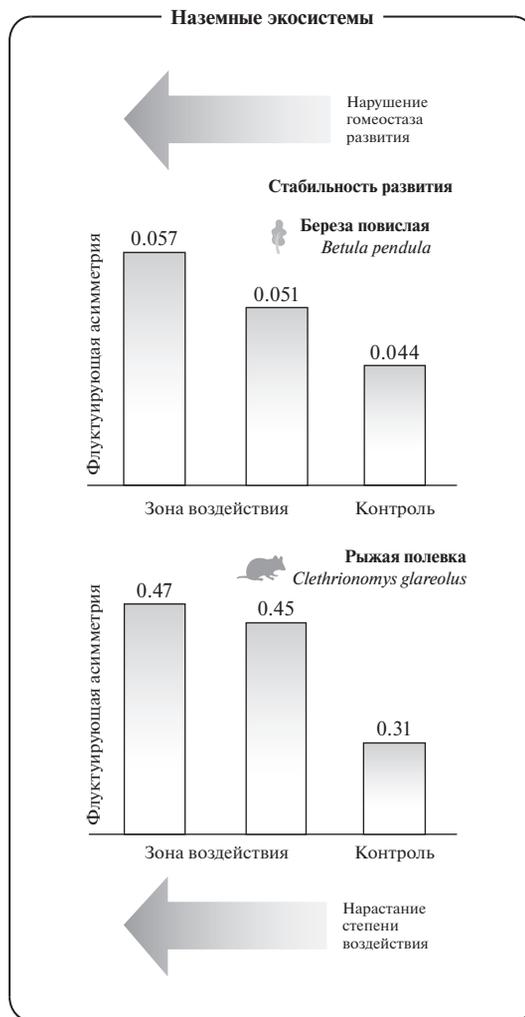


Рис. 5. Изменение показателей стабильности развития у двух представителей наземных экосистем при химическом загрязнении (в районе центра химической промышленности, город Чапаевск Самарской области). Стабильность развития оценивалась по величине интегральных показателей: величина среднего относительного различия между сторонами на признак по 5 промерам листа для растений и средняя частота асимметричного проявления по 10 краниологическим признакам у млекопитающих.

метрии по комплексу краниологических признаков) было показано снижение стабильности развития в период наиболее серьезного загрязнения Балтики, по сравнению с ситуацией, которая имела место как до, так и после этого периода ($p < 0.001$) (рис. 7). Было также показано, что при сходном уровне нарушений стабильности развития для популяций из разных частей Балтийского моря, значительно более благоприятная ситуация сохранялась в Ладожском озере, в районе, в значительно меньшей степени подверженном загрязнению (Zakharov et al., 1989a, b, 1997). Серия этих исследований свидетельствует о возможности такого

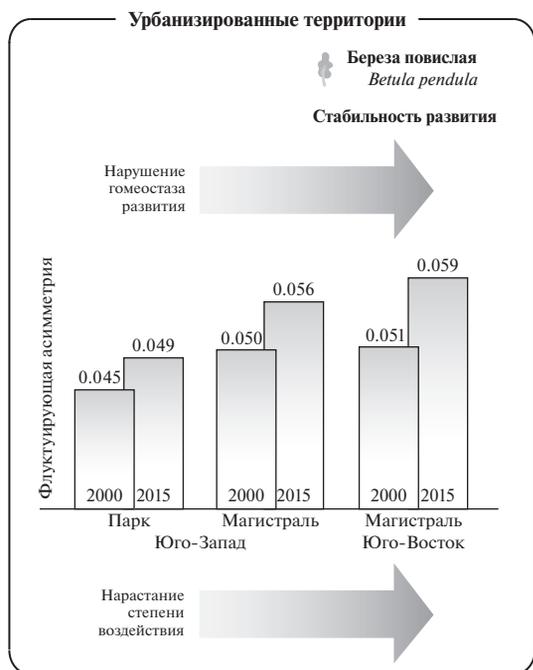


Рис. 6. Изменение показателей стабильности развития растений при нарастании степени негативного воздействия на урбанизированной территории, как в пространстве (при сравнении выборок из разных мест), так и во времени (при сравнении выборок, взятых в разные годы). Стабильность развития оценивалась по величине интегральных показателей: величина среднего относительного различия между сторонами на признак по 5 промерам листа.

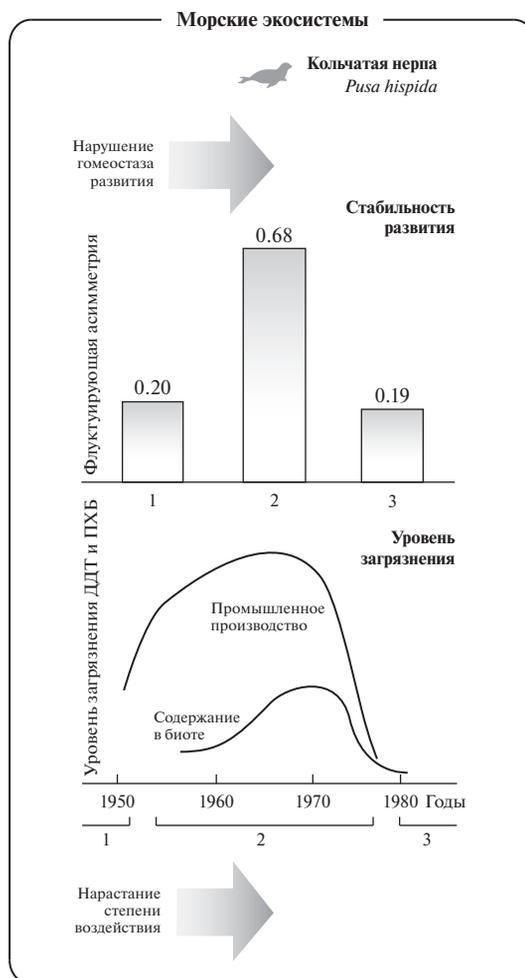


Рис. 7. Изменение показателя стабильности развития млекопитающих при изменении уровня загрязнения Балтийского моря. Стабильность развития оценивалась по величине интегрального показателя: средняя частота асимметричного проявления по 15 краниологическим признакам.

мониторинга состояния популяций для оценки последствий антропогенного воздействия для биоты как во времени, так и в пространстве.

Предположение о том, что главной причиной выявленных изменений состояния популяций тюленей могло быть именно загрязнение ДДТ и ПХБ, проверялось в ходе специального токсикологического эксперимента по оценке воздействия интоксикации ПХБ на потомство норок (Borisov et al., 1997). Исследование стабильности развития подтвердило это предположение. Причем сходные оценки были получены при использовании совершенно разных морфологических структур (включая краниологические и дерматоглифические признаки) (рис. 8).

Обычно используемые для характеристики стабильности развития показатели оцениваются в отношении морфологических признаков, которые формируются на ранних этапах индивидуального развития и не подвержены дальнейшим возрастным изменениям. Это, с одной стороны, несколько ограничивает возможность подхода для оценки текущей ситуации на данный момент времени (что может быть устранено при использовании признаков, которые подвержены возрастным изменениям в течение всей жизни), но с другой,

предоставляет уникальную возможность для характеристики ситуации, которая имела место во время формирования этих структур. Это приводит к тому, что если при прекращении определенного воздействия, отклонения в каких-то физиологических показателях могут возвращаться к норме, то произошедшие изменения показателей стабильности развития могут быть обнаружены в течение всей жизни исследуемых особей.

В качестве примера можно указать результаты экспериментов по воздействию неионизирующей радиации. При сохранении свидетельств нарушения стабильности развития по признакам морфологии листа у растений и краниологических признаков у мелких млекопитающих, обнаруживаемые изменения активности фотосинтеза непосредственно после облучения исчезали

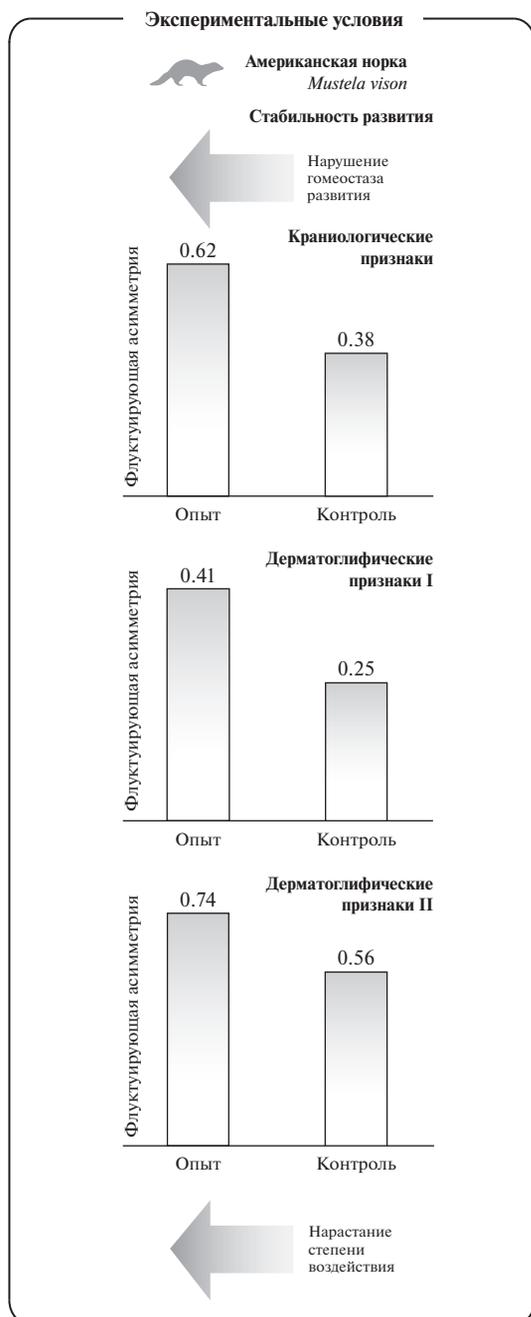


Рис. 8. Изменение показателей стабильности развития в потомстве самок американской норки (*Mustela vison*) при интоксикации ПХБ. Стабильность развития оценивалась по величине интегрального показателя: средняя частота асимметричного проявления по трем группам признаков: краниологическим признакам (7 признаков) и двум группам дерматоглифических признаков: I (3 признака, небные валики) и II (4 признака, носогубное зеркало).

через несколько дней после прекращения воздействия.

Еще один пример — возможность выявления влияния оцениваемого воздействия (в данном

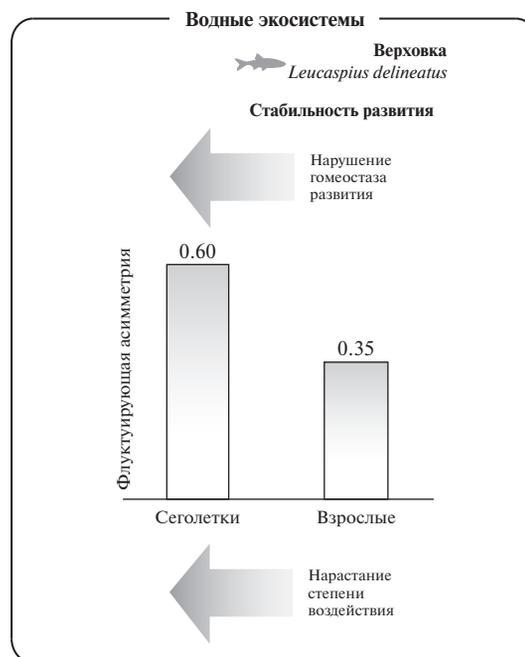


Рис. 9. Величина показателя стабильности у рыб в районе аварийного химического загрязнения среды. Стабильность развития оценивалась по величине интегрального показателя: средняя частота асимметричного проявления по 7 меристическим признакам.

случае аварийного загрязнения среды) на показатели стабильности развития у рыб не только путем сравнения выборок молодых особей из места аварии и из условно контрольной точки, но и путем сравнения выборок особей разного возраста, пойманных непосредственно в районе аварии (включая молодых особей, развитие которых было подвержено исследуемому воздействию, и взрослых особей, развитие которых происходило задолго до аварии, $p < 0.001$) (рис. 9). Это открывает возможность мониторинга возможных изменений состояния организма при изменении условий развития путем сравнения величины показателей стабильности развития у представителей разных поколений или разных возрастных групп. При анализе признаков внешней морфологии появляется возможность неинвазивного подхода для оценки стабильности развития.

Значимость подхода, связанного с оценкой состояния организма по стабильности развития, в организации биомониторинга все возрастает, в связи со сменой приоритетных видов антропогенного воздействия от физических трансформаций ландшафтов (неизбежно ведущих к серьезным изменениям экосистем, видового состава и численности отдельных видов) к нарастанию степени различных видов загрязнения (которые до определенного уровня могут и не сказываться на состоянии биоразнообразия). О соотношении разных ви-

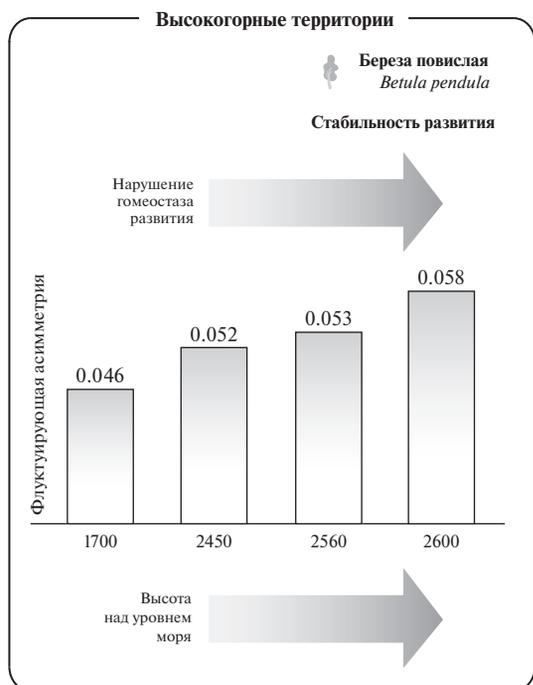


Рис. 10. Изменение показателя стабильности развития растений на пределе высотного распространения. Стабильность развития оценивалась по величине интегральных показателей: величина среднего относительного различия между сторонами на признак по 5 промерам листа.

дов откликов биоты на разные виды воздействия свидетельствуют параллельные исследования, проведенные в местах химического загрязнения и на отвалах в местах разработки полезных ископаемых (Шадрина, Вольперт, 2014).

Перспективным представляется подход и для оценки последствий тех изменений, которые сегодня начинают повсеместно происходить вследствие глобальных изменений климата. Особенно ярко это проявляется в условиях высокогорья, где в местах таяния ледников появляются новые популяции вселенцев различных видов. Анализ стабильности развития в этих популяциях дает ответ о реакции вселенцев на необычные условия местообитания на таких территориях (рис. 10) (Захаров и др., 2011а; Захаров, Трофимов, 2014). Еще одним примером является изменение популяционной динамики в условиях современной климатической нестабильности. В этих условиях циклическая динамика численности сообщества мелких млекопитающих в Центральной Сибири сменяется на флуктуации. Если в предшествующий период, в условиях климатической стабильности, в ходе четырехлетних популяционных циклов нарастание численности в течение трех лет приводило на фазе переуплотнения популяции к нарушению стабильности развития (кото-

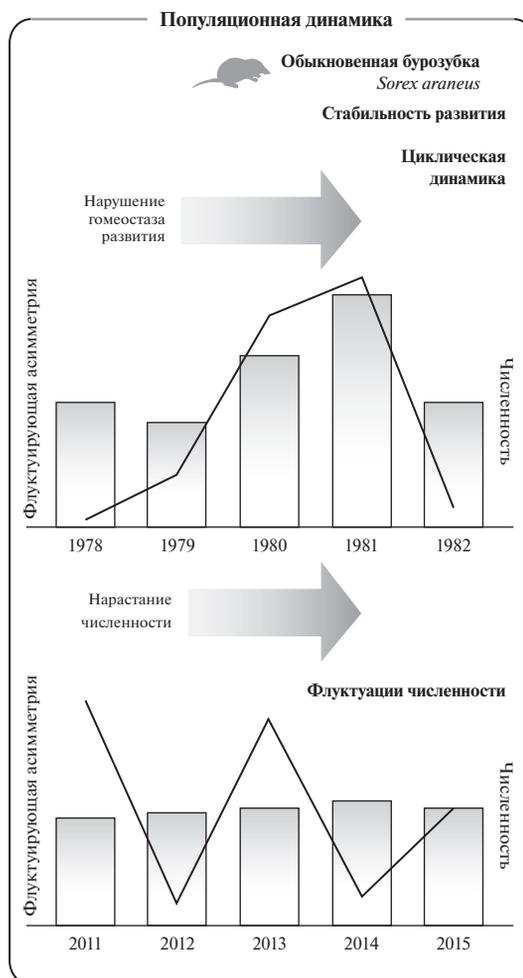


Рис. 11. Изменение показателя стабильности развития млекопитающих при изменении численности. Стабильность развития оценивалась по величине интегрального показателя: средняя частота асимметричного проявления по 10 краниологическим признакам. Сплошная линия обозначает изменение численности (число зверьков, пойманных на 100 цилиндро-суток в течение летнего сезона).

рое сопровождалось изменением цитогенетического гомеостаза), то в современных условиях некоторые флуктуации численности, которые, вероятно, в большей степени определяются климатическими особенностями, не сопровождаются такими изменениями состояния организма (рис. 11) (Захаров и др., 2011б).

Таким образом, в силу отмеченных особенностей, данный подход, основанный на анализе стабильности развития, может быть рекомендован для широкого использования для рекогносцировочной оценки ситуации как в отношении отдельных интересующих популяций и видов, так и для характеристики состояний сообществ и экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 362 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.
- 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. Гомеостатические механизмы биологических систем: гомеостаз развития // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 138–150.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е. Здоровье среды. Человек и природа. М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы, 2015. 96 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., Чистякова Е.К. Здоровье среды: практика оценки. М.: ЦЭПР, 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.
- Зотин А.И. Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 99–114.
- Шадрин Е.Г., Вольперт Я.Л. Нарушения стабильности развития организма как результат пессимизации среды при техногенной трансформации природных ландшафтов // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 151–161.
- Borisov V.I., Baranov A.S., Valetsky A.V. et al. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB // Acta Theriologica. 1997. Suppl. 4. P. 17–26.
- Developmental Homeostasis in Natural Populations of Mammals: Phonetic Approach / Eds. Zakharov V.M., Yablokov A.V. Acta Theriologica. 1997. Supplement 4. 92 p.
- Developmental Instability. Causes and Consequences / Ed. Polak M. N.Y.: Oxford University Press, 2003. 460 p.
- Developmental Stability in Natural Populations / Eds. Zakharov V.M., Graham J.H. Acta Zool. Fennica. 1992. № 191. 200 p.
- Zakharov V.M. Linking developmental stability and environmental stress: A whole organism approach // Developmental Instability. Causes and Consequences / Ed. Michal Polak. N.Y.: Oxford University Press, 2003. P. 402–414.
- Zakharov V.M., Esipenko A.G., Filatov I.E. Are there differences in the level of developmental stability between the Baltic and Ladoga populations of ringed seal (*Pusa hispida botnica* and *P. h. ladogensis*)? // Influence of Human Activities on the Baltic Ecosystem / Eds. Yablokov A.V., Olsson M. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1989a. P. 109–116.
- 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.
- Zakharov V.M., Olsson M., Yablokov A.V., Esipenko A.G. Does environmental pollution affect the developmental stability of the Baltic grey seal (*Halichoerus grypus*)? // Influence of Human Activities on the Baltic Ecosystem / Eds. Yablokov A.V., Olsson M. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1989b. P. 96–108.
- Zakharov V.M., Valetsky A.V., Yablokov A.V. Dynamics of developmental stability of seals and pollution in the Baltic Sea // Acta Theriologica. 1997. Suppl. 4. P. 9–16.
- Waddington C.H. The Strategy of the Genes. L.: Allen and Unwin, 1957. 262 p.

Morphogenetic Approach to Estimation of Environmental Health: Study of Development Stability

V. M. Zakharov and I. E. Trofimov*

Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119334 Russia

*e-mail: ecopolicy@ecopolicy.ru

Received June 22, 2017

The study of the development stability in natural populations was a promising direction of population developmental biology, which opens new possibilities for estimation of the nature of the observed phenotypic diversity and understanding the mechanisms of population dynamics and microevolutionary transformations. This direction of the studies allows one to approach the estimation of the state of natural populations. A special analysis of possible changes in the development stability indicators under different anthropogenic effects allows one to characterize this approach as one of the main within the methodology of the environmental health estimation based on the organism state characteristics by the development homeostasis. The approach seems promising for the estimation and monitoring of the state of natural populations of different species as well as for the environmental quality estimation.

Keywords: development stability, natural populations, environmental health