

УДК 502.3; 504.062; 330.3

ИССЛЕДОВАНИЕ ГОМЕОСТАЗА РАЗВИТИЯ: ОТ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ И КОНЦЕПЦИИ ЗДОРОВЬЯ СРЕДЫ ДО КОНЦЕПЦИИ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ

© 2018 г. В. М. Захаров¹, А. А. Минин², И. Е. Трофимов^{1,*}

¹Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

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

²Национальный исследовательский университет “Высшая школа экономики”

101000, г. Москва, ул. Мясницкая, д. 20

*E-mail: ecopolis@ecopolis.ru

Поступила в редакцию 22.06.2017 г.

Исследование показателей гомеостаза развития в природных популяциях ведет к определению основ популяционной биологии развития, связанной с оценками природы фенотипического разнообразия, механизмов динамики популяций и микроэволюционных преобразований. Характеристика качества среды на основе оценки состояния популяций по гомеостазу развития определяет основы концепции здоровья среды. Перспективным оказывается приложение представлений о гомеостазе развития и здоровье среды и при исследовании гомеостатических механизмов биологических систем разного уровня, от организма и популяции до сообщества и экосистемы. Это дает новые возможности для понимания механизмов обеспечения устойчивости и их соотношения на разных уровнях, характеристики значимости онтогенетической стабильности. Представления о гомеостазе развития, или гомеозе, представляются перспективными для разработки эколого-биологических основ устойчивого развития.

Ключевые слова: гомеостаз развития, здоровье среды, устойчивое развитие

DOI: 10.7868/S0475145018010019

ВВЕДЕНИЕ

Изучение гомеостаза развития, как одной из наиболее общих онтогенетических характеристик, для оценки которой используются разные подходы от эмбриологии до физиологии и морфологии (Waddington, 1957; Захаров, 1987; Зотин, 1988; Детлаф, 2001), представляет интерес не только в области биологии развития, но и открывает новые перспективы и направления исследований и в других областях. Среди них – экологическая биология развития и эволюционная биология развития (Гилберт, 2004; Gilbert, Barresi, 2016).

Исследование показателей гомеостаза развития в природных популяциях ведет к определению основ популяционной биологии развития. Такой подход представляется перспективным для оценки природы фенотипического разнообразия и механизмов микроэволюционных преобразований (Захаров и др., 2001).

Новый подход открывает исследование состояния организма на основе гомеостаза развития и для решения задачи оценки и мониторинга качества среды, ее благоприятности для живых существ,

включая человека. Значимость решения этой задачи на фоне все усиливающегося как глобального, так и локального антропогенного воздействия, все нарастает. Это ведет к формулированию представлений о здоровье среды, основанных на онтогенетической характеристике природных популяций разных видов живых существ (Захаров и др., 2000).

Представляется актуальным рассмотреть возможности для развития исследований гомеостатических механизмов биологических систем на основе приложения представлений о гомеостазе развития и здоровье среды с использованием различных подходов для характеристики процессов, происходящих на разных уровнях, от организма до экосистемы, включая концепцию устойчивого развития.

ОЦЕНКА ГОМЕОСТАЗА РАЗВИТИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ: ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И КОНЦЕПЦИЯ ЗДОРОВЬЯ СРЕДЫ

Гомеостаз, как способность к поддержанию структурно-функциональных параметров системы на необходимом уровне, является базовой

характеристикой для обеспечения устойчивости любой биологической системы от организма до экосистемы. Гомеостаз развития, или гомеорез, является одной из наиболее общих характеристик развивающегося организма и означает способность к обеспечению устойчивого развития по определенной траектории, креоду (Waddington, 1957; Захаров, 1987; Зотин, 1988).

Гомеостаз 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 недейственной 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. Лишь по природе факторов, его вызывающих, оно может быть определено как средовой или генетический стресс. Показатели гомеостаза развития дают 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, мера генетической коадаптации и воздействия средового стресса.

Исследование природных популяций показало, что гомеостаз развития поддерживается на базе генетической коадаптации при оптимальных условиях развития, что позволяет при использовании подходов популяционной биологии развития выявлять изменения состояния развивающегося организма при генетическом или средовом стрессе (Захаров и др., 2001).

При исследовании популяционной динамики это открывает возможность для оценки механизмов, обеспечивающих разные типы динамики на основе информации о возможных изменениях состояния организма с онтогенетической точки зрения.

Подход позволяет подойти к ориентировочной оценке природы наблюдаемого фенотипического разнообразия и его возможных изменений при учете значимости как направленных отклонений в развитии вследствие генетических или средовых различий, так и “онтогенетического шума” и последствий взаимодействия “генотип-среда”.

При оценке механизмов микрозволюционных преобразований появляется возможность для учета двух аспектов гомеостаза развития, включая не только стабильность (как способность к минимизации “онтогенетического шума”), но и канализированность развития. Канализированность

развития означает способность к обеспечению развития по определенной траектории (креоду) даже на фоне изменения условий. В противоположность пластиичности, которая означает изменение креода с изменением условий. В ходе эволюционных преобразований на пути адаптации к новым условиям и смены оптимума происходит переключение на другую траекторию с последующей стабилизацией развития по этому новому креоду, связанной с генетической детерминацией новой нормы реакции (Захаров, 1987).

Для характеристики гомеостаза развития могут быть использованы различные подходы, связанные с оценкой показателей стабильности развития, цитогенетического гомеостаза, иммунного статуса, а также ряда физиологических и биохимических показателей (Захаров и др., 2000).

При морфогенетическом подходе, связанном с исследованием стабильности развития, оценка сводится к характеристике “онтогенетического шума” (величина которого обычно оценивается по флюктуирующей асимметрии билатеральных структур организма) (Waddington, 1957; Захаров, 1987). Значимость характеристик, получаемых при использовании такого подхода, определяется рядом принципиально важных особенностей. Прежде всего, на уровне популяционных оценок асимметрия разных признаков обычно оказывается высоко коррелированной. Согласованность их изменений как раз является надежным свидетельством того, что в исследуемой группе выборок в действительности существуют различия по 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 (Захаров и др., 2001). Многочисленные примеры таких согласованных изменений разных показателей гомеостаза организма были получены при исследовании воздействия антропогенных факторов (Захаров и др., 2000).

Такой подход позволяет подойти к оценке здоровья среды, характеристике ее благоприятности для живых существ, включая и человека. Суть предлагаемого подхода состоит в оценке состояния живых существ по гомеостазу развития. Это направление может быть определено как характеристика 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. Такие шкалы были разработаны 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 во многих случаях шкала оказывается универсальной для разных видов, а результаты, получаемые при использовании разных подходов, дают сходную картину. Это позволяет говорить о возможности балльной оценки состояния живого организма в целом (Захаров и др., 2000).

Несмотря на некоторые различия между данными, получаемыми по разным параметрам и видам, выявляемая картина оказывается сходной. Вместо обычной мозаики биологических ответов по разным методам для разных объектов основные показатели предлагаемого подхода дают скоррелированный ответ. Эта согласованность ответов является одним из базовых принципов методологии оценки здоровья среды и неизменно имеет место при соблюдении двух условий: если 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 признаков свидетельствует 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 (рис. 1).

Это означает, что при нарушении гомеостаза начинает “сыпаться” вся система жизнеобеспечения организма, что и находит выражение в изменении самых разных показателей состояния организма. В то же время на начальных этапах по достаточно чувствительным показателям гомеостаза развития могут быть выявлены первые еще обратимые изменения, предоставляя возможность для использования подхода в качестве “системы раннего предупреждения”.

Этим и определяется значимость подхода как для оценки качества среды, так и для оценки состояния и гомеостатических механизмов на уровне популяции, сообщества и экосистемы, давая необходимую информацию и для разработки индикаторов устойчивого развития, нацеленного на обеспечение здоровья человека и среды, поддержание гомеостаза, как на уровне отдельных экосистем, так и на уровне биосферы.

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



Рис. 1. Схематичное отображение методологии оценки здоровья среды.

Важная черта подхода – выявление негативных изменений даже на фоне положительных эффектов воздействия на такие показатели как размеры и темп роста организма, численность и видовое богатство. Еще одной важной особенностью подхода является уровень определяемой условной нормы, что, в свою очередь, зависит от чувствительности используемых показателей. Диапазон условий в градиенте нарастания степени воздействия, который характеризуется существенным изменением показателей стабильности развития, обычно укладывается в пределы зоны выживания, когда не наблюдаются отклонения обычно используемых показателей жизнеспособности (Захаров, Трофимов, 2014).

Таким образом, оценка состояния организма по гомеостазу развития позволяет подойти к определению состояния популяций разных видов (популяционная биология развития), что в свою очередь открывает возможность для характеристики состояния сообщества и экосистемы (концепция здоровья среды).

ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ВОЗМОЖНЫЕ ПОДХОДЫ

Оценка гомеостаза развития может проводиться с использованием различных подходов, 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 уровняхказываются на состоянии особей.

Среди различных подходов к оценке гомеостатических механизмов можно отметить следующие. Анализ морфологического разнообразия с позиций представления о морфологическом пространстве и его структуре, дает оценку его организованности. Применительно к индивидуальному развитию подход позволяет выявлять динамику приближения и удаления от стационарного состояния в ходе онтогенеза, переходов между более и менее организованными состояниями. Мультивариантность развития и его стабилизация на определенном канале является проявлением гомеостаза развития. Изменение степени мультивариантности развития в зависимости от условий среды является результатирующей гомеостатических механизмов на уровне организма и популяции. Параллельные исследования разных аспектов гомеостаза развития, включая стабильность и канализированность развития, позволяют подойти к оценке природы фенотипического разнообразия и его преобразования в ходе популяционной динамики и микроэволюции. На

онтогенетическом уровне механизмы морфогенеза рассматриваются как проявление фрактальности, закономерностей формирования масштабно инвариантных структур.

Разносторонняя характеристика значимости гомеостаза развития предполагает использование различных подходов. В частности, оценка цитогенетической стабильности оказывается мерой, как состояния развивающегося организма, так и генетического гомеостаза. Такой подход позволяет подойти к оценке состояния популяции, исходя из соотношения гомеостатических механизмов поддержания стабильности на уровне организма и популяции (Гомеостатические..., 2014).

Сходные методологические подходы, видимо, могут быть использованы и для оценки гомеостатических механизмов разного уровня.

Перспективным представляется оценка фрактальности на фоне реализации механизмов гомеостаза и, в особенности, гомеостаза развития, гомеореза. Само наличие фрактальности, в определенном смысле, видимо, может рассматриваться как проявление гомеостаза. Фрактальность, как проявление масштабной инвариантности биосистем, может быть представлена как результат реализации гомеостатических механизмов биологических систем на разных уровнях, от молекулярного до экосистемного. В то же время направленное воздействие каких-то механизмов обеспечения гомеостаза при определенных условиях или в процессе развития по определенной траектории может приводить к отклонениям от нее. Это особенно актуально при рассмотрении последствий реализации гомеостатических механизмов на разных уровнях организации, от организма до экосистемы.

Особую актуальность и значимость такие исследования приобретают для оценки последствий наблюдавшихся сегодня глобальных изменений среды. Антропогенная трансформация среды вызывает негативные последствия на всех уровнях от организма до экосистемы, что свидетельствует о важности оценки гомеостатических механизмов поддержания устойчивости биосистем на всех уровнях. В качестве наиболее универсального и чувствительного показателя здесь выступает гомеостаз развития. Это направление исследований привело к формированию методологии оценки здоровья среды (Захаров, Кларк, 1993; Захаров и др., 2000).

Специального внимания заслуживает исследование соотношения механизмов, направленных как на обеспечение определенного состояния, собственно гомеостаза, с одной стороны, так и на поддержание устойчивости процесса развития по определенной траектории, гомеостаза развития, или гомеореза, с другой. Это приводит к представлениям о гомеостазе развития как “цепочке гомеостазов”

или как стабилизации развития по определенной траектории, или креоду (Waddington, 1957; Уоддингтон, 1970, Захаров, 1987; Зотин, 1988; Захаров, Трофимов, 2014). Здесь уже принципиальное значение приобретают буферные механизмы, необходимые не столько для обеспечения определенного состояния, сколько для направленных процессов изменения, развития.

При очевидной необходимости обеспечения устойчивости любой эколого-биологической системы, от организма до экосистемы, в каждый данный момент времени, ее способности противостоять или компенсировать различные возмущающие воздействия, которые могут привести к ее отклонению от заданного, необходимого состояния, включая минимизацию шума (как важной характеристики состояния системы), обеспечение гомеостаза должно приводить к некоторому торможению, задержке процесса возможных изменений самой системы, что особенно важно при обеспечении изменений по определенной траектории развития.

Торможение или замедление в реакции системы в ответ на определенное воздействие, вследствие гомеостатических механизмов, известно как явление гистерезиса (рис. 2) (Ведюшкин и др., 1995).

В качестве примера реализации гомеостатических механизмов можно рассматривать выявленные зоны отсутствия или очень медленных изменений в фенологических трендах у растений в более южных районах (при примерно одинаковом повышении температуры как в южных, так и в северных

районах в центральной части Европейской территории России за период 1970–2015 гг.) (рис. 3) (Минин, Воскова, 2014; Минин и др., 2016). Речь идет об оценке последствий глобального тренда к повышению температуры, который оказывается в 2,5 раза более ярко выраженным на территории РФ, чем в среднем по планете (Доклад..., 2017). Фенологические изменения не прямо следуют за изменениями температурных показателей, видимо, вследствие реализации гомеостатических механизмов противодействия таким внешним воздействиям. Можно предположить, что у растений северных широт есть большие резервы для сокращения периода зимнего покоя в пользу вегетационного периода при потеплении климата, по сравнению с растениями южных широт. Выявляемая в результате многолетних фенологических наблюдений разная реакция разных популяций растений на наблюдаемые тренды климатических изменений, скорее всего, свидетельствует в пользу предположения о принципиальной значимости гомеостатических механизмов.

В качестве еще одного примера проявления гистерезиса на более высоком уровне, который также представляет интерес для оценки возможных последствий изменений климата, можно указать отмеченные ранее районы, где равновесная растительность биомов неоднозначно определяется климатическими факторами. Объяснение существования участков резкого изменения продукции фитомассы с позиций представлений о строгой детерминированности типа растительности климатическими факторами оказывается затруднительным и может рассматриваться как свидетельство наличия пространственного гистерезиса (Ведюшкин и др., 1995). К таким зонам могут быть, прежде всего, отнесены зоны, примыкающие к бореальным лесам Евразии с севера и с юга, как области с неоднозначной связью годичной продукции надземной фитомассы с комплексной характеристикой климата (испаряемость). Положение границ между биомами скорее проявляет зависимость не от климатических, а от исторических (палеогеографических) факторов (в этом и состоит отличие гистерезиса от монотонной инерционности системы). Это позволяет подойти к объяснению наблюданной сравнительно слабой детерминированности типов растительности климатическими факторами и предположить, что изменение границ биомов начнется лишь при достаточно сильном изменении климата, свидетельствуя о наличии определенной буферной емкости и порогового эффекта.

Возможное соотношение гомеостатических механизмов на разных уровнях, от организма и популяции до сообщества и экосистемы, можно рассмотреть на ряде примеров.

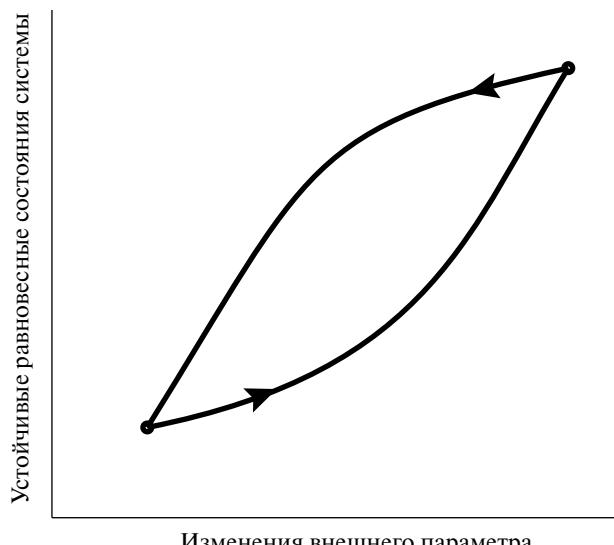


Рис. 2. Схематичное отображение явления гистерезиса.

На траекториях возможного перемещения системы из одного состояния в другое и обратно показано торможение реакции системы на внешнее воздействие.

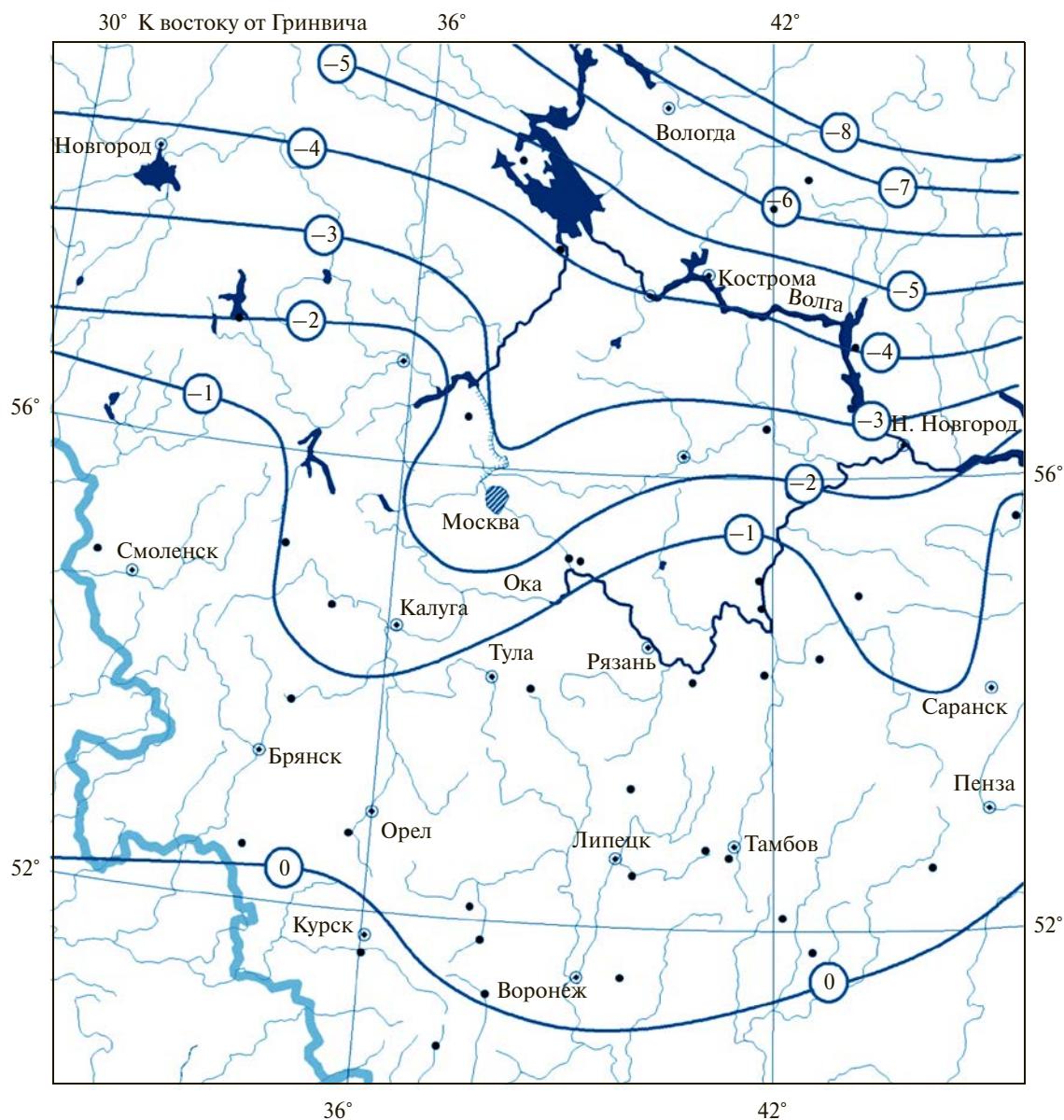


Рис. 3. Смещение даты появления первых листьев у бересклета повислого (*Betula pendula*) за период 1970–2010 гг. в сутках (точками показаны пункты наблюдений).

Неоднократно было показано, что серьезные изменения гомеостаза развития у разных видов животных и растений (фиксируемые по показателям стабильности развития, цитогенетического гомеостаза, иммунного статуса, другим физиологическим и биохимическим параметрам, до пятого балла пятибалльной шкалы отклонений состояния организма от условной нормы, критическое состояние) могут наблюдаться на фоне прежнего или даже возросшего биоразнообразия, численности отдельных видов и высокой продуктивности экосистем (Захаров и др., 2000). Снижение гомеостаза развития в популяциях разных видов в условиях как естественной, так и антропогенной экологической периферии ареала

оказывается “платой” за возможность существования при неоптимальных условиях на пределе возможностей вида. До какого-то порогового уровня определенных неблагоприятных воздействий может сохраняться средообразующая функция, несущая и ассимиляционная емкость экосистем на фоне того, что при выполнении своей роли в экосистеме состояние живых существ может быть крайне неблагополучным. В то же время при отсутствии каких-то неблагоприятных воздействий (прежде всего, связанных с загрязнением среды) высокий уровень гомеостаза может иметь место и в условиях неизбежно измененного или обедненного биоразнообразия в трансформированных ландшафтах на освоенных территориях.

Устойчивое существование экосистем Центральной Сибири в течение длительного времени обеспечивалось на фоне ярко выраженной четырехлетней цикличности сообщества мелких млекопитающих (включая представителей насекомоядных и грызунов). Это предполагало авторегуляторные механизмы популяционной динамики в условиях прежней климатической стабильности и поддержания высокого снежного покрова в течение зимнего периода. Нарастание численности в течение трех лет приводило к существенному изменения состояния организма, выражавшемуся в нарушении гомеостаза развития, на фазе переуплотнения популяции. В современных условиях выраженного тренда повышения температуры и климатической нестабильности, на фоне начавшегося процесса изменения биоразнообразия в направлении более южных видов и повышения продуктивности местообитаний, наблюдается иной тип динамики – флуктуации, которые, видимо, в значительной степени определяются климатическими особенностями. Такие осцилляции численности не сопровождаются ощутимыми изменениями состояния организма (Захаров и др., 2011).

Таким образом, при различном соотношении гомеостатических механизмов разного уровня и значимости оценок гомеостаза развития на онтогенетическом уровне для индикации возможных изменений состояния организма, превалирующее значение имеют механизмы обеспечения гомеостаза на более высоком уровне.

Все эти примеры свидетельствуют о принципиальном значении представлений о гомеостазе развития для оценки механизмов обеспечения устойчивости и возможных изменений не только на уровне организма и популяции, но и на более высоких уровнях организаций, на уровне сообществ и экосистем. Новые возможности такой подход открывает и для разносторонней оценки последствий различных воздействий, включая и последствия глобальных изменений климата.

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ: ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Основы концепции устойчивого развития

Конструктивным представляется рассмотрение возможности приложения представлений о гомеостазе развития и применительно к концепции устойчивого развития

Концепция устойчивого развития была принята в качестве основной парадигмы развития на Конференции ООН в Рио-де-Жанейро в 1992 году. Впервые на уровне мирового сообщества была определена решающая роль экологии для

обеспечения развития человечества еще на Конференции ООН по проблемам окружающей среды в Стокгольме в 1972 году. Если раньше и звучали предложения о целесообразности смены этой парадигмы развития, то на Конференции ООН по устойчивому развитию “Рио+20” в 2012 году была отмечена лишь ее все нарастающая актуальность и важность для поиска ответов на современные вызовы. В Повестке дня до 2030 года и целях устойчивого развития, принятой в 2015 году, отмечается важность обеспечения экологической устойчивости и здоровья среды (Итоговый..., 2012; Итоговый..., 2015). Не многие политические призыва жили так долго. И причина этого, скорее всего, в том, что в основе концепции – эколого-биологическое обоснование – необходимость вписать наши все возрастающие потребности в естественные возможности планеты. Можно ставить вопрос о смене каких-то формулировок и определений, но суть концепции останется прежней – это условие выживания и развития.

Побудительным мотивом для призыва к устойчивому развитию явилось осознание того, что длительное благополучное развитие человечества предполагает решение социально-экономических задач в пределах экологической емкости планеты. Это положение было сформулировано тремя ведущими международными экологическими организациями, включая Международный союз охраны природы (МСОП), Программу ООН по окружающей среде (ЮНЕП) и Всемирный фонд дикой природы (ВВФ), в документе “Забота о Земле” (1991). В качестве основы концепции развития для реализации этого приоритета была предложена схема гармоничного сочетания трех основных элементов устойчивого развития, включая экономический, социальный и экологический. Этот принцип лег в основу всех основных документов по устойчивому развитию, начиная с Конференции ООН 1992 года, где не только была провозглашена новая концепция развития, но и принят ряд экологических конвенций, включая Конвенцию о биологическом разнообразии (1992).

В то же время последние решения по устойчивому развитию (“Будущее, которого мы хотим” и Повестка дня до 2030 года) (Итоговый..., 2012; Итоговый..., 2015) гораздо менее категоричны, чем предложения, звучавшие ранее. На то есть ряд причин. Если раньше формулировались задачи, то сейчас – время подведения итогов их реализации. Во многих странах острые проблемы жизнеобеспечения, не позволяют уделять достаточного внимания другим проблемам. Финансовый кризис последних лет ограничивает возможности в обеспечении глобальной устойчивости. Все это привело к недооценке значимости экологических аспектов и в целом экологического обоснования концепции.

Практика реализации концепции устойчивого развития привела к ситуации, когда три изначально заявленных в качестве равноправных аспекта – экологический, экономический и социальный, распределяются по значимости совсем иначе. Максимальными по значимости, как прежде, оказываются экономические аспекты, далее следуют социальные, при минимальном внимании к экологическим проблемам, которые изначально составляли основу предложенной концепции развития. На практике экологическим рекомендациям не уделяется достаточного внимания, они зачастую не учитываются при принятии решений на самых разных уровнях. На фоне все более обостряющихся экологических проблем, представляющих реальную угрозу для выживания и дальнейшего благополучного развития, оценка сложившейся ситуации, ее последствий и возможных путей оптимизации требует специального анализа.

Становится очевидной острая необходимость обратить особое внимание на ряд моментов, принципиально важных для дальнейшего развития и реализации концепции устойчивого развития, с эколого-биологических позиций.

Представления об устойчивом развитии

Прежде всего, это касается самого определения понятия устойчивого развития. По-прежнему, вызывает сомнение как сама возможность и целесообразность сочетания понятий устойчивости и развития, так и реалистичность планов реализации принципов устойчивого развития. Оптимизация ситуации может помочь учет опыта исследований в области биологии развития, которые привели к таким понятиям как стабильность, или гомеостаз развития, гомеорез (или стабилизированный поток), под которыми подразумевается система механизмов, обеспечивающих благополучное развитие любой системы. На реальных моделях многократно была продемонстрирована принципиальная важность поддержания гомеостаза развития, при нарушении которого начинает “сыпаться” вся система жизнеобеспечения на всех уровнях от организма до экосистемы (Waddington, 1957; Уоддингтон, 1970; Захаров, 1987; Зотин, 1988; Захаров, 2000). Опыт эколого-биологических исследований не только показывает реалистичность процессов устойчивого развития, но и свидетельствует о важности распространения этих представлений и при определении путей развития общества и биосфера в целом. Не смотря на все технические и социально-экономические достижения, человечество, по-прежнему, выступает как часть биосферы и концепция устойчивого развития, по сути, является приложением представлений о стабильности, или гомеостазе развития применительно к задачам развития общества. Сам термин “устойчивое

развитие” (sustainable development) обозначает способность системы к обеспечению своего развития.

Назначение концепции устойчивого развития

Принципиальное значение эколого-биологическое обоснование имеет и при определении главных побудительных мотивов для появления концепции устойчивого развития.

Баланс экологической нагрузки и емкости как в пределах отдельной экосистемы (от организма до сообщества), так и биосфера в целом, обеспечивается за счет регулирующих механизмов и, прежде всего, естественного отбора. Эти механизмы лимитируют численность каждого вида и обеспечивают его гармоничное сочетание с возможностями других видов и экосистемы в целом. Именно так обеспечивалась гармония человека и природы на ранних стадиях его эволюции. Дальнейшее развитие открывало новые возможности, что позволило человечеству, в определенной степени, выйти из-под прямого воздействия естественного отбора. Человек за счет своих технических изобретений смог обеспечить новые возможности для развития, увеличения численности и удовлетворения потребностей. Человек как бы “выделился из природы”, создалось впечатление возможности неограниченного роста и развития. Но это же определило и появление нового вызова – при реализации возможности такого безудержного роста, не превышает ли человек естественные возможности биосферы (Медоуз и др., 1994; Colborn et al., 1996; Brown, 2009; Павлов и др., 2009). Осознание реальной угрозы такого роста для биосферы и своего собственного существования привело к постановке вопроса о необходимости “вернуть себя обратно” – вписать свою все возрастающую активность в естественные возможности планеты. Постановка этого вопроса и попытка его решения определяет следующую стадию развития. Она знаменуется появлением концепции устойчивого развития.

В этом ключе задачу ноосферного развития (Камшилов, 1974; Тейяр де Шарден, 2002; Вернадский, 2004) можно определить как возможность нахождения ответа на главный вызов – сможет ли человек сам, в значительной степени выйдя из-под прямого контроля естественных регулирующих механизмов, и прежде всего, естественного отбора, обеспечить свое благополучное развитие в пределах естественных возможностей планеты. Здесь в определенном смысле можно говорить о возможности выделения двух аспектов. Первый связан с обеспечением баланса человека и природы, технико и биосфера (собственно гомеостаз), второй – с обеспечением устойчивости процесса развития (гомеостаз развития). На практике эти аспекты смыкаются. С одной стороны, предметом экологии

все больше становится исследование гомеостатических механизмов обеспечения устойчивости биологических систем разного уровня, от организма до экосистемы. С другой стороны, назначение механизмов гомеореза как раз и состоит в обеспечении устойчивого развития в условиях постоянного изменения параметров различных факторов окружающей среды.

Формирующийся сегодня приоритет повышения ценности природных ресурсов и всего природного богатства, а также человека, его жизни и здоровья, что, в конечном итоге, и определяет уровень развития любого общества, – свидетельство осознания важности эколого-биологической основы устойчивого развития (Приоритеты..., 1999). По сути, этот приоритет является продолжением общего тренда прогрессивной эволюции на повышение ценности и значимости каждого индивидуума, путем совершенствования гомеостатических механизмов и возможностей на уровне организма (Захаров, Трофимов, 2015).

С экологических позиций, очевидно, что неизменным условием существования человечества является необходимость гармонизации его потребностей (включая как демографические, так и социально-экономические показатели) с возможностями биосферы. Точно также как и решение любых проблем должно исходить из существующего биологического разнообразия как на межпопуляционном, так и на внутрипопуляционном уровне.

С эколого-биологических позиций, очевидно, что коэволюция человека и биосферы началась с момента его появления и будет продолжаться в течение всего времени их совместного существования. Принципиально важной задачей является ответ на вопрос о том, какой будет эта коэволюция – цепочкой катастроф или поступательным развитием, к каким результатам приведет как для биосферы, так, в конечном счете, и для самого человека. Все, что человечество может сделать для улучшения экологической ситуации не является каким-то актом гуманизма по отношению к природе, а лишь условием своего собственно-го существования. Таким образом, внимательное отношение к решению экологических проблем никак не противоречит приоритетности удовлетворения потребностей человеческого развития (антропоцентризму). Обеспечение здоровья человека и длительного благополучного развития человечества предполагает внимательное отношение к благополучию, здоровью окружающей среды, как непременного условия такого развития (антропоморфизм) (Захаров, 2000). Оптимальное решение и этой задачи должно базироваться на обеспечении гомеостаза развития на всех уровнях – от здоровья человека и гармонизации развития общества и биосферы до здоровья среды.

Устойчивое развитие: актуальные экологические проблемы

Необходимость экологизации человеческого развития сегодня озвучена как задача обеспечения “зеленого” роста и развития. В качестве главной экологической проблемы на сегодня, наверное, может быть определено повсеместное нарастание глобального и локального негативного антропогенного воздействия. В этой связи можно лишь приветствовать то внимание, которое сейчас уделяется в мире проблеме изменения климата. Необходимо лишь иметь в виду, что это никак не исчерпывает всей проблемы негативного антропогенного воздействия, включая исчертание ресурсов, деградацию ландшафтов, загрязнение среды. Даже снятие климатической проблемы никак не снижает значимости нарастания глобального антропогенного воздействия. Все более очевидной становится задача распространения экономических механизмов, отрабатываемых сегодня применительно к сокращению выбросов “парниковых” газов, на все виды антропогенного воздействия, включая разные виды загрязнения, и виды природных ресурсов.

Все нарастающее антропогенное воздействие ставит перед экологами целый ряд новых задач, требующих разработки новых подходов для их решения.

Повсеместное распространение разных видов глобального и локального антропогенного воздействия приводит к тому, что все более сложной задачей становится не исследование импактных экосистем, а поиск контроля. Это ставит на повестку дня задачу организации мониторинга, новых подходов к определению представлений об условно нормальном фоновом состоянии природных экосистем (Захаров, Трофимов, 2014).

Все более внимательного отношения требует оценка последствий изменений климата, задача смещается от оценки прибрежных и горных территорий к континентальным экосистемам, которые, как оказалось, еще более чувствительны к таким необычным климатическим флуктуациям. Признанная на уровне мирового сообщества задача сохранения биоразнообразия, предполагающая сохранение изначальных природных комплексов, требует актуализации в связи с повсеместно происходящими изменениями биоразнообразия вследствие изменений климата (Изменение..., 2007; 2008).

В связи со смещением приоритетных видов воздействия человека на природу от преобразования ландшафтов к все более широкому распространению различных видов загрязнения среды приоритетное направление оценки последствий смещается от мониторинга биоразнообразия к мониторингу здоровья среды, связанному с оценкой благоприятности условий для состояния разных видов живых существ, включая человека (Захаров, Трофимов, 2011).

Столь востребованные для принятия управленческих решений в области устойчивого развития строгие допустимые пороговые уровни определенного воздействия или происходящих при этом отклонений от условной нормы, за которыми происходят уже необратимые изменения, обычно не имеют однозначного строго научного решения. Принципиальное значение при этом имеет и выбор подходов для адекватного определения уровня "планки опасности" при решении вопроса о допустимости того или иного воздействия, определения ассилиационной емкости экосистемы и оценки здоровья среды. Завышение "планки опасности" ведет к недооценке степени риска, как для природных комплексов, так и для здоровья человека. Концепция здоровья среды, основанная на обеспечении гомеостаза развития, как раз и нацелена на установление "планки опасности" на уровне, необходимом для обеспечения благоприятной среды для живых существ и человека, определение условной нормы и экологического нормирования в целом.

Обеспечение устойчивого развития

В качестве главного приоритета устойчивого развития сегодня определено обеспечение принципов "зеленой" экономики, предполагающее решение социально-экономических проблем при минимизации обеднения природного капитала и негативного воздействия на среду (Навстречу..., 2011). Это предполагает соблюдение экологического правила гармонизации потребностей с естественными возможностями экосистемы. Удовлетворение растущих потребностей человечества возможно лишь при увеличении емкости экосистем за счет определенных технических инноваций. Сегодня это экологическое положение озвучено как принцип "декаплинга", то есть рассогласования до сих пор жестко связанных процессов экономического роста и исчерпания природных ресурсов, негативного воздействия на окружающую среду (Decoupling..., 2011). Принципиально важным подходом становится все более полная характеристика значимости природного капитала, экосистемных услуг. Формулируются представления о важности природного богатства для поддержания здоровья человека и среды (Бобылев, Захаров, 2009; 2011). Здесь вновь на первый план выходят подходы, нацеленные на оценку гомеостаза развития живых систем, поскольку именно по ним проводится такая оценка в отношении разных видов живых существ, включая человека.

Все чаще при обсуждении вопросов устойчивого развития со стороны политиков и экономистов звучат нарекания в адрес рыночной экономики (Бобылев, Захаров, 2011). С экологических позиций, наверное, стоило бы поставить вопрос о необходимости разделенного рассмотрения определенных

целевых показателей и самого механизма их достижения. Сам "рынок" является естественным механизмом, который складывается для удовлетворения определенных потребностей. В этом плане он в какой-то степени сродни естественному отбору. При наличии запроса на определенные товары и услуги рыночная экономика успешно справляется со своими задачами. Суть проблемы в отсутствии запроса на "экологичность" продукции со стороны потребителей (включая население и государство). И здесь снова приоритетной задачей является обеспечение все более полной экономической оценки природных ресурсов и услуг (включая в стоимость внешние положительные и отрицательные эффекты, так называемую "интернализацию экстерналий") при учете приоритета повышения ценности природных ресурсов и всего природного богатства.

Экологический приоритет устойчивого развития может быть сформулирован как сохранение природных ресурсов и всего природного богатства для обеспечения гомеостаза экосистемы планеты. Для обеспечения экологически устойчивого развития поддержка должна быть нацелена на внедрение современных "зеленых" технологий, сохранение и приумножение природного богатства. Принципиально важной задачей в этом направлении является вовлечение в процесс стран с богатыми природными ресурсами. От того как эти страны распоряжаются своими природными ресурсами при решении задачи обеспечения экономического роста зависит поддержание баланса, гомеостаза биосфера, а значит и возможность дальнейшего развития всех стран. Крайне важна экологическая постановка вопроса о развитии компенсационных платежей, необходимых для сохранения и приумножения природных экосистем. Большие возможности здесь есть для развития рынка экосистемных услуг и экологических инвестиций.

В целом, успех продвижения по пути устойчивого развития, видимо, во многом определяется как уровнем наших экологических знаний и уровнем культуры, необходимым условием признания важности экологических приоритетов, так и экономическими возможностями для их реализации.

Успех устойчивого развития: обеспечение эколого-биологического приоритета

Таким образом, эколого-биологический приоритет, как необходимость вписать наши все возрастающие потребности в естественные возможности планеты, который изначально былложен в основу концепции устойчивого развития, сохраняет свою актуальность и значимость его лишь нарастает. Это определяет необходимость включения экологических аспектов в основы современной экономики, общие планы развития. Экологизация

развития должна быть предусмотрена при реализации новой Повестки дня до 2030 года в процессе достижения каждой из определенных целей устойчивого развития. Формулирование каждой цели должно предусматривать обязательность обеспечения экологической устойчивости, как основы для выживания и развития человечества.

Реализация экологического приоритета, как основы устойчивого развития, предполагает как активную позицию экологов при определении путей развития, так и понимание значимости учета экологических аспектов при принятии решений в области обеспечения устойчивого развития со стороны широкого круга специалистов в области социально-экономических проблем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, представления о гомеостазе развития, берущие начало из области биологии развития, оказываются принципиально важными для понимания процессов, происходящих на всех уровнях, от организма до экосистемы. Новые возможности они дают и для обоснования экологобиологических основ устойчивого развития. Их применение оказывается конструктивным как при исследовании соотношения гомеостатических механизмов разного уровня, так и для оценки значимости гомеостаза развития организма и популяции при использовании подхода, основанного на оценке состояния популяций с онтогенетических позиций (популяционная биология развития и концепция здоровья среды).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобылев С.Н., Захаров В.М.** Модернизация экономики и устойчивое развитие. М.: Экономика, 2011. 295 с.
- Бобылев С.Н., Захаров В.М.** Экосистемные услуги и экономика. М.: Институт устойчивого развития / Центр экологической политики России, 2009. 72 с.
- Ведюшкин М.А., Колосов П.А., Минин А.А., Хлебопрос Р.Г.** Климат и растительность суши: взгляд с позиций явления гистерезиса // Лесоведение. 1995. № 1. С. 3–14.
- Вернадский В.И.** Биосфера и ноосфера. М.: Айрис-пресс, 2004. 576 с.
- Гилберт С.Ф.** Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез. 2004. Т. 35, № 6. С. 425–438.
- Гомеостатические механизмы биологических систем // Онтогенез.** 2014. Т. 45. № 3. 82 с.
- Детлаф Т.А.** Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука. 2001. 212 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. М.: Росгидромет, 2017. 70 с.
- Забота о Земле. Стратегия устойчивого существования. Резюме. МСОП/ЮНЕП/ВВФ. Гланд, Швейцария. 1991. 24 с.
- Захаров В.М.** Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. 1987. М. Наука. 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., Кларк Д.М.** Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское Отделение Международного Фонда “Биотест”, 1993. 68 с.
- 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.** Экологическое нормирование (оценка состояния природных популяций по стабильности развития). / Вопросы экологического нормирования и разработка системы оценки состояния водоемов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 102–120.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е.** Экология сегодня. Экология как мировоззрение. Человек и природа. М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы, 2015. 106 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.: Центр экологической политики России, 2000б. 320 с.
- Захаров В.М., Шефталь Б.И., Дмитриев С.Г.** Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 5. С. 435–439.
- Зотин А.И.** Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы. 1988. М. Наука. 272 с.
- Изменение климата и биоразнообразие России. / Под ред. Д.С. Павлова, В.М. Захарова. М.: Акрополь, 2007. 96 с.
- Изменение климата и биоразнообразие России. / Под ред. Д.С. Павлова, В.М. Захарова. Выпуск 2. М.: Акрополь, 2008. 148 с.
- Итоговый документ Конференции ООН по устойчивому развитию “Рио+20” “Будущее, которого мы хотим”, Рио-де-Жанейро, 2012 г. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://daccessddsny.un.org/doc/UNDOC/GEN/N11/476/12/PDF/N1147612.pdf?OpenElement>
- Итоговый документ саммита Организации Объединенных Наций по принятию повестки дня в области развития на период после 2015 года: Преобразование нашего мира: Повестка дня в области устойчивого развития на период до 2030 года. [Электронный ресурс]

- Режим доступа: http://www.un.org/ga/search/view_doc.asp?symbol=A/RES/70/1&Lang=R
- Камишлов М.М.** Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974. 256 с.
- Медоуз Д.Х., Медоуз Д.Л., Рандерс Й.** За пределами роста. Учебное пособие. М.: Изд. гр. “Прогресс”, “Пангея”, 1994. 304 с.
- Минин А.А., Воскова А.В.** Гомеостатические реакции растений на современные изменения климата: пространственно-фенологические аспекты // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 162–169.
- Минин А.А., Ранькова Э.Я., Рыбина Е.Г., Буйволов Ю.А., Сапельникова И.И., Филатова Т.Д.** Феноиндикация изменений климата за период 1976–2015 гг. в центральной части Европейской территории России: бересклет бородавчатый (повислый) (*Betula verrucosa* Ehrh. (B. pendula Roth.)) // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2016. Т. XXVII. № 2. С. 17–28.
- Навстречу “зеленой” экономике: пути к устойчивому развитию и искоренению бедности – обобщающий доклад для представителей властных структур. ЮНЕП, 2011. 43 с.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварева Е.Н.** Эколого-центрическая концепция: изменение целей и принципов природопользования // На пути к устойчивому развитию России. № 50. 2009. С. 25–29.
- Приоритеты национальной экологической политики России / Под ред. В.М. Захарова. М., Наука. 1999. 100 с.
- Тейяр де Шарден П.** Феномен человека. Вселенская месса. М.: Айрис-пресс, 2002. 352 с.
- Уоддингтон К.Х.** Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. Т. 1. С. 11–38.
- Brown L.R.** Mobilazing to save Civilization. New York: W.W. Norton&Company, 2009. 370 с.
- Colborn T., Dumanosky D., Peterson Myers J.** Our Stolen Future. New York: A Dutton Book, 1996. 308 p.
- Decoupling natural resource use and environmental impacts from economic growth. UNEP, 2011. 55 p.
- Gilbert S.F., Barresi M.J.F.** Developmental Biology. 11th Edition. Sinauer Associates, Inc., 2016.
- Waddington C.H.** The strategy of the genes. L.: George Allen & Unwin, 1957. 262 p.

Study of Developmental Homeostasis: From Population Developmental Biology and the Health of Environment Concept to the Sustainable Development Concept

V. M. Zakharov¹, A. A. Minin², and I. E. Trofimov^{1,*}

¹Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119334 Russia

²National Research University Higher School of Economics, Moscow, 101000 Russia

*e-mail: ecopolicy@ecopolicy.ru

Received June 22, 2017

The study of the indices of developmental homeostasis in natural populations leads to the definition of the fundamentals of population developmental biology, which is associated with the assessment of the nature of phenotypic diversity and the mechanisms of population dynamics and microevolutionary changes. Characterization of environmental quality based on the assessment of population status by developmental homeostasis determines the fundamentals of the health of environment concept. The use of the ideas of developmental homeostasis and the health of environment in the studies of homeostatic mechanisms of biological systems of different levels (from the organism and population to the community and ecosystem) is promising. This gives new opportunities for understanding the mechanisms that provide sustainability and their ratio at different levels as well as for the characterization of ontogenetic stability significance. The notion of developmental homeostasis, or homeorhesis, is promising for the elaboration of the ecological and biological basics of sustainable development.

Keywords: developmental homeostasis, health of environment, sustainable development