

УДК 502:504:574

## ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ПРОЛЕГОМЭНЫ

© 2023 г. В. М. Захаров\*, И. Е. Трофимов\*.\* @

\*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

@E-mail: trofimov@ecopolicy.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Устойчивость биологических систем обеспечивает их жизнеспособность в условиях воздействия факторов окружающей среды. Гомеостатические механизмы организма обеспечивают устойчивость процесса индивидуального развития (гомеостаз развития, или гомеорез). Устойчивость биосистем более высокого ранга определяется разнообразием и устойчивостью составляющих элементов. Новые возможности для реализации гомеостатических механизмов появляются на уровне социума.

*Ключевые слова:* устойчивость, гомеостаз, гомеорез, биологические системы

**DOI:** 10.31857/S1026347023600152, **EDN:** VGCDLN

Устойчивость биологических систем обеспечивает их жизнеспособность в условиях воздействия факторов окружающей среды. При этом в качестве ключевой характеристики обычно рассматривается гомеостаз, что предполагает наличие отрицательных обратных связей, механизмы регуляции на основе решающей системы. Под гомеостазом понимается возможность организма поддерживать постоянство внутренней среды, что означает обеспечение устойчивого состояния, поддержание структурно-функциональных параметров системы на необходимом уровне (Cannon, 1932; Зотин, Зотина, 1993; Odum, Vaggett, 2005; Cooper, 2008). Это ведет к определенному торможению в реакции системы в ответ на изменение среды (явление гистерезиса). При направленном изменении системы (как в случае индивидуального развития), необходимо обеспечение поддержания уже не только устойчивого состояния, но и устойчивости процесса развития, это означает наличие стабилизированного потока, как непрерывной цепочки гомеостазов (гомеостаз развития, или гомеорез). При этом обычно выделяют канализированность развития, как наличие канала, траектории развития (в противоположность пластичности, означающей возможность изменения траектории развития при изменении условий), и стабильность развития, которая означает ширину потока траекторий в пределах этого канала (Mather, 1953; Waddington, 1957; Уоддингтон, 1970; Зотин, 1988; Zakharov *et al.*, 2020).

При исследовании соотношения механизмов обеспечения устойчивости биосистем разного

уровня (от организма до биосферы, включая социум, что особенно актуально в связи с развитием представлений об антропоцене (Crutzen, Stoermer, 2000)), принципиальное значение имеет оценка того, в какой степени эти механизмы могут рассматриваться в качестве собственно гомеостатических и какова при этом может быть роль гомеостатических механизмов организма.

4–5 октября 2022 г. было проведено совещание “Гомеостатические механизмы биологически систем” (ИПЭЭ РАН–ИБР РАН), в рамках которого прошло осуждение различных подходов для оценки устойчивости биологических систем (от организма и популяции до сообщества и экосистемы). Материалы совещания и легли в основу настоящего выпуска журнала.

### ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОСИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

Исследование устойчивости процесса индивидуального развития является предметом не только биологии развития, экологические исследования исходят из оценки взаимоотношений организма с окружающей средой. При исследовании биосистем разного уровня акцент нередко делается на принципиальной значимости именно распространения и численности организмов (Krebs, 1972; Бигон и др., 1989; Гиляров, 1990; Krebs, 2014). Появление или исчезновение особей определенного вида определяется особенностями местообитания, а их жизнедеятельность обеспечивает его функционирование и дальнейшее развитие, что, в

свою очередь, может приводить к смене видов. Представления о гомеостазе развития используются при характеристике механизмов обеспечения устойчивости биологических систем, а учет роли экологических факторов в природных популяциях становится предметом специального рассмотрения при характеристике механизмов развития (экологическая и популяционная биология развития, эволюционная экология) (Шварц 1969; Evolutionary..., 2001; Pianka, 2011; Gilbert, Baressi, 2016; Zakharov *et al.*, 2020).

Гомеостаз развития оказывается наиболее общей характеристикой состояния организма. Из представленной схемы рассмотрения гомеостаза развития, включающей канализированность и стабильность развития, особое значение для характеристики состояния системы имеет оценка именно стабильности развития. Если канализированность развития обычно имеет явно выраженный адаптивный характер и находится под контролем естественного отбора (различия в канализированности могут быть выявлены лишь при изменении условий развития, при анализе фенотипической изменчивости такие различия обычно относятся к компоненте взаимодействия генотип-среда (Waddington, 1960; Zakharov *et al.*, 2022), то шум развития, как характеристика стабильности развития, который до определенного уровня, видимо, находится в пределах люфта, допускаемого естественным отбором, предоставляет возможность для оценки состояния организма. При этом речь идет о различиях, которые возникают на основе того же генотипа при тех же условиях среды. Они находят выражение на разном уровне, от молекулярного и клеточного до организма, представляя собой изменчивость развития (Willmore, Hallgrímsson, 2005; Simpson *et al.*, 2009; Tsimring, 2014; Roy, Majumdar, 2022). Эти различия являются следствием некоторого несовершенства реализации генетической информации в ходе индивидуального развития (строгая детерминация является затратной и может привести к дестабилизации системы). Характеристика состояния системы более высокого ранга может быть дана по уровню шума составляющих элементов (особей популяций разных видов) (Zakharov, Trofimov, 2022). В более общем виде можно говорить о возможности характеристики гомеостаза развития по различным структурным и функциональным показателям развивающегося организма (от морфологических и генетических, до физиологических, биохимических и иммунологических) (Захаров и др., 2017, Захаров, Трофимов, 2019).

Ряд статей, представленных в этом номере журнала, посвящен характеристике состояния организма, исходя из разных подходов к оценке гомеостаза развития. Среди них – исследование цитогенетического гомеостаза (Крысанов и др., 2023) и биохимических механизмов обеспечения

устойчивости состояния организма (Немова, 2023). Подход, связанный с исследованием стабильности развития, открывает возможность для широкого спектра исследований, включая оценку механизмов регуляции численности в условиях изменения климата (Захаров и др., 2023). Широкое использование подхода определяет необходимость специального внимания к методическим рекомендациям, несоблюдение которых может вести к искажению результатов (Шадрина, Солдатова, 2023). Рассмотрение последствий более или менее строгой детерминации процессов позволяет подойти к оценке состояния биосистем (Пузаченко, 2023).

### ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОСИСТЕМ РАЗНОГО УРОВНЯ

Биологические системы разного уровня неразрывно связаны между собой. Организмы входят в состав популяции, основные характеристики организма могут быть оценены лишь на популяционном уровне, в то время как основные черты популяции определяются особенностями составляющих особей. Сообщество популяций разных видов соответствует особенностям местообитания и обеспечивает его функционирование. Необходимо иметь в виду и относительность представлений о стабильности и изменении системы, как и представлений о гомеостазе и гомеорезе. С одной стороны, определенные изменения как в среде, так и в самой системе происходят постоянно как на уровне особи в ходе индивидуального развития, так и в популяции и сообществе. С другой стороны, определенные изменения происходят в течение длительного времени столь медленно, что позволяет рассматривать состояние системы как достаточно стабильное на определенной стадии развития как организма, так и сообщества.

**Популяция.** Динамика популяции, включая как флуктуации, так и цикличность, определяется состоянием особей, что, в конечном счете, сказывается на жизнеспособности и показателях успеха размножения. Это актуально как при воздействии условий окружающей среды, так и в случае эффекта переуплотнения. За счет оценки состояния организма есть возможность для дифференциации разных популяционных ситуаций. Высокая численность может соответствовать как благополучному состоянию организма, когда это наблюдается вследствие благоприятных условий среды, так и неблагополучному, когда это связано с переуплотнением популяции. Это же можно отметить и в случае низкой численности, которая может иметь место как при неблагоприятных условиях, так и в случае вполне благополучного состояния после фазы пика численности (Zakharov *et al.*, 1991; Захаров и др., 2023). Действие лимитирующих факторов, включая условия среды и емкость

местообитания, реализуется посредством изменения состояния организма.

В двух работах, опубликованных в этом номере, представлены результаты исследований механизмов обеспечения устойчивости на популяционном уровне. Это оценка энергетического баланса и, прежде всего, особенностей питания (Магомедов, 2023), и консервативности экологических ниш, что особенно актуально сегодня, вследствие инвазий в условиях изменения климата (Петросян и др., 2023).

**Сообщество и экосистема.** Синхронные для многих видов сообщества спады численности могут наблюдаться как вследствие неблагоприятных условий, так и вследствие эффекта переуплотнения (при этом эффект переуплотнения сказывается не только на популяциях многочисленных видов, но и относительно малочисленных (Захаров и др., 2001; Вольперт, Шадрина, 2002; Шефтель, Якушов, 2022; Вольперт, Шадрина, 2023)). В современных условиях глобального потепления и климатической нестабильности синхронные изменения численности популяций разных видов могут определяться неблагоприятными условиями среды (Ims *et al.*, 2008). Вместе с тем, при изменении условий может наблюдаться и перераспределение численности отдельных видов, в результате показатели сообщества и экосистемы (общая численность, биомасса, видовое богатство) оказываются значительно менее изменчивыми, чем соотношение видов (Trojan, 1984; Rapport *et al.*, 1985; Tilman, 1996; Morgan Ernest, Brown, 2001; Loreau, de Mazancourt, 2013). Постоянство емкости среды определяет относительную стабильность ее основных показателей при возможности перераспределения значимости отдельных элементов в зависимости от конкретных условий. Это создает эффект большей стабильности и устойчивости на более высоком уровне. Происходящие процессы, с одной стороны, определяются общей характеристикой системы (в частности, сложившейся емкостью местообитания), а с другой, – перераспределением элементов в зависимости от условий, что и обеспечивает устойчивость общих показателей системы. С этим связано то, что в экологии, наряду с представлениями об устойчивости и стабильности, используется термин упругость – возвращение системы к прежнему состоянию после первоначального отклонения, вследствие определенного воздействия за счет перераспределения и изменения соотношения составляющих элементов (Holling, 1973; Scheffer, Carpenter, 2003; Hodgson *et al.*, 2015; van Nes *et al.*, 2016; Briske *et al.*, 2017).

Ряд статей, опубликованных в этом номере журнала, посвящен разным аспектам оценки устойчивости на уровне сообщества. Это предполагает оценку как стабильности, так и динамики

определенных показателей сообщества в различных условиях (Вольперт, Шадрина, 2023; Кренке и др., 2023). Рассмотрение вопроса о соотношении механизмов обеспечения устойчивости на разных уровнях, прежде всего, предполагает разработку подходов для их оценки в отношении организма, популяции, сообщества и экосистемы (Розенберг и др., 2023).

Таким образом, гомеостатические механизмы организма имеют принципиальное значение для обеспечения устойчивости не только на уровне индивидуального развития, но и на уровне биосистем разного ранга. Представления о механизмах обеспечения гомеостаза и гомеостаза развития отражают несопоставимо большую скоординированность частей, или составных элементов, на уровне организма, чем у биосистем более высокого ранга. Применительно к ним понятия организм, гомеостаз, здоровье применяются для того, чтобы отметить определенные черты их сходства с тем, что реализуется на уровне организма. Возможность использования представлений о гомеостазе развития применительно к биосистемам более высокого ранга зависит от строгости определения. Определенные свидетельства наличия отрицательных обратных связей, что обычно рассматривается в качестве неперемного условия поддержания гомеостаза, могут иметь место не только на разных уровнях биологических систем, но и в неживой природе (Пузаченко, 2023; Розенберг и др., 2023). Гомеостаз, связанный с поддержанием устойчивости системы за счет целенаправленного регулирования, наблюдается на уровне организма. На более высоком уровне устойчивость и изменчивость показателей системы находится в пределах определенного канала (при наличии определенных стадий развития) подобно тому, что имеет место в индивидуальном развитии за счет гомеореза (Odum, Barrett, 2005; Chuang *et al.*, 2019). Разнообразии и устойчивости составляющих элементов, включая экологические особенности и гомеостатические возможности организма разных видов, определяет буферную емкость и явление гистерезиса, отмечаемое на разном уровне (от популяции до сообщества) (Ведюшкин и др., 1995; Suding, Hobbs, 2009; Захаров и др., 2018).

Важно отметить и значимость оценки и мониторинга состояния биологических систем, исходя из представлений о гомеостазе развития организма. Изменение таких показателей оказывается более универсальным критерием, по сравнению с показателями на более высоком уровне биосистемы (Шадрина, Вольперт, 2014; Zhelev *et al.*, 2019; Захаров, Трофимов, 2020). Если изменение биоразнообразия наблюдается при трансформации местообитания, что наиболее часто в настоящее время имеет место вследствие антропогенного воздействия и изменения климата, то показатели гомеостаза организма свидетельствуют об изме-

нении состояния системы при различных отклонениях от оптимальных условий. Само определение нормального, оптимального состояния системы, а уж тем более ее здоровья гораздо легче охарактеризовать, исходя из представлений о состоянии организма, включая здоровье человека. Это же можно отметить и в отношении критериев и показателей для получения практических оценок (Захаров и др., 2017). Особую актуальность подход приобретает сегодня при развитии представлений о необходимости обеспечения одного общего здоровья, имея в виду здоровье человека и других живых существ. Практически все используемые при этом подходы исходят из представлений о гомеостазе развития организма (Peakall, 1992; Broom, Johnson, 1993; Biomarkers..., 1999; Aguirre *et al.*, 2002; Leung *et al.*, 2003; Broom, 2007; Wildlife..., 2010; Kendall, 2016).

**Социум.** Новые возможности для реализации гомеостатических механизмов появляются на уровне социума. Это связано как с высоким уровнем организации, наличием разума и технических средств, так и возможностью целенаправленных действий на основе объединенных усилий социума. Принципиально важным для реализации гомеостатических механизмов является и наличие решающей системы не только на уровне организма, но и на надорганизменном уровне (от локального и регионального до уровня мирового сообщества). Недостаточно богатый положительный опыт таких действий, накопленный к настоящему времени, и наличие несомненных экологических рисков, связанных с ростом возможностей человека по трансформации среды на таком уровне, что природные экосистемы не могут с этим справиться (Одум, 1975), никак не преумалывают принципиальной значимости новых возможностей развития социума на основе социальных и экономических гомеостатических механизмов, нацеленных не только на удовлетворение растущих потребностей социума, но и на обеспечение устойчивости биосферы, как основы ноосферного развития. Среди перспективных направлений здесь можно указать ориентацию рыночной экономики на экологичность товаров и экосистемные услуги, сокращение негативного антропогенного воздействия на среду, поддержание природных экосистем (Hou-Shun, 1956; Пузаченко, 2012; Damasio, Damasio, 2016). Реализация этих новых возможностей по обеспечению гомеостаза биологических систем определяет направление движения для обеспечения устойчивого развития.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выполнено в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН 2023 г. № 0088-2021-0019.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т.: Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 667 + 477 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.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 246 с.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Особенности динамики и структуры сообществ мелких млекопитающих в условиях высоких широт // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S109–S117.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 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., Крысанов Е.Ю., Пронин А.В., Трофимов И.Е.* Исследование гомеостаза развития в природных популяциях. Концепция здоровья среды: методология и практика оценки // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 6. С. 418–432.
- Захаров В.М., Минин А.А., Трофимов И.Е.* Исследование гомеостаза развития: от популяционной биологии развития и концепции здоровья среды до концепции устойчивого развития // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 1. С. 3–14.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е.* Оценка состояния био-разнообразия: исследование стабильности развития. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 160 с.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е., Якушов В.Д., Шефтель Б.И.* Стабильность развития, популяционная динамика и изменение климата (на примере исследования обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L. 1758) в Центральной Сибири) // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S23–S28.
- Зотин А.И.* Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С.* Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука, 1993. 364 с.
- Кренке А.Н., Сандлерский Р.Б., Байбар А.С., Пузаченко М.Ю., Пузаченко Ю.Г.* Теоретико-методологическое обоснование границ и целостности в ландшафтном покрове и его компонентах // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S93–S108.
- Крысанов Е.Ю., Орджоникидзе К.Г., Симановский С.А.* Цитогенетический гомеостаз и здоровье среды (практика оценки) // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S9–S12.
- Магомедов М.Д.* Трофо-энергетические основы функционирования и устойчивости природных популяций растительноядных млекопитающих // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S54–S69.

- Немова Н.Н.* Эколого-биохимические адаптации водных организмов // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S13–S22.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Фенёва И.Ю., Дергунова Н.Н., Хляп Л.А.* Моделирование экологических ниш самых опасных инвазионных видов ТОП-100 России: проверка гипотезы консерватизма экологических ниш // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S70–S92.
- Пузаченко А.Ю.* Фундаментальные ограничения самоорганизации на примерах высоко- и слабоинтегрированных очень сложных систем (элементы скелета млекопитающих и палеокомплексы млекопитающих): от эмпирики к теории // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S39–S53.
- Пузаченко Ю.Г.* Общие основания концепции устойчивого развития и экосистемных услуг // Известия РАН. Серия географическая. 2012. № 3. С. 22–39.
- Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д., Розенберг А.Г.* Иерархия экологических гомеостазов как принцип системологии // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S118–S128.
- Уоддингтон К.Х.* Основные биологические концепции. На пути к теоретической биологии // Прологомены. БЛМ: Мир, 1970. С. 1968–1972.
- Шадрина 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.
- Шадрина Е.Г., Солдатова В.Ю.* Оценка здоровья среды по величине флуктуирующей асимметрии древесных растений: анализ возможных причин искажения результатов // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S29–S38.
- Шварц С.С.* Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: Уральский филиал АН СССР. 1969.
- Шефтель Б.И., Якушов В.Д.* Влияние потепления климата на наземные виды средней енисейской тайги // Сибирский экологический журн. 2022. Т. 1. С. 1–12.
- Aguirre A.A., Ostfeld R.S., Tabor G.M., House C., Pearl M.C.* Conservation Medicine: Ecological Health in Practice; Oxford University Press: NY; USA, 2002. 408 p.
- Biomarkers: A Pragmatic Basis for Remediation of Severe Pollution in Eastern Europe / Eds. Peakall D.B., Walker C.H., Migula P.* Dodrecht; The Netherlands: Springer, 1999. 324 p.
- Briske D.D., Illius A.W., Anderies J.M.* Nonequilibrium ecology and resilience theory // Rangeland systems. Springer, Cham, 2017. P. 197–227.
- Broom D.M.* Welfare in Relation to Feelings, Stress and Health. REDVET. Rev. Electrónica Vet. 2007. 1695. 7504.
- Broom D.M., Johnson K.G.* Stress and Animal Welfare; Chapman & Hall: London, UK, 1993. 211 p.
- Cannon W.B.* The Wisdom of the Body. N.Y.: Norton, 1932.
- Chuang J.S., Frentz Z., Leibler S.* Homeorhesis and ecological succession quantified in synthetic microbial ecosystems // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2019. V. 116. № 30. P. 14852–14861.
- Cooper S.J.* From Claude Bernard to Walter Cannon. Emergence of the concept of homeostasis // Appetite. 2008. V. 51. № 3. P. 419–427.
- Crutzen P.J., Stoermer E.F.* The “Anthropocene” // Global Change Newsletter. 2000. V. 41. P. 17–18.
- Damasio A., Damasio H.* Exploring the concept of homeostasis and considering its implications for economics // J. Economic Behavior & Organization. 2016. V. 126(B). P. 125–129.
- Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies / Eds Fox Ch.W., Roff D.A., Fairbairn D.J.* N.Y.: Oxford University Press, 2001. 448 p.
- Gilbert S.F., Barresi M.J.F.* Developmental Biology. 11th edn. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates, 2016.
- Hodgson D., McDonald J.L., Hosken D.J.* What do you mean, ‘resilient’? // Trends in Ecology & Evolution. 2015. V. 30(9). P. 503–506.
- Holling C.S.* Resilience and stability of ecological systems // Annual review of ecology and systematics. 1973. V. 4. № 1. P. 1–23.
- Hou-Shun L.* The Concept of Economic Homeostasis // Financial Analysts J. 1956. V. 12. № 4. P. 51–53. <https://doi.org/10.2469/faj.v12.n4.51>
- Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S.T.* Collapsing population cycles // Trends Ecol. and Evol. 2008. V. 23. № 2. P. 79–86.
- Kendall R.J.* Wildlife Toxicology: Where We Have Been and Where We Are Going. // J. Environ. Anal. Toxicol. 2016. V. 6. P. 348. <https://doi.org/10.4172/2161-0525.1000348>
- Krebs C.J.* Ecology. N.Y.: Harper and Row, 1972.
- Krebs C.J.* Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Sixth Edition. Pearson Education Limited. London. UK. 2014. 646 p.
- Leung B., Knopper L., Mineau P.* A Critical Assessment of the Utility of Fluctuating Asymmetry as a Biomarker of Anthropogenic Stress. In Developmental Instability: Causes and Consequences; Polak, M., Ed.; Oxford University Press: New York, N.Y., USA, 2003. P. 415–426.
- Loreau M., de Mazancourt C.* Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms // Ecology Letters. 2013. V. 16. № s1. P. 106–115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- Mather K.* Genetical control of stability in development. Heredity. 1953. V. 7. P. 297–336.
- Morgan Ernest S.K., Brown J.H.* Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability // Ecology. 2001. V. 82. P. 2118–2132. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2118:HAETRO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2118:HAETRO]2.0.CO;2)
- Odum E.P., Barrett G.W.* Fundamentals of ecology. Thomson brooks: Cole, 2005. 598 p.
- Peakall D.B.* Animal Biomarkers as Pollution Indicators; Chapman & Hall: London, UK, 1992. 292 p.
- Pianka E.R.* Evolutionary Ecology. Seventh Edition. eBook. USA. 2011.

- Rapport D.J., Regier H.A., Hutchinson T.C.* Ecosystem Behavior Under Stress // *The American Naturalist*. 1985. V. 125(5). P. 617–640.  
<https://doi.org/10.1086/284368>
- Roy S., Majumdar S.M.* Noise and Randomness in Living System; Springer: Singapore. 2022.  
<https://doi.org/10.1007/978-981-16-9583-4>
- Scheffer M., Carpenter S.R.* Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation // *Trends Ecol. Evol.* 2003. V. 18. № 12. P. 648–656.
- Simpson M.L., Cox C.D., Allen M.S., McCollum J.M., Dar R.D., Karig D.K., Cooke J.F.* Noise in biological circuits // *Wiley Interdisciplinary Rev. Nanomed. Nanobio-techn.* 2009. V. 1. P. 214–225.
- Suding K.N., Hobbs R.J.* Threshold models in restoration and conservation: a developing framework // *Trends in Ecology & Evolution*. 2009. V. 24. № 5. P. 271–279.
- Tilman D.* Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability // *Ecology*. 1996. 77. P. 350–363.  
<https://doi.org/10.2307/2265614>
- Trojan P.* Ecosystem Homeostasis. Springer Science & Business Media, 1984. 132 p.
- Tsimring L.S.* Noise in biology // *Rep. Prog. Phys.* 2014. V. 77(2). 29 p.
- van Nes E.H., Arani B.M., Staal A., van der Bolt B., Flores B.M., Bathiany S., Scheffer M.* What do you mean, ‘tipping point’? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2016. V. 31. № 12. P. 902–904.
- Waddington C.H.* Experiments on canalizing selection // *Genetics Research*. 1960. V. 1. № 1. P. 140–150.
- Waddington C.H.* The Strategy of the Genes; George Allen & Unwin: London, UK, 1957. 262 p.
- Wildlife Toxicology: Emerging Contaminant and Biodiversity Issues / Eds. Kendall R.J., Lacher T.E., Cobb G.P., Cox S.B.* Boca Raton; FL: CRC Press USA, 2010. 322 p.
- Willmore K.E.; Hallgrímsson B.* Within Individual Variation: Developmental Noise Versus Developmental Stability in Variation; *Hallgrímsson, B., Hall, B.K.*, Eds.; Academic Press: Cambridge, MA, USA, 2005. P. 191–218.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I.* Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // *The American Naturalist*. 1991. V. 138(4). P. 797–810.
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E.* Fluctuating Asymmetry, Developmental Noise and Developmental Stability: Future Prospects for the Population Developmental Biology Approach // *Symmetry*. 2020. V. 12. P. 1376.  
<https://doi.org/10.3390/sym12081376>
- Zakharov V.M., Trofimov I.E.* Developmental Noise and Biological System Condition: Prolegomena // *Symmetry*. 2022. V. 14. 2380.  
<https://doi.org/10.3390/sym14112380>
- Zakharov V.M., Zhdanova N.P., Trofimov I.E.* Phenotypic Variation in a Species Range: Another Look (Developmental Stability Study of the Meristic Variation in the Sand Lizard *Lacerta agilis*) // *Symmetry*. 2022. V. 14. P. 2426.  
<https://doi.org/10.3390/sym14112426>
- Zhelev Zh.M., Tsonev S.V., Angelov M.V.* Fluctuating asymmetry in *Pelophylax ridibundus* meristic morphological traits and their importance in assessing environmental health // *Ecological Indicators*. 2019. V. 107. P. 105589.  
<https://doi.org/10.1016/j.scolind.2019.105589>

## Homeostatic Mechanisms of Biological Systems: Prolegomena

V. M. Zakharov<sup>1</sup> and I. E. Trofimov<sup>1, #</sup>

<sup>1</sup> Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences, 26 Vavilov Street, Moscow, 119334 Russia

<sup>#</sup>e-mail: trofimov@ecopolicy.ru

The stability of biological systems ensures their viability under the influence of environmental factors. The homeostatic mechanisms of the body ensure the stability of the process of individual development (developmental homeostasis, or homeoeresis). The stability of biosystems of a higher rank is determined by the diversity and stability of the constituent elements. New opportunities for the implementation of homeostatic mechanisms appear at the level of society.

**Keywords:** stability, homeostasis, homeoeresis, biological systems