

ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

УДК 502.3;504.062;330.3

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ: ИССЛЕДОВАНИЕ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ

© 2020 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 26.08.2019 г.

После доработки 25.10.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

Рассмотрены значимость мониторинга состояния биологического разнообразия как приоритетного направления исследований в условиях нарастающего антропогенного воздействия и глобального изменения климата, современные требования к показателям, которые могут быть использованы для решения этой задачи, а также подходы для характеристики фонового состояния и его возможных отклонений от нормы на основе оценки гомеостатических механизмов обеспечения устойчивости биологических систем.

DOI: 10.31857/S0002332920020125

Оценка и мониторинг состояния биоразнообразия и его возможных изменений представляют не только теоретический, но и практический интерес как для сохранения отдельных видов и природных сообществ, рационального использования природных ресурсов, так и для обеспечения устойчивости экосистем и биосферы в целом, сохранения здоровья человека и реализации концепции устойчивого развития (Павлов и др., 2009; Пузаченко и др., 2009; Захаров и др., 2018). Особую значимость решение этой задачи приобретает в современных условиях, на фоне усиления антропогенного воздействия и глобального изменения климата. Это предполагает возможность оценки последствий различных воздействий и определяет новые требования к современным подходам и методам мониторинга.

Ключевую роль в обеспечении сохранения биологического разнообразия играет направление исследований, связанное с оценкой и мониторингом состояния биоразнообразия на основе показателей устойчивости биологических систем.

Цель работы – рассмотрение значимости и перспектив дальнейшего развития такого направления исследований.

29–30 мая 2019 г. в ИПЭЭ РАН было проведено совещание “Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития”, в рамках которого прошло обсуждение итогов и перспектив развития различных подходов для оценки устойчивости биологических систем (от организма и популяции до сообщества и экоси-

стемы). Материалы этого совещания и легли в основу настоящего выпуска журнала.

ОЦЕНКА ГОМЕОСТАТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ УСТОЙЧИВОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Поддержание устойчивости сообщества и экосистемы может обеспечиваться как за счет биоразнообразия, так и за счет устойчивости составляющих элементов (Пузаченко и др., 2009). Принципиальное значение имеет понимание соотношения механизмов поддержания оптимального биоразнообразия и благополучного состояния популяций. При сохранении прежнего биоразнообразия или даже его росте, на фоне многочисленных популяций и вполне нормального функционирования экосистемы возможно изменение состояния организма. Значимость онтогенетической стабильности применительно к исследованиям гомеостатических механизмов разного уровня определяется тем, что, с одной стороны, многие изменения сообщества и экосистемы предваряются изменениями состояния организма в популяциях различных видов, а с другой – изменения сообщества и экосистемы обычно сказываются на состоянии популяций. В то же время очевидно, что механизмы обеспечения гомеостаза на более высоком уровне оказываются приоритетными по отношению к таковым на более низком уровне. Проведение параллельного анализа механизмов обеспечения устойчивости на разных уровнях представляет собой актуаль-

ную задачу для дальнейших исследований (Одум, 1986; Жиров и др., 2007; Букварева, Алешенко, 2013; Захаров и др., 2018; Животовский, Османова, 2019).

Надо иметь в виду, что решение задачи сохранения биоразнообразия не подразумевает его поддержание на максимально возможном уровне. Задача состоит в сохранении изначальных природных комплексов в естественных условиях (где показатели биоразнообразия могут существенно отличаться в разных местообитаниях) или на новом оптимальном уровне при изменении условий, прежде всего вследствие антропогенного воздействия и климатической нестабильности. Рост биоразнообразия может наблюдаться при изменении определенных факторов среды (при возрастании температуры, количества биогенов, трансформации структуры экосистемы). Увеличение изначально относительно невысокого природного биоразнообразия возможно за счет роста разнообразия и мозаичности местообитаний при антропогенной нагрузке. Критериями оптимального биоразнообразия могут быть показатели гомеостаза как на уровне сообщества и экосистемы, так и на уровне популяции (включая онтогенетические показатели гомеостаза развития).

Представления о необходимости обеспечения устойчивости экологических систем и биосферы в целом лежат в основе современной концепции устойчивого развития, что определяет экологический приоритет, связанный с минимизацией нарушения природных систем и соблюдением базового, по сути экологического принципа декаплинга, предусматривающего рассогласование процессов экономического роста и негативного воздействия на биосферу. В соответствии с этим определяется необходимость поддержания баланса техно- и биосферы на основе новых технологий, которые позволяют вписаться в несущую экологическую емкость среды. При принципиальной возможности устойчивого развития реализация его на практике представляет собой глобальный вызов (Пузаченко и др., 2012, 2013). Сохранение биоразнообразия оказывается неперенным условием такого пути развития на основе поддержания гомеостаза биологических и экологических систем, а оценка состояния биоразнообразия – индикатором успешности реализации программ устойчивого развития и обеспечения здоровья среды (Захаров и др., 2018).

Все это определяет необходимость разносторонней оценки состояния биологических систем, от организма до экосистемы. При важности разных подходов для мониторинга состояния биоразнообразия все большую значимость приобретают оценки устойчивости биологических систем раз-

ных уровней. Представления о механизмах обеспечения устойчивости становятся узловыми для многих направлений исследований, от биологии развития до глобальной экологии, и оказывают все большее воздействие на направления исследований, связанных с определением необходимости устойчивого развития. Гомеостатические механизмы обеспечивают поддержание устойчивого состояния системы при колебании условий. До определенного порогового уровня воздействия они могут тормозить реакцию системы (явление гистерезиса) (Ведюшкин и др., 1995). В то же время механизмы гомеостаза развития (или гомеореза) обеспечивают устойчивость процесса изменения по определенной траектории развития (Waddington, 1957; Захаров и др., 2018; Chuang *et al.*, 2019).

Разные аспекты оценки устойчивости биологических систем рассмотрены в ряде статей, опубликованных в этом номере журнала (Животовский, Османова, 2020; Жиров и др., 2020; Захаров, Трофимов, 2020; Минин и др., 2020; Османова, Животовский, 2020; Пузаченко, Маркова, 2020).

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПО ГОМЕОСТАЗУ РАЗВИТИЯ

Представления о гомеостазе развития. Формирование представлений о гомеостазе, и особенно гомеостазе развития (гомеорезе), прежде всего связано с исследованиями на уровне организма в области биологии развития. Эта интегральная характеристика может быть оценена по самым разным показателям состояния организма, от морфологических и генетических до физиологических, биохимических и иммунологических (Waddington, 1957; Зотин, 1988; Захаров и др., 2017). Такая оценка может проводиться на уровне организма, но представляется более перспективной на уровне выборки, совокупности особей, что, с одной стороны, определяет значимость популяционно-го подхода для таких исследований, а с другой стороны, открывает возможность для широкого использования этой онтогенетической характеристики в области популяционных исследований. Это особенно актуально в отношении таких показателей гомеостаза развития, как онтогенетический шум, надежная оценка которого в силу стохастического характера происходящих при этом явлений может быть получена лишь на уровне совокупности особей. Популяционный подход оказывается узловым и для исследования сообщества и экосистемы, поскольку оценка проводится на уровне популяций отдельных видов.

В рамках общего гомеостаза развития возможно выделение двух основных аспектов: канализированности и стабильности развития. Под канализированностью понимается способность к

поддержанию развития по определенной траектории или каналу. Высокая канализованность означает возможность развития по определенной траектории при изменении условий (под пластичностью — способность к изменению пути развития). Оценка канализованности и пластичности развития открывает возможность для исследования механизмов формообразования, эволюционных преобразований. Для характеристики состояния развивающегося организма важен анализ стабильности развития. Под стабильностью развития понимается совершенство онтогенетического процесса — возможность формирования фенотипического эффекта без нарушений и сбоев. Если при анализе канализованности оценивается устойчивость траектории или канала развития, то при характеристике стабильности развития оценивается ширина этого потока (Mather, 1953; Waddington, 1957; Захаров, 1987).

Оценка стабильности развития. Характеристика стабильности развития предполагает оценку фенотипической изменчивости, которая не может быть прямо связана с генетическими или средовыми различиями. Она может быть определена как шум или реализационная изменчивость (Waddington, 1957; Струнников, Вышинский, 1991; Захаров и др., 2001; Blake *et al.*, 2003; Paulson, 2004; Simpsom *et al.*, 2009; Tsimring, 2014). Вычленение этой изменчивости на фоне других форм фенотипического разнообразия оказывается непростой задачей. В чистом виде она может наблюдаться лишь при работе с генетически идентичными особями, развитие которых происходит в идентичных условиях. Операциональный подход для оценки этой формы изменчивости — исследование флуктуирующей асимметрии (как незначительных, ненаправленных различий между сторонами тела). В этом случае известна генетически заданная норма, которая соответствует развитию идентичного фенотипа на обеих сторонах тела. Любые отклонения от этой нормы могут рассматриваться как проявление изменчивости развития, онтогенетического шума, уровень которого — характеристика состояния развивающейся системы. Задача при этом сводится к точному учету различий фенотипической реализации признаков на двух сторонах тела.

Перспективность подхода, связанного с анализом стабильности развития, прежде всего определяется природой наблюдаемых явлений. Оцениваемые фенотипические различия свидетельствуют о проявлении случайной спонтанной изменчивости развития (Астауров, 1974). Особенность этих различий и состоит в том, что исследуемая морфологическая структура оказывается нормально развитой на обеих сторонах тела. При этом нельзя делать вывод о наличии каких-то наруше-

ний, скорее речь идет об определенных неточностях фенотипической реализации генотипа, свидетельствующих о некотором несовершенстве процессов развития. Наличие таких различий, видимо, свидетельствует о люфте, допускаемом естественным отбором, а уровень этой изменчивости в пределах люфта отражает состояние системы. Он минимален при развитии в определенных условиях, которые и могут быть охарактеризованы как оптимальные. Отклонения состояния системы ведут к возрастанию этого показателя. Исследования причинной обусловленности уровня этой формы изменчивости свидетельствуют о возможности использования показателя в качестве меры стресса (Захаров и др., 2001; Graham *et al.*, 2010). Многие другие обычно используемые при популяционных исследованиях показатели фенотипической изменчивости не дают такой информации. Таким образом, эта форма изменчивости наиболее точно может быть охарактеризована как онтогенетический шум, уровень которого зависит и от состояния развивающейся системы, и от внешних условий.

Значимость подхода для популяционных исследований состоит в возможности оценки состояния популяции по гомеостазу развития составляющих ее особей. Стабильность развития — характеристика приспособленности, состояния развивающегося организма, показатель генетической коадаптации и оптимальных условий развития, представления о которых при этом во многом смыкаются. Подход открывает возможность и для оценки здоровья среды, характеристики сообщества и экосистемы по состоянию природных популяций разных видов (Захаров и др., 2017). Все это свидетельствует о целесообразности формирования популяционной биологии развития, связанной с исследованием стабильности развития в природных популяциях, как для теоретических исследований, так и для решения практических задач, получения оценок качества среды и состояния биоты при разных видах воздействия (Гилберт, 2004; Захаров, 2004). Среди перспектив развития направления можно отметить совершенствование подходов и используемых методов для оценки механизмов обеспечения устойчивости биологических систем разного уровня.

Методические моменты. Для реализации тех возможностей, которые открывает исследование стабильности развития в природных популяциях, получение адекватных результатов предполагает учет ряда методических моментов на всех этапах, от постановки задачи до сбора и обработки данных и их интерпретации. Это прежде всего учет особенностей исследуемого объекта в смысле его возможной реакции на комплексное воздействие различных естественных и антропогенных факторов. На этапе постановки задачи необходимо

обоснование ожидаемого эффекта на уровне представлений о том, каким образом оцениваемый фактор может воздействовать на исследуемые показатели. При сборе образцов важен учет возможного влияния особенностей популяционной динамики, нахождения объекта в условиях естественной экологической периферии ареала и других факторов. На стадии получения первичных данных необходимо обеспечение однозначности учета (включая сходство результатов повторных измерений и результатов разных операторов, интеркалибрацию метода). При интерпретации полученных данных важно иметь в виду, что такая оценка не является проверкой наличия или изменения степени определенного воздействия, а представляет собой характеристику его возможных последствий для биоты. При корректном проведении оценки фиксируемое при определенных условиях отсутствие эффекта означает лишь то, что в данном случае нет свидетельств изменения исследуемых показателей. Выяснение причины наличия или отсутствия эффекта – предмет отдельного исследования. Обычно в случае наличия необходимой информации оно дает возможность для исчерпывающей характеристики выявленной картины сходства–различия популяций по стабильности развития (Турмухаметова, 2020). Недооценка значимости этих факторов может приводить к неверным заключениям и необоснованным дискуссиям. В то же время, как свидетельствует опыт практического использования подхода, при учете всех этих моментов появляется возможность для однозначного заключения о состоянии исследуемых биологических систем. Оценки оказываются достаточно стабильными при неизменности условий и изменяются при тех или иных возмущающих воздействиях (Захаров и др., 2001).

В ряде статей, опубликованных в этом номере, представлены результаты популяционных исследований в естественных условиях (Кораблев и др., 2020; Шефтель и др., 2020), при антропогенном воздействии (Захаров и др., 2020; Турмухаметова, 2020), а также в экспериментальных условиях (Праздников, 2020).

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Программы сохранения биоразнообразия нацелены на поддержание природных комплексов, естественной структуры сообществ (их успешность связана с характеристикой площади сохраненных местообитаний, видовому разнообразию и численности отдельных видов). Оценка биоразнообразия представляет принципиальное значение как на нетронутых территориях в естественных

условиях, так и на антропогенно трансформированных территориях.

Обеднение и явная трансформация биоразнообразия обычно связаны с изменением ландшафта и структуры экосистемы при освоении территории. Все большую актуальность приобретает решение поисковой задачи оценки состояния биоразнообразия в условиях различных видов загрязнения среды, когда до определенного уровня воздействия видовое богатство, численность отдельных видов и биомасса могут сохраняться на прежнем уровне или даже возрастать в силу определенных причин (высокая эвтрофикация, мозаичность местообитаний, снижение рекреационной нагрузки и др.). Все нарастающие климатические изменения ведут к повышению темпов изменения биоразнообразия практически повсеместно, обуславливая необходимость специального мониторинга состояния биоразнообразия (Павлов, Захаров, 2011). Важен учет особенностей используемых подходов для решения задач охраны природы и применимости оценок биоразнообразия для обеспечения благоприятной экологической обстановки, здоровья среды. Во внешне благополучном местообитании возможно изменение состояния особей, что нередко наблюдается в районах загрязнения окружающей среды, а также в популяциях, восстановленных от небольшого числа основателей, причем собственно генетический анализ не может дать необходимой для такой оценки информации (Захаров и др., 2001).

В связи с повсеместным ростом городов оценка состояния биоразнообразия на урбанизированных территориях приобретает все большее значение и оформляется в самостоятельное направление исследований (Lahr *et al.*, 2018). На таких территориях при неизбежном обеднении и изменении видового богатства может наблюдаться повышение численности определенных видов. В результате воздействия антропогенных и климатических факторов большое распространение приобретают биологические инвазии, связанные с вселением чужеродных видов на территории, где их раньше не было (Самые..., 2018), исследование этих процессов в последнее время становится все более актуальным.

Оценки состояния биоразнообразия приведены в двух работах, опубликованных в этом номере (Вольперт, Шадрина, 2020; Феоктистова и др., 2020).

ПРОБЛЕМЫ МОНИТОРИНГА

Оценка последствий разных видов воздействия. Значимость организации мониторинга определяется необходимостью оценки последствий антропогенной деятельности, связанной как с освоением территории, так и с загрязнением окружаю-

щей среды. Хотя воздействия нарастают по обоим направлениям, акцент все больше смещается в сторону воздействия загрязнения среды, что обуславливает необходимость оценки изменения не только показателей видового разнообразия, но и характеристики состояния биоразнообразия на разных уровнях, от организма и популяции до сообщества и экосистемы.

Отклонения от обычных условий в различных местообитаниях сегодня все больше усиливаются вследствие климатических изменений. По меньшей мере три основных направления исследований позволяют выявлять отклики биоты на происходящие изменения (фенология, оценка популяционной динамики и выявление изменений видовых ареалов). Фенологические изменения и трансформации популяционной динамики — одни из первых откликов биоты. Фенологические наблюдения свидетельствуют о наличии общего тренда к смещению дат наступления определенных фенофаз на все более ранние сроки для весенних явлений и на более поздние для осенних, что согласуется с известным направлением изменения глобальной температуры в сторону потепления. На фоне этого общего тренда отмечается и определенная географическая изменчивость его выраженности в центре и на периферии ареала, которая может интерпретироваться с позиций действия гомеостатических механизмов. Это проявляется в отмечаемом для отдельных регионов торможении реакции биоты на происходящие изменения климата (гистерезис) (Ovaskainen *et al.*, 2013; Минин, Воскова, 2014; Минин и др., 2017). Трансформации динамики популяций происходят не только в результате направленных изменений климата, но и в связи с усиливающейся климатической нестабильностью. Это приводит к возрастанию амплитуды изменения численности и к нарушению цикличности, которая наблюдалась ранее в условиях климатической стабильности (Ims *et al.*, 2008; Захаров и др., 2018). Если на начальных этапах изменения климата трансформации ареалов отдельных видов наблюдались лишь в отдельных случаях, то сегодня это явление становится повсеместным и ведет ко все более ощутимым изменениям на уровне сообществ и экосистем.

На фоне всех этих проявлений реакции биоты на климатическую нестабильность важно оценить возможные изменения состояния организма, связанные с исследованием показателей стабильности развития. В случае инвазий это актуально как для самих вселенцев, так и для аборигенных видов вследствие их реакции на появление новых видов. При анализе динамики популяций оценка состояния организма — возможность обнаружения изменений механизмов регуляции численно-

сти. При фенологических исследованиях такая оценка — возможность характеристики состояния организма относительно условной нормы как при наблюдаемых изменениях, так при неизменности сроков наступления определенных фенофаз на фоне происходящих климатических изменений.

Требования к методам мониторинга. Оценка состояния биологических систем в природных условиях осложняется тем, что все более затруднительным оказывается вычленение последствий воздействия какого-то конкретного фактора среди многих других в исследуемом местообитании (включая трансформацию ландшафта, загрязнение среды, изменение климата). Кроме того, необходимо учитывать, что оцениваемые антропогенные воздействия происходят на фоне сочетания различных естественных факторов, которые могут негативно воздействовать на исследуемые биологические системы. Это не уменьшает значимости таких оценок, а скорее обуславливает необходимость контроля возможных изменений состояния биологических систем вследствие всех этих воздействий.

Важное требование связано с проведением оценки, позволяющей установить планку опасности на уровне, необходимом не только для поддержания видового разнообразия, но и для обеспечения благополучного состояния организма. Это — непереносимое условие для поддержания не только благополучного состояния живых систем (на что нацелены стратегии и программы сохранения биологического разнообразия), но и благоприятной окружающей среды для здоровья живых существ и человека (предусматривается в рамках концепции и технологии оценки здоровья среды).

При выборе подхода принципиально обосновать его пригодность для достижения поставленной цели исходя из природы оцениваемых при этом явлений и их характеристик. Без этого трудно ожидать обнаружения определенного эффекта и однозначно интерпретировать получаемые результаты. В качестве примера можно привести такие обычно используемые показатели, как характеристики темпа роста и размеров организма или определенных морфологических структур. При достижении критического уровня воздействия вполне естественно ожидать направленного изменения этих показателей на фоне угнетенного состояния организма. При менее значительном воздействии эти показатели могут не обнаруживать ожидаемого эффекта вследствие зависимости от других параметров (температура, обеспеченность питанием и другие). В то же время при анализе стабильности развития задача сводится к

оценке уровня онтогенетического шума как характеристики состояния системы и его возможного отклонения от условной нормы в результате стрессового воздействия (это возможно в связи с проведенным обоснованием особой природы исследуемого явления и определением ряда методических моментов, которые необходимо учитывать при получении и интерпретации данных). Таким образом, обоснованность используемого подхода и учет необходимых ограничений его использования — неперемное условие для получения надежных оценок состояния биологических систем и выявления ожидаемого эффекта.

Все указанные аспекты и определяют современные требования к подходам, используемым для мониторинга. Среди них можно отметить следующие:

значимость оцениваемых показателей для характеристики состояния системы;

возможность однозначной интерпретации фиксируемых изменений относительно оптимальных значений, характеризующих условно-нормальное состояние;

чувствительность для выявления отклонений даже на начальных стадиях воздействия;

универсальность по отношению к виду воздействия и виду живых организмов;

интегральность, позволяющую оценить состояние системы и ее возможное отклонение от нормы вследствие разных воздействий.

Отдельно следует отметить важность соответствия выбираемых подходов для характеристики гомеостатических механизмов обеспечения устойчивости биологических систем.

Оценка фонового уровня. Повсеместное распространение новых видов воздействия приводит к тому, что принципиально важной задачей сегодня становятся не столько выявление их последствий, сколько поиски контроля и определение условно-нормального состояния для исследуемых систем. Это предполагает использование подходов с определенными представлениями о норме, основанными на теоретических и экспериментальных данных, а также результатов исследований природных популяций в естественных условиях.

Применительно к оценкам состояния биоразнообразия по стабильности развития минимальный уровень онтогенетического шума соответствует условной норме. Балльная шкала изменения состояния организма, характеризуемого значениями показателей стабильности развития, позволяет проводить ориентировочную оценку соответствия ситуации в исследуемой популяции этому условно-нормальному состоянию или определенной степени отклонения от него (Захаров и др., 2017).

В современных условиях фоновое состояние исследуемых биологических систем даже на значительных территориях нередко существенно отличается от нормы и не может служить в качестве контроля. Все чаще принципиально важной задачей оказывается определение положения самого фонового уровня, степени его отклонения от условно-нормального состояния, которое отмечается при оптимальных условиях. Прежняя ситуация, когда большинство популяций вида находилось в относительно оптимальных условиях и характеризовалось высокой стабильностью развития (при ее нарушении на экологической периферии ареала, которая обычно совпадала с географической периферией), начинает меняться. Все большее число популяций в разных частях ареала оказывается вследствие антропогенного воздействия и изменения климата в неблагоприятных условиях, по сути представляющих собой экологическую периферию ареала. Это определяет актуальность оценки состояния таких популяций и мониторинга его возможного изменения в дальнейшем.

Оценка последствий воздействия для биоты. Принципиальное значение имеет дифференцированное отношение к интерпретации результатов, получаемых при использовании различных подходов для оценки качества среды. При этом следует различать по крайней мере три принципиально различных подхода:

во-первых, характеристика степени самого воздействия, что предполагает проведение необходимых физических и химических анализов;

во-вторых, оценка отклика биоты на это воздействие, прежде всего на уровне выявления возможных последствий для состояния живого организма, что предусматривает использование характеристик гомеостатических механизмов обеспечения устойчивости исследуемых систем;

в-третьих, анализ возможных последствий для биоразнообразия.

Каждый из этих подходов привносит свою информацию и сам факт их совместной или дифференцированной реакции на то или иное воздействие дает важную характеристику реальной ситуации. Физическая трансформация местообитания, связанная с освоением территории, строительством, добычей полезных ископаемых, ведет к изменениям состояния биоразнообразия на уровне изменения численности и разнообразия видов, которые могут и не быть связаны с изменением состояния организма. В то же время антропогенные воздействия, связанные с загрязнением среды, напротив, главным образом, отражаются на состоянии организма и могут до определенного предела и не сказываться на изменении разнообра-

разия и численности отдельных видов. В каких-то случаях при этом может наблюдаться даже рост значений этих показателей, как в случае начальных стадий эвтрофикации местообитания. Последствия изменений климата могут сказываться как на биоразнообразии, так и на состоянии организма. Оцениваемые изменения физико-химических параметров каких-то воздействий могут, с одной стороны, не сказываться на реакции биоты по исследуемым показателям, а с другой стороны, не охватывать всех факторов, которые определяют наблюдаемые изменения состояния живых существ.

Еще один важный аспект – это возможность ориентировочной характеристики благоприятности среды для обеспечения здоровья человека. Такие оценки могут быть получены путем характеристики того или иного воздействия для состояния живого организма в соответствии с методологией оценки здоровья среды (Захаров и др., 2017).

Оценка и мониторинг состояния биологических систем и их возможных изменений при ориентировочной характеристике степени отклонения от условной нормы предоставляют важную информацию. Значимость этой задачи уже сегодня высока и будет нарастать на фоне роста антропогенного воздействия в условиях изменения климата и других факторов среды. Получение такой информации принципиально как для сохранения отдельных видов и поддержания благополучного состояния экосистем и биосферы в целом, так и для обеспечения здоровья человека и устойчивого развития. Выяснение причинной обусловленности изменений в состоянии биологических систем с выявлением вызывающих их факторов – самостоятельная задача и специальное направление исследований. Здесь возможна аналогия с данными, получаемыми в области экологической эпидемиологии, где однозначное выявление строго определенного фактора, обуславливающего наблюдаемое изменение состояния здоровья, требует специального скрупулезного анализа и оказывается возможным далеко не всегда. Это не уменьшает важность проведения такого скрининга, а свидетельствует о его все возрастающей значимости для характеристики состояния здоровья и благоприятности среды на исследуемой территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходимость сохранения биоразнообразия и обеспечения здоровья среды становится все более очевидной в условиях нарастающего антропогенного воздействия на локальном и глобальном уровнях (загрязнение, изменение климата и дру-

гие факторы) и определяет приоритетность мониторинга состояния биоты. В этой связи перспективно использование подходов для оценки механизмов обеспечения устойчивости на разных уровнях, от организма до экосистемы. Представления о гомеостазе развития лежат в основе оценок здоровья среды и определяют современные требования, предъявляемые к организации мониторинга состояния биологических систем.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л.* Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.* Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: КМК, 2013. 522 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.* Трансформация населения млекопитающих при техногенном преобразовании природных ландшафтов Арктики и Субарктики // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 101–111.
- Гилберт С.Ф.* Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 6. С. 425–438.
- Животовский Л.А., Османова Г.О.* Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: Вертикаль, 2019. 128 с.
- Жиров В.К., Гонтарь О.Б., Мегорский В.В.* Межуровневые связи в адаптациях фитогенных систем // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 25–31.
- Жиров В.К., Голубева Е.И., Говорова А.Ф., Хаитбаев А.Х.* Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука, 2007. 166 с.
- Захаров В.М.* Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М.* Экологическая и популяционная биология развития: туда и обратно (комментарий к статье С.Ф. Гилберта) // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 6. С. 439–440.
- Захаров В.М., 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., 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., Шадрина Е.Г., Турмухаметова Н.В., Иванцова Е.Н., Шикалова Е.А., Солдатова В.Ю., Шарова Н.А., Трофимов И.Е. Оценка состояния растений по стабильности развития в естественных и антропогенных условиях (флуктуирующая асимметрия признаков листа березы повислой *Betula pendula* Roth) // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 79–84.
- Зотин А.И. Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Кораблев П.Н., Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Туманов И.Л. Использование разных систем признаков в фенетике популяций // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 65–73.
- Минин А.А., Воскова А.В. Гомеостатические реакции деревьев на современные изменения климата: пространственно-фенологические аспекты // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 162–169.
- Минин А.А., Трофимов И.Е., Захаров В.М. Оценка стабильности фенологических показателей березы повислой *Betula pendula* в условиях изменения климата // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 41–45.
- Минин А.А., Ранькова Э.Я., Рыбина Е.Г., Буйолов Ю.А., Сапельникова И.И., Филатова Т.Д. Феноиндикация изменений климата за период 1976–2015 гг. в Центральной части европейской территории России: береза бородавчатая (повислая) (*Betula verrucosa* Ehrh. (*B. pendula* Roth.)), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), липа мелколиственная (*Tilia cordata* Mill.) // Проблемы экол. мониторинга и моделирования экосистем. 2017. Т. 28. № 1. С. 73–90.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 32–40.
- Павлов Д.С., Захаров В.М. Последствия изменения климата для биоразнообразия и биологических ресурсов России: приоритетные направления исследований // Успехи соврем. биологии. 2011. Т. 131. № 4. 2011. С. 323.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварева Е.Н., Дегубадзе Ю.Ю. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. М.: Институт устойчивого развития/Центр экологической политики России, 2009. 84 с.
- Праздников Д.В. Влияние тиреоидных гормонов на развитие асимметричного пигментного рисунка у костистых рыб: экспериментальные данные на примере *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae) и *Poecilia wingei* (Poeciliidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 93–100.
- Пузаченко А.Ю., Маркова А.К. Эволюция разнообразия млекопитающих в позднем плейстоцене—среднем голоцене горных регионов Северной Евразии: между двумя межледниковьями // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 46–64.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Пузаченко Ю.Г. Общие основания концепции устойчивого развития и экосистемных услуг // Изв. РАН. Сер. геогр. 2012. № 3. С. 24–41.
- Пузаченко Ю.Г. Термодинамическая основа учения о биосфере—ноосфере В.И. Вернадского (к 150-летию академика В.И. Вернадского) // Изв. РАН. Сер. геогр. 2013. № 4. С. 7–21.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) // Ред. Дегубадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: КМК, 2018. 688 с.
- Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 99–114.
- Турмухаметова Н.В. Оценка состояния среды Йошкар-Олы по морфометрическим показателям *Betula pendula* Roth // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 85–92.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Богомолов П.Л., Мещерский С.И., Кацман Е.А., Пельгунова Л.А., Поташикова Е.В., Суков А.В. Непреднамеренно поставленный эксперимент — заселение вновь созданного городского парка видом-синурбистом обыкновенным хомяком *Cricetus cricetus* L., 1758 // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 112–120.
- Шефтель Б.И., Петко О.Н., Мюленберг М., Трофимов И.Е., Захаров В.М. Оценка стабильности развития в ходе динамики популяций (на примере исследования восточно-азиатской мыши в Монголии *Apodemus peninsulae*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 74–78.
- Blake W.J., Kærn M., Cantor C.R., Collins J.J. Noise in eukaryotic gene expression // Nature. 2003. V. 422. P. 633–637.
- Chuang J.S., Frentz Z., Leibler S. Homeorhesis and ecological succession quantified in synthetic microbial ecosystems // Proc. Natl Acad. Sci. 2019. V. 116. № 30. P. 14852–14861.
- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications // Symmetry. 2010. № 2. P. 466–540.
- Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S.T. Collapsing population cycles // Trends Ecol. Evol. 2008. V. 23. № 2. P. 79–86.
- Lahr E.C., Dunn R.R., Frank S.D. Getting ahead of the curve: cities as surrogates for global change // Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 2018. 20180643.
- Mather K. Genetical control of stability in development // Heredity. 1953. V. 7. P. 297–336.
- Ovaskainen O., Skorokhodova S., Yakovleva M., Sukhov A., Kutenkov A., Kutenkova N., Shcherbakov A., Meyke E., Delgado M. del Mar. Community-level phenological response to climate change // Proc. Natl Acad. Sci. 2013. V. 110. № 33. P. 13434–13439.
- Paulsson J. Summing up the noise in gene networks // Nature. 2004. V. 427. P. 415–418.
- 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. Nanobiotechnol. 2009. V. 1. P. 214–225.
- Tsimring L.S. Noise in biology // Rep. Prog. Phys. 2014. V. 77(2). 29 p.
- Waddington C.H. The strategy of the genes. London: George Allen & Unwin, 1957. 262 p.

Assessment of Biodiversity Status: Study of Developmental Stability**V. M. Zakharov¹ and I. E. Trofimov^{1, #}**¹*Koltsov Institute of Developmental Biology Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia*[#]*e-mail: trofimov@ecopolicy.ru*

The work is devoted to the consideration of the importance of monitoring the state of biological diversity as a priority area of research in the context of increasing anthropogenic impact and global climate change, modern requirements for indicators that can be used to solve this problem, and approaches for characterizing the background state and its possible deviations from the norm based on studies of homeostatic mechanisms to ensure the stability of biological systems.