

«ЗОНАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ» ОПИСАНИЯ ГОМЕОСТАЗА

© В. А. Котолупов,* В. Ф. Левченко**

* Центр системной медицины, Гоче 70, 5271 Випава, Словения;

** Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН, Санкт-Петербург, Россия

E-mail: lew@iephb.nw.ru

Резюме

В данной работе обсуждаются особенности функционирования живых организмов, связанные с функцией поддержания гомеостаза. О гомеостазе писали многие авторы, однако, как правило, с позиций тех или иных конкретных дисциплин, что мешало объединить уже известные факты и представления в рамках общего подхода, объясняющего физиологические процессы, происходящие в организме как целостной системе. В частности, недостаточное, на наш взгляд, внимание уделялось гомеорезу и анализу такого аспекта поддержания гомеостаза, как использование организмом мультифункциональных возможностей органов и иных структурно-функциональных компонент. В работе сделана попытка восполнить этот пробел: предложена новая — «зональная» модель описания гомеостаза, рассмотрены уже известные закономерности функционирования живых систем и дополнили их список. По нашему мнению, это может способствовать решению общих вопросов физиологии и медицины и дает возможность лучше разобраться в организации процессов в живых системах. Кроме того, в рамках нашего подхода легче объяснять некоторые физиологические изменения, происходящие в процессе эволюции.

Ключевые слова: гомеостаз, гомеорез, адаптация, гомеостатическая зона.

О понятии гомеостаза. Инварианты и гомеостатический аттрактор

Гомеостаз или homeostasis (от греч. homois — одинаковых, подобный и stasis — постоянство, неподвижность) — способность организма поддерживать значения параметров своего состояния в пределах, обеспечивающих ее оптимальное функционирование, несмотря на изменения условий окружающей среды. Концепция гомеостаза была высказана во второй половине XIX в. французским физиологом К. Бернаром, а сам термин введен У. Кенноном в 1929 г. (цит. по: [1, 2]). Бернар утверждал, что все жизненно важные механизмы, как бы они ни изменялись, имеют своей целью только одно — поддержание постоянства внутренней среды. По его мнению, гомеостаз связан с борьбой отдельного организма за существование и обеспечивает его оптимальное функционирование в изменяющихся условиях. Э. Бауэр в работах первой половины XX века, основываясь на представлениях ряда естествоиспытателей, сформулировал предположение о том, что главную роль при этом играют положительные и отрицательные обратные связи, обеспечивающие регуляцию процессов жизнедеятельности (см. [3] и введ-

ные статьи к переизданию этой книги). Именно такие связи дают организму возможность находиться в состоянии «устойчивого неравновесия», несмотря на вариации внешних условий и физиологического состояния (например, вследствие биоритмов).

Первоначально под гомеостазом понимали только способность организма человека или крупного животного к поддержанию постоянства внутренней среды, прежде всего ее химического состава. Такой подход сохранился до сих пор в медицине. Однако позднее это понятие было распространено на другие биологические системы от клетки до биосферы, на их части, а также на любые открытые системы, например технические, способные динамически поддерживать свое состояние, используя механизмы обратных связей [4, 5]. Это, очевидно, свидетельствует о плодотворности самой концепции гомеостаза, но вносит путаницу в терминологию, особенно, когда это слово без кавычек или уточняющих прилагательных используется в отдаленных от медицины областях. Ниже мы будем использовать этот термин в традиционном смысле, т. е. применительно к целому организму.

В литературе по гомеостазу иногда рассматриваются предложенные Анохиным [6] так называемые «же-

сткие константы» организма, даже небольшое отклонение от которых несовместимо с жизнью (например, pH крови), а также те «константы», отклонение которых в некоторых пределах допустимо. Это — приспособительные (например, кровяное давление) и пластические константы. Под приспособительными или адаптивными «константами» понимаются такие характеристики, изменение которых в сравнительно небольшом диапазоне величин допустимо, что способствует выполнению ряда важнейших физиологических функций, в том числе сохранению в норме жестких констант. Хотя в целом идея такого «технического» подхода понятна, однако четких границ между жесткими и адаптивными константами здесь выделить нельзя, в частности потому, что классификация ведется по формальным критериям, но не на основании значимости того или иного физиологического параметра для выживания. Кроме того, сам термин «константа», на наш взгляд, не очень удачен в используемом контексте, и лучше говорить о поддерживаемых организмом в узком или же, наоборот, широком диапазоне характеристиках (параметрах) состояния.

Иной, эволюционный, подход, в рамках которого обсуждаются так называемые уровни гомеостаза, предлагается Хлебовичем [5]: «...адаптации к тем или иным условиям могли возникать независимо в разное время и в разных группах» живых существ. Эволюция демонстрирует последовательное возникновение различных систем, служащих для поддержания в очень узких диапазонах некоторых параметров (например, температуры). Всякий раз это знаменует собой появление нового макротаксона, у всех представителей которого возникшая система сохраняется в дальнейшем, несмотря на эволюционные преобразования. Фактически, количество появившихся в процессе эволюции жестко регулируемых характеристик организма, своего рода инвариантов, весьма невелико; в случае теплокровных животных это регуляция pH осморегуляция и терморегуляция [5,7, 8]. Важно уточнить, что речь здесь идет о взрослых особях. Например, у млекопитающих в постнатальный период значения жестко регулируемых характеристик практически не меняются в процессе онтогенеза и сохраняются на протяжении всей жизни. В то же время, иные физиологические характеристики могут при этом существенно варьировать.

Состояние гомеостаза является, очевидно, самоподдерживающимся: если гомеостаз нарушен, то организм не способен эффективно контролировать и управлять физиологическими и биохимическими процессами, направленными на выживание и, в том числе, на поддержание самого гомеостаза. При гомеостазе практически все жестко регулируемые и адаптивные физиологические характеристики организма находятся в диапазоне допустимых величин, как это определено наследственностью. Данный, исторически сложившийся подход фактически подразумевает, что состояние гомеостаза достигается не в некой «точке гомеостаза», а в протяженной, хотя и ограниченной зоне пространства физиологических параметров. Выход за ее пределы является опасным для жизни и, ка-

кие бы внешние или внутренние события не происходили, организм всегда «стареется» оставаться внутри нее. Для этого им используются механизмы рецепции и физиологических реакций, особенностей которых здесь касаться не будем. В течение жизни зона изменяется в силу вариаций адаптивных характеристик, что происходит, в том числе, из-за физиологических сдвигов, происходящих в онтогенезе. Однако инварианты сохраняются в любом случае. У животных с несколькими фазами развития, например личиночной и имаго, такого рода закономерно и необратимо сменяющихся друг друга зон может быть несколько.

Основываясь на сказанном, можно представить, что зона гомеостаза представляет собой область функционирования гомеостатического аттрактора. У аттрактора есть своя точка притяжения — центр (иногда не один), в котором достигается физиологический оптимум, но в который, впрочем, траектория реального организма может почти никогда и не попадать [4, с. 93—95]. На самом деле с биологической точки зрения корректнее, конечно, говорить не о точке, а о сравнительно небольшой, ограниченной области физиологического комфорта вокруг нее [5, 8]. Границы этой области в ходе онтогенеза не остаются неизменными из-за вариаций адаптивных физиологических параметров.

Постоянство внутренней среды отдельных частей организма (органы, ткани, клетки), существенно зависит от его состояния в целом, поскольку организм является внешней средой для своих частей. С другой стороны, их состояние влияет на весь организм, прием они могут иногда обладать собственными системами поддержания тех или иных физиологических параметров (яркий пример — дополнительная система терморегуляции яичек у самцов млекопитающих). Поддержание в узком диапазоне какого-либо отдельного физиологического параметра — это, разумеется, еще не гомеостаз всего организма, и в таких случаях правильнее говорить о те или иных гомеостатических системах или о гомеостатических механизмах. Такие механизмы, действуя совместно и согласованно, способствуют обеспечению гомеостаза всего целого. Этот феномен описывается принципом скоординированного функционирования гомеостатических систем организма [9]. В качестве примеров здесь можно привести термо- и осморегуляцию, поддержание в определенном диапазоне концентрации сахара в крови и многое другое. Множество сосуществующих, иногда в некоторых отношениях взаимозаменяющихся процессов, образно говоря, «вдыхает жизнь» в структуры, из которых состоит организм.

Гомеорез. Потенциальная и актуально возможная зоны гомеостаза

Остановимся теперь немного подробнее на процессе развития. Хорошо известно, что каждый возраст человека и любого животного имеет специфические физиологические особенности, характерный спектр возрастных изменений и заболеваний. Связано это,

очевидно, с тем, что организм в детском, зрелом и старческом возрастах функционируют по-разному. С возрастом происходят сдвиги в гормональном, функциональном, а в случае общественных животных и в социальном статусе организма, что во многом сопряжено с необратимыми изменениями его физиологических характеристик [9]. На каждом этапе онтогенеза не все потенциальные способности организма реально используются в полной мере (например, некоторые из функций либо еще невозможны — в детстве, либо уже невозможны — в старости), но имеется свой физиологический оптимум, свои «жизненные цели», а также специфические способы их достижения. Тем не менее многие возрастные изменения рассматриваются как норма. Таким образом, область пространства физиологических параметров, внутри которых осуществляется гомеостаз, так же как и физиологический оптимум в течение жизни, не являются раз и навсегда заданными и неизменными.

Уоддингтон [10] полагал, что способность организма сохранять путь развития и реализовывать генетически предопределенные особенности организма даже тогда, когда в силу каких-то причин оно временно нарушалось, является следствием «канализирования» процесса развития. Основываясь на своих экспериментах по тепловому шоку у дрозофил, он пришел к заключению, что один и тот же генотип может быть реализован различными фенотипами (сходные выводы на основании данных об организмах одного вида, развивающихся в разных экологических условиях, делал и Лукин [11]). Например, пониженные температуры на личиночной стадии развития приводит к появлению в популяции, состоящей из генетически однородных дрозофил, повышенного числа особей с темной окраской, т. е. к меланизму. В связи с этим Уоддингтон ввел представления о ветвящихся наподобие эволюционных деревьев потенциальных траекториях онтогенеза, а также об эпигенетическом ландшафте, во впадинах между труднодостижимыми «хребтами» которого эти траектории и располагаются. Способность поддерживать приемлемую для жизни внутреннюю среду в случае развивающихся систем (т. е. осуществлять своего рода «устойчивое развитие») он назвал «гомеорезом» [9, 10, 12—14]. Для исследования последнего важно изучать не только реализующиеся на том или ином этапе жизни организма промежуточные, частные области гомеостаза, внутри которых организм может успешно существовать какое-то время, но также и закономерности их смены [15, 16]. Конечно, принципиальным является также вопрос о границах всего континуума этих областей. К сожалению, этим проблемам в физиологии до сих пор не уделялось заметного внимания.

Мы не обсуждаем в этой статье причины и механизмы онтогенеза, а рассматриваем его лишь как известный феномен. На наш взгляд, для описания гомеореза и гомеостаза в случае развивающейся системы больше подходит язык, сходный с тем, который уже довольно давно используется в эволюционной экологии, где помимо представления о реализованных экологических нишах вводятся понятия фундаментальных (потенци-

льных) ниш и лицензии [4, 17—20]. По аналогии с лицензией в данном случае можно ввести представление о континууме (множестве) потенциально возможных гомеостатических состояний в многомерном пространстве адаптивных физиологических параметров. Часть из этих состояний действительно реализуется в течение жизни организма, другая часть может быть в принципе реализована, по крайней мере на некоторых этапах развития, или же, например, в связи со сменой экологических условий (физиологические изменения в этом случае рассматриваются как последствия акклиматизации или деакклиматизации).

Независимо от природы влияющих на организм факторов он все время «стареется» находится как можно ближе к области физиологического комфорта. Поскольку эта область в онтогенезе не является неизменной, то фактически в течение жизни организм проходит различные, относительно стабильные состояния, иначе говоря, дрейфует вдоль некоторой наследственно заданной онтогенетической траектории физиологического оптимума. Очевидно, она лежит внутри упомянутого континуума и описывает маршрут постепенного необратимого перемещения центра гомеостатического аттрактора. Инварианты остаются при этом неизменными (например, у гомойотермных животных сохраняется температура), а диапазоны жестко регулируемых характеристик (например, концентрация кислорода в крови) в норме меняются незначительно. В случае организмов с несколькими фазами развития специфические для фазы инварианты сохраняются на каждой из них. Указанная траектория является потенциальной и может иногда ветвиться в отличие от траектории, фактически реализованной в течение жизни.

Таким образом, для каждого организма и этапа его онтогенетического развития (иначе говоря, места траектории) существует частная потенциально возможная гомеостатическая зона, находящаяся внутри континуума. В процессе онтогенеза эта зона смещается и в результате «прочерчивает» в многомерном пространстве физиологических параметров область, похожую на туннель или трубку. По аналогии с эволюционными трубами [4] здесь можно ввести представление о потенциальных онтогенетических трубах, или, что лучше терминологически, о потенциальных онтогенетических каналах. Их границы являются огибающими для постепенно перемещающихся и изменяющихся в процессе онтогенеза частных гомеостатических зон. На первый взгляд, область канала совпадает с континуумом, однако, по крайней мере с формальной точки зрения, это не так, хотя бы потому, что определяются они по-разному и нет оснований исключать гипотетическую ситуацию, когда континуум включает в себя еще и некоторые дополнительные области (рис. 1). Упомянутый выше дрейф происходит внутри онтогенетического канала, но, конечно, не точно по линии онтогенетической траектории, поскольку в реальной жизни организм постоянно находится в состоянии адаптации к чему-либо и, как правило, не достигает состояния полной оптимизации всех своих функций. В более мелком временном масшта-

табе организм все время движется по индивидуальной реализованной траектории, напоминающей клубок, обматывающий онтогенетическую траекторию. Некоторые из перемещений по реализованной траектории связаны с адаптивными реакциями, в том числе в ответ на онтогенетический дрейф, и поэтому могут рассматриваться как, образно говоря, непрерывная борьба со «смертельной болезнью» под названием онтогенез.

В заключение можно сказать, что индивидуальная реализованная траектория, состоящая из непрерывных перемещений, вызываемых необходимостью адаптироваться к меняющимся условиям, лежит внутри онтогенетического канала, который, в свою очередь, принадлежит континууму потенциально возможных гомеостатических состояний. Дрейф по каналу происходит только в одном направлении, что обусловлено необратимыми изменениями организма в процессе его онтогенеза. Форма и топология канала может быть такова, что реализация некоторых перемещений между его разными частями по наикратчайшим путям оказывается невозможной, поскольку для этого требуется либо выход за пределы канала, либо возврат к онтогенетически более ранним состояниям. Поэтому одни направления перемещения на определенных этапах онтогенеза оказываются вполне допустимыми, в то время как другие маловероятными или даже невозможными. Условно это также изображено на рис. 1. Иногда, на некоторых этапах онтогенеза возможно ветвление траектории. Это означает, что организм определенного возраста может с какой-то вероятностью «выбрать» либо один, либо другой путь развития, что давно известно из исследований на популяционном уровне [12, 21]. Сказанное хорошо иллюстрирует примеры возникновения различных жизненных форм некоторых общественных насекомых, например муравьев, у которых характер питания личинок и условия среды, включая окружающий гормональный фон, предопределяют необратимые физиологические и фенотипические изменения организма и соответственно дальнейший ролевой репертуар.

Очевидно, что размер зоны, внутри которой фактически возможен гомеостаз, в течение жизни любого организма варьирует. Здесь следует сделать уточнение. Под границами упомянутой выше потенциально возможной зоны организма мы будем подразумевать именно «предельно-допустимые» наследственностью значения физиологических параметров. Приближение к ним, хотя и возможно, но не при любых обстоятельствах (например, способность переносить гипоксию у ослабленного организма снижена). Фактически же в каждый из моментов жизни адаптивные способности организма лежат в более узкой зоне, которую мы будем называть актуально возможной гомеостатической зоной. На размер и другие особенности последней влияют самые разные факторы, включая характер питания и условия среды обитания в рассматриваемый промежуток времени, а у высших животных, имеющих обычно более тонкую регуляцию, плюс к тому — социальный статус и психологическое состояние. Используя введенную терминологию, можно ска-

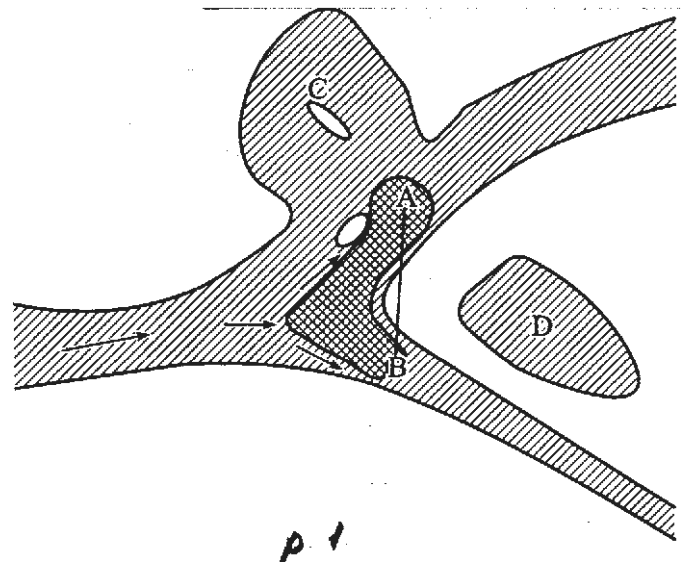


Рис. 1. Схема континуума потенциально возможных гомеостатических состояний в виде разветвляющегося канала, а также двух областей С и D, одна из которых — «карман» С связана с континуумом, а другая — гипотетическая D не связана.

Все части континуума заштрихованы, координаты адаптивных физиологических параметров — условные. Изображены также небольшие, не закрашенные зоны, расположенные внутри континуума, где в силу тех или иных физиологических причин, организм существовать не может. Направление постепенных онтогенетических изменений указано стрелками. На каждом этапе жизни организм совершает сложные перемещения внутри актуально возможной гомеостатической зоны (объяснения в тексте), которая показана темным сгущением. Изображена ситуация, когда реализованная онтогенетическая траектория может пойти по одному из двух возможных путей — либо по верхнему ответвлению онтогенетического канала, либо по нижнему. Переход между участками А и В по геометрически оптимальному пути невозможен, гипотетическая зона D в любом случае является недостижимой.

зать, что любой организм в течение жизни перемещается по сложной индивидуальной траектории, которая находится всегда внутри обеих зон — потенциальной и актуальной, окружая как клубок или сгущение центр гомеостатического аттрактора [4]. При этом индивидуальная реализованная траектория, в отличие от онтогенетической траектории физиологического оптимума, описывает реальные изменения состояния организма, и обычно связана с событиями, происходящими в более мелком временном масштабе, нежели онтогенетические изменения.

Таким образом, по аналогии с эволюционной экологией, мы предлагаем следующую схему: предопределенный наследственностью континуум потенциально возможных гомеостатических состояний — своего рода «лицензия» [17] включает в себя потенциальные онтогенетические каналы, но может также содержать некие дополнительные области. В каждый момент жизни организм находится внутри потенциально возможной гомеостатической зоны, которая постепенно дрейфует по каналу в процессе онтогенеза. Если отвлечься от сравнительно медленных ее изменений в процессе онтогенеза, то нетрудно видеть, что в каж-

дый момент жизни она в ряде отношений сходна с фундаментальной (потенциальной) экологической нишей. Поскольку адаптивные возможности организма зависят не только от наследственности, но также и от его текущего состояния, то, помимо представления о потенциальной зоне, удобно ввести понятие актуально возможной зоны. Здесь, очевидно, просматривается аналогия с реализованной экологической нишей. Внутри актуальной зоны и лежит сложная индивидуальная реализованная траектория, характеризующая изменения адаптивных физиологических параметров, производимые для поддержания гомеостаза (рис. 1).

«Переключения» развития. Якобы необратимые адаптации

У живых организмов существуют защитные механизмы, которые препятствуют попаданию в запрещенные области, находящиеся вне актуально возможной гомеостатической зоны, так как при этом он получает информацию о приближении тех или иных характеристик организма к физиологическому пределу, что воспринимается как угроза жизни. С другой стороны, приближение к физиологическому оптимуму воспринимается как положительная информация. У животных, обладающих нервной системой, такого рода события выражаются обычно в виде появления соответствующих ощущений и (или) эмоций. Таким образом, поддержание гомеостаза в процессе гомеореза связано с очевидным свойством любых живых организмов — стремлением к уменьшению отрицательной и к увеличению положительной компонент информации о настоящем, а также прогнозируемом состоянии [4, 22].

Очень интересен круг вопросов, связанных с уже упоминавшимися переключениями развития на тот или иной альтернативный маршрут, например, так, как это условно изображено на рис. 1. Сравнительно небольшие закономерности вариации индивидуальной актуальной зоны в течение жизни хорошо известны, они могут быть иногда довольно длительными, например, если вызваны гормональной модуляцией при наступлении беременности. Однако, как правило, такие изменения обратимы, поэтому не могут рассматриваться как подходящие примеры принципиальных модификаций направления развития. Что же касается необратимых изменений, то в литературе, особенно посвященной эволюционным проблемам, имеется немало число разрозненных примеров, описывающих радикальную смену направления развития целого организма или его частей как у растений (яркий пример — гетерофилия), так у беспозвоночных (вплоть до смены фенотипа — см., например, [5, 21]) и позвоночных. В последнем случае чаще всего обсуждаются события, которые более характерны для пренатального или раннего постнатального периода, главным образом связанные с недоразвитием каких-либо органов и (или) физиологических функций, что приводит к модификации спектра возможностей дальнейшего развития. Такое, в частности, может происходить, когда организм не имеет соответствующих раздражителей в

чувствительные периоды онтогенеза. Например, клетки зрительного центра, обеспечивающие восприятие света, не развиваются, если котенок в первые недели после открытия глаз находится в темноте, в итоге выросшее животное оказывается практически слепым. Большое количество публикаций, касающихся индивидуального развития, посвящено также чисто поведенческим, видимо, в ряде случаев тоже необратимым нарушениям из-за ошибочного импринтинга [23, 24]. Однако иногда рассматриваются и примеры «полноценного» переключения пути развития, например, с женского типа на мужской, несмотря даже на наличие у плода двух X-хромосом. Последнее возможно, если в крови матери в чувствительный пренатальный период имеется патологически большое содержание тестостерона [9].

Хотя существующие примеры касаются различных биологических объектов и очень разных ситуаций, но все они еще раз демонстрируют, что гомеостаз — неотъемлемое свойство любого живого. Он самоподдерживается как в случае нормальных, так и в случае патологических ветвей развития организма. Он также существует при аномальных состояниях, обусловленных внешними воздействиями или заболеваниями, поскольку до тех пор, пока организм продолжает существовать как целое, он «стремится» поддерживать приемлемую для осуществления жизненных процессов внутреннюю среду. Другое дело, что, например, нахождение в экстремальных условиях обычно возможно лишь в течение весьма ограниченного периода времени [25, 26].

Если основные особенности любого онтогенетического канала в многомерном пространстве адаптивных физиологических характеристик предопределены наследственностью, то фактическое его заполнение в каждый момент времени той или иной актуально возможной гомеостатической зоной зависит от состояния организма, его возраста и особенностей среды, в которой он находится. Реальные размеры зоны и ее положение в канале могут существенно варьировать в зависимости от обстоятельств, а индивидуальная траекто-

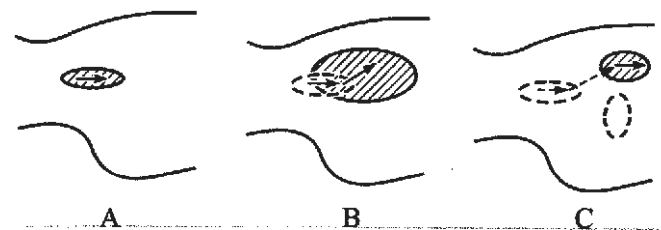


Рис. 2. Перемещение актуально возможной гомеостатической зоны внутри онтогенетического канала.

Изогнутые линии сверху и снизу каждого из фрагментов рисунка — его границы, стрелки — направление постепенного смещения «клубка» индивидуальных траекторий внутри этой зоны. На фрагменте А серым цветом заштрихована исходная актуально возможная зона, на фрагменте В зона сдвигается и расширяется, на фрагменте С в силу сложившихся обстоятельств зона снова сжимается, но в итоге уже оказывается в ином месте. Возврат к исходной зоне, а также переходы к другим в принципе допустимым зонам (одна из них обозначена пунктиром) маловероятны.

рия внутри зоны может быть очень сложной (особенно если рассматривать ее на коротких интервалах времени). Небольшие, случайные вариации условий среды в пределах области толерантности не приводят к физиологическим перестройкам организма и изменению актуально возможной зоны. Иная ситуация складывается, если эти изменения имеют длительный и однонаправленный характер, из-за чего траектория преимущественно находится в какой-то одной части зоны. В этом случае происходит то, что принято называть привыканием или адаптацией организма к типичным на этом этапе жизни условиям. Актуально возможная гомеостатическая зона в процессе адаптации постепенно меняет форму и размер в соответствии с характером физиологических изменений, необходимых при сложившихся обстоятельствах. В итоге она занимает иное место по сравнению с первоначальным положением. То же самое можно наблюдать при длительных спортивных или иных специальных тренировках [26]. Еще одну иллюстрацию физиологических перестроек, при которых актуальная гомеостатическая зона существенно смещается, дает метод «ступенчатой акклиматизации» некоторых видов животных. Например, в случае беломорских моллюсков с помощью нескольких последовательных, полностью завершенных акклиматизаций (их называют иногда «ступенчатыми») удалось получать нетипичные формы, способные успешно существовать в экстремальных условиях около границ выживаемости [27].

Процесс адаптации условно изображен на рис. 2. Небольшие сдвиги актуально возможной гомеостатической зоны, а также вариации ее размеров, постепенно приводят к практически необратимому перемещению зоны внутри онтогенетического канала. Быстрый вариант к исходной зоне, а также скачкообразные переходы к другим в принципе допустимым зонам (одна из таких гипотетических зон показана на рис. 2 пунктиром) маловероятны, поскольку для этого требуются длительные, направленные и согласованные изменения всего комплекса адаптивных физиологических параметров и условий среды. Данная схема иллюстрирует также то обстоятельство, что изменения актуальной гомеостатической зоны могут иногда восприниматься как принципиально необратимые, хотя на деле таковыми являются только те, которые связаны с необратимым онтогенетическим дрейфом внутри канала.

Таким образом, говоря о существенном, продолжительном и практически необратимом изменении актуально возможных гомеостатических зон у животных, в частности у высших позвоночных, а также о возможности «выбора» индивидуальных траекторий развития в течение жизни, не следует думать, что это происходит только на ранних этапах онтогенеза или при патологии. Разумеется, инварианты и жесткие характеристики гомеостаза в случае любой индивидуальной траектории сохраняются, но адаптивные могут существенно варьировать в зависимости от образа жизни организма. Как это осуществляется на физиологическом уровне и к каким последствиям это может приводить — очень интересные и важные вопросы, которые мы собираемся обсудить в следующей статье.

Список литературы

- [1] *Биологический энциклопедический словарь*. М., 1989.
- [2] *Физиология человека* // Под ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротько. М., 2001.
- [3] *Бауэр Э.* Теоретическая биология. М.; Л., 1935. Новое издание: СПб., 2002.
- [4] *Левченко В. Ф.* Эволюция биосферы до и после происхождения человека (монография). СПб., 2004.
- [5] *Хлебович В. В.* Уровни гомеостаза // *Природа*. № 2. 2007.
- [6] *Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
- [7] *Пастухов Ю. Ф., Максимов А. Л., Хаскин В. В.* Адаптация к холоду и условиям субарктики: проблемы термифизиологии. Магадан, 2003.
- [8] *Хлебович В. В.* Уровни гомойотермии и гомойоосмии и вероятные причины, их определяющие // *Ж. общ. биол.* 2005. Т. 66. С. 344—348.
- [9] *Харрисон Дж., Уайнер Дж., Тэннер Дж., Барникот Н., Рейнольдс В.* Биология человека. М., 1979.
- [10] *Waddington C. H.* Canalization of development and the inheritance acquired characters // *Nature*. 1942. V. 150. N. 3811. P. 563—565.
- [11] *Галл Я. М.* Адаптивные модификации и естественный отбор (эволюционно-биологическое наследие Е. И. Лукина) // *Вестник ВОГ и С*, 2005. Т. 9. С. 534—539.
- [12] *Waddington C. H.* Principles of development and differentiation. New York, Macmillan, 1966.
- [13] *Волькенштейн И. В.* Биофизика. М., 1981.
- [14] *Шишкин М. А.* Эволюция как эпигенетический процесс // *Современная палеонтология*. Т. 2. М. 1988. С. 142—169.
- [15] *Наточин Ю. В.* Некоторые принципы эволюции функций на клеточном, органном и организменном уровнях (на примере почки и водно-солевого гомеостаза) // *Ж. общ. биол.* 1988. Т. 49. С. 291—303.
- [16] *Орбели Л. А.* Основные задачи и методы эволюционной физиологии // *Эволюционная физиология*. Ч. 1. Л., 1979. С. 12—23.
- [17] *Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И.* Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // *Ж. общ. биол.* 1990. Т. 51. С. 619—631.
- [18] *Пианка Э.* Эволюционная экология. М., 1981.
- [19] *Старобогатов Я. И., Левченко В. Ф.* Экоцентрическая концепция макроэволюции // *Ж. общ. биол.* 1993. С. 389—407.
- [20] *Лабас Ю. А., Хлебович В. В.* Фенотипическое окно генома и прогрессивная эволюция // *Соленостные адаптации морских организмов*. Л., 1976. С. 4—25.
- [21] *Levchenko V. F., Khartsiev V. E.* «The Life Demon» and autoregulation of evolutionary process // *Intern. J. Comp. Anticipatory Systems (Belgium)*. 2000. V. 10. P. 31—44 (см. также <http://www.evol.nw.labs/lab38/levchenko/articles/>).
- [22] *Лоренц К.* Год серого гуся. М., 1984.
- [23] *Мак-Фарленд Д.* Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М., 1988.
- [24] *Волович В. Г.* Человек в экстремальных условиях природной среды. М., 1980.
- [25] *Сорокин О. Г., Ушаков И. Б.* Возможности и перспективы использования оценки адаптационного потенциала в практической медицине // *Экология человека*. 2005. № 10. С. 1—8.
- [26] *Хлебович В. В.* Акклиматизация животных организмов. Л., 1981.

«ZONAL MODEL» OF DESCRIPTION OF HOMEOSTASIS

© V. A. Kotolupov* and V. F. Levchenko**

* Center of Systemic Medicine, Vipava, Slovenia;

** Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry. Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

ABSTRACT

In this work, peculiarities of functioning of living organisms, which are connected with the function of maintenance of homeostasis, are discussed. Many authors wrote about homeostasis, however from position, as a rule, of some particular concrete disciplines; this prevented from combining the already existing facts and concepts in terms of the common approach explaining physiological processes occurring in the organism as the integral system. Specifically, the insufficient attention, in our opinion, was paid to homeorhesis and analysis of such aspect of maintenance of homeostasis as use by the organism of multifunctional possibilities of organs and other structural-functional components. In this work, an attempt is made at compensating this gap: a new, «zonal» model of description of homeostasis is proposed, the already known regularities of functioning of living systems are considered, and their list is supplemented. In our opinion, this can promote solution of general problems of physiology and medicine and allows better understanding of organization of processes in living organisms. Besides, in terms of our approach, it is easier to explain some physiology changes occurring in the process of evolution.

Key words: homeostasis, homeorhesis, adaptation, homeostatic zone.