

УДК 613.98  
ББК 28.703  
М93

**Мушкамбаров Н.Н.**

**М93 Геронтология *in polemico*. — М.: ООО «Медицинское информационное агентство», 2011. — 472 с.: ил.**

ISBN 978-5-8948-1877-1

В монографии под острым полемическим углом зрения рассматриваются фундаментальные проблемы геронтологии. Сквозной темой идёт обсуждение вопроса об универсальности старения. Выдвигается концепция «АНЕРЕМ», главный тезис которой постулирует обязательное присутствие мейоза или мейозоподобного процесса в каждом или в одном из нескольких поколений любого биологического вида.

Подробному анализу и критике подвергаются многие устоявшиеся представления геронтологии — о втором начале термодинамики как «демоне» старения, «фундаментальные» корреляции между коэффициентами формулы Гомперца (наиболее известного математического выражения в геронтологии), эффект Хейфлика, теломеразная теория и др. Под критическим прицелом оказывается и ряд конкретных современных книг известных авторов.

Несколько глав представляют собой обзор старения животных — от пробионтов и простейших до млекопитающих, включая человека. Для человека рассмотрены также возрастные изменения в органах с неделящимися (мозг, сердце) и делящимися (кишечный эпителий, красный костный мозг) клетками.

Книга написана живым языком и будет интересна широкому кругу читателей.

Автор — доктор биологических наук, профессор кафедры гистологии Первого московского государственного медицинского университета им. И.М. Сеченова. Его предыдущие книги по биохимии, биофизике, физической химии, гистологии пользуются известностью и популярностью.

ISBN 978-5-8948-1877-1

© Мушкамбаров Н.Н., 2011

© Оформление. ООО «Медицинское информационное агентство», 2011

Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой-либо форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие

3

### Раздел 1. Центральная часть композиции, или в круге первом

Глава 1.1	Определение как булыжник, создающий круги	4
1.1.1.	ЧТО ТАКОЕ СТАРЕНИЕ?	4
1.1.2.	ЗАМЫСЕЛ КНИГИ	5
Глава 1.2	Проблема всеобщности: две позиции, две крепости	7
1.2.1.	ВЕЛИКОЕ ПРОТИВОСТОЯНИЕ	7
1.2.2.	«КРЕПОСТЬ» ИМЕНИ ВЕЙСМАНА: СТАРЕЮТ НЕ ВСЕ	7
1.2.2.1.	«Прямой» вариант «вейсманизма» (I)	7
1.2.2.2.	«Обратный» вариант «вейсманизма» II)	10
1.2.2.3.	Синтетический компромиссный вариант «вейсманизма»	10
1.2.3.	«КРЕПОСТЬ» ИМЕНИ ЭНГЕЛЬСА: СТАРЕЮТ ВСЕ	12
1.2.3.1.	Неудача термодинамической «атаки»	12
1.2.3.2.	Неудача биологической «атаки»	13
Глава 1.3	Концепция «АНЕРЕМ» (она же амейотическая «теория» старения)	16
1.3.1.	ШЕСТЬ ТЕЗИСОВ	16
1.3.2.	ПЕРВЫЕ ТЕЗИСЫ КОНЦЕПЦИИ	16
1.3.2.1.	Тезис о смысле жизни	16
1.3.2.2.	Тезис о превратностях судьбы (ДНК)	18
1.3.2.3.	Тезис о тщете усилий	20
1.3.3.	ТЕЗИС О ВОЛШЕБСТВЕ МЕЙОЗА	23
1.3.3.1.	Мужской гаметогенез (сперматогенез)	23
1.3.3.2.	Профаза первого деления мейоза	24
1.3.3.3.	Прикосновение к волшебству	26
1.3.3.3-1.	А что о старении сперматогенных клеток говорит мировая наука?	28
1.3.3.4.	Женский гаметогенез (оогенез): «женские штучки»	29
1.3.3.5.	Тройное волшебство или колдовство ведьм?	31
1.3.3.6.	Здоровый геном - здоровая клетка?	32
1.3.4.	ЗАВЕРШАЮЩИЕ ТЕЗИСЫ (О РЕКЕ ЖИЗНИ)	33
1.3.5.	ТОРЖЕСТВО МЕЙОЗА	34
1.3.5.1.	Размножение и эволюция	34
1.3.5.2.	О бессмертии клеток и клеточных линий	35
1.3.5.3.	Смешанный тип (III) размножения у инфузорий	36
1.3.5.4.	Другие схемы смешанных типов размножения у одноклеточных	38
1.3.5.5.	Кишечнополостные: и «бессмертие», и смешанный тип размножения (III)	40
1.3.5.6.	Планарии (плоские черви) и смешанный тип размножения (III)	42
1.3.5.7.	Коловратки и другие: смешанные типы размножения (III и IV), включающие партеногенез	43

1.3.6. КОНЦЕПЦИЯ «АНЕРЕМ»: СОМНЕНИЯ И ИТОГИ .....	46
1.3.6.1. Предварительные замечания .....	46
1.3.6.2. Обсуждение и критика тезисов I-II .....	47
1.3.6.3. Обсуждение и критика тезисов III-IV .....	48
1.3.6.4. Обсуждение и критика заключительных тезисов и общего вывода концепции .....	50
1.3.6.5. Экспериментальный тупик .....	52
1.3.7. МЕЙОТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА ОНКОГЕНЕЗА .....	54
1.3.7.1. Постепенное вживание в безумие гипотезы .....	54
1.3.7.2. Связь <b>онкогенеза</b> со старением .....	55
1.3.7.3. Краткое отступление о консерватизме новаторов .....	56
1.3.8. НАПОМИНАНИЕ О СВОИХ ДОЛГАХ .....	56
Глава 1.4 Природа и механизмы старения .....	58
1.4.1. ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ВАРИАТИВНОСТЬ ПОНЯТИЙ .....	58
1.4.1.1. Происхождение старения .....	58
1.4.1.2. Природа старения: определение и связь с происхождением старения .....	58
1.4.1.3. Варианты природы старения .....	59
1.4.1.4. Механизмы старения .....	61
1.4.1.5. Обязатность и факультативность применительно к происхождению, природе и механизмам старения .....	62
1.4.2. ВЛИЯНИЕ ГЕНОМА И СПОНТАННЫХ ФАКТОРОВ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ .....	64
1.4.2.1. Введение .....	64
1.4.2.2. Что можно понимать под продолжительностью жизни .....	64
1.4.2.3. Роль генома в определении -тах-ПЖо .....	65
1.4.2.4. Роль спонтанных факторов и генома в определении ПЖо .....	67
1.4.2.5. Гены, определяющие продолжительность жизни. «Гены старения» .....	70
1.4.2.6. «Гены жизни» .....	74
1.4.2.7. Метилирование ДНК как проявление «гена (или генов) жизни» .....	75
1.4.2.8. Импринтинг генов как одна из функций метилирования ДНК ... ..	76
1.4.2.9. Белки сиртуины и их гены .....	78
1.4.2.10. Гипотеза о том, что делает дифференцировку необратимой .....	80
1.4.3. ВЛИЯНИЕ РАЗНЫХ ГРУПП ГЕНОВ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ .....	82
1.4.3.1. Подразделение генов на 4 группы по их возможному влиянию на ПЖ .....	82
1.4.3.2. Гены группы I: эффекты выключения и гиперэкспрессии .....	83
1.4.3.3. Гены группы I: изменение в эволюции .....	84
1.4.3.4. Гены группы II .....	86
1.4.3.5. Гены группы III: эффекты выключения и гиперэкспрессии .....	88
1.4.3.6. Гены группы III: возможные механизмы влияния на ПЖо .....	89
1.4.3.7. К вопросу о генах группы IV: апоптоз и фенотоз .....	92
1.4.3.8. Группа IV: гены апоптоза .....	94
1.4.3.9. Попутное замечание об уверенности .....	96
1.4.3.10. Группа IV: гены фенотоза .....	97
1.4.4. СВЯЗЬ С ПЖо НЕКОТОРЫХ МАКРОПАРАМЕТРОВ ОРГАНИЗМА .....	99
1.4.4.1. Продолжительность жизни: связь с размерами (массой) тела ... ..	99
1.4.4.2. Продолжительность жизни: связь со скоростью энергообмена ..	101

1.4.5. КРЕАТИВНАЯ РЕТРОСПЕКТИВА ГЛАВЫ 1.4	103
1.4.5.1. Природа старения с позиций ЭСФОС: элементы, варианты их комбинации и новые характеристики ...	103
1.4.5.2. ЭСФОС: простейшие формулы для ПЖо	106
1.4.5.3. Дифференциация генов по влиянию на ПЖо	108
1.4.5.4. Перспективы увеличения ПЖо путём прямого воздействия на гены	НО
1.4.5.5. Перспективы увеличения ПЖо путём непрямого воздействия на гены	112
<b>Глава 1.5 Старение как падение жизненного потенциала</b>	<b>115</b>
<b>1.5.1. НАЧАЛО СТАРЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ. ЖИЗНЕННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ.</b>	<b>115</b>
1.5.1.1. Предварительный обзор вариантов	115
1.5.1.2. ЭСФОС: введение понятия «жизненный потенциал»	117
1.5.1.3. «Гуманитарный лик» жизненного потенциала	119
1.5.1.4. О суровости жизненного потенциала. Плюс несуровая жизнеспособность	122
1.5.1.5. ЭСФОС: иллюстрация монотонности ЖП и немонотонности Же	124
1.5.1.6. Же и ЖП: изменение в онтогенезе. Закрытие темы о начале старения	125
<b>1.5.2. ЭСФОС: СКОРОСТЬ СТАРЕНИЯ</b>	<b>126</b>
1.5.2.1. Ключевой параметр	126
1.5.2.2. Относительная скорость старения	128
1.5.2.3. Зачем нужна приведённая скорость старения	131
1.5.2.4. Сопоставление двух показателей скорости старения	134
1.5.2.5. Об изменении ПЖ <sub>0</sub> - с позиций ЭСФОС	136
<b>Глава 1.6 Смерть от старости как объект статистики</b>	<b>138</b>
<b>1.6.1. ПОНЯТИЕ СМЕРТНОСТИ</b>	<b>138</b>
1.6.1.1. Введение	138
1.6.1.2. Сила (интенсивность) смертности	139
1.6.1.3. Расчёты показателя и силы смертности	142
1.6.1.4. Составление таблиц дожития	143
1.6.1.5. Расчёт средней продолжительности жизни	145
1.6.1.6. Главная сила силы смертности	146
<b>1.6.2. ДИНАМИКА ВЫМИРАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ: КРАЙНИЕ ВАРИАНТЫ</b>	<b>147</b>
1.6.2.1. «Анархический» (А-) вариант: общее представление и математическое описание	147
1.6.2.2. А-вариант: возможные модели и интерпретации	149
1.6.2.3. «Тоталитарный» (Т-) вариант	151
<b>1.6.3. ДИНАМИКА ВЫМИРАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ: К-ВАРИАНТ. БЛЕСК И НИЩЕТА УРАВНЕНИЯ ГОМПЕРЦА-МЕЙКЕМА</b>	<b>153</b>
1.6.3.1. Как меняется сила смертности и как это интерпретировать	153
1.6.3.2. Кажущаяся жизнеспособность и теоретические разногласия с Гомперцем	155
1.6.3.3. Возрастная динамика основных характеристик популяции	157
1.6.3.4. От зависимости $\ln M(t)$ - к формуле Гомперца и далее	160
1.6.3.5. Коэффициенты формулы Гомперца и корреляция Стрелера-Милдвана	163
1.6.3.6. Критика концепции Стрелера-Милдвана	165

1.6.3.7. О стабильности параметров уравнения Гомперца в течение жизни популяции .....	167
1.6.3.8. Коэффициенты формулы Гомперца-Мейкема .....	169
1.6.3.9. Результаты, полученные Гавриловыми с помощью формулы Гомперца-Мейкема .....	171
1.6.3.10. Важнейшая закономерность, установленная Гавриловыми: компенсационный эффект смертности .....	173
1.6.3.11. О стабильности параметров формулы Гомперца-Мейкема: финал .....	175
1.6.3.12. Подведение итогов: Да, Нет, Нет, Нет! .....	176

## **Раздел 2. Промежуточная часть композиции, или в круге втором**

<b>Глава 2.1 Реабилитация термодинамики .....</b>	<b>179</b>
2.1.1. ВВЕДЕНИЕ .....	179
2.1.1.1. Две точки зрения на роль термодинамики в старении .....	179
2.1.1.2. О чём же будет эта глава? .....	180
2.1.2. ИСХОДНЫЕ ПОНЯТИЯ И ПЕРВОЕ НАЧАЛО ТЕРМОДИНАМИКИ .....	183
2.1.2.1. Термодинамические системы, их состояния и характеристики ..	183
2.1.2.2. Термодинамические процессы .....	185
2.1.2.3. «Фигуранты» первого начала термодинамики и само это начало .....	188
2.1.2.4. Энтальпия .....	190
2.1.2.5. Причём тут геронтология? .....	192
2.1.3. ЭНТРОПИЯ И ВТОРОЕ НАЧАЛО ТЕРМОДИНАМИКИ .....	194
2.1.3.1. Моя интерпретация второго начала .....	194
2.1.3.2. Изолированные системы, и Вселенная как одна из них .....	195
2.1.3.3. Продолжение изложения второго начала. Чем измерить энтропию? .....	196
2.1.3.4. Абсолютная энтропия и третье начало термодинамики. ....	198
2.1.3.5. Изменение энтропии при изменении концентрации вещества ...	200
2.1.3.6. Статистическая природа энтропии .....	201
2.1.3.7. Статистические формулы расчёта энтропии. ....	204
2.1.3.8. Энергия Гиббса как термодинамический критерий изобарно-изотермических процессов .....	205
2.1.3.9. Гуманизм энтропии .....	207
2.1.4. ЭНЕРГИЯ ГИББСА ХИМИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ .....	208
2.1.4.1. Что нам ждать от формулы Вант-Гоффа .....	208
2.1.4.2. Формула Вант-Гоффа и определение $\Delta G_{рп}$ .....	209
2.1.4.3. Формула Вант-Гоффа и зависимость $\Delta G_{рп}$ от концентраций ...	211
2.1.4.4. Практический расчёт $\Delta G$ реакций .....	213
2.1.4.5. Практический расчёт $\Delta G$ веществ .....	215
2.1.4.6. Термодинамика и метаболизм .....	216
2.1.4.7. Вместо заключения к главе 2.1 .....	219
<b>Глава 2.2 Эволюция старения .....</b>	<b>220</b>
2.2.1. ВВЕДЕНИЕ .....	220
2.2.1.1. Релаксация и планы на будущее .....	220
2.2.1.2. Былое (без дум) .....	221
2.2.1.3. На подступах к эволюции старения .....	222

2.2.2. ПЕРВЫЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ И ИХ ОТНОШЕНИЕ К СТАРЕНИЮ . . . . .	224
2.2.2.1. Прокариоты и их сообщества . . . . .	224
2.2.2.2. Маты и старение . . . . .	226
2.2.2.3. Появление одноклеточных оукариот . . . . .	228
2.2.3. ПОЯВЛЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ. ТЕОРИЯ МАХРУШИНА- БОЙКО О ВОЗНИКНОВЕНИИ СТАРЕНИЯ И ОНКОГЕНЕЗА . . . . .	229
2.2.3.1. Появление колониальных многоклеточных организмов . . . . .	229
2.2.3.2. Модульные и унитарные организмы . . . . .	231
2.2.3.3. Появление старения и онтогенеза в эволюции, согласно теории Махрушина-Бойко . . . . .	233
2.2.3.4. Критика теории в вопросе о появлении старения в эволюции . . . . .	235
2.2.3.5. Критика теории в вопросе о существовании старения и онкогенеза . . . . .	237
2.2.4. УМНОЖЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ СТАРЕНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ . . . . .	238
2.2.4.1. Теория Бойко: призрак второго «эшелона» старения . . . . .	238
2.2.4.2. Теория Бойко: третий «эшелон», пришедший ниоткуда . . . . .	240
2.2.4.3. На подступах к четвёртому «эшелону». Теория В.Зуева . . . . .	242
2.2.4.4. Теория Бойко: четвёртый «эшелон» . . . . .	243
2.2.4.5. Впечатления о четвёртом эшелоне . . . . .	245
2.2.4.6. Подведение итогов . . . . .	246
<b>Глава 2.3. Старение в эволюции. Беспозвоночные . . . . .</b>	<b>249</b>
2.3.1. СТАРЕНИЕ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ: НАПОМИНАНИЕ О ПРОШЛОМ . . . . .	249
2.3.1.1. Очередная релаксация. Человеколюбие автора . . . . .	249
2.3.1.2. Самое-самое из уже обсуждавшегося . . . . .	250
2.3.1.3. Самое-самое из уже сделанных выводов . . . . .	251
2.3.2. СТАРЕНИЕ НЕМАТОД - ВЫСШИХ ИЗ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ . . . . .	252
2.3.2.1. Червячок <i>C. elegans</i> : жизнь и заслуги перед наукой . . . . .	252
2.3.2.2. Интерференция РНК и изучение с её помощью влияния генов на ПЖо . . . . .	254
2.3.3. СТАРЕНИЕ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ - НИЗШИХ ИЗ ВЫСШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ . . . . .	256
2.3.3.1. Дождевые черви и пиявки: связь ПЖо со способностью к регенерации . . . . .	256
2.3.3.2. Почему нерегенерирующие пиявки живут не меньше, чем регенерирующие дождевые черви . . . . .	258
2.3.4. СТАРЕНИЕ РАКООБРАЗНЫХ ИЗ ТИПА ЧЛЕНИСТОНОГИХ . . . . .	259
2.3.4.1. Дафнии: зависимость ПЖо от температуры и «правильного» голодания . . . . .	259
2.3.4.2. Дафнии и другие рачки: плодовитость как функция и как аргумент . . . . .	260
2.3.5. СТАРЕНИЕ НАСЕКОМЫХ ИЗ ТИПА ЧЛЕНИСТОНОГИХ. ДРОЗОФИЛА . . . . .	262
2.3.5.1. Насекомые и, в частности, тараканы: тотальная постмитотичность и зависимость ПЖо от плодовитости . . . . .	262
2.3.5.2. Дрозофилы: кариотип и детерминация пола . . . . .	263
2.3.5.3. Дрозофилы: влияние пола, кариотипа и мутаций на ПЖо . . . . .	266
2.3.5.4. Дрозофилы: особые состояния хромосом . . . . .	267
2.3.5.5. Дрозофилы: чувствительность к различным воздействиям . . . . .	269
2.3.6. СТАРЕНИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ ИЗ КЛАССА НАСЕКОМЫХ. ПЧЁЛЫ . . . . .	271
2.3.6.1. Пчёлы и др.: приоритет нейронов в старении . . . . .	271
2.3.6.2. Пчёлы: радикальная зависимость ПЖо имаго от статуса особи в семье . . . . .	272

2.3.6.3. Пчёлы: осмысление радикальных различий ПЖо пчёл одной семьи .....	274
2.3.6.4. Пчёлы: механизмы радикального изменения ПЖо имаго .....	275
2.3.6.5. Пчелиные уроки .....	277
2.3.7. СТАРЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ .....	280
2.3.7.1. Общие сведения .....	280
2.3.7.2. Биология «нестареющей» жемчужницы .....	281
2.3.7.3. Биология жемчужницы: осмысление .....	283
2.3.8. СТАРЕНИЕ ИГЛОКОЖИХ .....	284
2.3.8.1. Первые среди равных .....	284
2.3.8.2. Из чего они состоят? .....	285
2.3.8.3. Геном и иммунная система у морских ежей .....	287
<b>Глава 2.4. Старение в эволюции.</b>	
Хордовые животные (кроме млекопитающих) .....	289
2.4.1. СТАРЕНИЕ ЖИВОТНЫХ С ХОРДОЙ, НО БЕЗ ПОЗВОНОЧНИКА .....	289
2.4.1.1. Ориентируемся в систематике .....	289
2.4.1.2. Ланцетник из подтипа головохордовых .....	289
2.4.1.3. Представители подтипа оболочников .....	290
2.4.1.4. Какие сенсации можно ждать в отношении оболочников? .....	292
2.4.2. СТАРЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ. НАДКЛАСС РЫБ .....	293
2.4.2.1. Виды рыб по отношению к старению. Потенциально нестареющие рыбы .....	293
2.4.2.2. Потенциально стареющие рыбы .....	295
2.4.2.3. Рыбы с запрограммированной гибелью. Жизнь и смерть лососевых рыб .....	296
2.4.2.4. Лососевые рыбы: механизм саморазрушения и его блокировка оперативным способом .....	298
2.4.2.5. Лососевые рыбы: блокировка фенотоза личинками жемчужницы .....	299
2.4.2.6. Что это – счастливая находка или заблуждение? .....	302
2.4.3. СТАРЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ. КЛАССЫ АМФИБИЙ, РЕПТИЛИЙ И ПТИЦ .....	302
2.4.3.1. Большая информационная яма .....	302
2.4.3.2. АРГП: немного о размножении .....	303
2.4.3.3. Амфибии и рептилии: немного о регенерации .....	305
2.4.3.4. Холоднокровные (в т.ч. амфибии и рептилии): зимняя спячка ...	307
2.4.3.5. Амфибии и рептилии: ПЖо и старение .....	309
2.4.3.6. О влиянии зимней спячки на ПЖо животных .....	311
2.4.3.7. Зимняя спячка (продолжение) и летаргический сон .....	313
2.4.3.8. И немного - о птицах .....	314
2.4.4. К ЧИТАТЕЛЮ .....	317
<b>Глава 2.5. Старение у млекопитающих: морфология, физиология и биохимия плохо обновляемых тканей .....</b>	<b>318</b>
2.5.1. И ЕЩЁ НЕМНОГО НЕФОРМАЛЬНОГО .....	318
2.5.2. НЕРВНАЯ СИСТЕМА В ОНТОГЕНЕЗЕ (цитология и морфология) .....	319
2.5.2.1. Нейроны: ключевые свойства и организация .....	319
2.5.2.2. Нейрогенез у взрослых .....	320
2.5.2.3. Нейроглия и сосуды мозга как объекты подозрения .....	322
2.5.2.4. Эмбриональный нейрогенез: происхождение бластных клеток нервной ткани .....	323
2.5.2.5. Созревание клеток нервной ткани .....	325

2.5.2.6. Старение нервной системы.....	326
2.5.2.7. Старение нервной системы: уточняющие вопросы.....	329
2.5.3. НЕРВНАЯ СИСТЕМА В ОНТОГЕНЕЗЕ (физиология и биохимия).....	331
2.5.3.1. Два слова - о функциональных особенностях стареющей нервной системы.....	331
2.5.3.2. Передача нервных сигналов в норме и при старении. Контакты и медиаторы.....	332
2.5.3.3. Передача нервных сигналов в норме и при старении. Рецепторы.....	333
2.5.3.4. Неспецифические биохимические изменения в стареющей нервной системе.....	335
2.5.3.5. Образование и расход энергии в мозгу.....	336
2.5.3.6. NO в нервной системе как мессенджер и как фактор старения ..	337
2.5.3.7. NO в качестве внутриклеточного мессенджера в ЦНС.....	338
2.5.3.8. Другие функции NO в нервной системе и возможная их связь со старением.....	339
2.5.4. МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ И СТАРЕНИЕ.....	341
2.5.4.1. Основные структурные элементы МТ и «фронты старения».....	341
2.5.4.2. Роль нервной системы в управлении мышечных сокращений ..	341
2.5.4.3. Способности разных МТ к самообновлению и регенерации ..	344
2.5.4.4. Сердечная МТ и сердце в целом: развитие и структура ..	345
2.5.4.5. Сердечная МТ и сердце в целом: стволовые клетки и старение..	348
2.5.4.6. Сердечная МТ: структура и обмен при старении.....	350
2.5.4.7. Миокард: функционирование при старении.....	352

## Глава 2.6. Старение у млекопитающих:

неоднократно обновляемые ткани.....	354
2.6.1. ВВЕДЕНИЕ.....	354
2.6.1.1. Разнообразие обновляемых тканей.....	354
2.6.1.2. Общие свойства обновляемых тканей.....	354
2.6.1.3. В чём проблемы?.....	355
2.6.2. КИШЕЧНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ И ЕГО СТАРЕНИЕ.....	356
2.6.2.1. Эпителий тонкой кишки как наиболее быстро обновляющаяся ткань.....	356
2.6.2.2. Эпителий тонкой кишки при старении.....	357
2.6.3. КОЖА И ЕЁ СТАРЕНИЕ.....	360
2.6.3.1. Эпидермис как наиболее сложный вид эпителия.....	360
2.6.3.2. Старение эпидермиса.....	362
2.6.3.3. Дерма как типичный представитель соединительных тканей ..	363
2.6.3.4. Старение дермы.....	364
2.6.4. СТАРЕНИЕ СОСУДОВ.....	365
2.6.4.1. Сосуды: основные компоненты.....	365
2.6.4.2. Эндотелий как объект стратегического значения.....	366
2.6.4.3. Обновление эндотелия и старение сосудов.....	368
2.6.4.4. Почему не следует считать эндотелий единственным исходным субстратом старения.....	369
2.6.4.5. Выводы и обобщения.....	370
2.6.5. КРАСНЫЙ КОСТНЫЙ МОЗГ, КРОВЬ И ИХ СТАРЕНИЕ.....	371
2.6.5.1. Общие сведения о ККМ.....	371
2.6.5.2. Расхождение клеток по разным направлениям.....	372
2.6.5.3. Сколько раз делятся ГСК? Постановка проблемы.....	374



2.6.5.4. Сколько раз делятся ГСК? Принцип расчёта .....	375
2.6.5.5. Сколько раз делятся ГСК? Результаты расчёта .....	377
2.6.5.6. Старение красного костного мозга и крови .....	379
2.6.6. ДВА ТИПА СТАРЕНИЯ И СТАРЕНИЕ ГОНАД .....	381
2.6.6.1. Два типа тканей - два типа старения .....	381
2.6.6.2. Организация сперматогенеза у взрослых .....	382
2.6.6.3. Организация оогенеза у взрослых .....	383
2.6.6.4. Старение гонад .....	384

### **Раздел 3. Периферическая часть композиции, или в круге третьем**

Глава 3.1 Лимит Хейфлика и теломерная теория старения .....	386
3.1.1. МАЯТНИК ПАРАДИГМ (о предельной продолжительности клеточных делений) .....	386
3.1.1.1. Наш старый знакомый - А. Вейсман: деления клеток ограничены .....	386
3.1.1.2. Эпоха Карреля: клетки делятся бесконечно .....	387
3.1.1.3. Эпоха Хейфлика: деления клеток ограничены пределом .....	388
3.1.1.4. Эпоха стволовых клеток: «компромисс Карреля-Хейфлика» .....	390
3.1.1.5. Бессмертны ли СК, или что остаётся от Карреля? .....	390
3.1.1.6. А есть ли лимит, или что остаётся от Хейфлика? .....	391
3.1.2. КЛУБОК ИДЕЙ - ВЕРНЫХ И СОМНИТЕЛЬНЫХ (типичные представления о теломерах и их роли в старении) .....	393
3.1.2.1. Введение .....	393
3.1.2.2. Почему укорачиваются теломеры? .....	394
3.1.2.3. Что сделал первооткрыватель - А.М. Оловников .....	395
3.1.2.4. Распределение теломер по числу укорочений .....	397
3.1.2.5. Какое же состояние теломер является критическим? .....	399
3.1.2.6. О связи между длиной теломер и числом делений .....	400
3.1.2.7. Теломеры как предчувствие теломеразы .....	402
3.1.2.8. Теломераза как пример остроумного конструкторского решения .....	403
3.1.2.9. Что останавливает теломеразу? .....	406
3.1.3. ГРЁЗЫ НЫНЕШНЕГО ВРЕМЕНИ .....	407
3.1.3.1. «Чем слово наше отзовётся?» .....	407
3.1.3.2. Новое слово на старый лад .....	408
3.1.3.3. Метаморфоз теории .....	409
3.1.3.4. Итог: три шага вперёд и три шага назад .....	410
Глава 3.2 О математическом моделировании в геронтологии .....	412
3.2.1. ОБЩИЕ ВПЕЧАТЛЕНИЯ .....	412
3.2.2. ВЫВЕДЕНИЕ ФОРМУЛЫ ГОМПЕРЦА ДЛЯ ПОТЕНЦИАЛЬНО НЕСТАРЕЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ .....	414
3.2.2.1. Формулировка задачи и полученных выводов .....	414
3.2.2.2. Описание и критика модели. Первый этап .....	415
3.2.2.3. Описание и критика модели. Второй этап .....	417
3.2.2.4. Описание и критика модели. Третий этап .....	419
3.2.3. НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К МОДЕЛИРОВАНИЮ СТАРЕНИЯ .....	420
3.2.3.1. Использование формулы Гомперца и её модификаций .....	420
3.2.3.2. От популяций - к индивидуумам. И обратно .....	422
3.2.3.3. Индивидуальные показатели продолжительности жизни .....	423

	и вероятное™ смерти	
3.2.3.4.	И ещё об индивидуальных показателях дожития и смертности..	425
3.2.3.5.	Гомеостатический подход к старению.	
	I. В центре внимания - кислород .....	426
3.2.3.6.	Гомеостатический подход к старению.	
	II. Продолжение.....	427
3.2.3.7.	Составление и анализ систем дифференциальных уравнений ...	429
3.2.4.	НЕКОТОРЫЕ ИДЕИ, РАЗВИВАЕМЫЕ ПРИ МАТЕМАТИЧЕСКОМ МОДЕЛИРОВАНИИ В ГЕРОНТОЛОГИИ ....	430
3.2.4.1.	Критерии эволюционного успеха, учитывающие только плодовитость самок .....	430
3.2.4.2.	Комбинированный критерий эволюционного успеха. ....	432
3.2.4.3.	Гормезис.....	433
3.2.4.4.	Иммунная система человека: Т-клетки при старении организма .....	435
Глава 3.3	От истины - до сенсации, от науки - до шарлатанства .....	438
3.3.1.	ВЫСОКАЯ МАТЕРИЯ .....	438
3.3.2.	Г.Ю. ШМИДТ: ЕГО БРОШЮРЫ И ИХ ГЕРОИ .....	439
3.3.2.1.	Брошюры П.Ю.Шмидта .....	439
3.3.2.2.	И.И. Мечников и 108-й рудимент.....	440
3.3.2.3.	Проф. Е. Штейнах: гормоны и оперативное <i>омоложение</i> .....	443
3.3.2.4.	С. Воронов: тоже гормоны и оперативное <i>омоложение</i> .....	445
3.3.2.5.	Почему сейчас так никто не омолаживается?.....	446
3.3.3.	НЕПОСТИЖИМОЕ .....	448
3.3.3.1.	Цитата .....	448
3.3.3.2.	Другой источник .....	449
3.3.3.3.	Самое-самое .....	450
<b>Послесловие</b>		453
<b>Литература</b>		454