

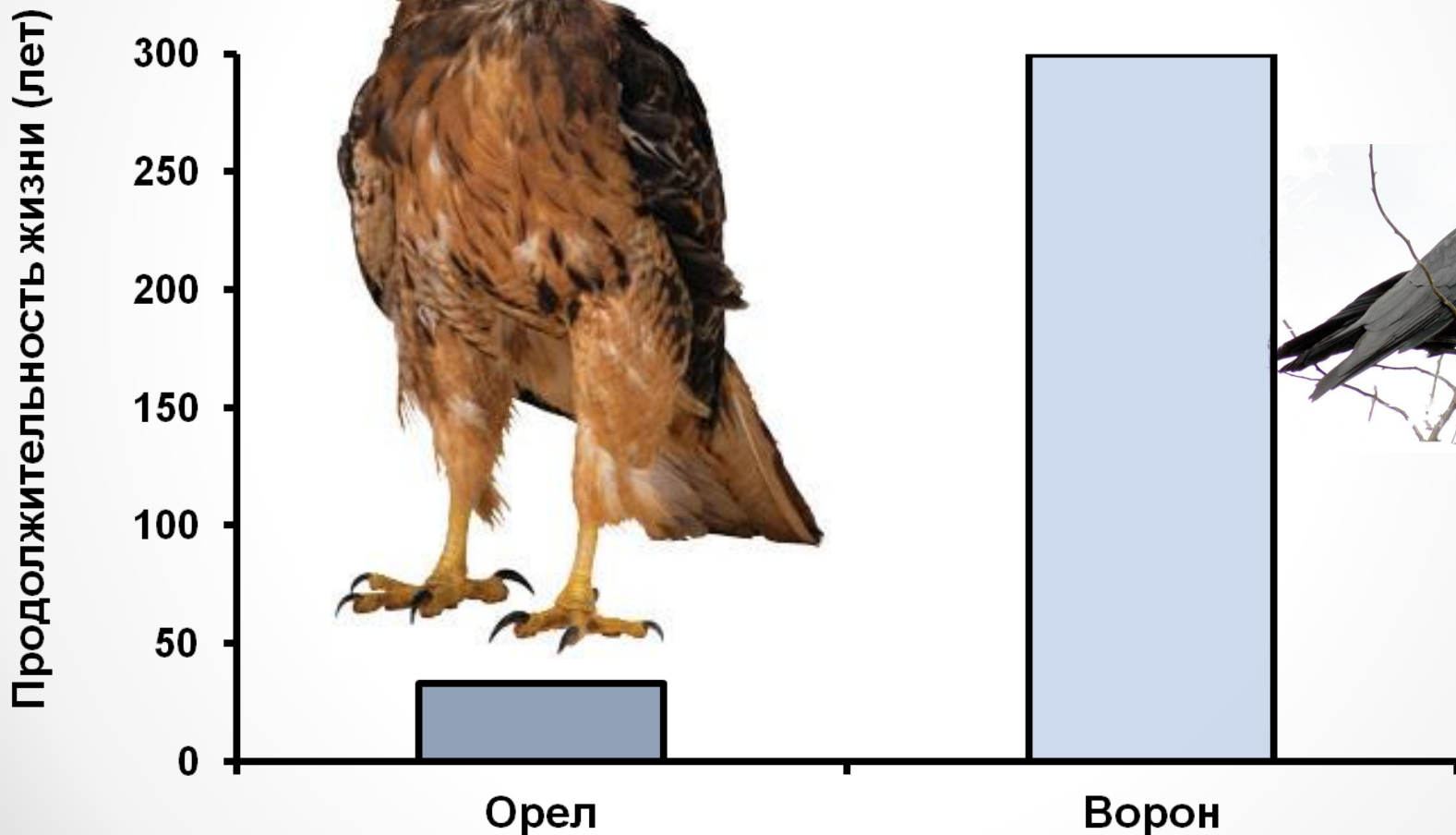
Модификация онтогенеза: причины и следствия



Определения:

- **Адаптационная стратегия** «life history» - поведенческие, физиологические и анатомические адаптации, которые в большей или меньшей степени напрямую влияют на выживаемость и репродуктивный успех» (Ricklefs, Wikelski, 2002).
- «Эволюционный смысл» адаптационной стратегии состоит в оптимизации распределения ресурсов организма для достижения максимальной приспособленности.

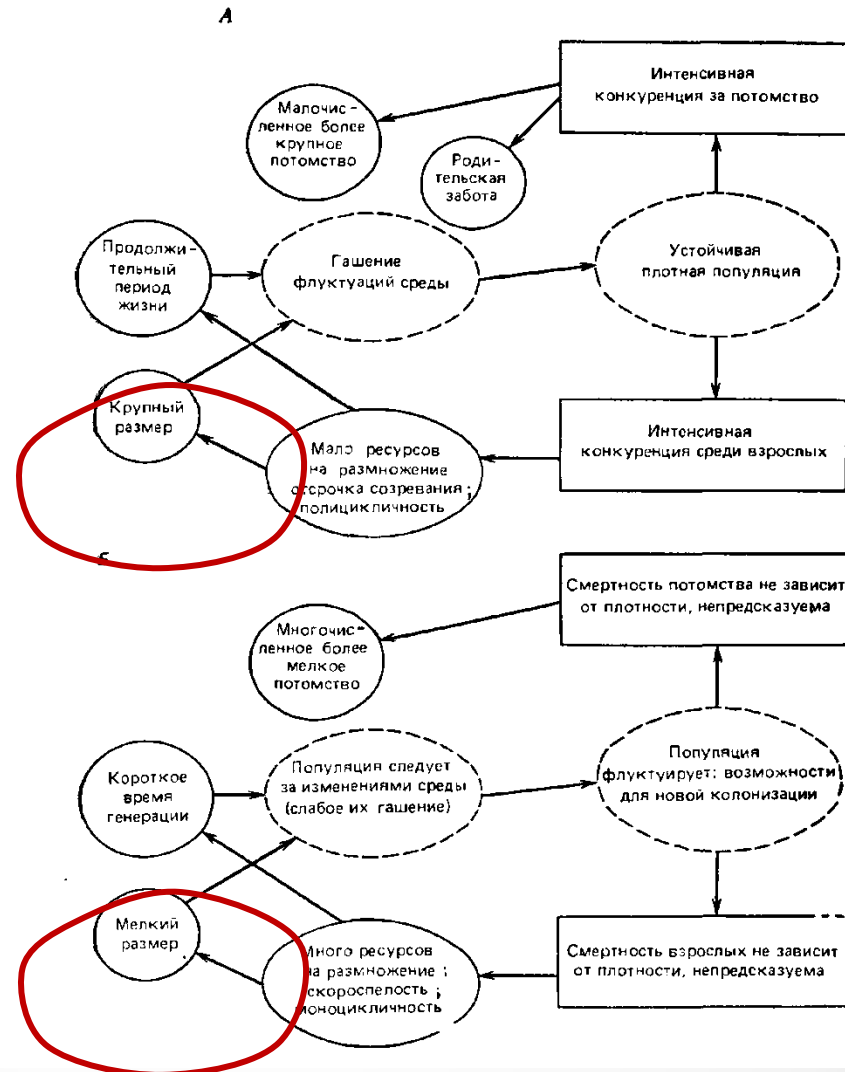
Варианты онтогенетических программ (по: Пушкин, 1836)



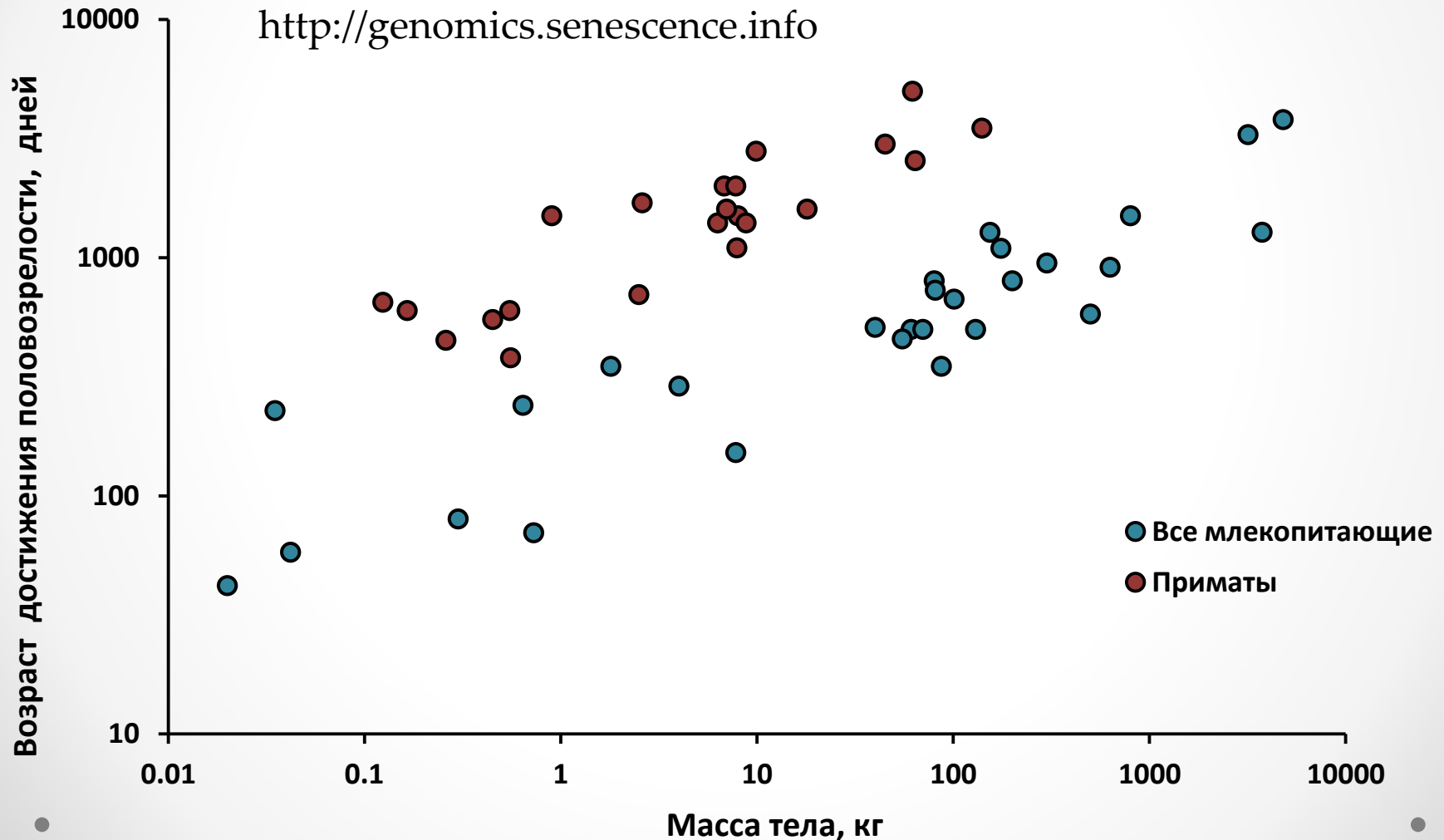
Варианты онтогенетических программ (по: Бигон и др. 1989)

K - стратегия

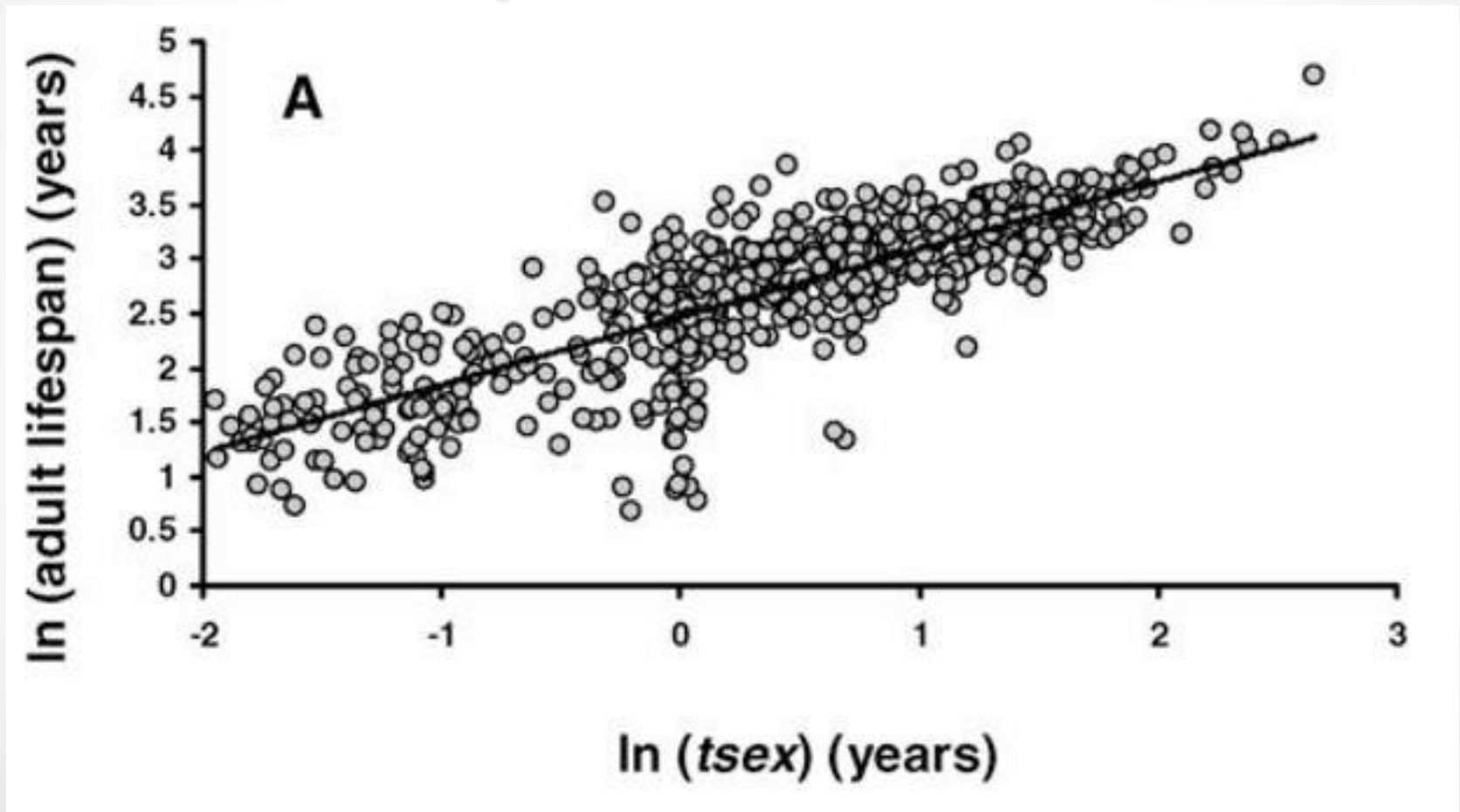
r - стратегия



Распределение репродуктивных усилий в онтогенезе: крупные виды созревают позже

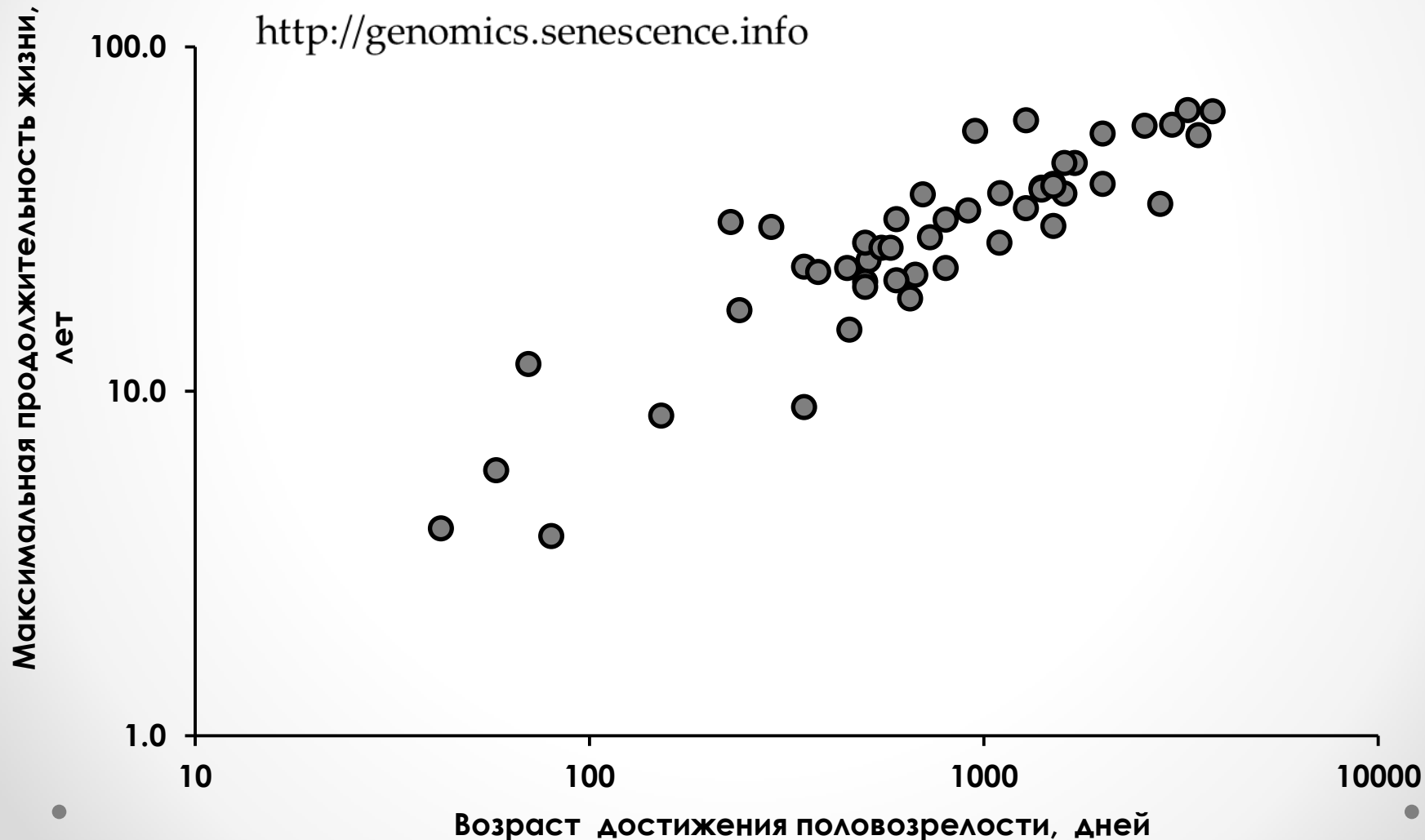


Зависимость между возрастом полового созревания и продолжительностью «взрослой» жизни



По: De Magalhaes et al., 2007

Соотношение между возрастом полового созревания и общей продолжительностью жизни



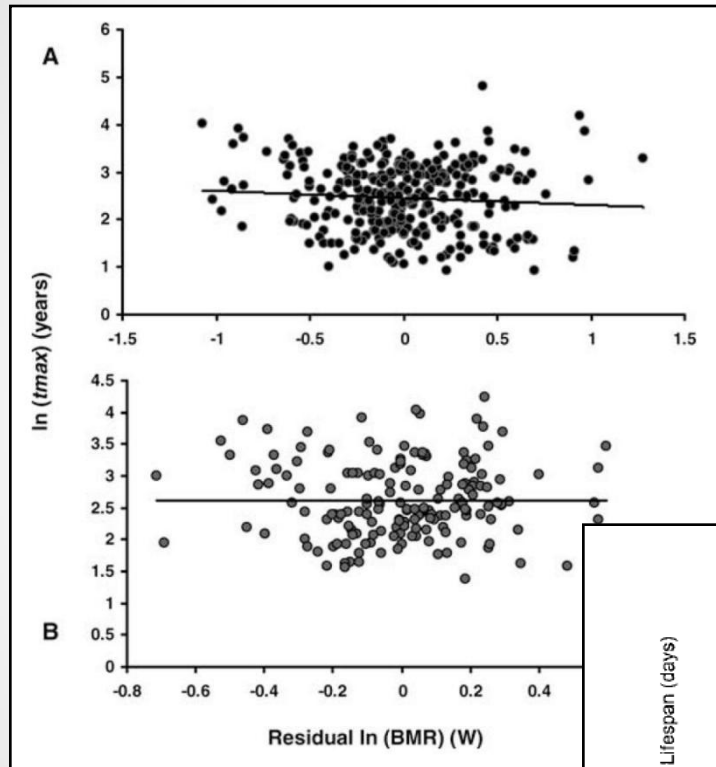
Теория скорости жизни предполагает отрицательную зависимость продолжительности жизни от интенсивности энергообмена



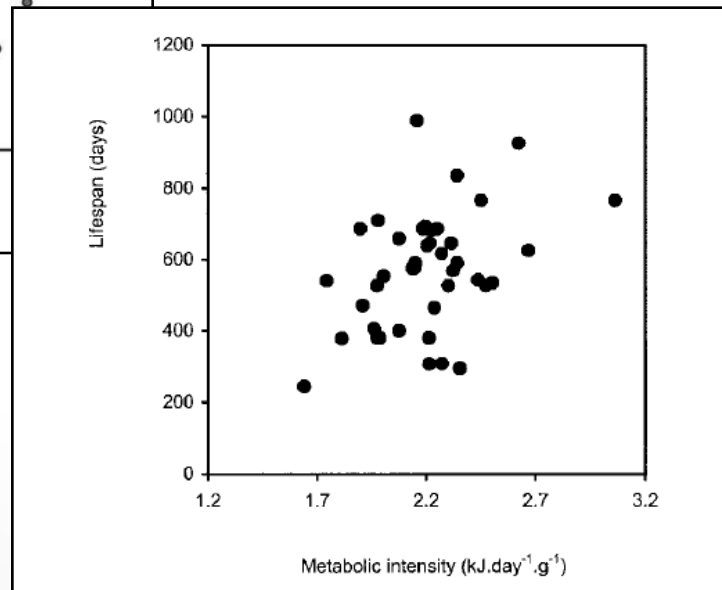
- 1860 - Майкл Фарадей: *"the candle that burns twice as bright burns half as long"*
- 1928 - Pearl, R. The Rate of Living – обратная зависимость между продолжительностью жизни и энергообменом
- 1961 - Kleiber, M. The Fire of Life. Обратная зависимость между энергообменом и размерами
- 1956 – Harman, D. Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry. Молекулярный механизм - свободно-радикальное окисление
- 1984 – Calder W. Size, function and life history. Константа числа сердечных сокращений равна 955 787 040



Не все эмпирические данные согласуются с теорией скорости жизни



- Корректный статистический анализ показал отсутствие непосредственной зависимости между основным обменом и продолжительностью жизни у млекопитающих и птиц (De Magalhaes et al., 2007)



Активные особи живут дольше малоподвижных (Speakman et al., 2002; Selman et al., 2008)

**Заложена ли в онтогенетической
программе продолжительность
жизни?**

Определения:

- **Модификация онтогенеза** - адаптивная изменчивость продолжительности отдельных его этапов, позволяющая достичь оптимального распределения репродуктивных усилий во времени
- **Поливариантность онтогенеза** – дискретная изменчивость, обусловленная временной неоднородностью действия факторов среды (например – сезонностью)

Поливариантные онтогенетические программы. Чешуекрылые



Эти виды имеют две сезонных генерации, продолжительность жизни которых зависит от времени вылета имаго

Поливариантные онтогенетические программы. Таежный клещ



Поливариантные онтогенетические программы. *Caenorhabditis elegans*



В благоприятных условиях (15°C – 20°C) проходит 4 личиночные стадии (L1–L4) за 3–5 дней. Взрослая особь живет 2-3 недели. В неблагоприятных условиях (переуплотнение, дефицит пищи, некомфортная температура), личинка переходит в специализированную стадию (dauer), которая может жить несколько месяцев. При восстановлении нормальных условий превращается в имаго с нормальным циклом (Cassada, Russell, 1975)

Поливариантные онтогенетические программы. Мышевидные грызуны.

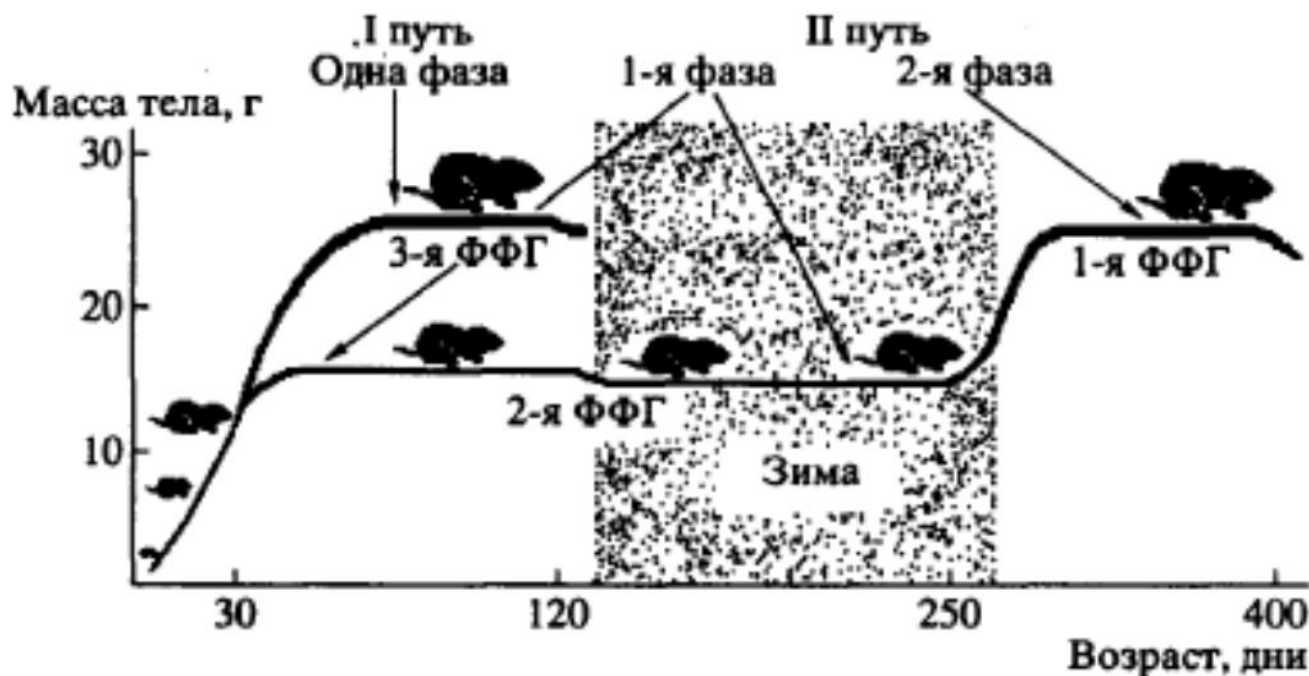


Рис. 1. Схема двух путей онтогенетического развития мышевидных грызунов.

Из: Оленев, 2002

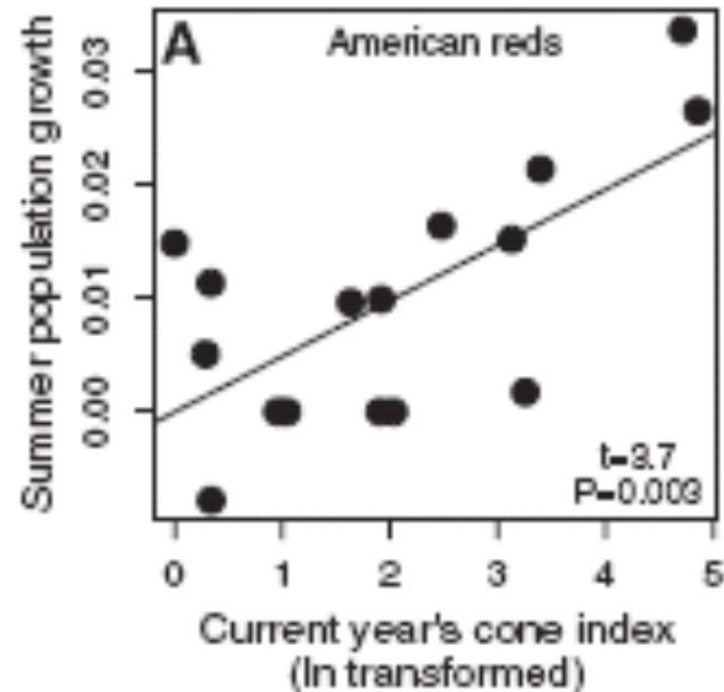
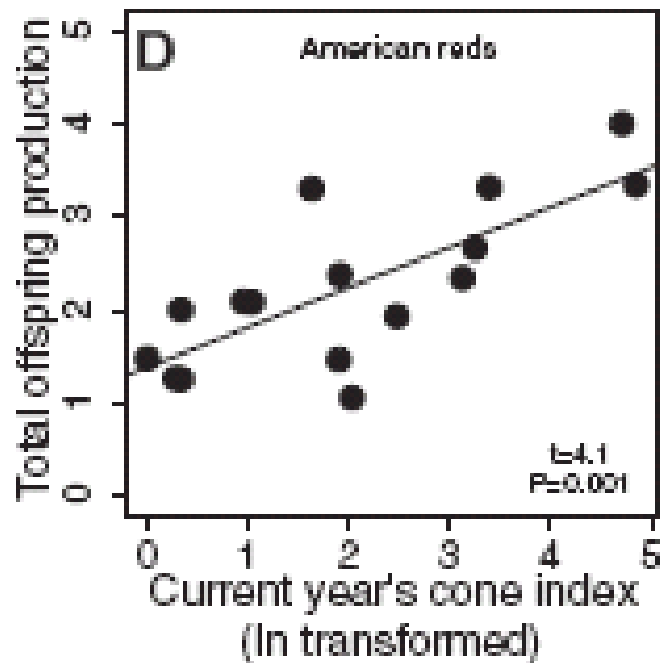
Поливариантные онтогенетические программы: репродуктивное разделение труда



Поливариантный онтогенез: ultimate and proximal reasons

- **Эволюционные предпосылки:**
 - «Возрастной кросс» повышает генетическую гетерогенность популяции
 - В неблагоприятных условиях организм переводится в «аварийную» (emergency) стадию онтогенеза, что повышает его шансы на выживание
 - «Не все яйца находятся в одной корзине»
 - Репродуктивное разделение труда (у социальных видов)

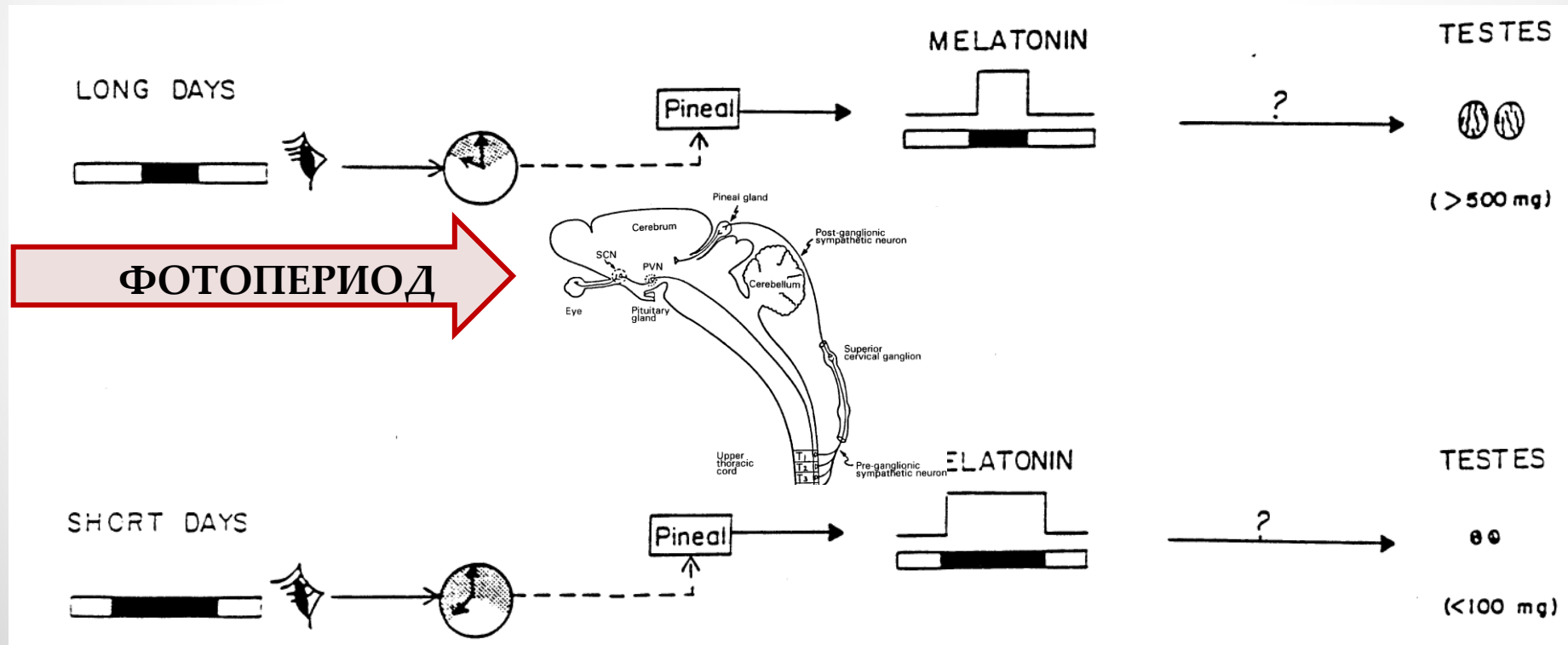
Распределение репродуктивных усилий: интенсивность размножения зависит от состояния кормовой базы



- У сезонно - размножающихся видов сезон размножения совпадает с периодом наибольшей доступности кормов
- - В неблагоприятные годы размножение прекращается •

Физиологические механизмы модификации онтогенеза

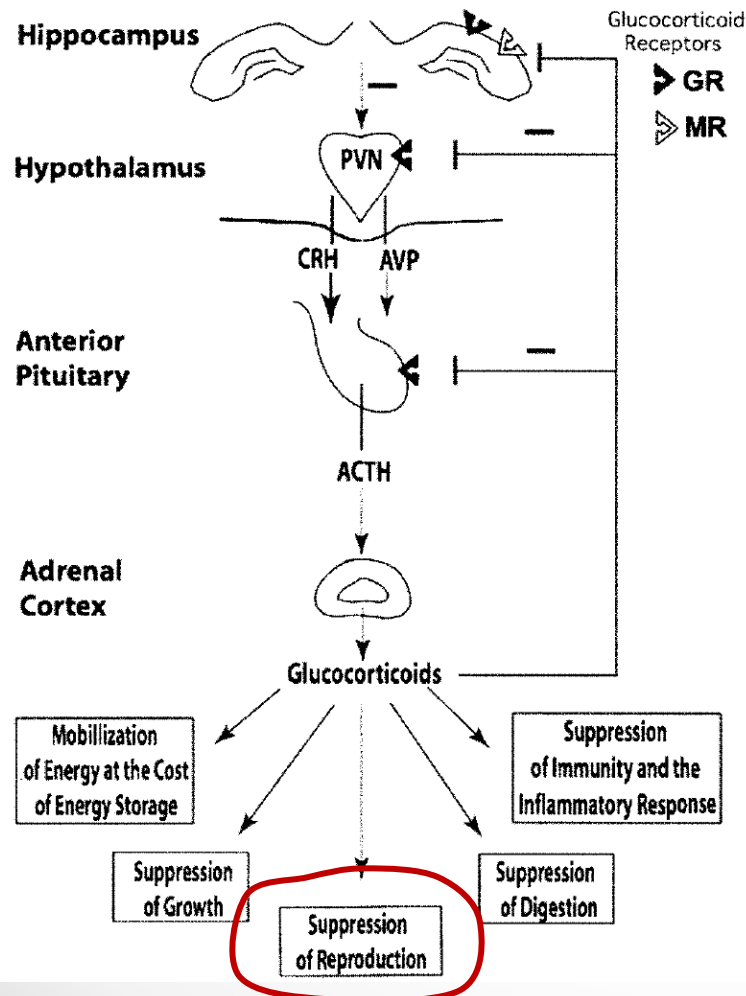
1. Фотопериодический контроль полового созревания



По: Goldman, 1999

Физиологические механизмы модификации онтогенеза

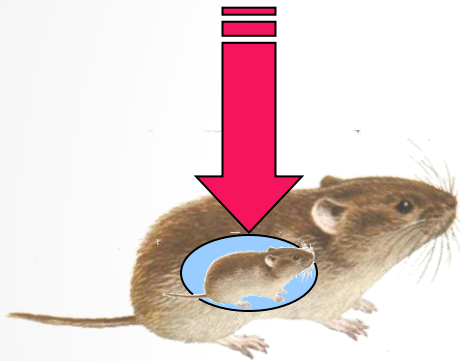
2. Стресс - реакция



Гипоталамо-
гипофизарно-
надпочечниковая ось
И эффекты ее
активации
(По: Boonstra, 2005)

Физиологические и поведенческие последствия пренатального стресса

СТРЕСС



Гипоксия плода

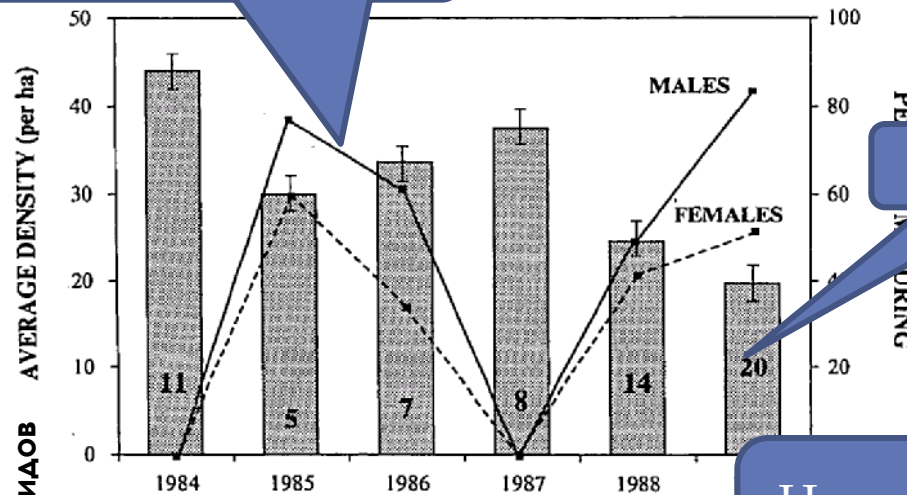
Дисбаланс развития
нейроэндокринного комплекса

(Роде и др., 1990; Науменко,
Дыгало, 1990; Чернявский,
Лазуткин, 2004; Владимирова 2007)

- Снижение стресс-реактивности (Науменко и др., 1990)
- Модификация репродуктивной системы самцов (Серова, 1990)
- Замедление полового созревания Marchlewska-Koj et al., 2003a)
- Ослабление социальной конкурентоспособности (Weinstock, 1997; Marchlewska-Koj et al., 2003b)
- Снижение запаховой привлекательности для половых партнеров (Marchlewska-Koj et al., 2003a)
- Снижение фертильности (Crump, Chevins, 1989)
- Гибель эмбрионов (Евсиков и др., 2002)

Подавление полового созревания красной полевки в годы пика численности популяции

Доля половозрелых

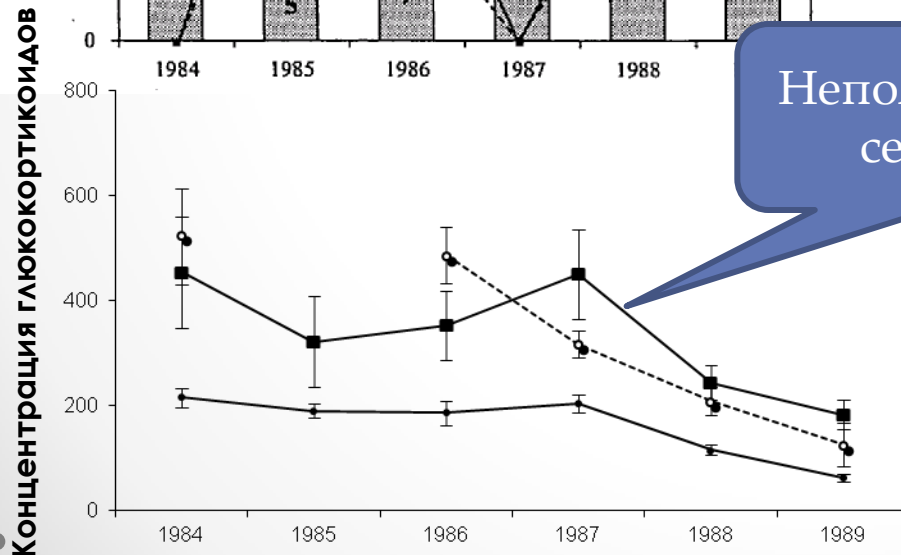


Плотность

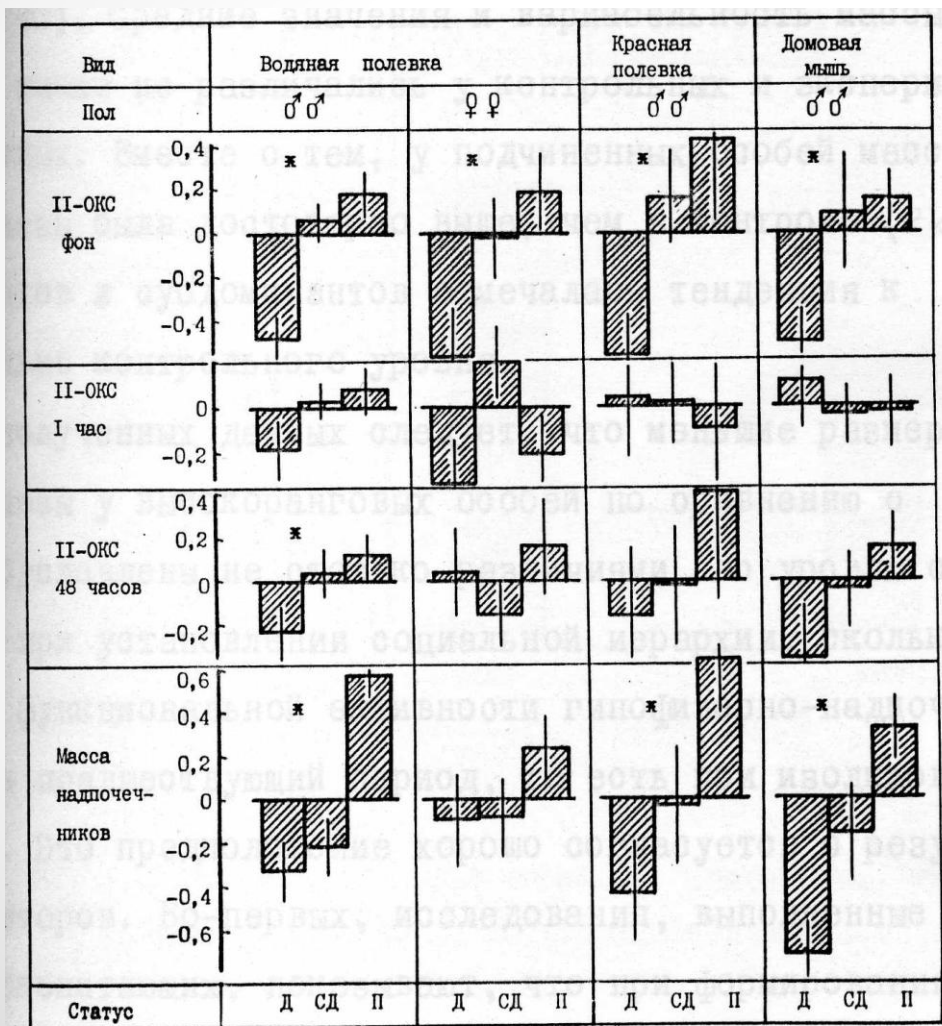
В год пика численности в популяции отсутствуют половозрелые сеголетки и повышается уровень стрессированности и особей всех половозрастных групп

Неполовозрелые сеголетки

(по: Novikov, Moshkin, 1998)

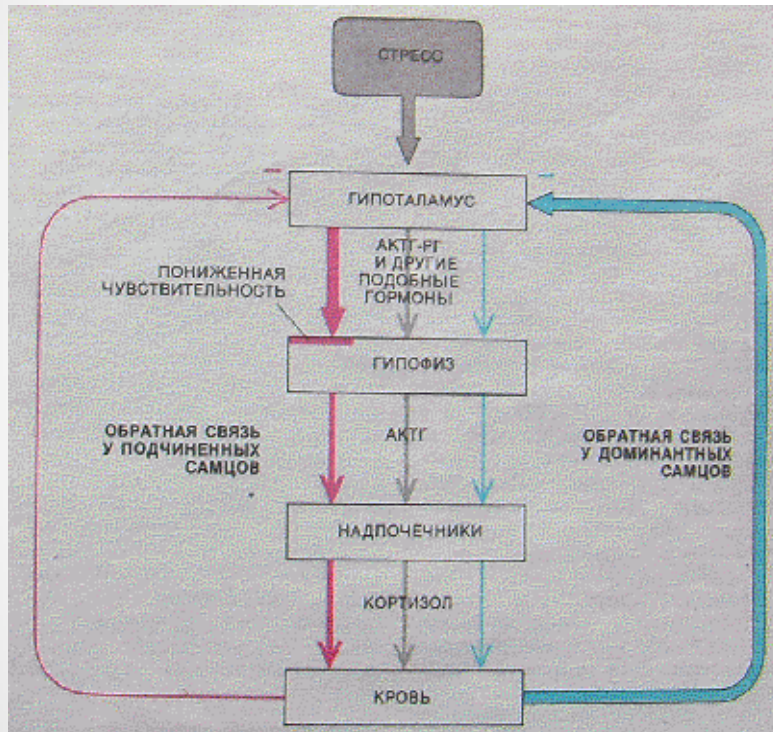


Концентрации глюкокортикоидов в крови грызунов в период, предшествующий формированию социальных групп

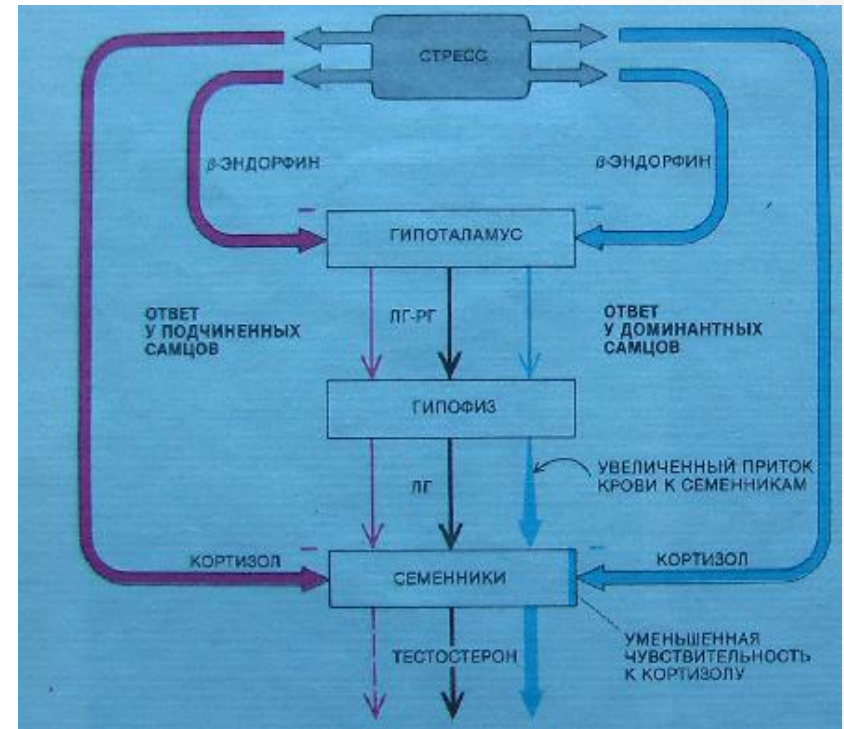


Особи с низкими
концентрации
гормонов стресса
имеют больше шансов
занять доминирующее
положение в группе
(По: Мошкин, 1989)

Различия в функционировании эндокринной системы доминирующих и подчиненных самцов павианов анубисов (по: Саполски, 1990)

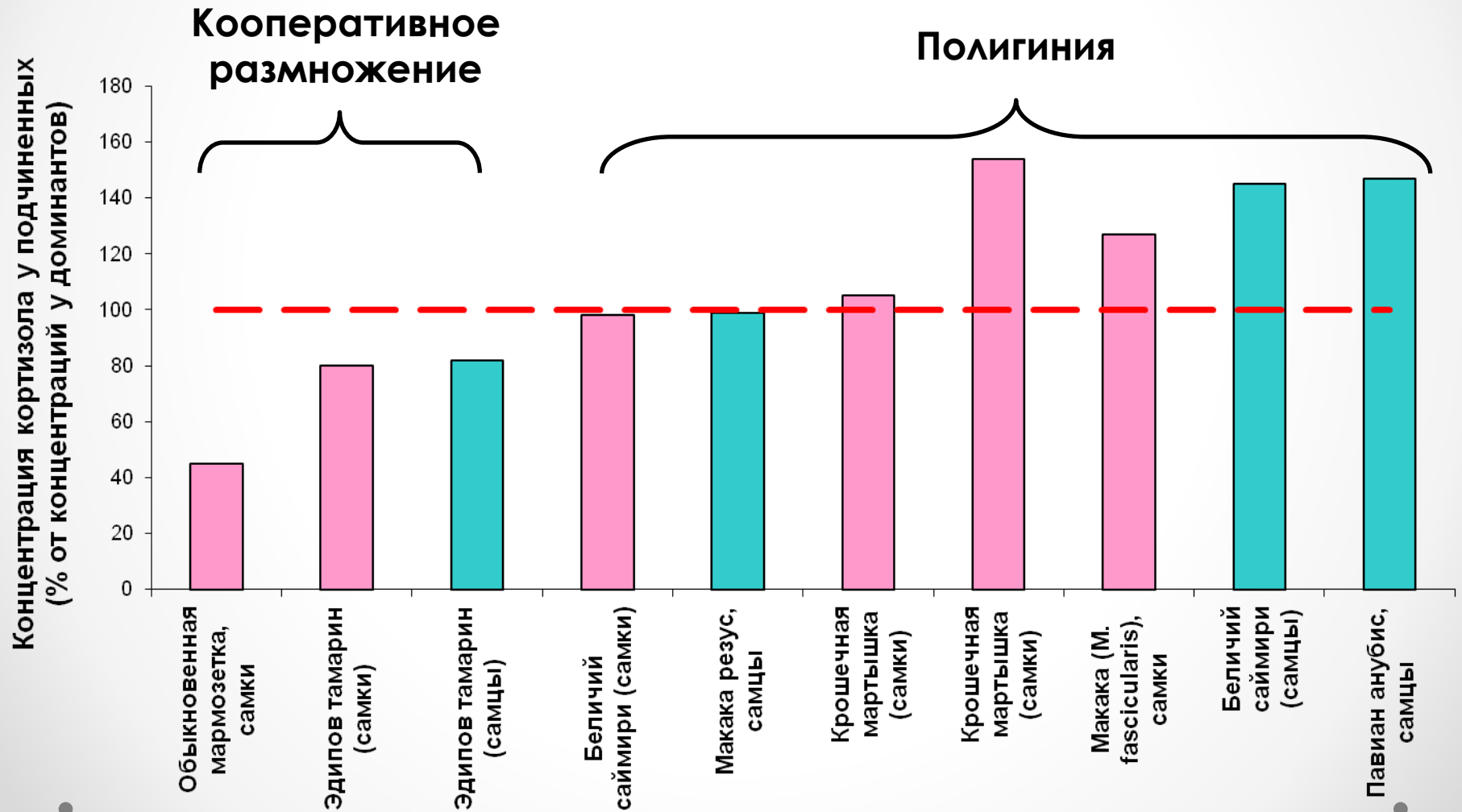


У подчиненных самцов нарушена регуляция секреции кортизола, функционирующая по принципу обратной связи

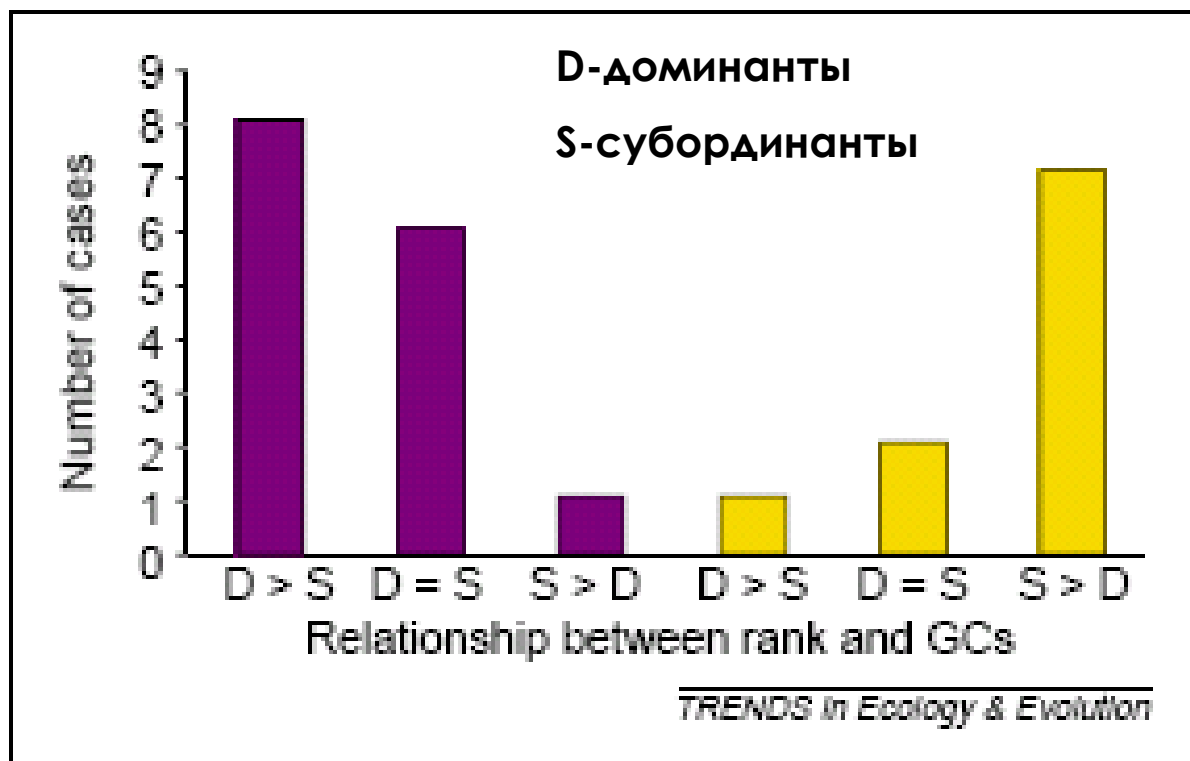


У доминантов при стрессе сохраняется высокий уровень тестостерона из-за снижения чувствительности семенников к кортизолу и их более интенсивного кровоснабжения

Соотношение уровня стрессированности у подчиненных и доминантов у приматов с разной социальной организацией (по: Abbott et al., 2003)



Соотношение между социальным рангом и базальным уровнем глюкокортикоидов у видов с разными системами спаривания (по: Creel, 2001)



- Кооперативное размножение



- Прочие социальные системы

Данные по 25 видам (птицы, грызуны, приматы, хищные, парнокопытные) показывают, что среди кооперативно размножающихся видов только у голубого землекопа доминанты имеют пониженные базальные концентрации глюкокортикоидов

Регуляция продолжительности сезона размножения - «одноразовые» самцы



До



После

Antechinus subbrevicaudus (фото А. Bradley)

26 апреля

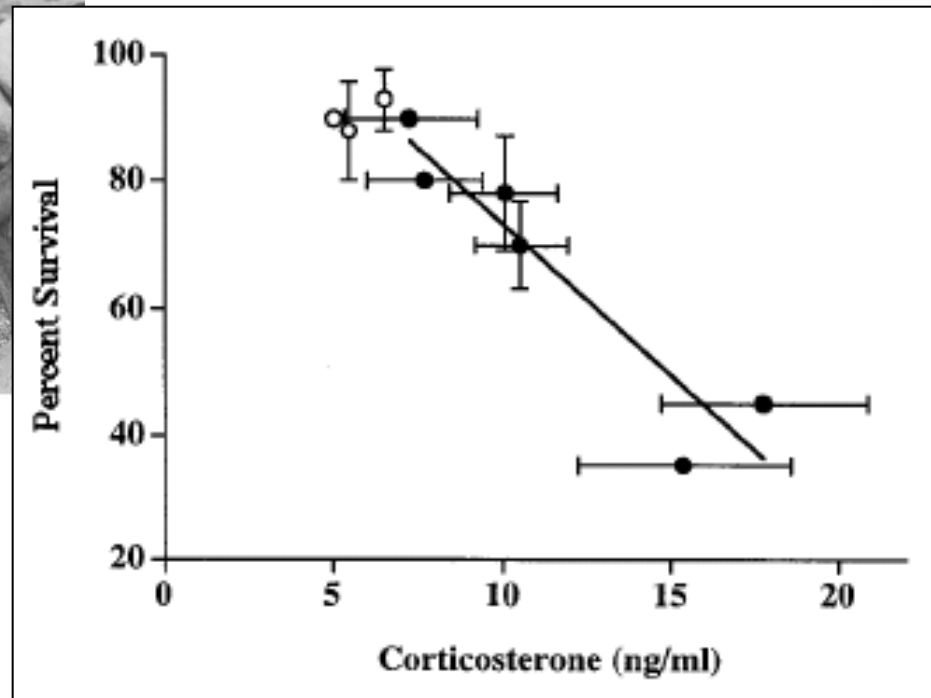


16 мая

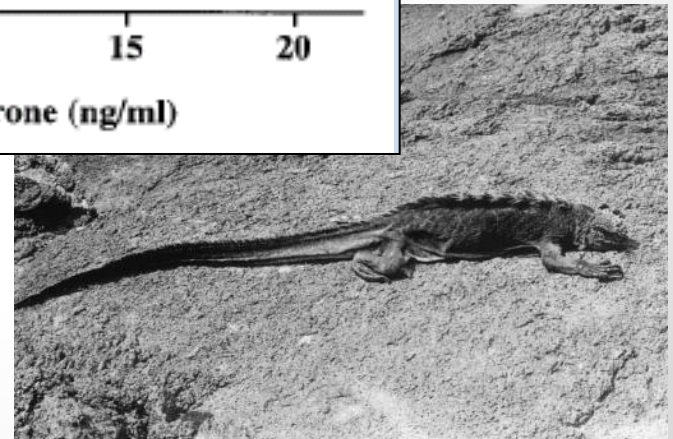


***Spermophilus parryi* (по Boonstra, 2005)**

Уровень кортикостерона и выживаемость во время голода у галапагосской игуаны (по: Romero, Wikelski, 2001)

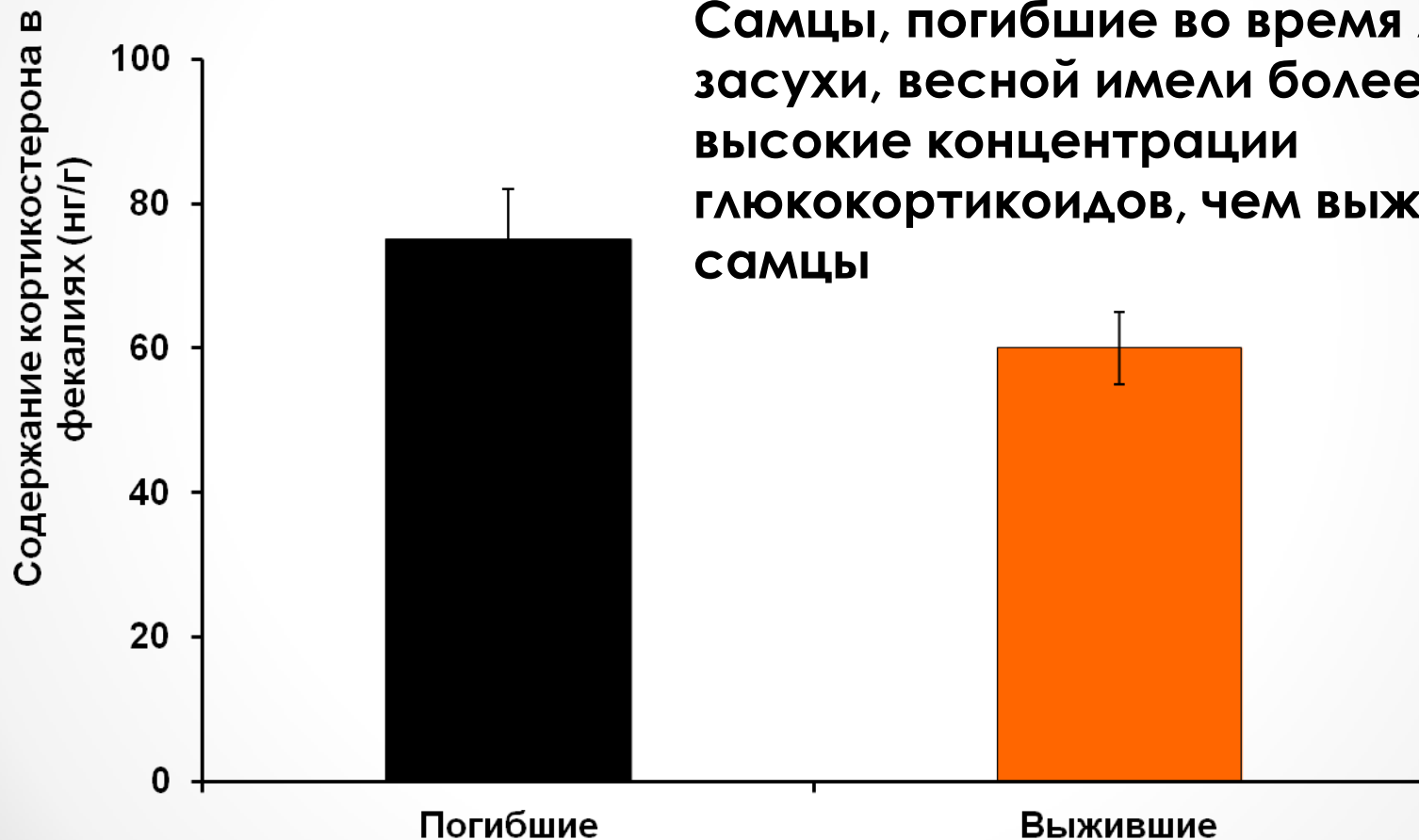


Во время голода
погибают наиболее
стрессированные
особи



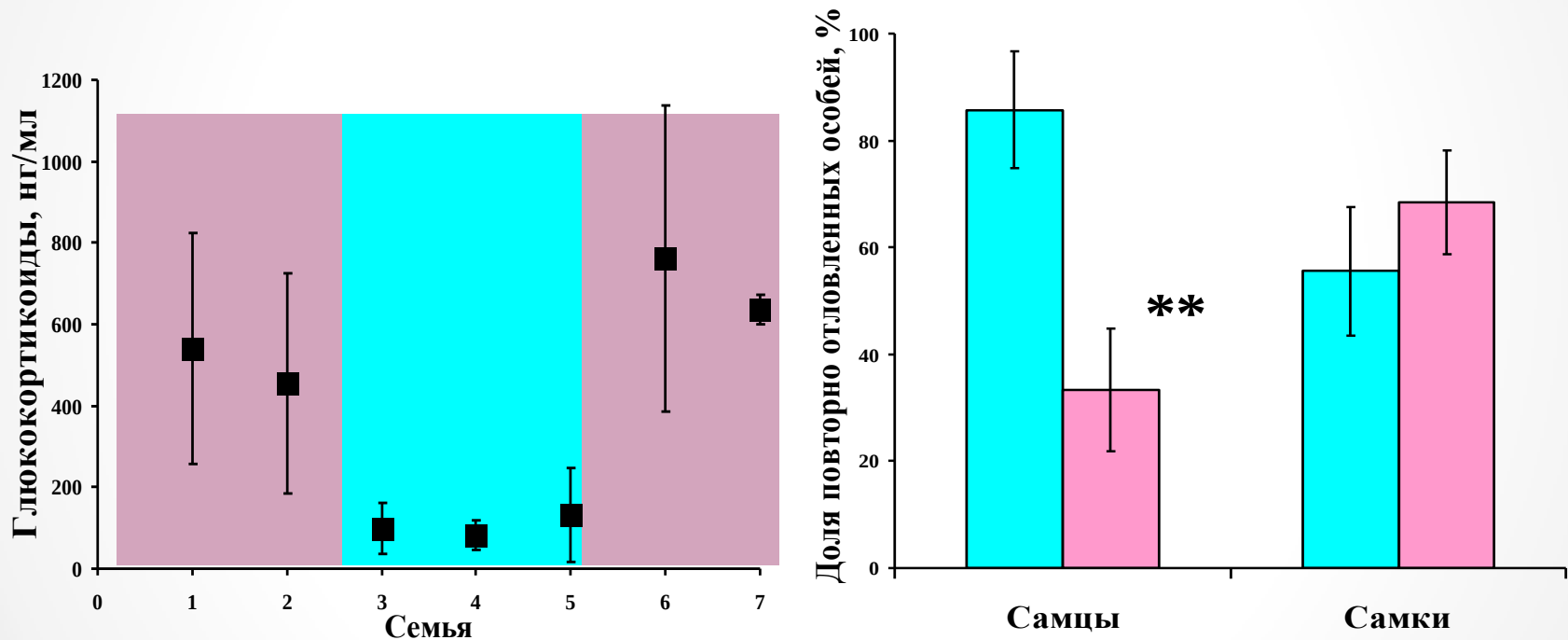
Весенняя стрессированность и летняя выживаемость у большой песчанки

(по: Роговин и др., 2006; Rogovin et al., 2003)



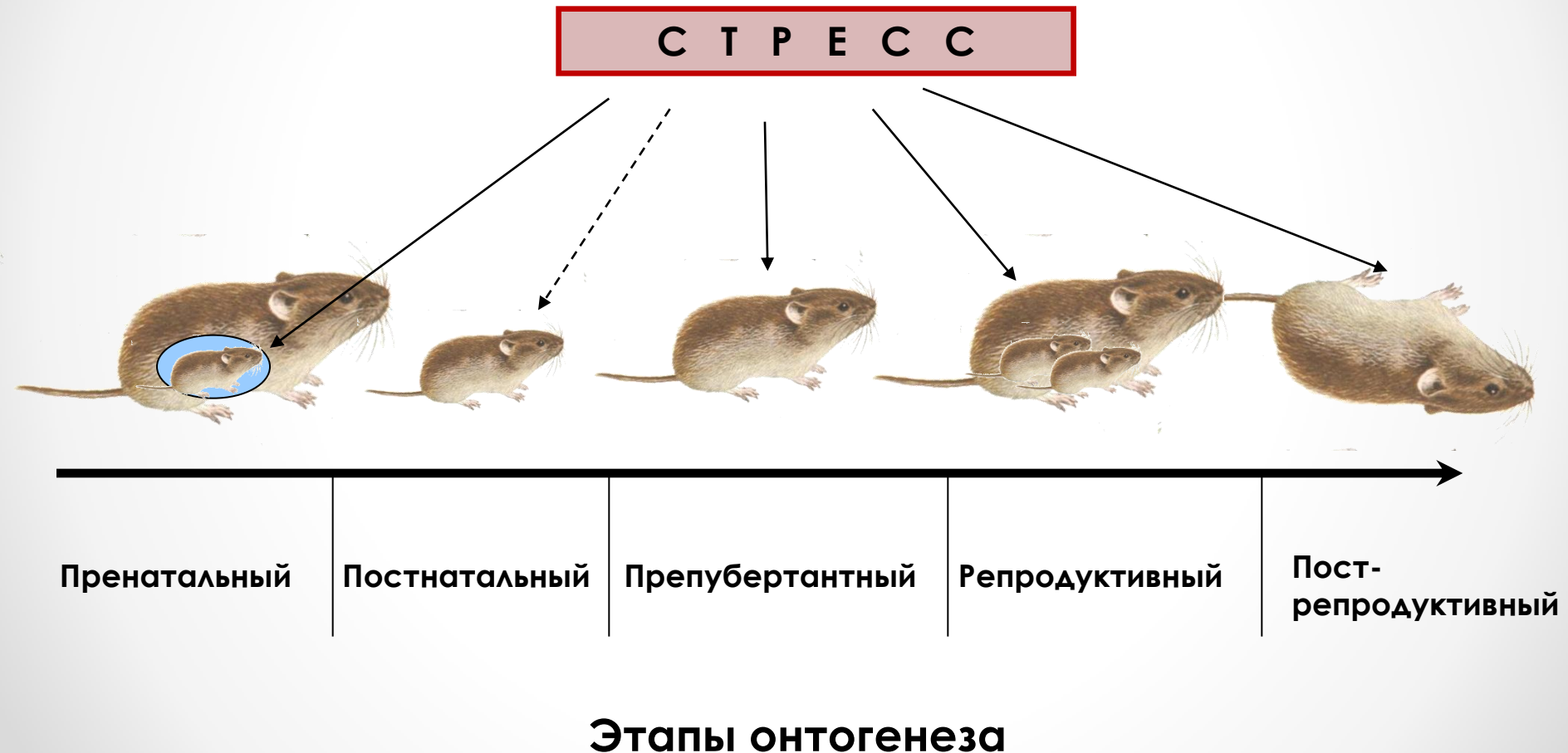
Самцы, погибшие во время летней засухи, весной имели более высокие концентрации глюкокортикоидов, чем выжившие самцы

Осенняя стрессированность и вероятность повторного отлова весной у слепушонки (по: Новиков и др., 2007)



Из семей с высокой осенней стрессированностью к весне исчезает больше самцов, чем из семей с низкой стрессированностью

Стресс модифицирует течение онтогенеза на всех его этапах (Новиков, Мошкин, 2009)



Влияет ли модификация онтогенеза на продолжительность жизни?

Возможные причины ускоренной элиминации быстро созревающих особей:

- Более высокая интенсивность обменных процессов
- Повреждающее действие свободных радикалов
- Иммуносупрессивные эффекты половых гормонов
- Различная реакция на стрессирующие воздействия внешней среды

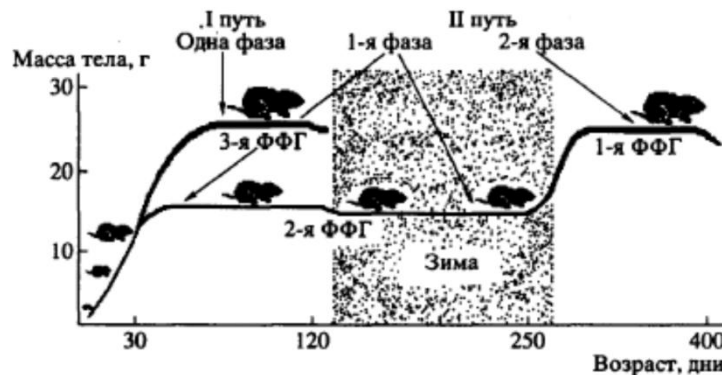
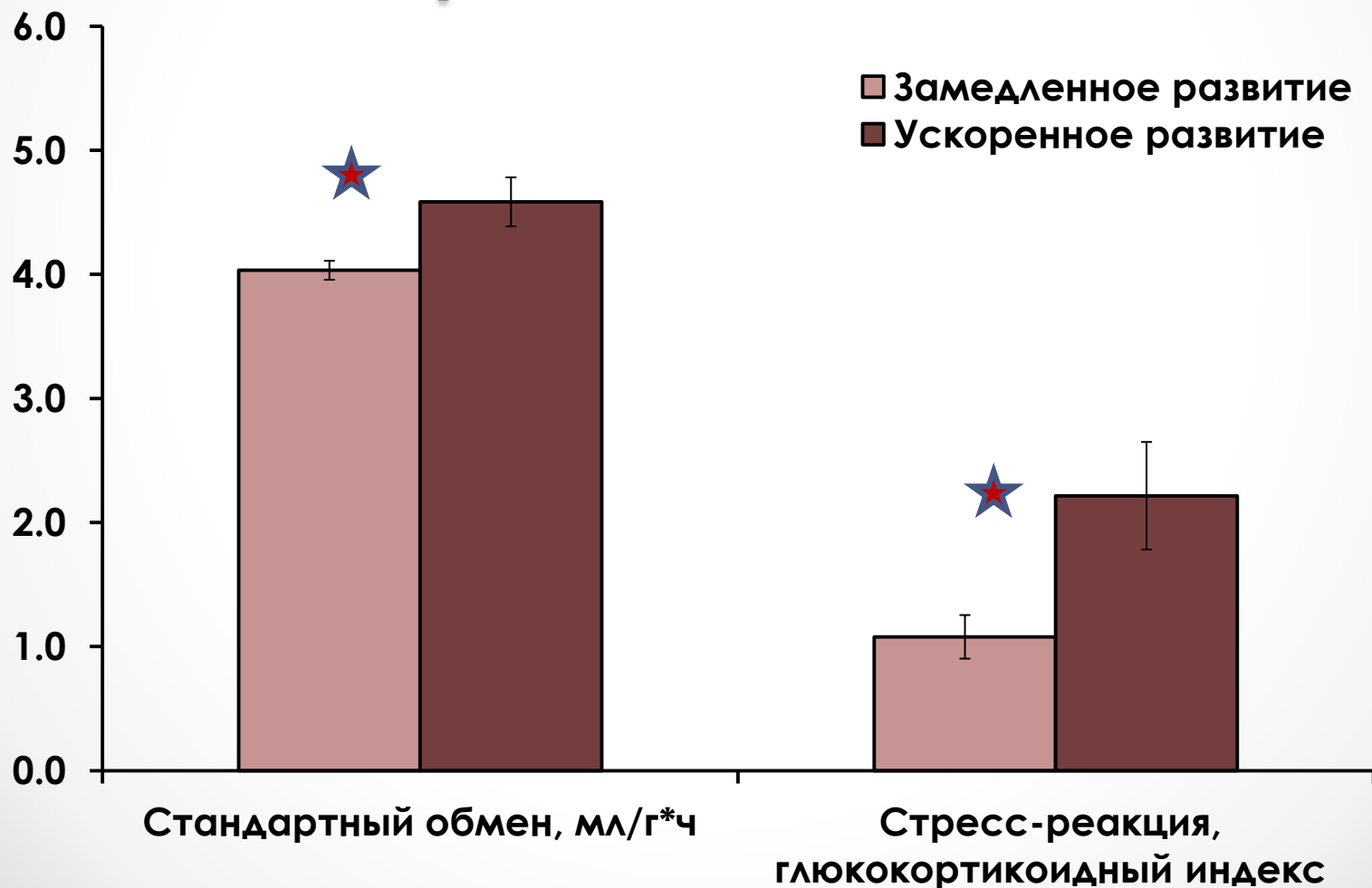
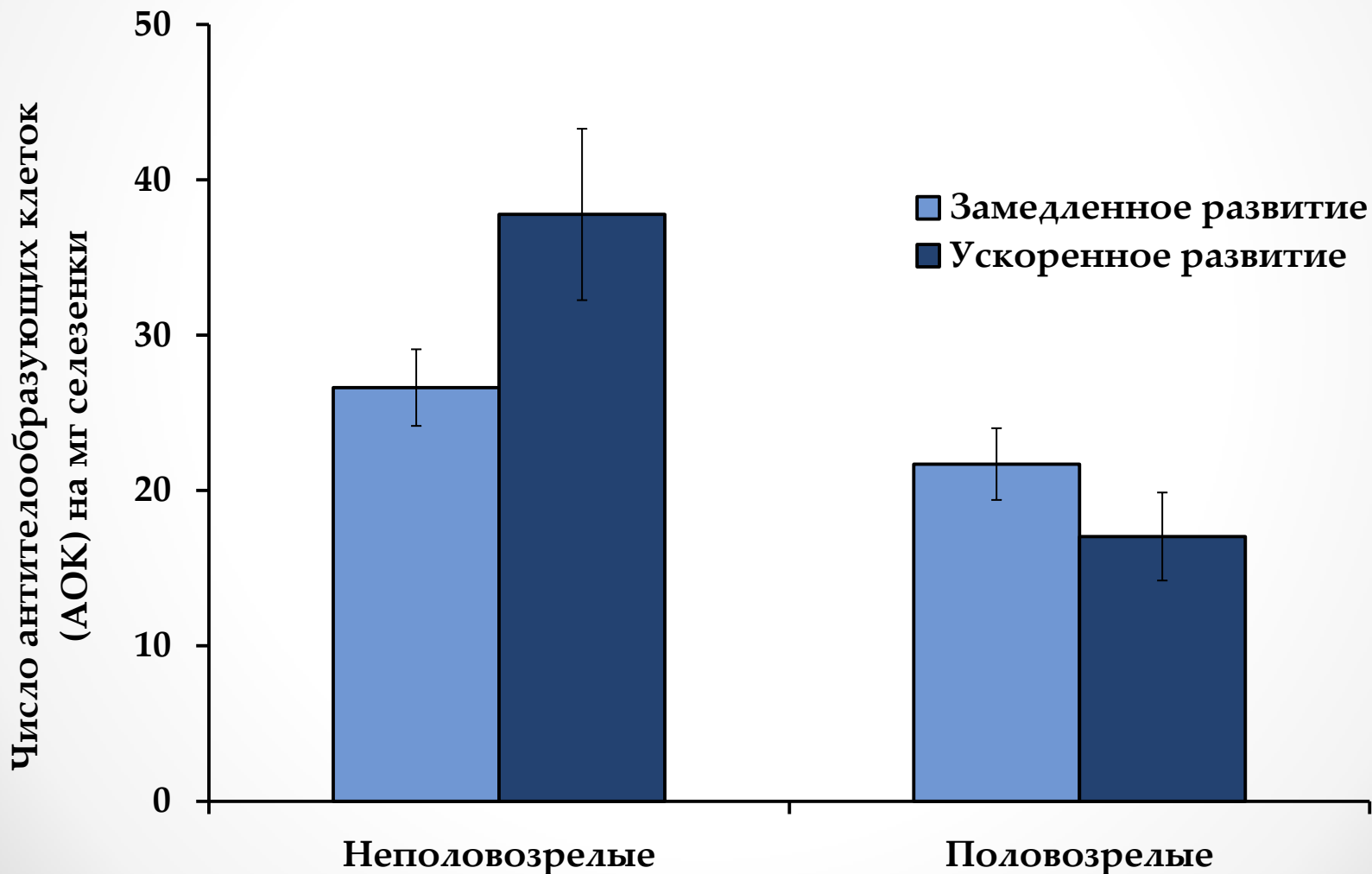


Рис. 1. Схема двух путей онтогенетического развития мышевидных грызунов.

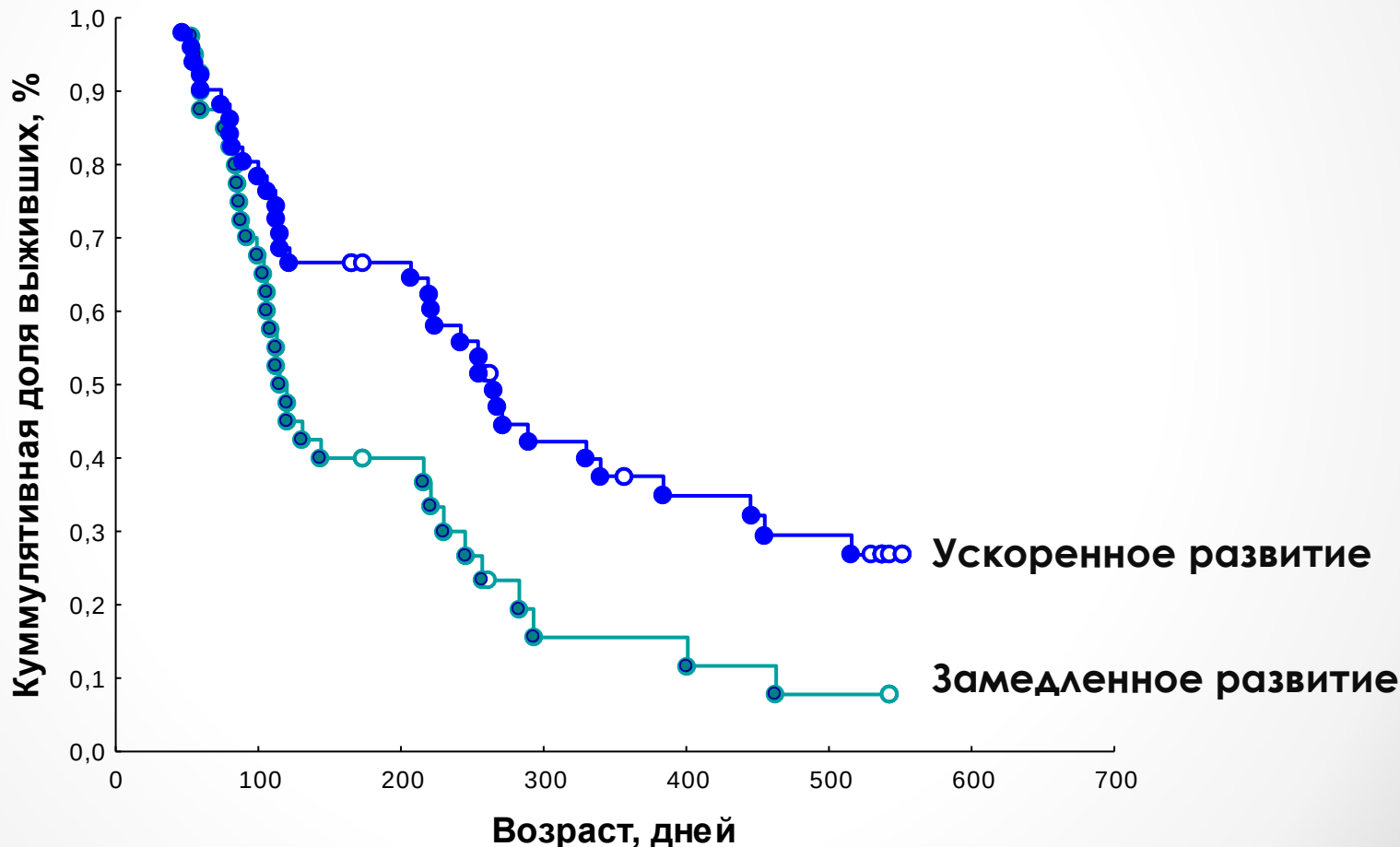
Быстрозревающие особи красной полевки имеют более высокий энергообмен и более высокую стресс-реактивность



При ускоренном созревании сильнее выражена репродуктивная иммуносупрессия (Кондратюк и др., неопубл. данные)

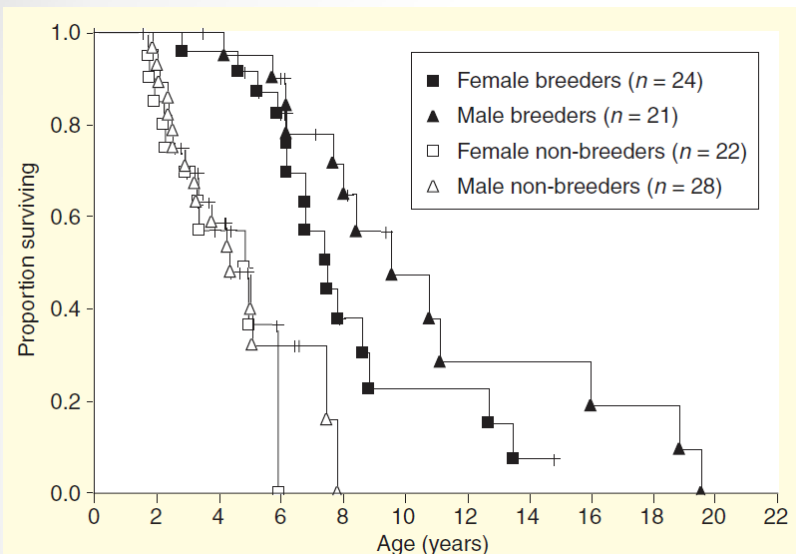


В комфортных условиях вивария быстрозревающие особи живут **ДОЛЬШЕ** (Кондратюк и др., неопубл. данные)

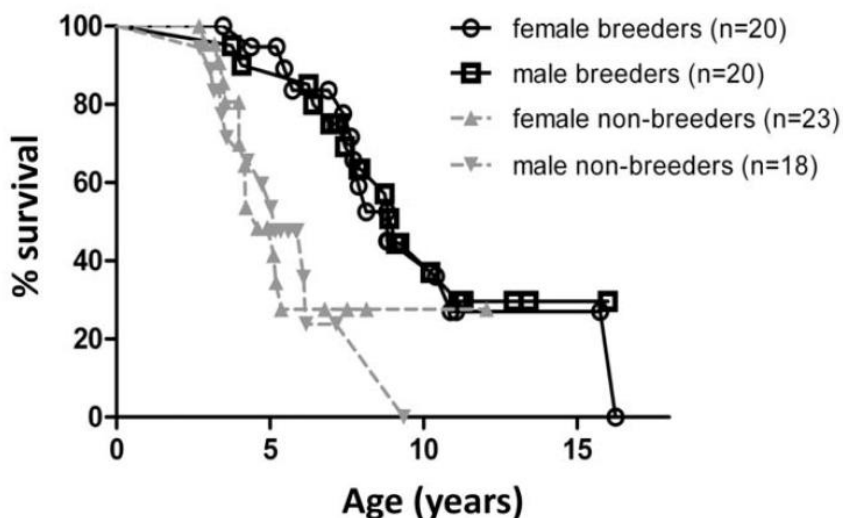


У эусоциальных землекопов рода *Fukomys* размножающиеся особи живут дольше неразмножающихся

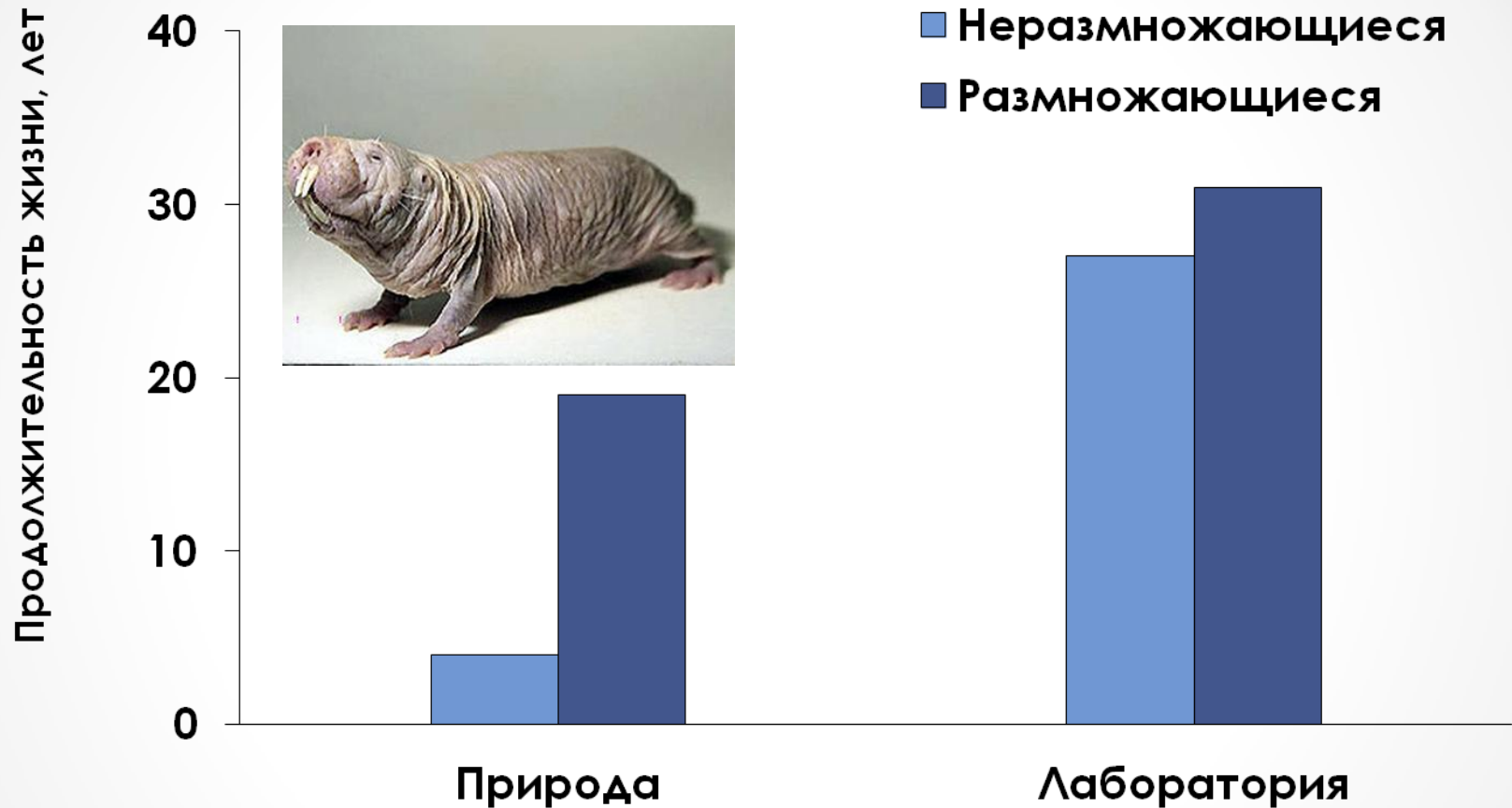
Fukomys anselli



Fukomys mechowii



Голый землекоп



Максимальная продолжительность жизни и размножающихся особей в природе выше, чем рабочих. При лабораторном содержании различия отсутствуют

Теория одноразовой сомы (Kirkwood, 1977) – эволюционная теория, объясняющая причины и механизмы старения

- Старение является следствием компромисса между репродукцией и функциями, ответственными за поддержание соматического гомеостаза
- Для достижения максимальной приспособленности «выгоднее» вкладывать ресурсы в текущее размножение
- Выгода от инвестиций в защитные функции находится в обратной зависимости от риска гибели от внешних (не зависящих от возраста) причин
- Темпы старения обусловлены не столько уровнем накопления повреждений, сколько эффективностью работы защитных механизмов, компенсирующих эти повреждения

Видовые различия в паттернах модификации онтогенеза у подземных грызунов с позиций теории одноразовой СОМЫ



Голый
землекоп

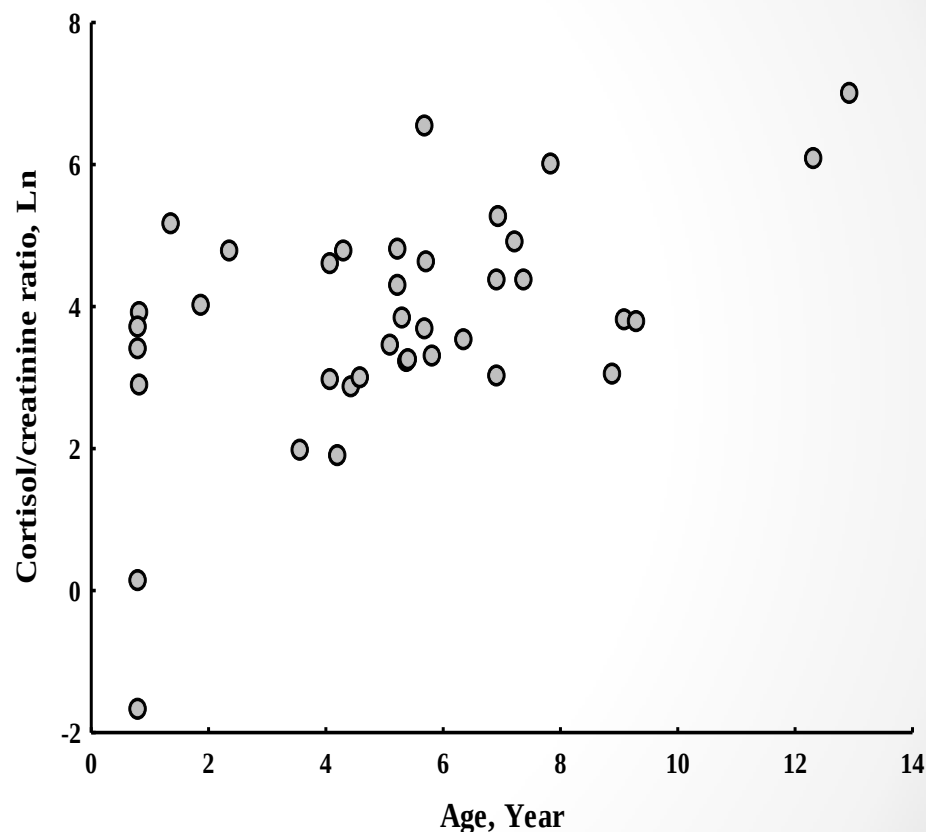
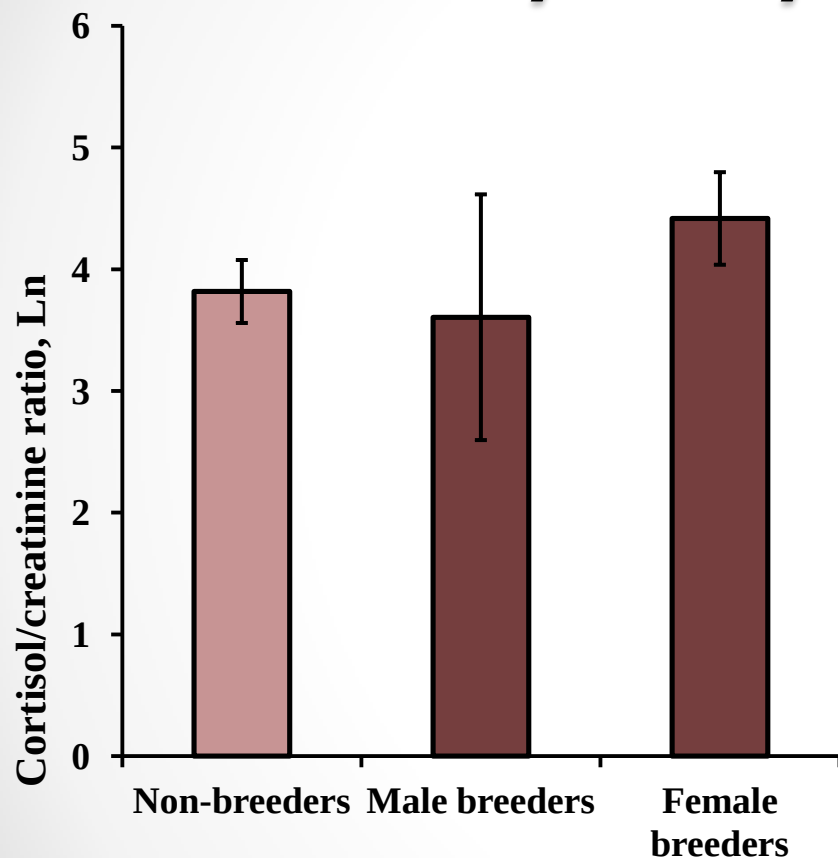
- Существует жесткая внутрисемейная иерархия, обусловленная календарным возрастом животных
- Молодые низкоранговые особи являются наиболее стрессированными
- Отсутствует табу на инцест
- Любая особь в течение всей жизни сохраняет шансы на участие в размножении в родной семье



Пескорой

- Существует табу на инцест и для образования репродуктивной пары животные должны покинуть родную семью
- Отсутствие возможности для размножения может быть источником стресса, негативные последствия которого снижают выживаемость

Зависимость между стрессированностью и репродуктивным статусом у *Fukomys anselli*



Средние концентрации кортизола не зависят от репродуктивного статуса, однако у неразмножающихся особей стрессированность увеличивается с возрастом



- Скорость полового созревания, сама по себе, не определяет продолжительности жизни
- Течение онтогенеза и продолжительность жизни зависят от подверженности животных стрессирующему воздействию факторов среды
- Невозможность реализации онтогенетической программы может стать источником стресса

УДК 574.24:591.1

РОЛЬ СТРЕССА В МОДИФИКАЦИИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОГРАММ

© 2009 г. Е. А. Новиков, М. П. Мошкин

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2013, том 133, № 1, с. 98–108

УДК 599.32

ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ АНОМАЛЬНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ У ПОДЗЕМНЫХ ГРЫЗУНОВ

© 2013 г. Е.А. Новиков¹, Г. Бурда^{2,3}

¹*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск*

²*Университет Дуйсбург-Эссен, Эссен, Германия*

³*Чешский университет естественных наук, Прага, Чехия*

E-mail: eug-nov@ngs.ru

Согласно эволюционной теории старения, на видовом уровне низкая вероятность преждевременной гибели животных от случайных причин способствует увеличению максимальной продолжительности жизни. Подземные грызуны, обитающие в хорошо защищенной среде, живут в целом дольше, чем наземные. У социальных видов семейства землекоповых с репродуктивным разло-

**Автор благодарит:
Е.Ю. Кондратюк, Д.В. Петровского,
М.П. Мошкина, Г. Бурду,
С.Н. Пантелееву, Ж.И. Резникову**