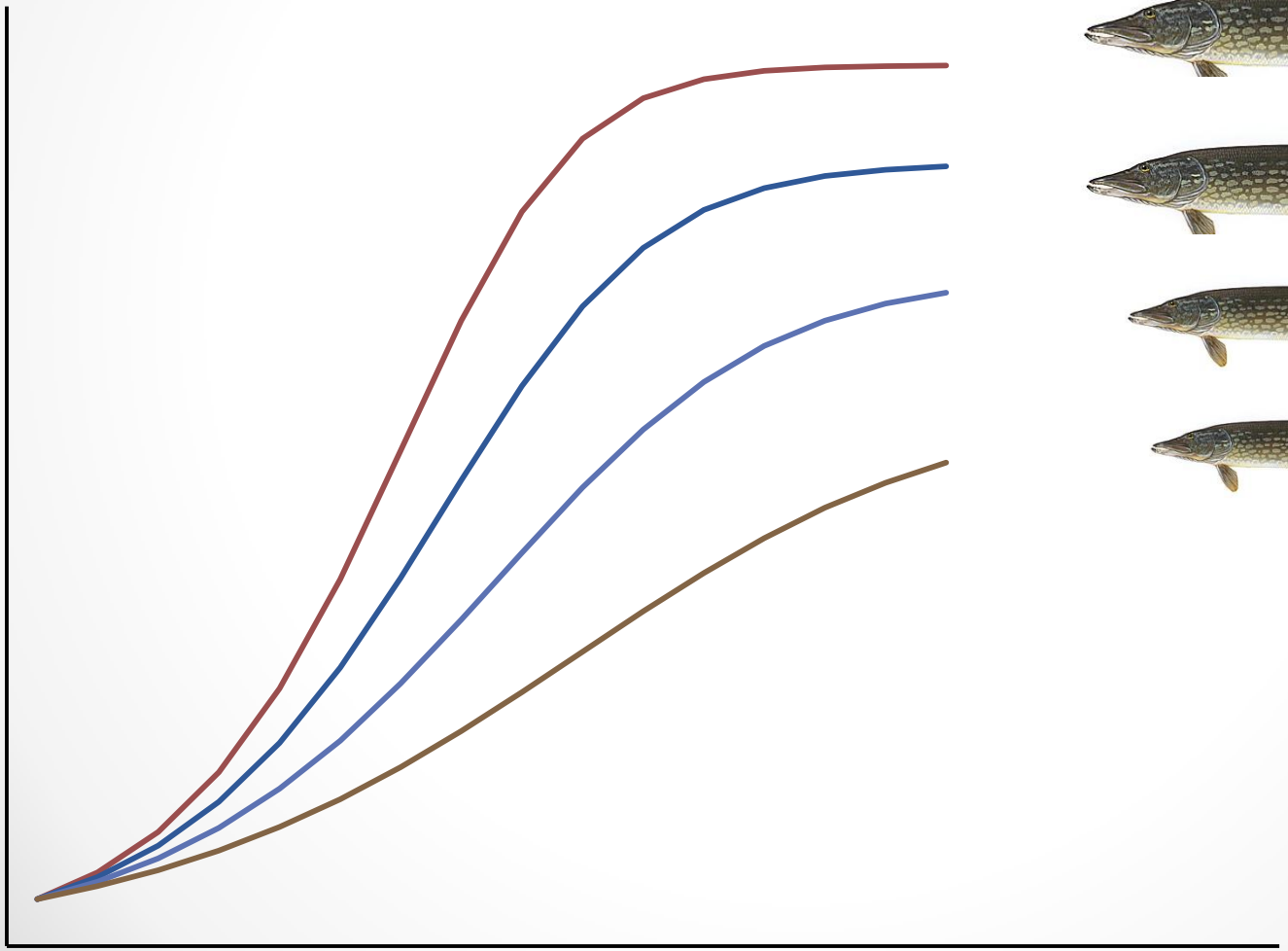
Индивидуальность и скорость жизни

(Personality and pace of life syndrome)

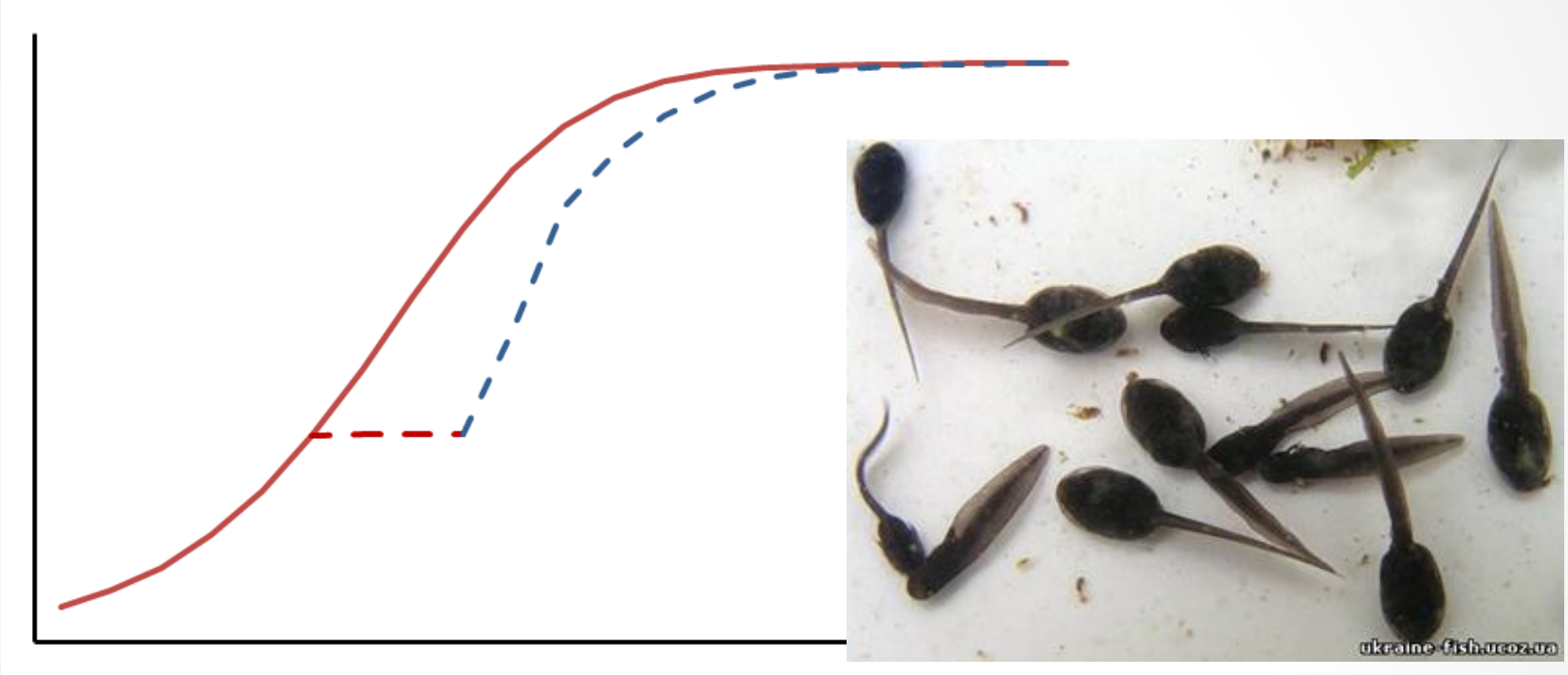
Е.А. Новиков

В соавторстве с Я. Эккард (University of Potsdam, Germany)

Полиморфизм по скорости роста и размерам тела

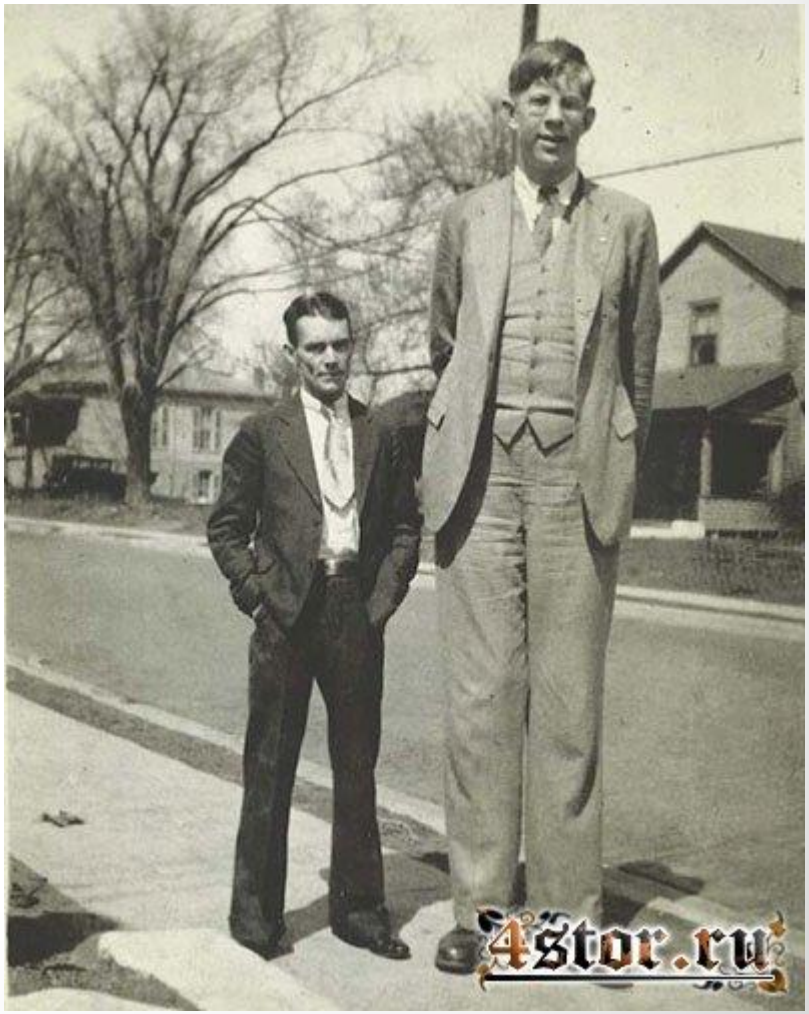


Размерный полиморфизм связан не только с обилием пищи



Компенсаторный рост - способность организма расти ускоренными темпами после периода нехватки пищи (Timiras and Valcana 1972; McCance and Widdowson 1974; Sibly and Calow 1986; Whitledge et al. 1998; Jobling and Johansen 1999)

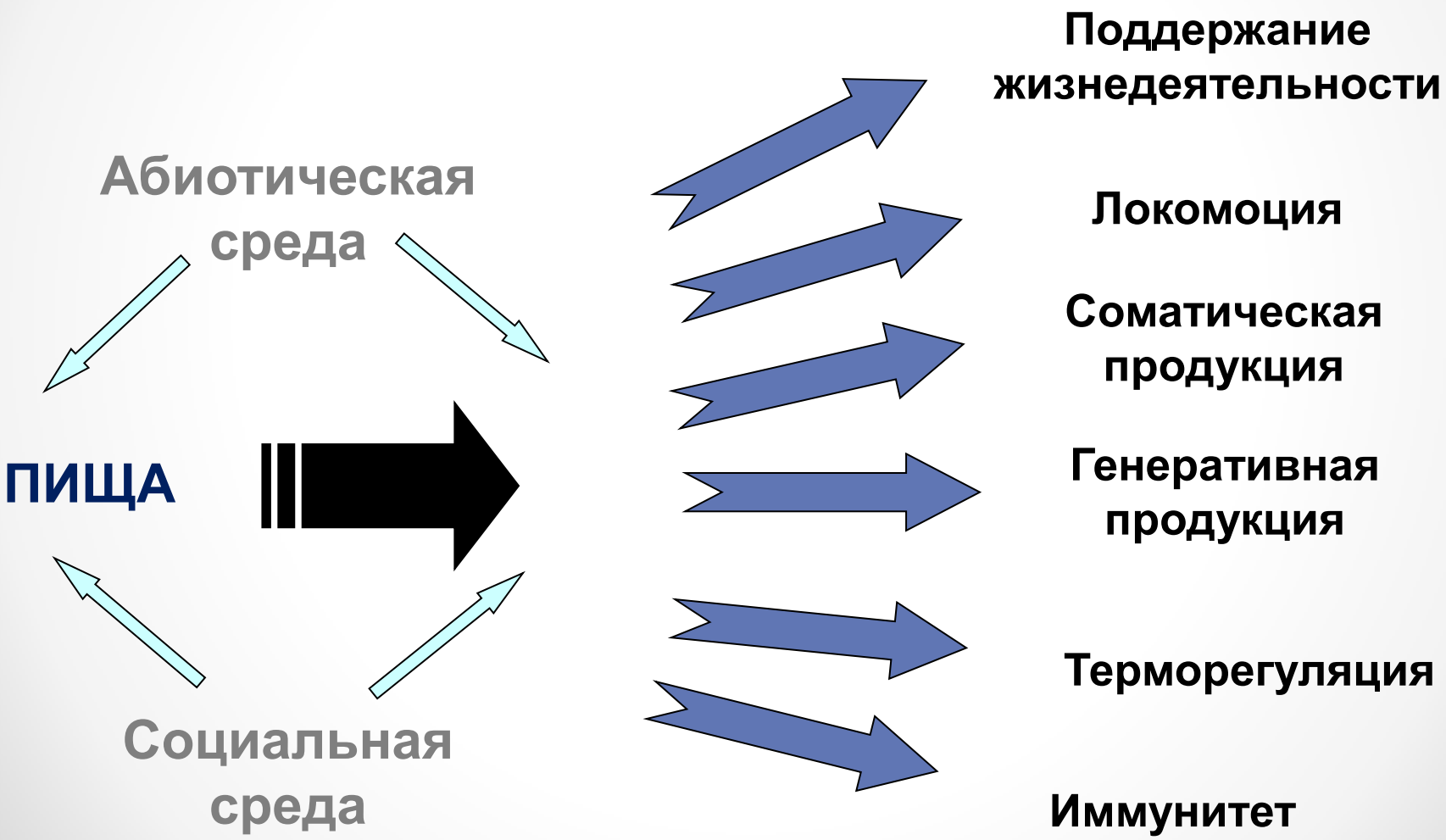
Почему все особи не растут с максимальной скоростью?



Последствия ускоренного роста

- **Увеличивается восприимчивость к инфекциям**
- **Развиваются неинфекционные патологии**
- **Снижается работоспособность**
- **Повышается смертность**

Структура энергобюджета организма (по Wade and Schneider, 1992; Klein, Nelson, 1999)



Компромисс жизненных интересов:

- **Высокая скорость роста требует привлечения дополнительных ресурсов.**
- **Это негативно влияет на функции, ответственные за обеспечение жизнедеятельности**

Скорость роста и физиология

- **Эффективность ассимиляции**
- **Интенсивность обмена веществ**
- **Репродуктивная активность**
- **Скорость полового созревания**

Скорость роста и поведение

- **Фуражировочная активность**
- **Исследовательская активность**
- **Осторожность**
- **Агрессивность**

Различные формы поведения укладываются в «Bold – shy» континуум (Stamps et al., 2007)

- Способность кормиться в присутствии хищника
- Дистанция приближения к хищнику
- Дистанция взлета
- Длительность замирания
- Тревожность
- Освоение новой среды

Теория скорости жизни (Pace of Life, PoL):

Индивидуальные различия по скорости роста определяют полиморфизм по комплексу показателей

Интеграция индивидуальных особенностей в PoL континууме (Reale, 2010)

Вид: K - стратеги r - стратеги

pace of life

slow ⟷ fast

life history

long life ⟷ short life
delayed reproduction ⟷ precocious reproduction
low growth rate ⟷ high growth rate

behaviour

philopatry ⟷ high dispersal
high level of parental care ⟷ low level of parental care
low aggressiveness ⟷ high aggressiveness
shy ⟷ bold
thorough exploration ⟷ superficial explorer
low activity ⟷ high activity
high sociability ⟷ low sociability

physiology

high HPA axis reactivity ⟷ low HPA axis reactivity
low sympathetic system reactivity ⟷ high sympathetic system reactivity
high parasympathetic system reactivity ⟷ low parasympathetic system reactivity
low metabolism ⟷ high metabolism
low sensitivity to oxidative stress ⟷ high sensitivity to oxidative stress
high immune response ⟷ low immune response

Особи: реактивные проактивные

Индивидуальность

Индивидуальные различия в поведении, устойчиво сохраняющиеся во времени и в разных контекстах ***(Stamps and Groothuis, 2009)***

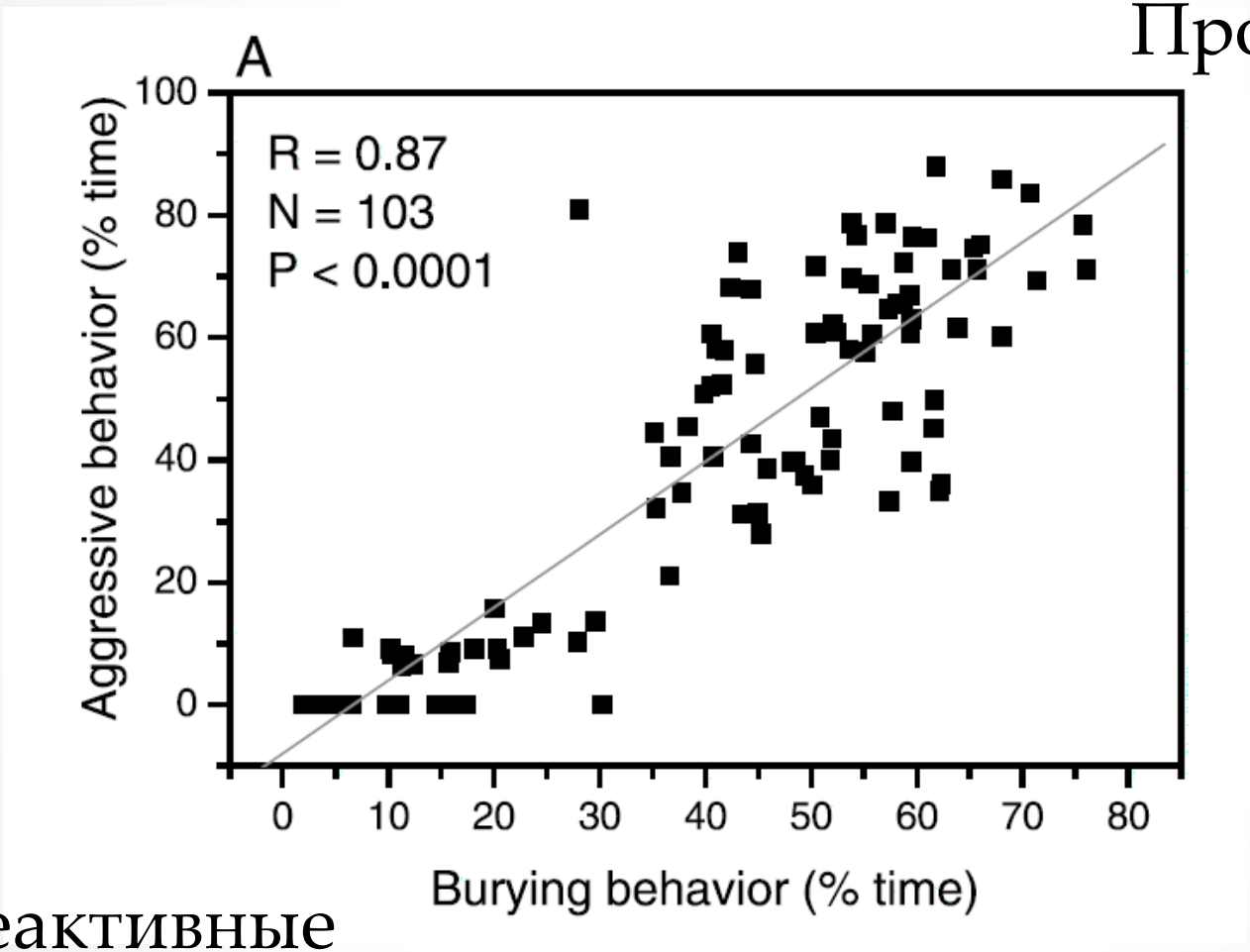
- **Саламандры** (Sih, Kats & Maurer, 2003)
- **Рыбы** (Wilson et al., 1993; Overli, Winberg & Pottinger, 2005)
- **Ящерицы** (Cote & Clobert, 2007), **birds** (Groothuis & Carere, 2005)
- **Грызуны** (Koolhaas et al., 1999)
- **Другие млекопитающие** (Malmkvist & Hansen, 2002; Reale et al., 2000; Gosling, 2001; Sih & Bell, 2008)
- **Насекомые** (Gyuris et al. 2010, Tremmel & Müller 2013)

Индивидуальные особенности поведения коррелируют с физиологическими особенностями

Dolomedes triton: Время возврата на охотничий участок после тревоги положительно коррелирует с прожорливостью. Прожорливость коррелирует с размером и плодовитостью (Johnson & Sih 2005).

Разные формы поведения коррелируют между собой

Проактивные



Реактивные

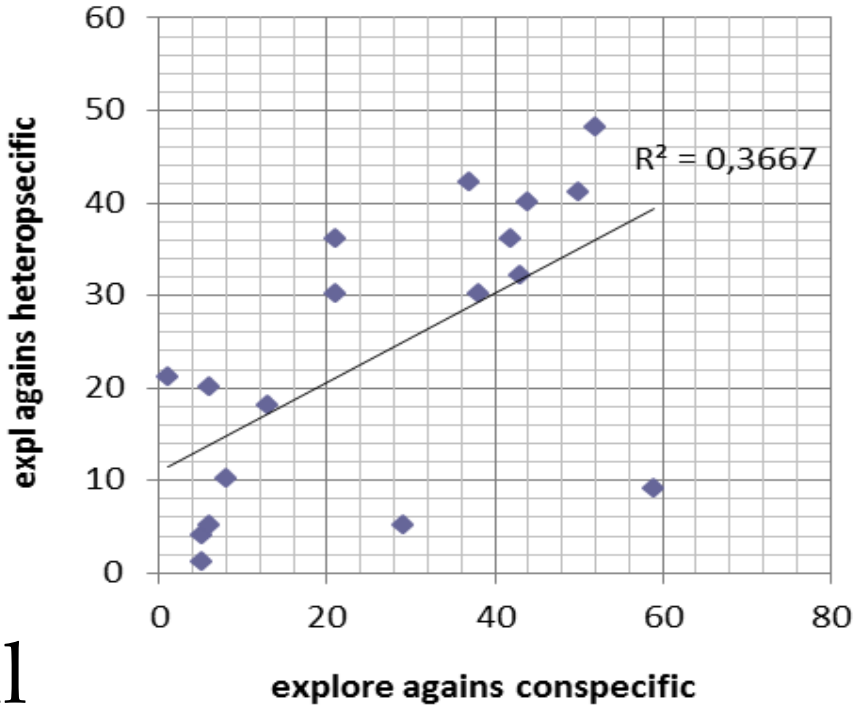
Закапывание пищи

(Koolhaas et al., 1999; De Boer & Koolhaas, 2003)

Агрессия в разных контекстах коррелирует между собой

Парные ссаживания

Myodes glareolus



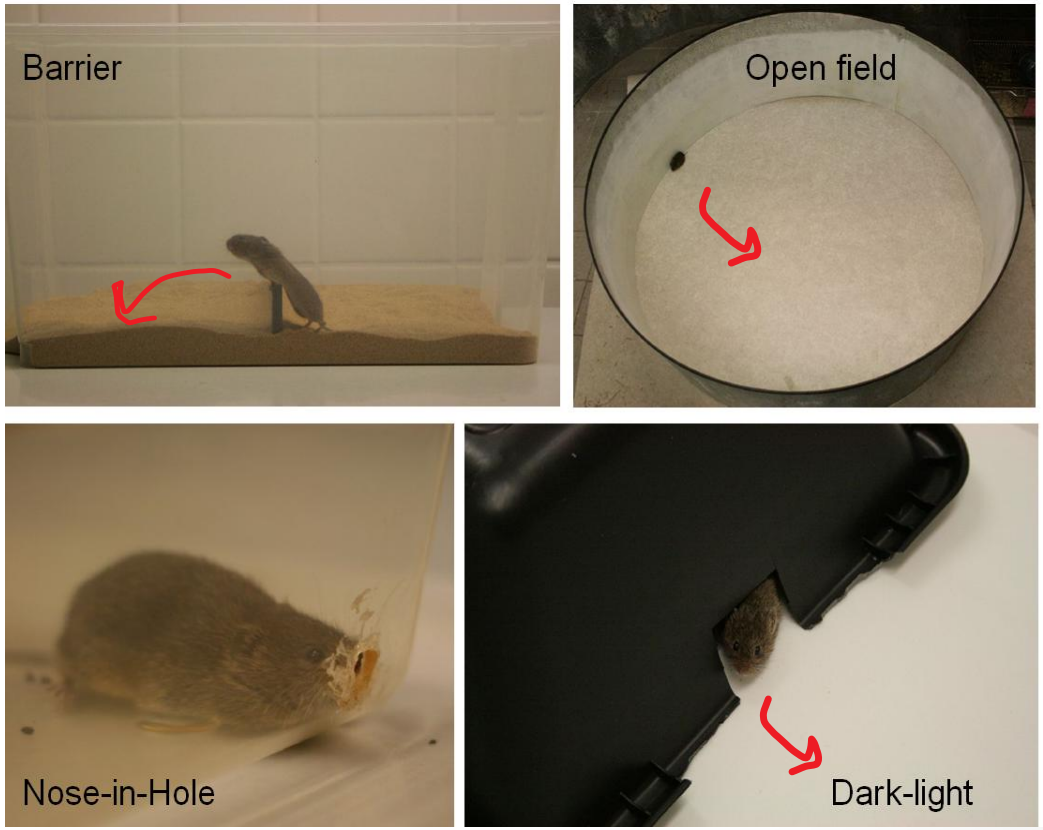
focus animal

Microtus agrestis

Fey, Ylönen, Eccard unpubl.

Поведенческие тесты для оценки индивидуальности

Обыкновенная полевка
(Microtus arvalis)
Особи пойманные в природе протестированы через 2 недели после отлова



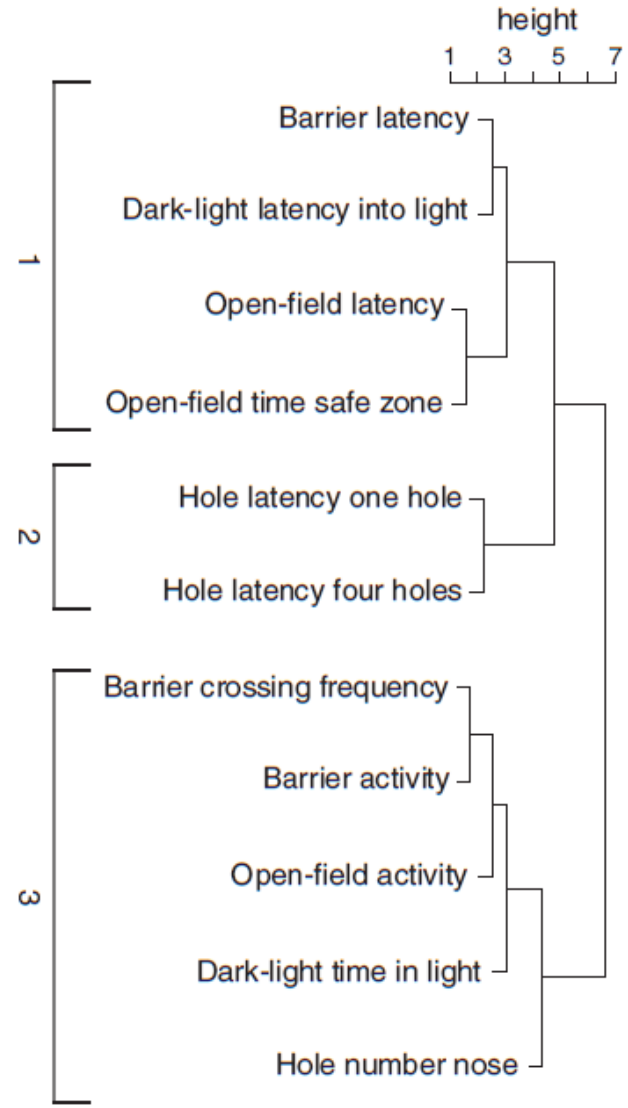
Herde and Eccard *BMC Ecology* 2013, **13**:49

«Структура» индивидуальности

Кластер смелости:
-латентное время

-исследовательская активность

Кластер активности



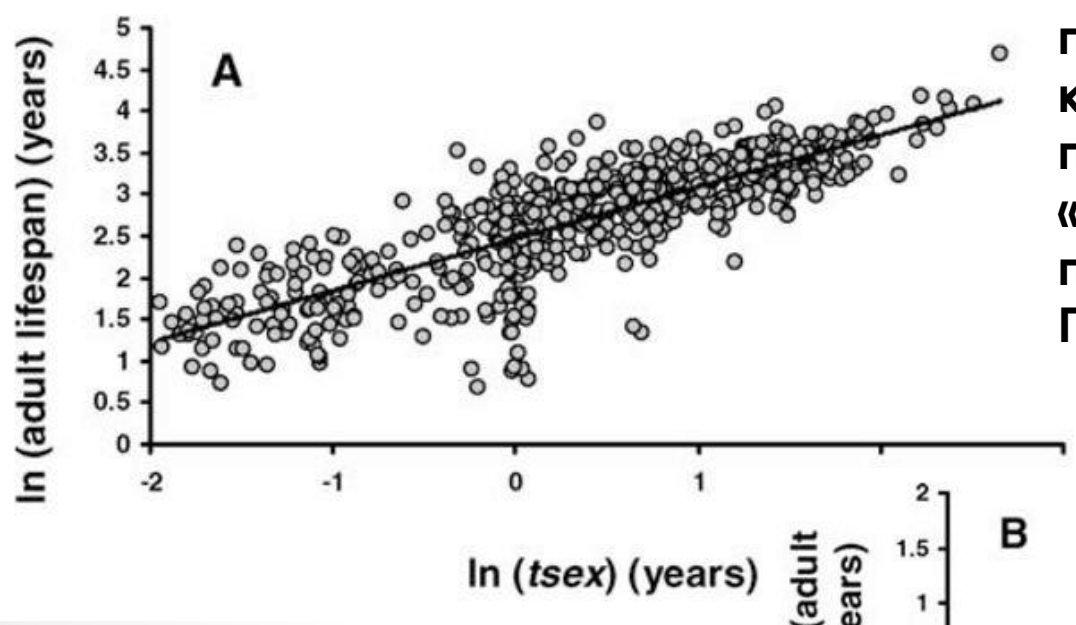
Herde and Eccard *BMC Ecology* 2013, **13**:49

Источники индивидуальности: генотип и среда

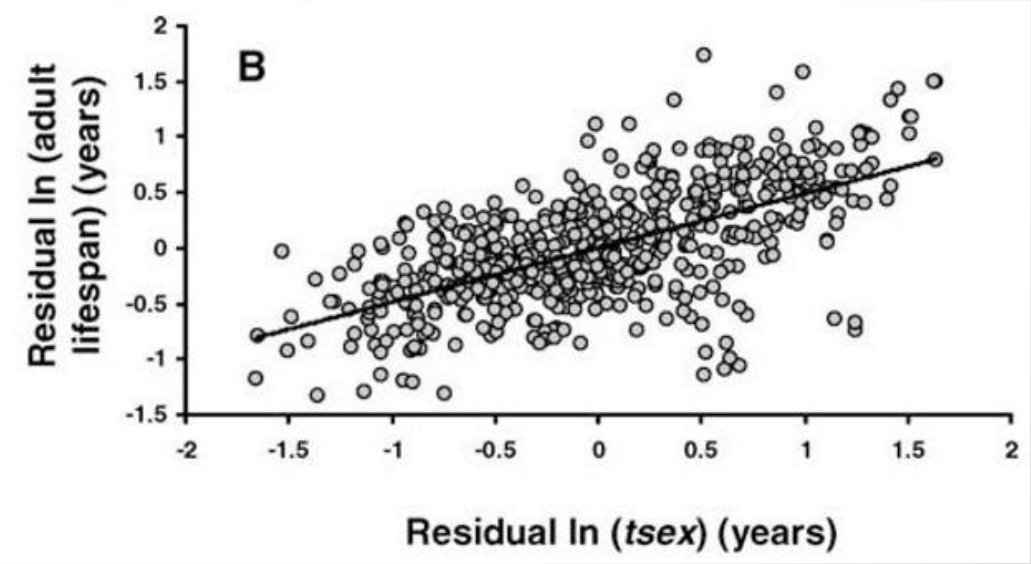
- Поведение особи определяется, в значительной мере ее физиологическим состоянием. Поэтому «индивидуальность» можно рассматривать как индивидуальный набор этолого – физиологических характеристик

- В популяциях индивидуальность может проявляться как набор относительно дискретных фенотипов

Существует ли причинная связь между индивидуальностью и скоростью жизни?



На видовом уровне возраст полового созревания коррелирует с продолжительностью «взрослой жизни» и общей продолжительностью жизни
По: De Magalhaes et al., 2007



Генетически детерминированная индивидуальность: гипотеза Читти

POPULATION PROCESSES IN THE VOLE AND THEIR RELEVANCE TO GENERAL THEORY[1]

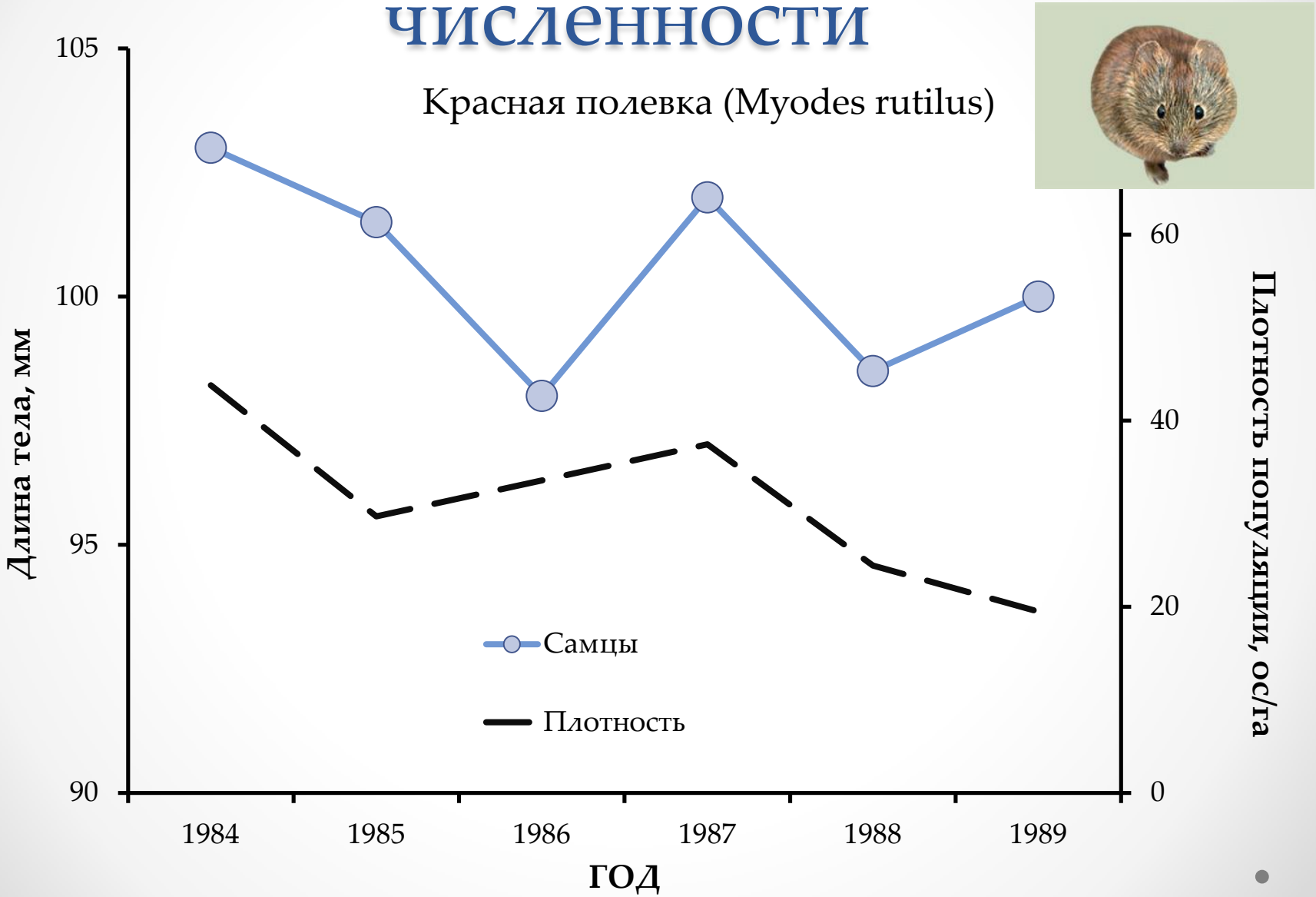
DENNIS CHITTY

Abstract

No animal population continues to increase indefinitely, and the problem is to find out what prevents this. Increase among voles is halted by declines that recur fairly regularly, and can be identified by certain associated characteristics as belonging to a single class of events. By examining enough of these instances, and contrasting them with control populations that are expanding, conventional types of answer to the problem can be eliminated. According to field evidence the individuals in a declining vole population are intrinsically less viable than their predecessors, and changes in the severity of their external mortality factors are insufficient to account for the increased probability of death. On the assumption that vole populations are a special instance of a general law, the hypothesis is set up that all species are capable of regulating their own population densities without destroying the renewable resources of their environment, or requiring enemies or bad weather to keep them from

- В популяциях грызунов существует сбланcированный генетический полиморфизм
- На пике численности селективное преимущество получают крупные и агрессивные, но низко-продуктивные особи
- На подъеме – мелкие, неагрессивные и плодовитые

Размеры тела грызунов, как правило, увеличиваются пике численности



В годы низкой численности агрессивность может быть даже выше, чем на пике

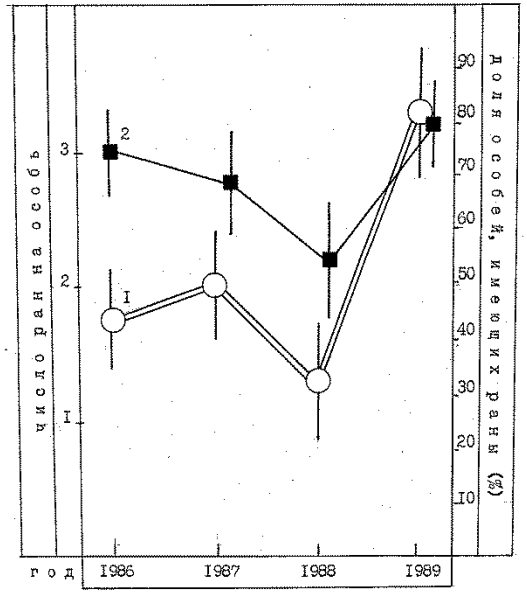
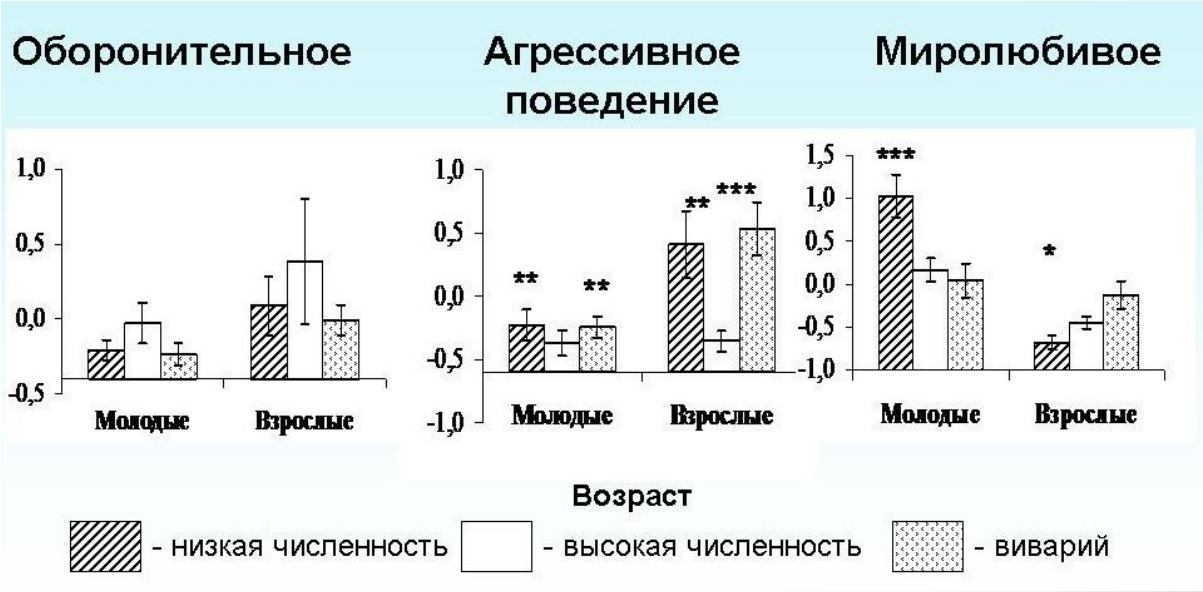


Рис.21.Среднее число ран на особь (I) и процент особей имеющих раны (2) у половозрелых самцов после 48 – часового содержания в группе из 6 особей.

Новиков, 1992



Задубровский, 2013

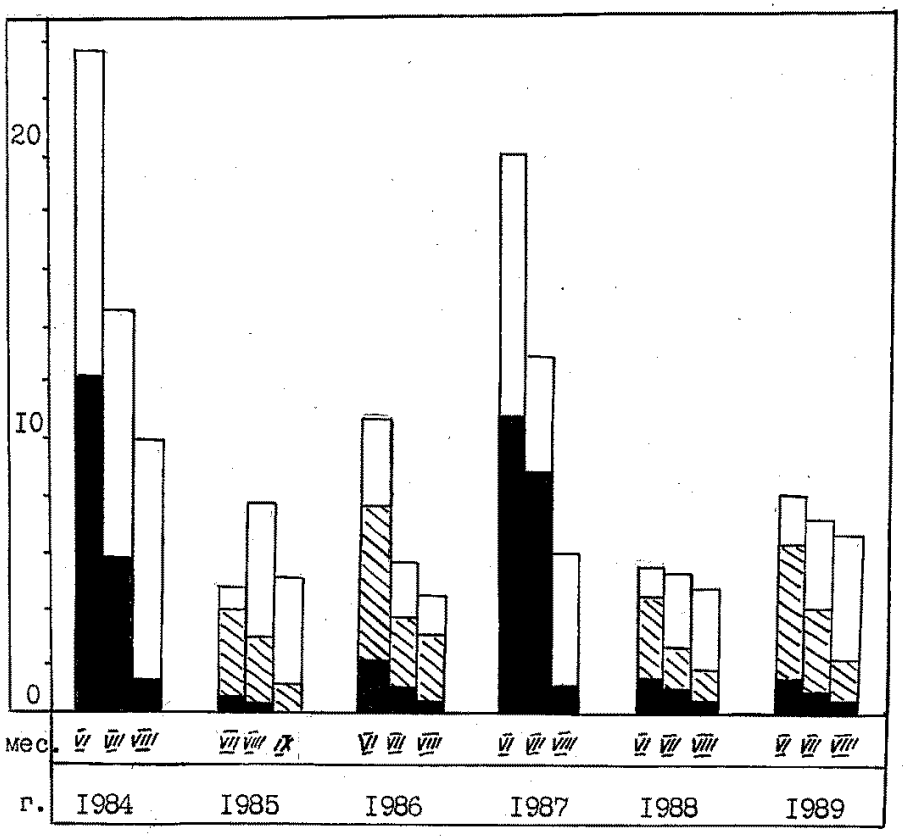
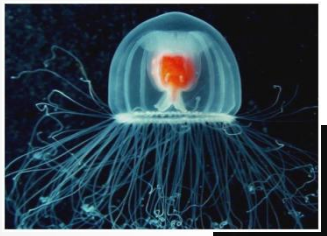


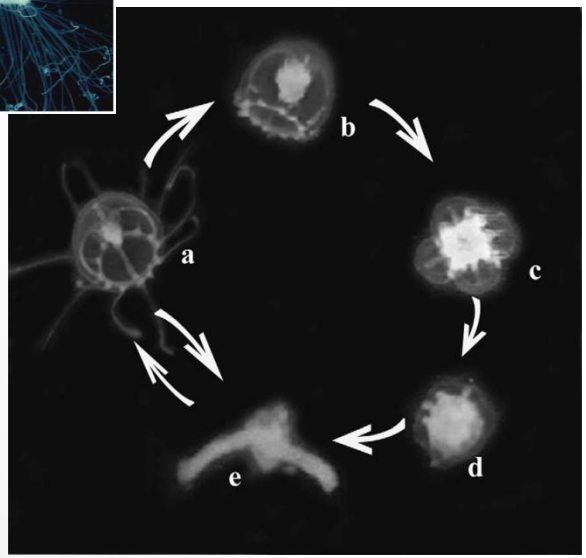
Рис.3. Динамика численности популяции по данным отловов в канавки. По оси ординат – число особей на 100 цилиндро-суток. Черным цветом показана численность перерезимовавших особей, косой штриховкой – половозрелых сеголеток. Незаштрихованные поля – численность неполовозрелых сеголеток.

Продолжительность жизни перезимовавших особей не зависит от фазы популяционного цикла (Новиков, 1995)

Модификация индивидуальности: Поливариантный онтогенез

Тутовый шелкопряд – переменная вольтинность





***Turritopsis nutricula* – реверсия жизненного цикла**

Термиты

Мышевидные грызуны умеренных широт

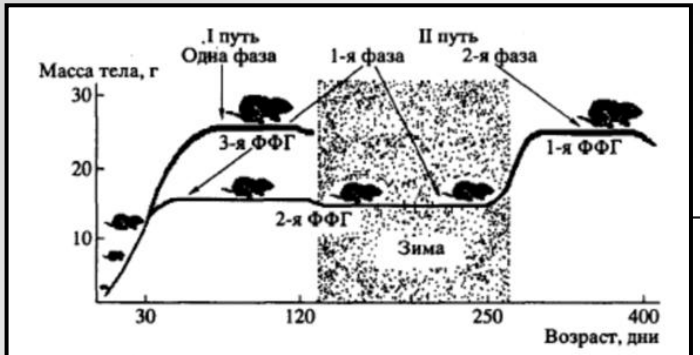
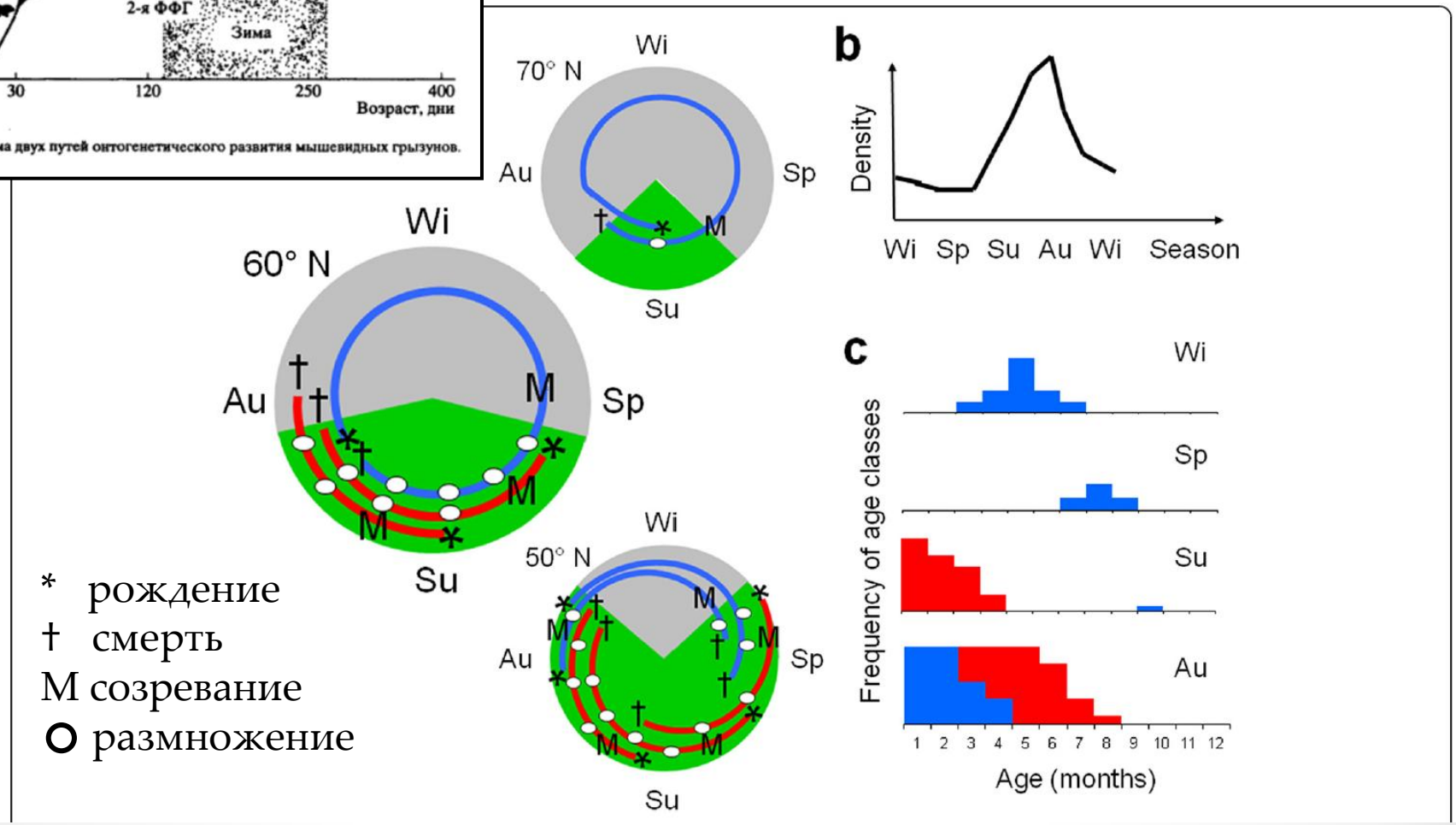


Рис. 1. Схема двух путей онтогенетического развития мышевидных грызунов.



«зимние» особи (OW)

«летние» особи (YY)

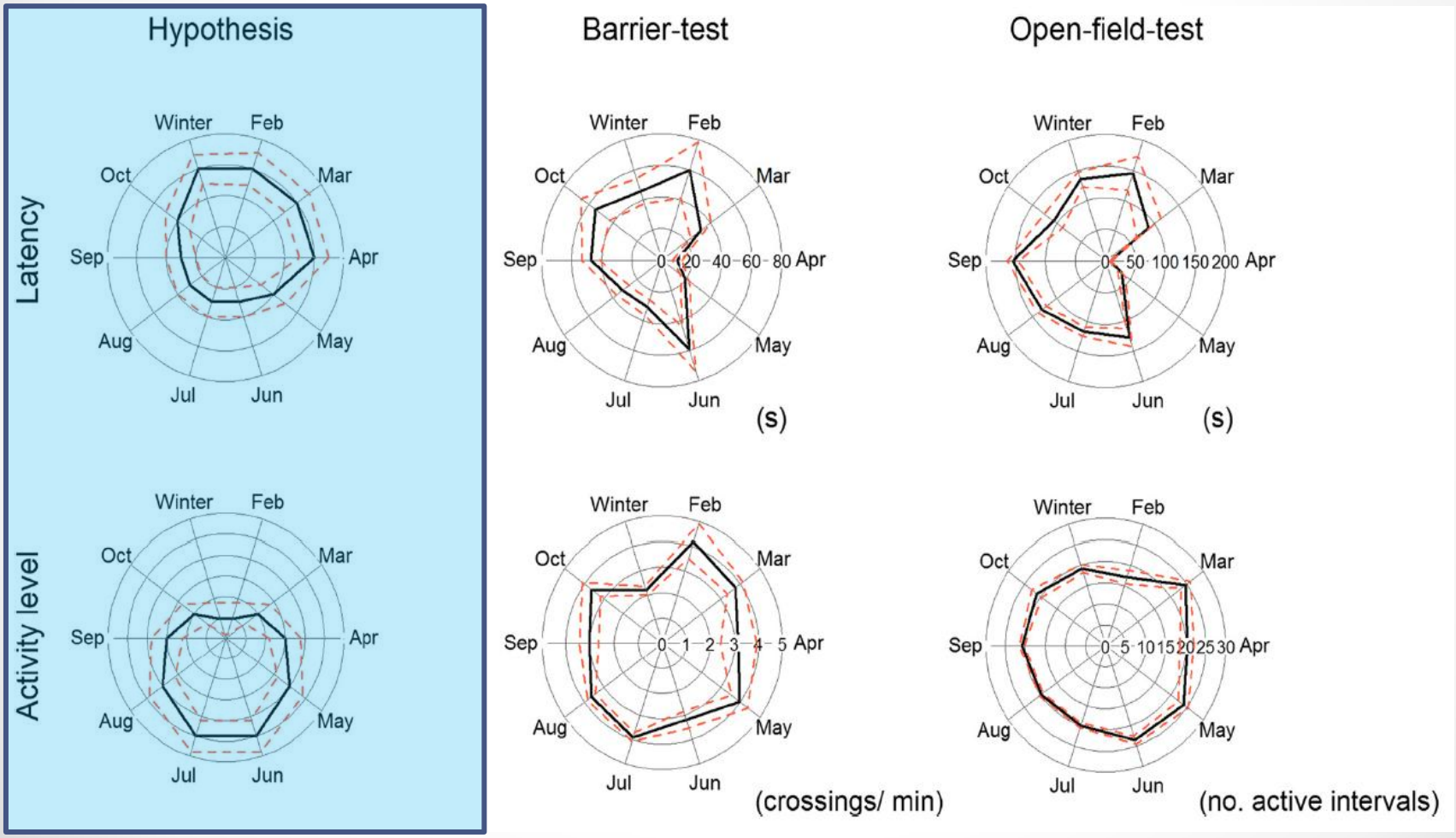
Eccard and Herde *BMC Ecology* 2013, **13**:43

С позиций гипотезы PoL

«Зимние» особи должны:

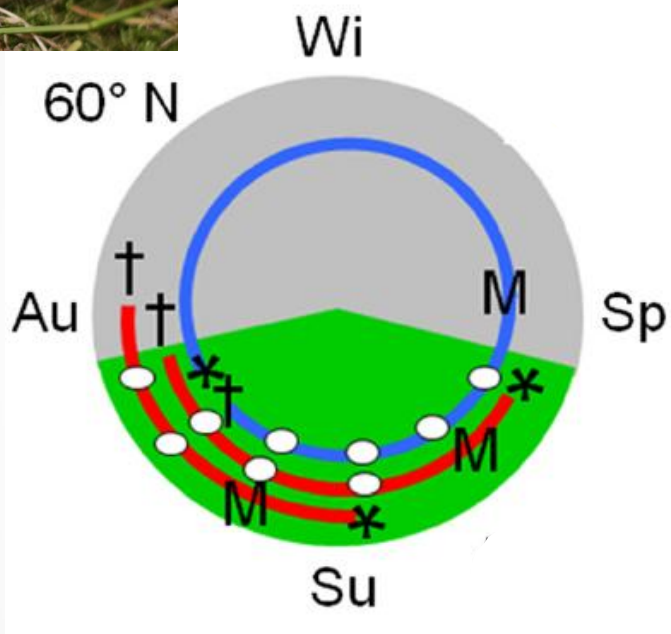
- Быть более осторожными
- Быть менее агрессивными
- Быть более социабельными
- Иметь более низкий обмен веществ
- Иметь более высокую иммунореактивность
- Иметь более низкую реакцию ГГНС на стресс

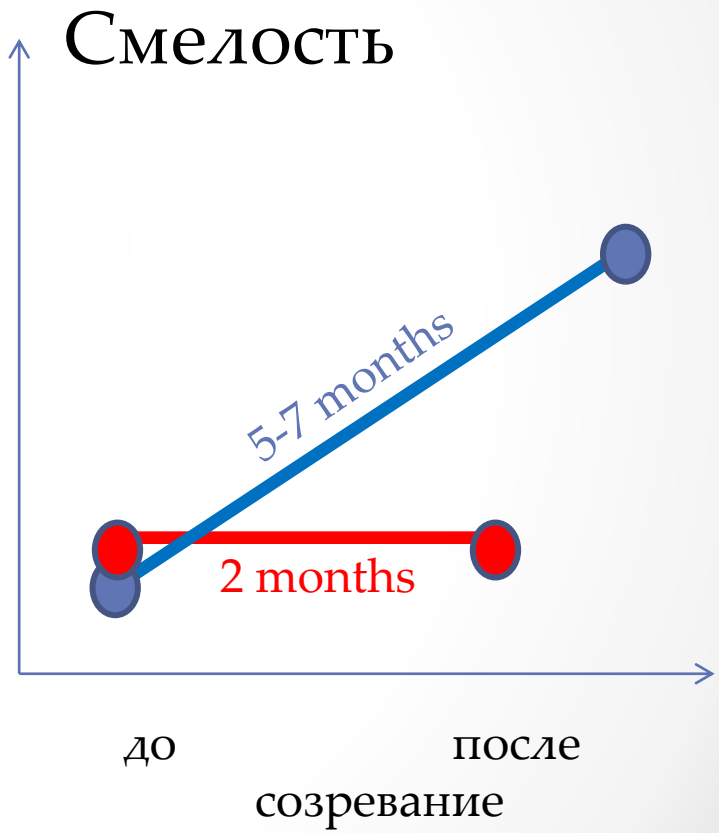
Более «смелыми» оказались «зимние» особи



Eccard and Herde *BMC Ecology* 2013, **13**:43

У «зимних» особей смелость увеличивается с достижением половозрелости





* - рождение

† - гибель

M - созревание

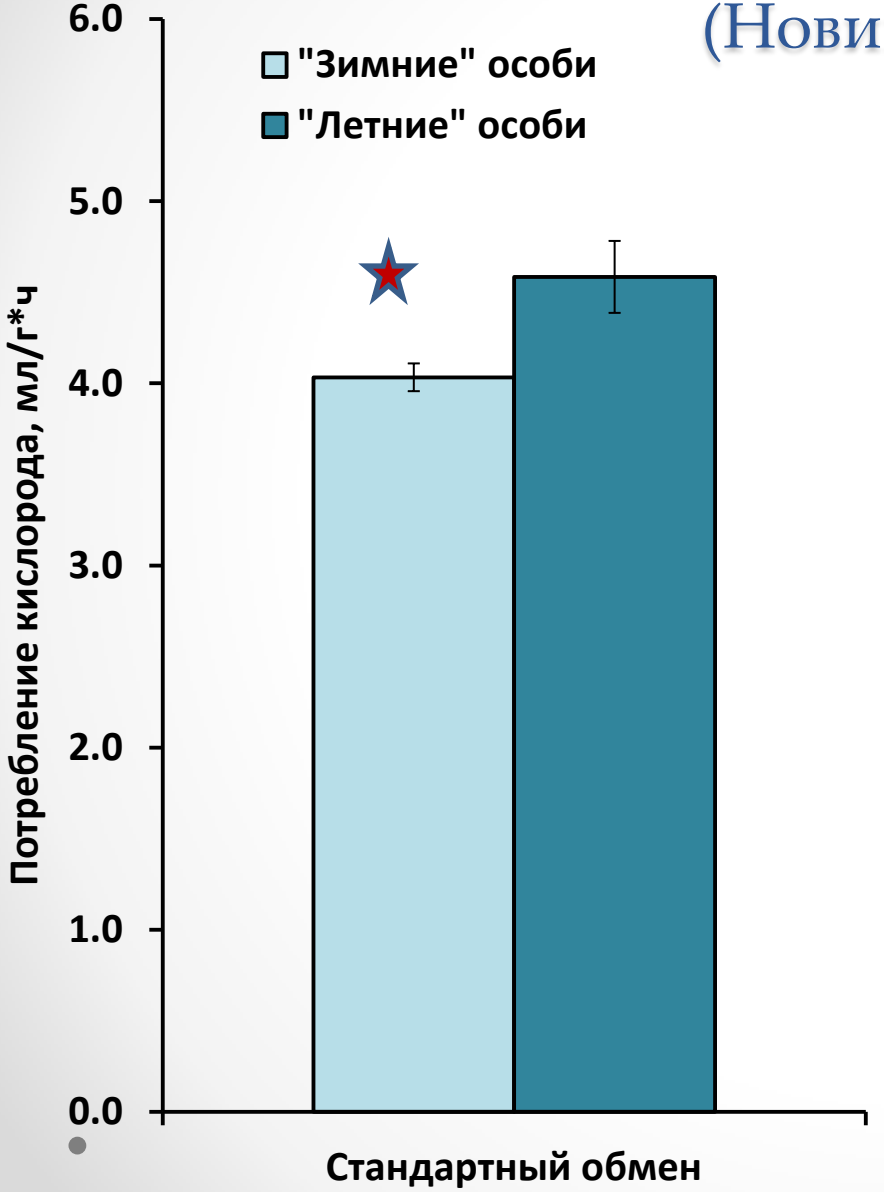
O - размножение

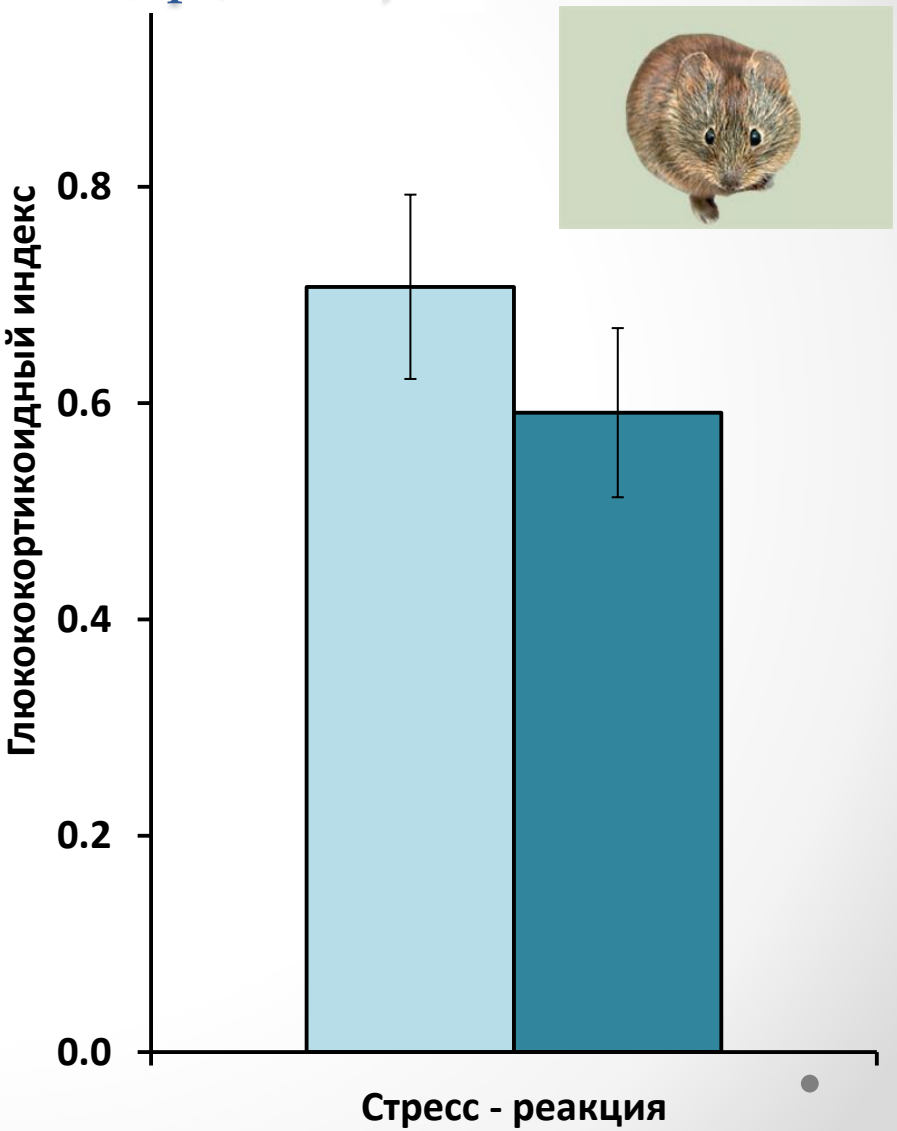
winter animals (OW)

summer animals (YY)

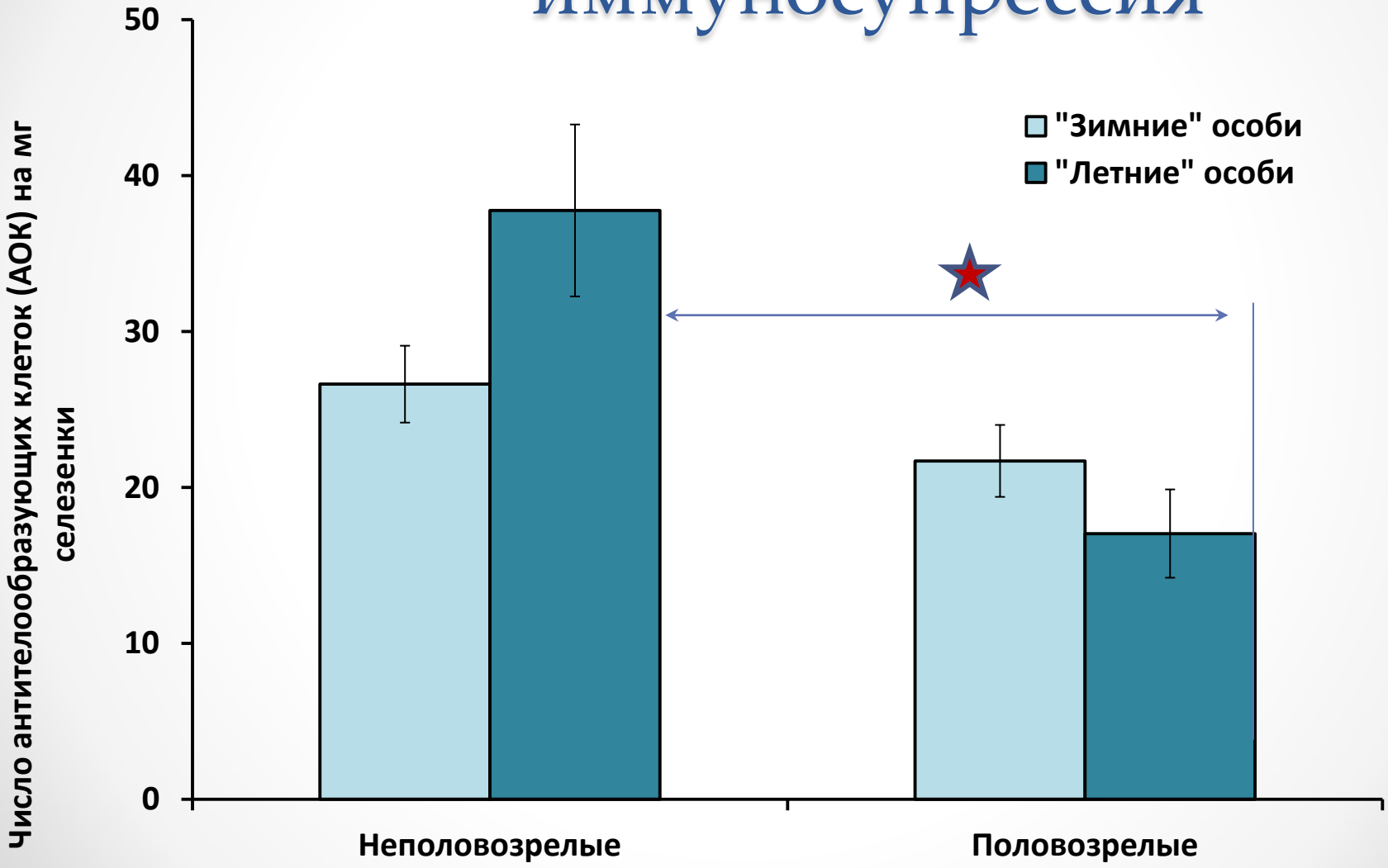
Данные, полученные в природе соответствуют предсказаниям теории PoL

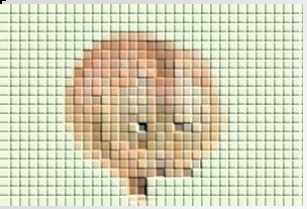
(Новиков и др., 2015)



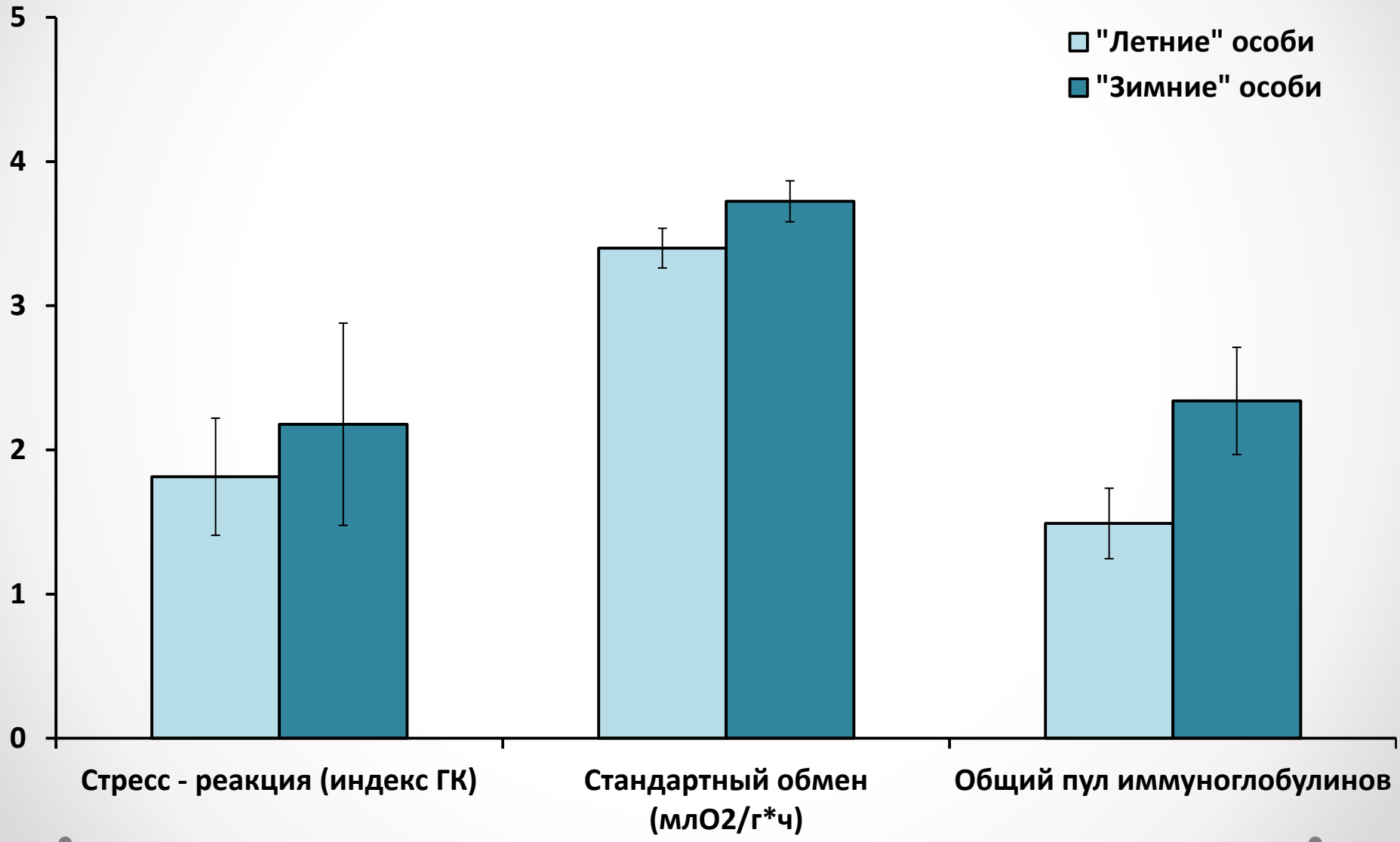


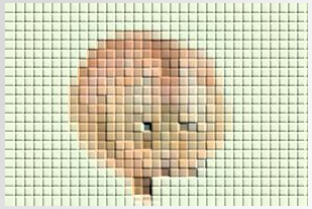
У «летних» особей сильнее выражена репродуктивная иммуносупрессия



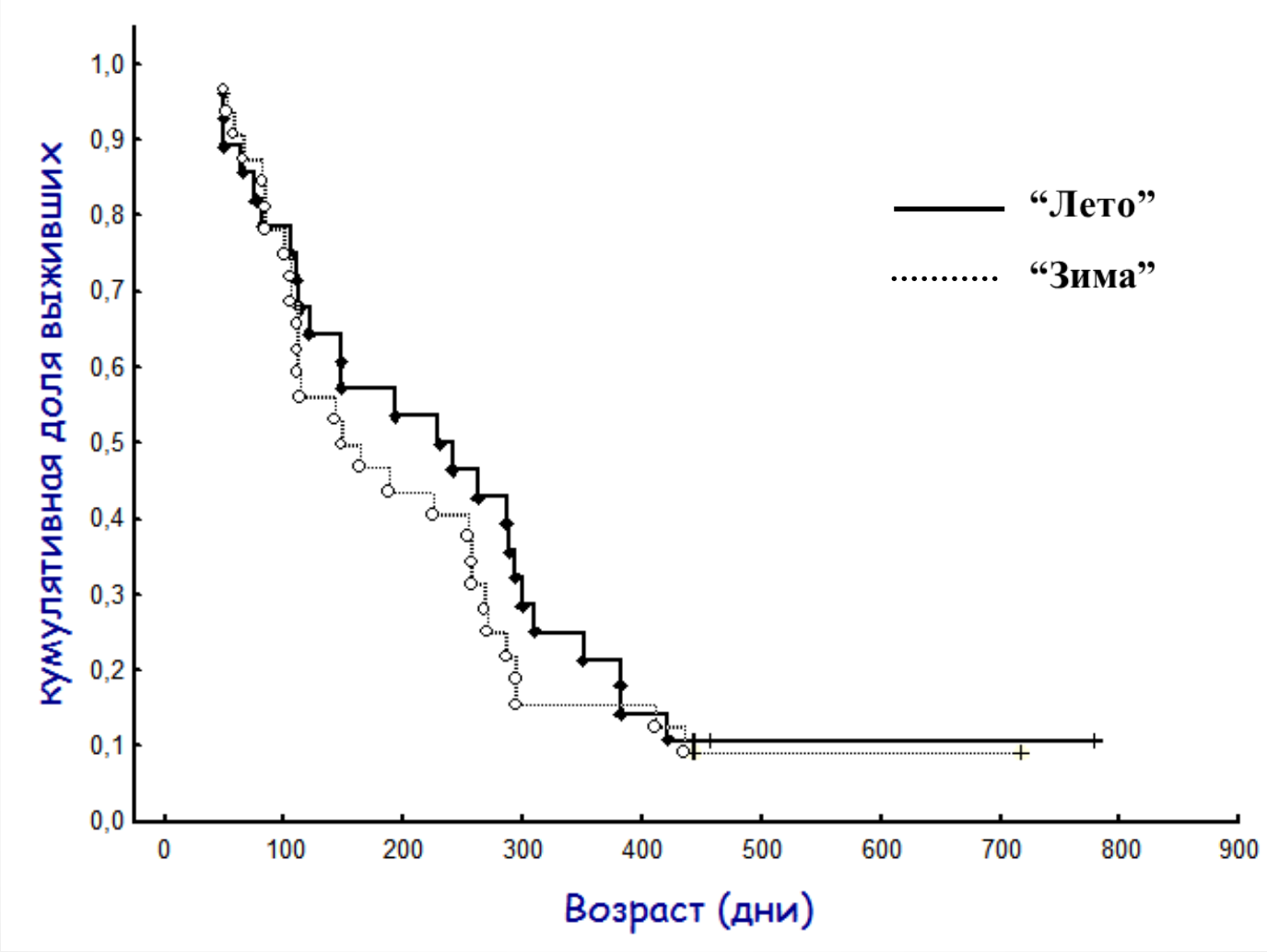


При содержании в лаборатории различия нивелируются





В комфортных условиях «скорость жизни» не влияет на «скорость смерти»



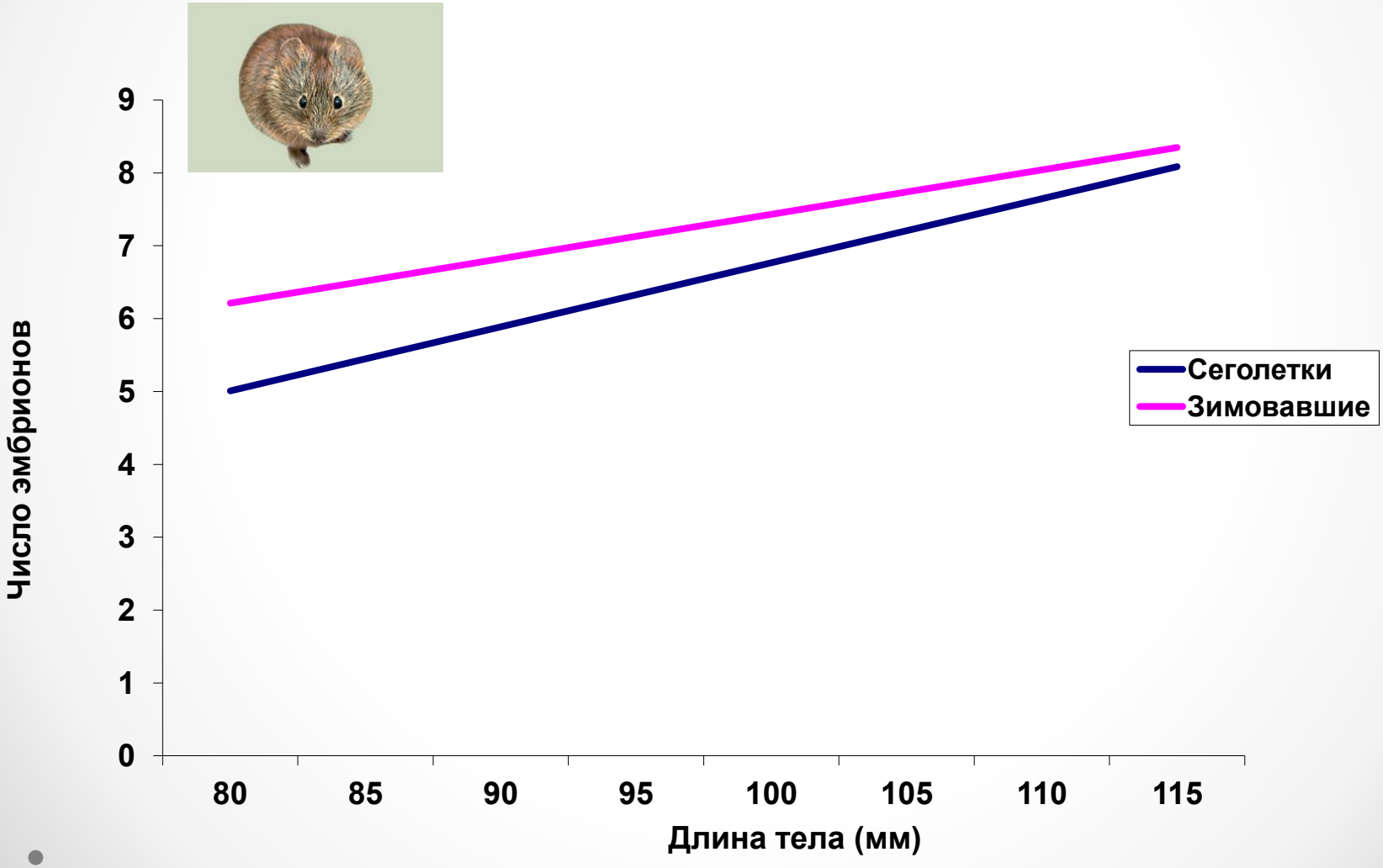
Резюме:

- **Неоднородность факторов среды обуславливает изменчивость по комплексу коррелирующих между собой поведенческих и физиологических показателей, влияющих на течение онтогенеза**
- **Фактические данные, полученные на мышевидных грызунах в целом подтверждают основные положения теории скорости жизни**
- **Взаимоотношения между продолжительностью отдельных этапов онтогенеза и индивидуальными особенностями физиологии и поведения не носят характера жесткой причинно- следственной связи**

СПАСИБО!

До …..

После …..

«Зимние» самки более плодовиты, чем «летние» того же размера

(Мак, Новиков, Мошкин, неопубликованные данные)