

УДК 591.1/599.323.5

## ОТ ЧЕГО ЗАВИСИТ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ВИДА?

© 2022 г. Е. А. Новиков<sup>1, 2, \*</sup>, Е. Е. Демченко<sup>1, 2</sup>, И. В. Задубровская<sup>1, 3</sup>, П. А. Задубровский<sup>1</sup>,  
Л. Л. Мацкало<sup>1, 2</sup>, Г. Г. Назарова<sup>1</sup>, Е. В. Новикова<sup>1</sup>, М. А. Потапов<sup>1</sup>,  
О. Ф. Потапова<sup>1</sup>, Л. П. Проскурняк<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН  
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

<sup>2</sup>Новосибирский государственный аграрный университет  
ул. Добролюбова, 160, Новосибирск, 630036 Россия

<sup>3</sup>Новосибирский государственный педагогический университет  
ул. Вилюйская, 28, Новосибирск, 630126 Россия

\*E-mail: eug\_nov@ngs.ru

Поступила в редакцию 31.08.2022 г.

После доработки 22.09.2022 г.

Принята к публикации 08.11.2022 г.

Расходясь в исходных предпосылках, как механистические, так и эволюционные теории старения предполагают наличие положительной корреляции видовых показателей продолжительности жизни с размерами тела и отрицательной – с плодовитостью и интенсивностью обмена веществ. Такая зависимость отчетливо прослеживается в пределах крупных таксонов, однако при анализе меньшего масштаба (на уровне отрядов и семейств) значительный вклад в изменчивость соответствующих показателей может вносить экологическая специализация видов. В предлагаемой работе у восьми видов хомяковых (Cricetidae) проанализированы коррелятивные взаимоотношения между медианной и максимальной продолжительностью жизни, с одной стороны, и средневидовыми значениями массы тела, плодовитости, мышечной силы, величинами стандартного и максимального энергообмена, двигательной активности и эмоциональности в тесте открытого поля, с другой. Корреляция с продолжительностью жизни отчетливо прослеживается для всех показателей, кроме массы тела. Для двигательной активности корреляция с продолжительностью жизни была положительной, для остальных показателей – отрицательной. В работе обсуждаются возможные причины различий в силе коррелятивных связей анализируемых показателей с максимальной и медианной продолжительностью жизни с точки зрения механистических и эволюционных представлений о причинах и механизмах старения.

DOI: 10.31857/S0044459622060069

Вопрос о причинах и механизмах старения выходит далеко за рамки практической геронтологии. Изучение изменчивости продолжительности жизни животных и обуславливающих ее причин является одной из центральных проблем современной эволюционной биологии. Для объяснения причин старения как феномена, явно инадаптивного с точки зрения отдельного организма, предложено большое количество различных теорий, которые в целом можно разбить на две основные группы: механистические и эволюционные (Goldsmith, 2011). Первые исходят из очевидного положения о том, что отбор теряет свою эффективность по мере возрастного снижения остаточной плодовитости и не может влиять на процесс старения. В качестве возможной причины возрастного ухудшения состояния организма, в конечном итоге приводящего к необратимым последствиям, рассматривается стохастическое на-

копление случайных отказов в работе различных систем, связанное с ошибками транскрипции, повреждающим действием свободных радикалов кислорода, потерей эластичности клеточных мембран и другими необратимыми биохимическими процессами (Harman, 1956; Гаврилов, Гаврилова, 1991; Speakman et al., 2002). Предполагается, что скорость течения подобных процессов и, следовательно, скорость старения организма напрямую связаны с интенсивностью энергетического метаболизма (Pearl, 1928; Kleiber, 1932). Современная эволюционная теория старения, опирающаяся на концепцию  $r$  и  $K$  отбора (Pianka, 1974), предполагает, что на видовом уровне как общая продолжительность жизни, так и продолжительность отдельных этапов онтогенеза определяются вероятностью преждевременной гибели особей от случайных причин. В условиях неизбежной в природе конкуренции за ресурсы между

репродуктивной и соматической функциями вклад в потомство оказывается выгоднее с точки зрения приспособленности, чем вклад в поддержание жизнедеятельности и репаративные процессы. Поэтому после достижения полового созревания ресурсы организма перераспределяются преимущественно в пользу репродуктивной функции, что делает неизбежным процесс старения и гибель организма. Высокий риск гибели животных от случайных причин способствует эволюционной тенденции к ускорению полового созревания и более интенсивной репродукции при меньшем родительском вкладе в каждого потомка. Поэтому крупные и хорошо защищенные за счет экологических или морфологических адаптаций виды живут дольше мелких животных, легкодоступных для хищников (Kirkwood, 1977; Kirkwood, Rose, 1991). Анализ большого массива данных показал наличие тесной взаимосвязи продолжительности жизни животных с массой их тела и возрастом наступления половозрелости, при отсутствии корреляции с остаточными (приведенными к массе тела) величинами основного обмена. Случаи выпадения видов из ожидаемых аллометрических закономерностей оказываются хорошей иллюстрацией эволюционной теории старения. Так, среди млекопитающих продолжительность жизни выше ожидаемой, исходя из регрессионной зависимости от массы тела, имеют рукокрылые и приматы (Magalhaes et al., 2007), среди грызунов – древесные белычьи, дикобразовые и голый землекоп, т.е. хорошо защищенные виды с низким риском преждевременной гибели от внешних причин (Gorbunova et al., 2008). В то же время закономерности, отчетливо прослеживающиеся при анализе крупных таксонов, не всегда реализуются на уровне семейств, особенно таких специализированных, как, например, землекоповые (Bathyergidae). Мелкие социальные виды этого семейства живут значительно дольше одиночных крупных (Dammann, Burda, 2007).

Реципрокные отношения между соматической и генеративной функциями, лежащие в основе современных эволюционных теорий, предполагают наличие обратной зависимости между продолжительностью жизни и затратами на размножение (Kirkwood, 1977; Kirkwood, Rose, 1991). Такая зависимость хорошо прослеживается, в частности, у летучих мышей (Wilkinson, South, 2002). К сожалению, сравнительных работ по анализу затрат на размножение и продолжительности жизни на видовом уровне очень мало. При анализе компромиссных взаимоотношений между соматическими и репродуктивной функциями у животных из природных популяций неизбежно встает вопрос: связан ли их реципрокный характер с непосредственной конкуренцией за лимитированные ресурсы, или он является следствием эволюционных ограничений, наложенных дей-

ствием естественного отбора, оптимизирующего распределение этих ресурсов между функциями? Очевидно, что в первом случае показатели, отражающие состояние репродуктивной и соматических функций, будут подвержены значительной внутривидовой изменчивости, отражающей неравномерность влияния факторов среды, и скоррелированы (в зависимости от паттерна возрастной динамики смертности) со средней или медианной (в случае, если распределение продолжительности жизни отличается от нормального) продолжительностью жизни особей изучаемого вида. Во втором случае следует ожидать тесной взаимосвязи между состоянием отдельных функций и максимальной продолжительностью жизни, как устойчивой видовой характеристикой, сформировавшейся в процессе естественного отбора. Однако в естественной среде обитания выявление подобных закономерностей затруднено неконтролируемым вкладом смертности от случайных причин (погодные катаклизмы, болезни и хищники), поэтому для их изучения целесообразно использовать животных, содержащихся в стандартных лабораторных условиях.

К сожалению, в мировой литературе практически нет сравнительных работ, в которых показатели функциональной активности жизненно важных систем организма у разных видов анализировались бы с позиции изменчивости их продолжительности жизни. Подобную работу предпочтительнее было бы проводить на представителях одной филогенетической линии, во избежание влияния различной эволюционной истории видов. С другой стороны, для выявления межвидовой изменчивости по продолжительности жизни и функциональной активности различных систем организма целесообразно использовать экологически контрастную таксономическую группу, в которой изучаемые показатели достаточно сильно различались бы у разных видов. Очень удобной в этом отношении группой могли бы стать грызуны семейства хомяковых (Cricetidae), демонстрирующие обширнейший спектр жизненных форм (Башенина, 1977; Покровский, Большаков, 1979). Однако практически единственной работой по сравнительному анализу продолжительности жизни и влияющих на нее факторов у видов этого семейства, представляющих различные адаптационные типы и филогенетические линии, при стандартизованных условиях содержания является исследование Моррисона с соавт. (Morrison et al., 1977).

Наличие в нашей лаборатории живой коллекции мышевидных грызунов, обитающих на юге Сибири, позволило выполнить сравнительный анализ продолжительности жизни и характеристик, отражающих функциональное состояние различных систем организма, направленный на понимание причин, определяющих продолжи-

тельность жизни на видовом уровне. Для достижения этой цели мы рассматривали корреляционные отношения между продолжительностью жизни и видоспецифичными значениями показателей, отражающих различные стороны жизнедеятельности организма, пытаясь выявить приросту наблюдаемых корреляций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили представители восьми видов мышевидных грызунов семейства хомяковых (Cricetidae): джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*), обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), водяная (*Arvicola amphibius*), узкочерепная (*Lasiopodomys gregalis*), красная (*Myodes rutilus*), тувинская (*Alticola tuvinicus*) и плоскочерепная (*A. strelzovi*) полевки. Водяная полевка, наиболее крупный из рассмотренных видов, обитает по берегам водоемов, питаясь околородной растительностью; джунгарский хомячок, степная пеструшка, обыкновенная слепушонка и узкочерепная полевка населяют аридные (лесостепные и степные) местообитания. Джунгарский хомячок — преимущественно семенной вид с большой долей животной пищи в рационе; узкочерепная полевка и степная пеструшка питаются преимущественно зеленой массой, а обыкновенная слепушонка — подземными частями растений. Красная полевка предпочитает лесные и таежные местообитания, питаясь в основном семенами растений. В работе использовали как особей, в молодом возрасте отловленных в природе и в течение всей оставшейся жизни содержащихся в лаборатории, так и их потомков одного—двух поколений.

На протяжении последних десяти лет животных перечисленных видов периодически отлавливали живоловушками. Молодых неполовозрелых зверьков доставляли в лабораторию, где содержали в клетках 40 × 30 × 20 см (слепушонок — в круглых вольерах диаметром 50 см) при температуре 18—22°C. Фотопериодический режим меняли в соответствии с естественной сменой освещенности: 8L : 16D зимой, 12L : 12D весной и осенью, 16L : 8D летом. Условия кормления зависели от особенностей биологии видов: семеноядным видам давали фабричные корма для грызунов (“Вака”, “Жорка”), зерновую смесь (овес, семя подсолнечника) с добавлением кедровых орехов и ягод — красным полевым, с добавлением животных кормов (мясо, вареное яйцо, мучные черви) — джунгарским хомячкам, зеленоядным — свежее разнотравье, семя, морковь. Обыкновенным слепушонкам предлагали преимущественно свежую морковь с добавлением других корнеплодов и зерновую смесь. Всем животным в рацион добавляли яблоки и фабричные гранулированные конвенциональные

корма (Чара К°). Молодых зверьков всех видов (за исключением обыкновенной слепушонки) содержали поодиночке либо sibсовыми группами, при достижении половой зрелости формировали пары, сохранявшиеся до момента гибели одного из партнеров. Особей обыкновенной слепушонки, ведущей в природе колониальный образ жизни, содержали группами по 4 особи (2 самца и 2 самки), отсаживая потомство по мере его взросления. Осмотр клеток проводили ежедневно, фиксировали факты рождения потомства и гибели животных. Число родившихся детенышей подсчитывали при рождении и после прекращения лактации. Погибших животных осматривали и вскрывали для выявления травм или патологий, являющихся возможной причиной гибели.

В качестве показателя максимальной продолжительности жизни вида использовали максимальное из значений, зарегистрированных нами за все время наблюдения за данным видом. Полученные величины значимо не отличались от имеющих (но не для всех видов) в литературе (Magalhaes, Costa, 2009) либо превосходили их. Поскольку не для всех рассмотренных видов распределение продолжительности жизни подчинилось нормальному закону вследствие выраженной правосторонней асимметрии (тест Колмогорова—Смирнова;  $P < 0.05$ ), в качестве характеристики, отражающей выживаемость в лаборатории, использовали медианную продолжительность жизни. Репродуктивную активность оценивали по среднему размеру выводка, зарегистрированному для данного вида в наших наблюдениях. Этот показатель, с одной стороны, адекватно отражает текущие затраты на размножение и, с другой стороны, в отличие, например, от общего количества принесенных в течение жизни детенышей, мало подвержен случайным ошибкам наблюдения. В качестве показателей, отражающих состояние соматических функций, рассматривали массу тела, мышечную силу передних конечностей, величины основного обмена, максимального (холодового) обмена и поведенческий репертуар, демонстрируемый в тесте открытого поля. Ежедневная регистрация фактов рождения детенышей позволяла оценивать возраст родившихся в виварии зверьков с точностью до одного дня. В расчетах кривых выживания использовали только особей, продолжительность жизни которых составляла более месяца, поскольку в этом возрасте грызуны большинства изучаемых видов выходят из гнезд и начинают вести активный образ жизни. Календарный возраст отловленных в природе животных на момент отлова, во избежание завышения оценки максимальной продолжительности жизни, принимали равным одному месяцу.

Анализ мышечной силы проводили с использованием установки оригинальной конструкции, представляющей собой динамометр (пружинные

**Таблица 1.** Факторная нагрузка поведенческих актов, демонстрируемых грызунами изучаемых видов в тесте открытого поля

	Фактор 1. Двигательная активность	Фактор 2. Эмоциональность
Латентное время активности	−0.46	−0.16
Вертикальная активность	0.72*	−0.12
Горизонтальная активность на периферии	0.80*	−0.11
Горизонтальная активность в центре	0.95*	−0.13
Грумминг	0.14	0.17
Дефекация, акты	0.00	0.96*
Дефекация, число фекальных болюсов	−0.04	0.95*
Уринация	−0.07	0.23
Роющая активность	0.08	0.00
Прыжок	0.21	−0.06
Отряхивание	0.04	−0.04
Потягивание	−0.05	0.11
Вокализация	−0.06	−0.09
Объясненная дисперсия, %	19.4	11.2

**Примечание.** Поведенческие акты, вносящие наибольший вклад в значения компонент, помечены знаком \*.

весы Resola C° с пределом шкалы 1 кг), закрепленный на неподвижном основании и соединенный с пластиковым цилиндром диаметром 5 см, в который помещали тестируемое животное. Для того, чтобы зверек мог зафиксироваться в цилиндре передними лапами, внутрь помещали стальную спираль. После фиксации зверька в цилиндре его брали за заднюю часть туловища и пытались извлечь из цилиндра, который смещался при этом по продольной оси установки, приводя в движение шкалу динамометра. Максимальное смещение шкалы, зарегистрированное перед тем, как животное разжимало лапы, считали показателем его мышечной силы (Novikov et al., 2015). Из-за различия в размерах тестируемых животных мышечную силу при анализе рассматривали в виде удельных значений, относя ее к массе тела.

Для измерения величин стандартного (обмен покоя в термонеutralной зоне, показатель, близкий по величине к основному обмену) и максимального обмена использовали метод непрямой калориметрии в установке закрытого типа (Калабухов, 1951) в модификации, разработанной в нашей лаборатории и неоднократно описанной ранее (Новиков и др., 2015б, 2021; Поликарпов и др., 2016; Задубровский и др., 2021). Выпадающие размеры и возможности тестового оборудования не позволили корректно оценить интенсивность метаболизма у водяной полевки.

Межвидовую изменчивость поведенческого репертуара оценивали по результатам стандартного теста “открытое поле” (Hall, 1934, 1936). Поведение обыкновенной слепушонки оказалось

крайне однообразным: животные постоянно двигались вдоль стенки тестовой арены и почти не демонстрировали иных поведенческих актов. Из-за сомнений в валидности теста открытого поля для этого вида, обитающего в одномерном пространстве подземных ходов, он был исключен из анализа. Данные по остальным видам объединяли в единую выборку, которую обрабатывали с использованием компонентного анализа (Задубровский и др., 2017, 2021). Наиболее значимый вклад в первую главную компоненту, объясняющую 19.4% изменчивости, вносили показатели вертикальной и горизонтальной активности (число пройденных секторов в центре и на периферии арены, частота вертикальных стоек). Вторая компонента, объясняющая 11.2% дисперсии, была сформирована главным образом частотой дефекаций и числом болюсов, оставленных во время теста (табл. 1), что, в соответствии с классической трактовкой результатов теста открытого поля, предложенной его автором Холлом (Hall, 1934, 1936), рассматривали как проявление эмоциональности животных. Значения первой и второй компонент, усредненные для каждого вида (центроиды выборок), использовали как видовые характеристики двигательной активности и эмоциональности в сравнительном анализе.

Для оценки статистической значимости вклада видовой принадлежности в изменчивость анализируемых признаков использовали однофакторный дисперсионный анализ, для выявления зависимостей между изучаемыми показателями — коэффициенты ранговой корреляции Спирмена.

Расчеты проводили с использованием пакета Statistica версии 12, производитель Statsoft Inc.

Латинские названия видов даны в соответствии с последней сводкой по арвиколинам Палеарктики (Kryštufek, Shenbrot, 2022).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В ряду рассматриваемых видов максимальная продолжительность жизни при содержании в неволе зафиксирована у обыкновенной слепушонки и плоскочерепной полевки (табл. 2). Медианная продолжительность жизни была самой высокой у джунгарских хомячков. Оба показателя статистически значимо коррелировали между собой ( $R_s = 0.78$ ;  $P < 0.05$ ). Динамика смертности также статистически значимо (тест Гехана–Уилкоксона,  $P < 0.001$ ) различалась у разных видов (рис. 1). Красная, узкочерепная и плоскочерепная полевки имели более высокую, чем остальные виды, смертность на ранних этапах жизненного цикла. Обыкновенная слепушонка и плоскочерепная полевка демонстрировали относительно низкую смертность на поздних этапах онтогенеза. Видовая принадлежность оказывала статистически значимое влияние на показатели, отражающие состояние репродуктивной (размер выводка) и соматических (масса тела, мышечная сила, двигательная активность) функций (табл. 2). Размер выводка и эмоциональность в тесте открытого поля отрицательно коррелировали как с максимальной, так и с медианной продолжительностью жизни, показатели энергообмена — только с максимальной, мышечная сила — только с медианной. Двигательная активность положительно коррелировала с медианной продолжительностью жизни. Для массы тела статистически значимых корреляций с продолжительностью жизни не выявлено (рис. 2–5, табл. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

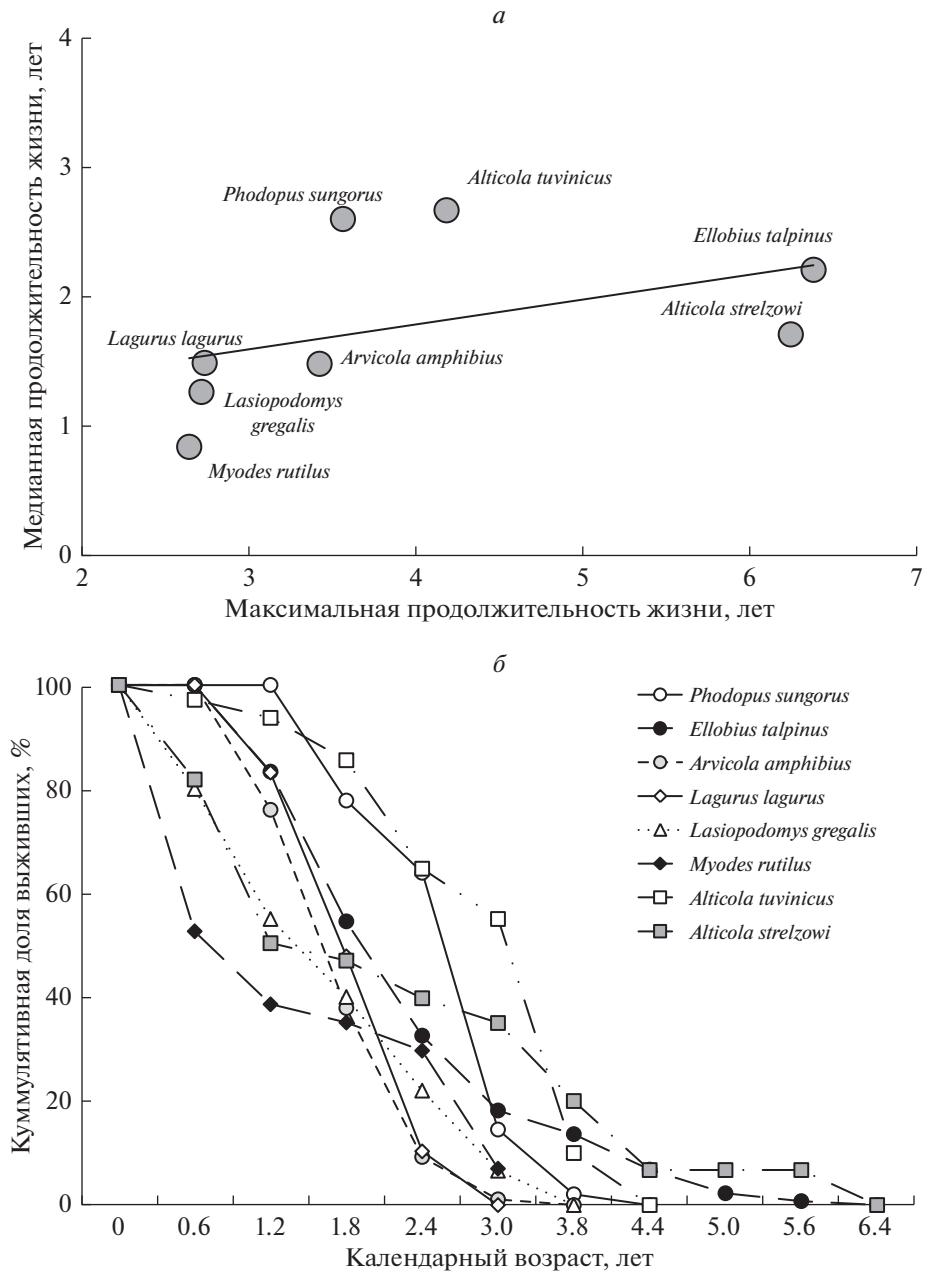
Все рассмотренные в работе виды, за исключением джунгарского хомячка (представителя подсемейства Cricetinae), принадлежат к одному подсемейству — полевоцых (Arvicolinae), имеют частично симпатричные ареалы, однако различаются по массе тела, предпочитаемым биотопам, пищевой специализации и пространственно-этологической структуре популяций, демонстрируя широкий спектр жизненных форм. В анализируемой выборке представлены зеленоядные и семяядные, околородные и аридные, подстилочные, норные, подземные и петрофильные, одиночные и социальные виды (Башенина, 1977; Павлинов, Лисовский, 2012; Kryštufek, Shenbrot, 2022). В одной работе невозможно рассмотреть весь спектр жизненных форм и филогенетических линий такого обширного семейства, как хомяковые, однако

при выборе видов для анализа мы исходили именно из принципа их максимального экологического разнообразия. Широкий градиент значений экологических факторов, оказывающих воздействие на рассматриваемые виды, отражается как на внешнем облике, так и на этолого-физиологических характеристиках животных. Все рассматриваемые нами показатели (за исключением эмоциональности в тесте открытого поля) с высоким уровнем статистической значимости различались у рассматриваемых видов. Детальный анализ изменчивости этих показателей не входил в задачи данной работы, но, поскольку в работе использовали виды различной экологической специализации, можно предполагать, что существенный вклад в нее вносит специфика среды обитания.

Виды, включенные в анализируемую выборку, существенно различались по основным параметрам жизненных циклов. Эти различия касаются прежде всего темпов полового созревания: у мелких видов с коротким жизненным циклом (лесных и серых полевок, пеструшек и мохноногих хомячков) половое созревание может наступать в возрасте 1.5–2 мес., тогда как у скальных полевок — только на второй год жизни (Башенина, 1977; Покровский, Большаков, 1979). У водяных полевок и слепушонок также размножаются в основном перезимовавшие особи (Евдокимов, 2001; Пантелеев, 2001). Корреляция скорости полового созревания с продолжительностью жизни отчетливо проявляется как на внутри- (Шварц и др., 1964), так и на межвидовом уровнях. Помимо скорости полового созревания, одним из основных предикторов продолжительности жизни на видовом уровне является масса тела (Magalhaes et al., 2007). С точки зрения механистических представлений о старении большая продолжительность жизни крупных животных может быть обусловлена обратной зависимостью между массой тела и удельной (на единицу массы тела) величиной энергообмена (Pearl, 1928; Kleiber, 1932), с точки зрения эволюционной теории — низким риском невозрастной гибели, которая у грызунов в значительной мере обусловлена вероятностью хищничества (Gorbunova et al., 2008). Однако у восьми рассмотренных нами представителей семейства хомяковых масса тела не коррелировала ни с максимальной, ни с медианной продолжительностью жизни. Отсутствие статистически значимых корреляций (хотя и при наличии положительного тренда) может быть связано как с малым объемом выборки, так и со спецификой формирования идиоадаптаций, в которых масса тела имеет существенное терморегуляторное значение. Хорошо известно, что у грызунов эволюционная тенденция к увеличению размеров характерна для одиночных (по сравнению с колониальными формами), подземных (McNab, 1979; Dammann, Burda, 2007) и околородных (Пантеле-

**Таблица 2.** Продолжительность жизни, плодовитость (средний размер выводка) и показатели жизнедеятельности у восьми видов грызунов семейства хомяковых при лабораторном содержании. В качестве относительных характеристик двигательной активности и эмоциональности приведены значения 1 и 2 главных компонент, полученных в результате факторного анализа данных тестирования в открытом поле

	Продолжительность жизни, лет		Масса тела, г	Размер выводка, особей	Энергообмен, мл/г·ч		Мышечная сила, г/г массы	Двигательная активность	Эмоциональность
	максимальная	медианная			стандартный	максимальный			
Джунгарский хомячок	3.6	2.6	31.3 ± 1.3	4.4 ± 0.1	3.9 ± 0.3	17.4 ± 0.5	5.2 ± 0.4	0.35 ± 0.08	-0.22 ± 0.10
Обыкновенная слепушонка	6.4	2.2	45.8 ± 1.5	2.9 ± 0.1	2.7 ± 0.2	7.7 ± 0.4	5.9 ± 0.4		
Водяная полевка	3.4	1.5	164.7 ± 9.1	4.5 ± 0.4			10.6 ± 0.2	-0.93 ± 0.15	0.33 ± 0.27
Степная пеструшка	2.7	1.5	17.9 ± 0.3	3.6 ± 0.2	4.5 ± 0.2	14.3 ± 0.6	8.1 ± 0.2	0.70 ± 0.08	-0.02 ± 0.12
Узкочерепная полевка	2.7	1.3	20.0 ± 0.9	6.2 ± 0.4	4.0 ± 0.1	15.6 ± 0.6	10.0 ± 0.5	-0.35 ± 0.08	0.05 ± 0.9
Красная полевка	2.7	0.8	21.9 ± 0.7	6.4 ± 0.5	4.0 ± 0.1	15.9 ± 0.3	9.1 ± 0.3	-0.55 ± 0.08	0.13 ± 0.09
Тувинская полевка	4.2	2.7	43.2 ± 2.1	2.6 ± 0.2	2.9 ± 0.2	11.1 ± 0.5	7.1 ± 0.6	1.48 ± 0.11	-0.57 ± 0.05
Плоскочерепная полевка	6.3	1.7	42.9 ± 2.4	3.3 ± 0.3	2.4 ± 0.2	11.0 ± 0.4	8.5 ± 0.6	0.75 ± 0.25	-0.60 ± 0.06
Значения критерия Фишера				33.2	16.0	16.6	18.2	38.3	2.3
Уровень значимости, <i>P</i>				0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.05



**Рис. 1.** Выживаемость восьми видов мышевидных грызунов в условиях лаборатории: *а* — зависимость между максимальной и медианной продолжительностью жизни, *б* — возрастная динамика смертности.

ев, 2001) видов. В обоих случаях увеличение размеров не приводит, очевидно, к снижению риска хищничества. Исключение из анализируемой выборки водяной полевки делает статистически значимой ( $R = 0.82$ ;  $P < 0.05$ ) корреляцию массы тела с максимальной (но не с медианной!) продолжительностью жизни.

Положение о конкуренции за ресурсы между соматической и генеративной функциями является одним из краеугольных в современной эволюционной биологии (Kirkwood, 1977; Stearns,

1992). В частности, для млекопитающих отчетливо прослеживается эволюционная тенденция к более ранним срокам размножения и увеличению плодовитости у видов с высоким уровнем смертности (Promislow, Harvey, 1990). У восьми исследованных видов хомяковых мы выявили отрицательную зависимость между обоими рассматриваемыми показателями продолжительности жизни и текущими затратами на размножение, как это было показано ранее для летучих мышей (Wilkinson, South, 2002). Использованный нами эксперимен-

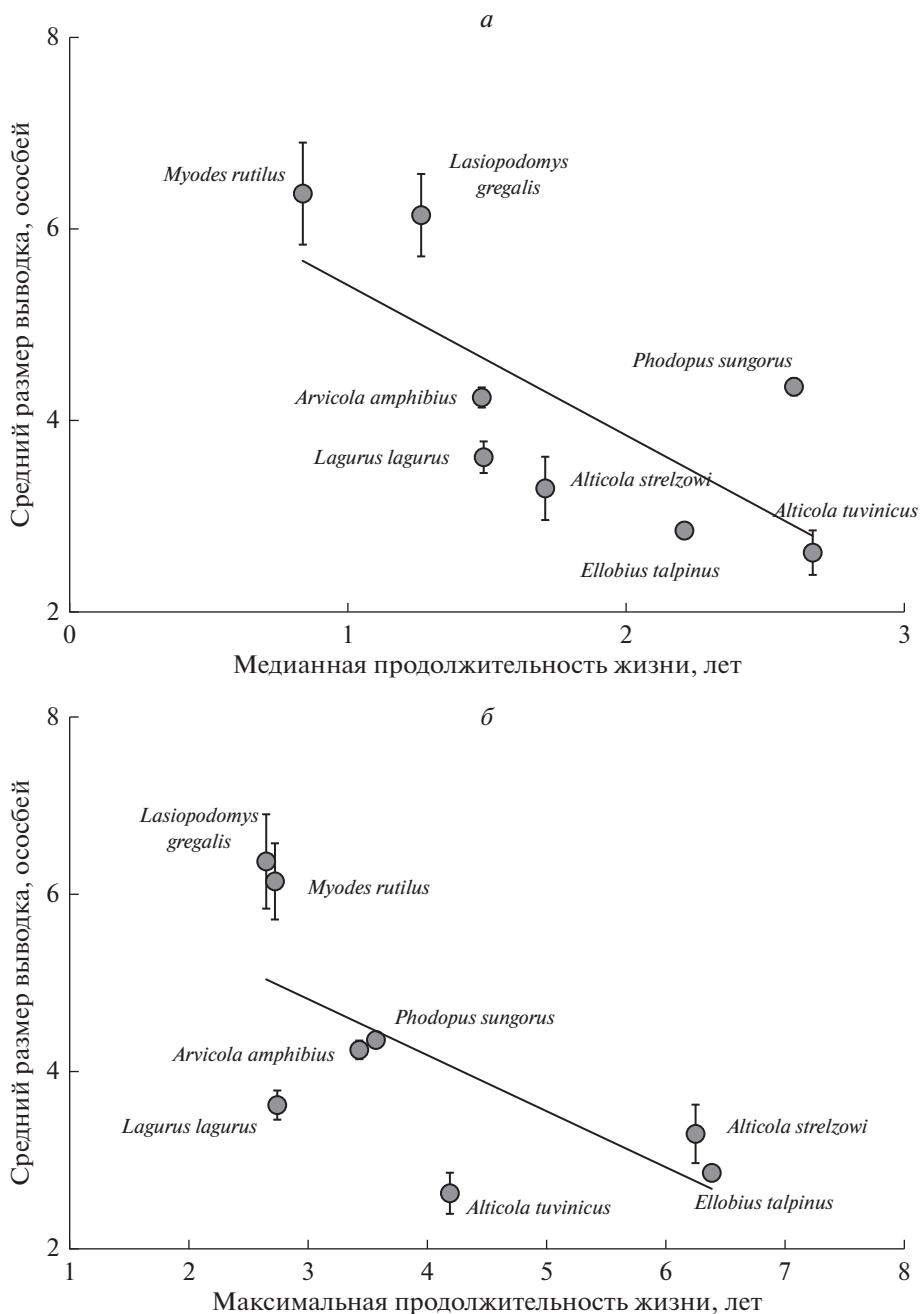


Рис. 2. Зависимость между средним размером выводка, медианной (а) и максимальной (б) продолжительностью жизни.

тальный протокол не позволил надежно установить сроки полового созревания, однако надо отметить, что долгоживущие виды — обыкновенная слепушонка и скальная полевка — в природе приступают к размножению, как правило, только на второй год жизни (Покровский, Большаков, 1979; Евдокимов, 2001).

Анализу зависимостей между продолжительностью жизни и интенсивностью основного обмена посвящено достаточно большое количество работ. Наличие подобной зависимости является

отправным положением механистических теорий старения (Speakman et al., 2002). С точки зрения эволюционной теории ее возможное объяснение может быть связано с наличием аллометрической зависимости между размерами тела и удельной (на единицу массы тела) интенсивностью энергообмена (Darveau et al., 2002). Более крупные животные имеют меньший по сравнению с мелкими удельный обмен и одновременно лучше защищены от хищников. В нашем случае дополнительный вклад в наблюдаемую закономерность вно-



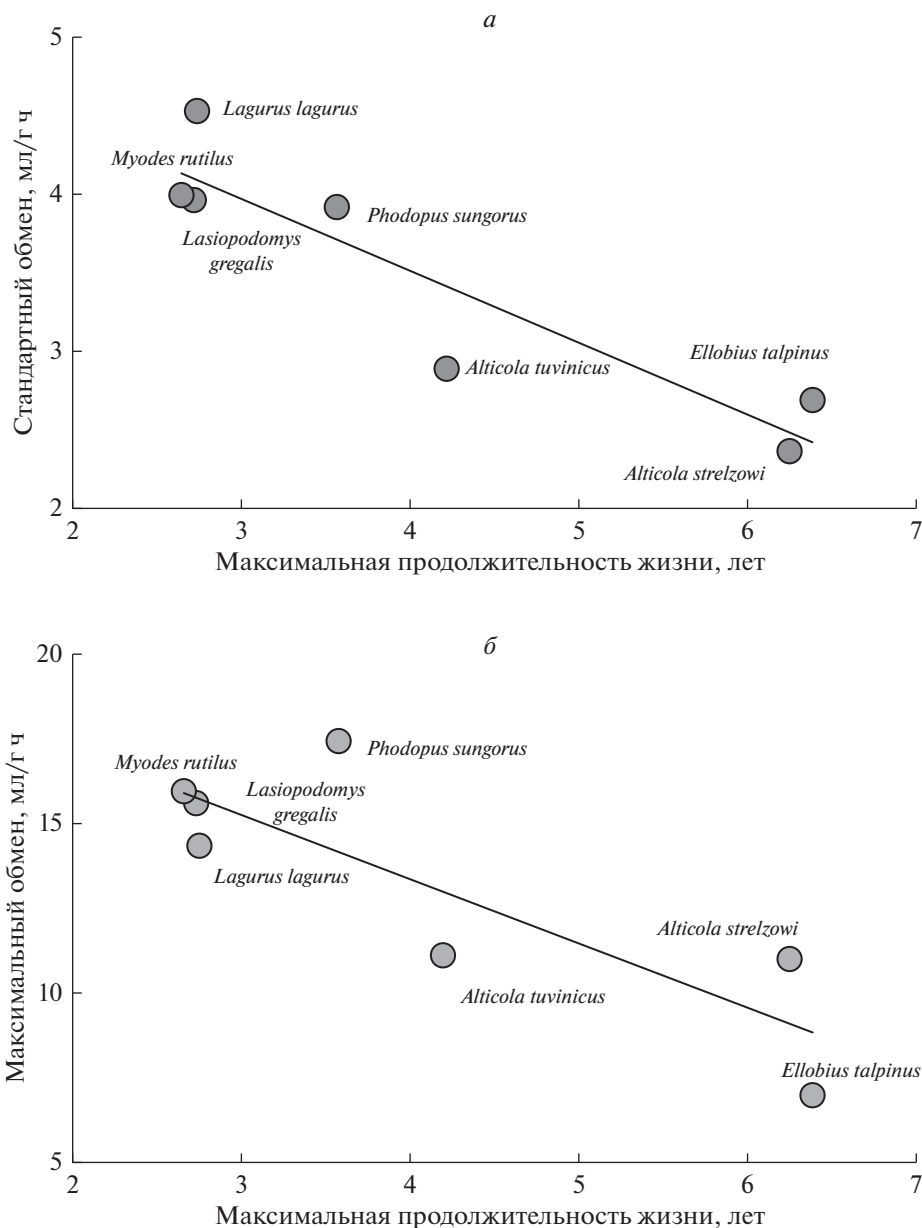
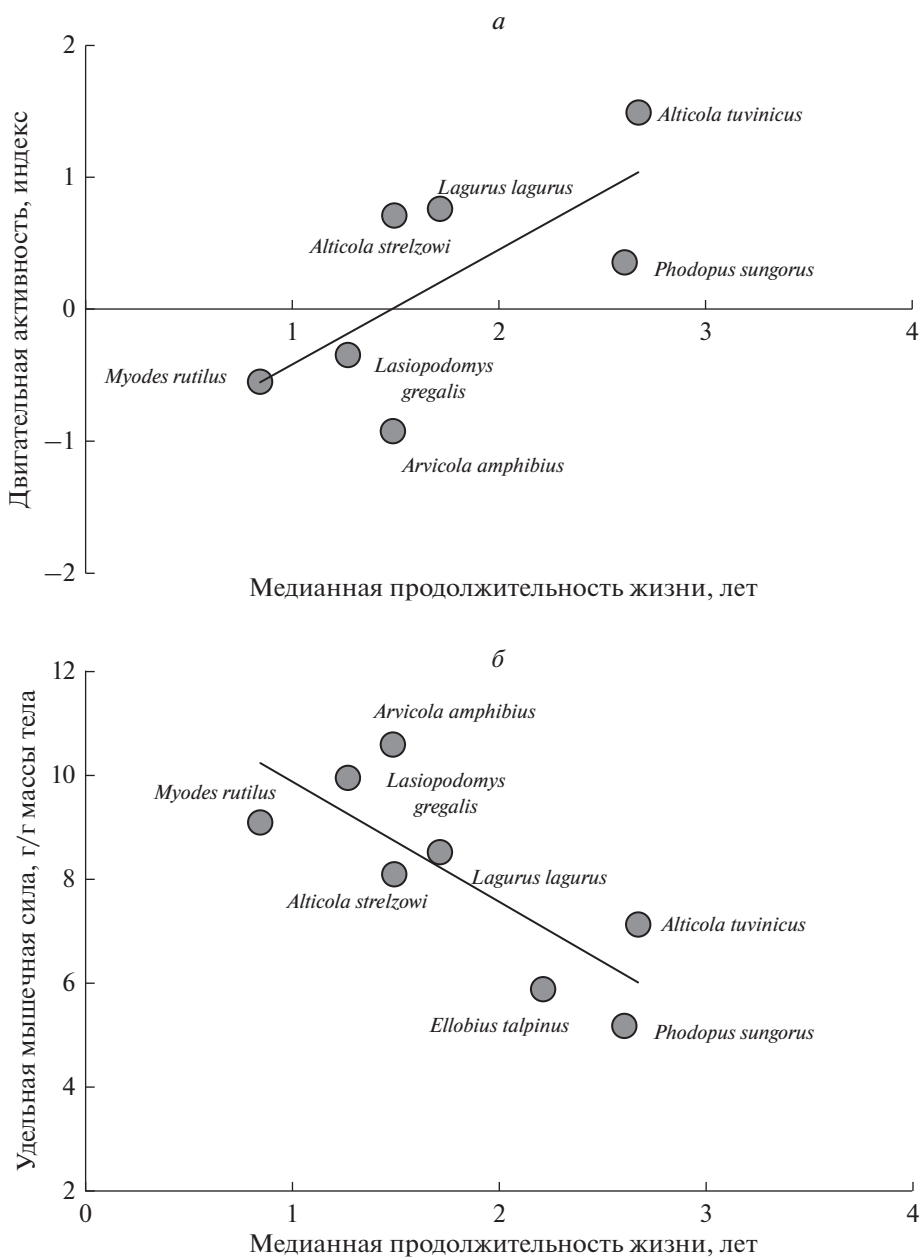


Рис. 3. Зависимость между стандартным (а), максимальным (б) обменом и максимальной продолжительностью жизни.

сит наличие в исследуемой выборке подземного и горных видов, подверженных хронической гипоксии и имеющих минимальную в рассматриваемом ряду величину основного обмена (McNab, 1979; Ar, 1987). Гипоксия, как острая, так и хроническая, является, очевидно, одним из значимых факторов увеличения продолжительности жизни (Агаджанян и др., 1995). Водяная полевка, как ныряющий вид, периодически подверженный острой гипоксии (Ночачка et al., 1999; Пантелеев, 2001), представляет собой очень интересный объект для сравнительного анализа, однако мы были вынуждены исключить ее из рассмотрения из-за несопоставимых с остальными ви-

дами размеров. Помимо газового состава атмосферы, значительное влияние на интенсивность метаболизма оказывают и экологические факторы – географическая широта, климатические условия, калорийность и доступность кормов (Lovegrove, 2000, 2003). Поскольку в природе реальное потребление энергии животными (особенно эндотермными), как правило, значительно превышает уровень основного обмена, в качестве более адекватной характеристики для анализа аллометрических зависимостей с продолжительностью жизни предлагается рассматривать среднесуточные энергозатраты (Speakman et al., 2002). Однако в силу технических сложностей данный



**Рис. 4.** Зависимость между двигательной активностью в тесте открытого поля (а), удельной мышечной силой (б) и медианной продолжительностью жизни.

подход все еще недостаточно широко используется в сравнительных исследованиях. Поэтому в качестве характеристики видоспецифичного уровня энергозатрат, с которыми животные сталкиваются в природе, мы использовали величину максимального обмена. Этот показатель, измеряемый в условиях острого охлаждения или физических нагрузок, мы применяли для оценки адаптивных возможностей организма, позволяющих адекватно реагировать на воздействия внешней среды (Hayes, 1989; Moshkin et al., 2002; Rezende et al., 2004; Поликарпов и др., 2016), однако дан-

ных о его корреляции с видовыми или индивидуальными показателями продолжительности жизни в литературе нет. Наличие отрицательной связи, выявленное в нашей работе, может иметь ту же природу, что и для основного обмена, и интерпретироваться как с механистических, так и с эволюционных позиций. Резкая активация энергообмена вплоть до максимальных значений в стрессовых ситуациях, неизбежных в природе (некомфортные температуры, нападение хищника), с соответствующей пиковой нагрузкой на кровеносную, нервную и эндокринную системы, мо-

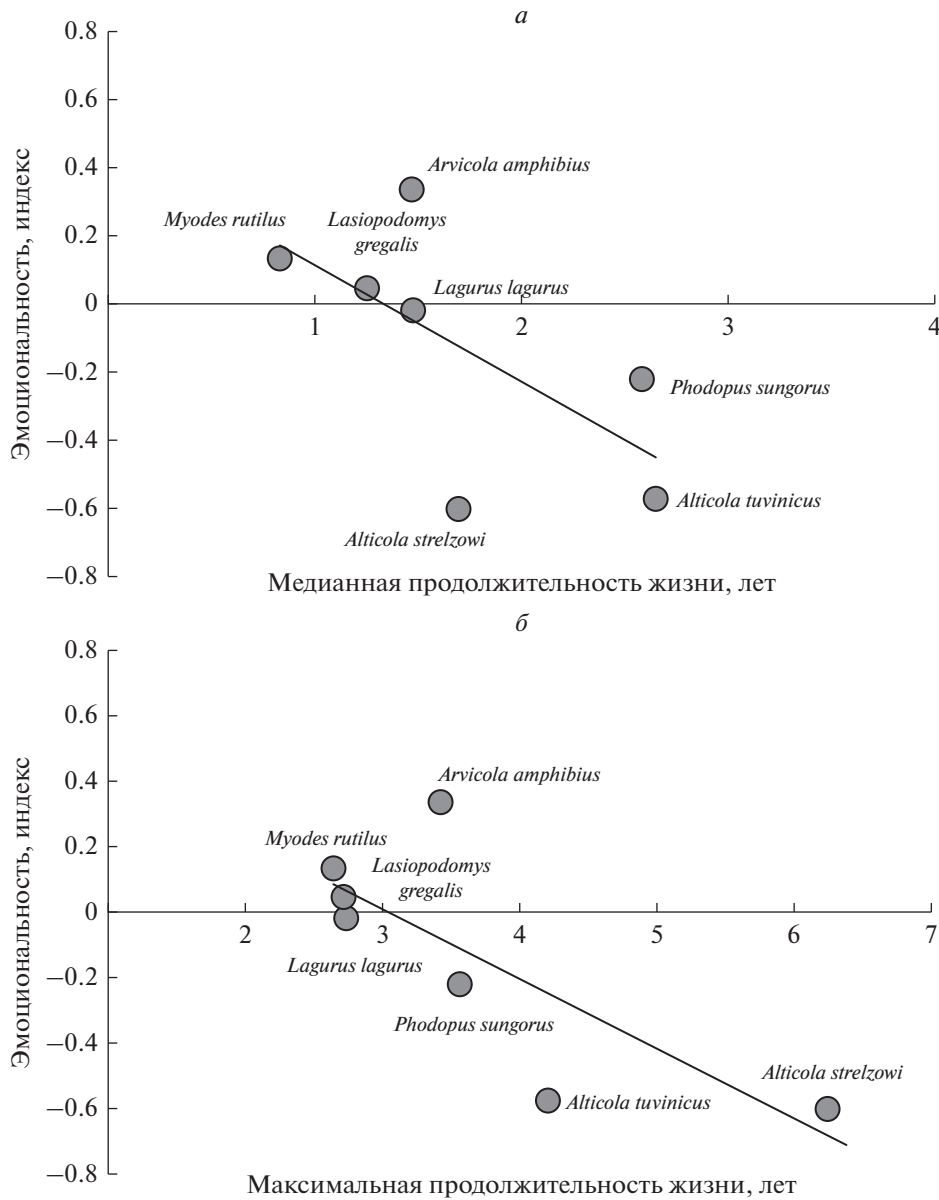


Рис. 5. Зависимость между эмоциональностью, медианной (а) и максимальной (б) продолжительностью жизни.

жет приводить к быстрому изнашиванию организма. Частота же таких нагрузок обратно пропорциональна стабильности условий среды и ее защитным свойствам.

С метаболическими ограничениями может быть частично связана изменчивость и таких показателей, как мышечная сила и двигательная активность в тесте открытого поля. Однако, помимо размеров тела, важную роль здесь может играть специфика условий обитания и образа жизни вида. Тот и другой показатели коррелируют (разнонаправленно) с медианной, но не с максимальной продолжительностью жизни. Мышечная сила, как и другие связанные с энергообменом показате-

ли — масса тела, двигательная активность, может определяться возможностями ресурсного обеспечения организма, однако очевидно, что при используемом нами экспериментальном подходе она зависит и от устройства локомоторного аппарата и характера биомеханических нагрузок на него (Гамбарян, 1972). Максимальные среди рассмотренных видов значения этого показателя продемонстрировала водяная полевка. Нагрузка на передние конечности у данного вида может быть связана как с плаванием в летний период, так и с интенсивной роющей деятельностью в зимний. Значительно меньшую относительно массы тела силу передних конечностей демонстрировали виды открытых пространств и под-

**Таблица 3.** Значения коэффициентов ранговой корреляции между продолжительностью жизни и показателями жизнедеятельности у восьми видов грызунов семейства хомяковых

	Масса тела, г	Размер выводка, особей	Энергообмен, мл/г ч		Мышечная сила, г	Двигательная активность	Эмоциональность
			стандартный	максимальный			
Максимальная продолжительность жизни	0.64	<b>-0.83*</b>	<b>-0.86*</b>	<b>-0.79*</b>	-0.57	0.68	<b>-0.79*</b>
Медианная продолжительность жизни	0.38	-0.76*	-0.57	-0.29	<b>-0.81*</b>	<b>0.79*</b>	<b>-0.79*</b>

\* – значения достоверны ( $P < 0.05$ ).

земный вид – обыкновенная слепушонка, использующая для рытья преимущественно резцы. На видовом уровне мышечная сила считается одним из наиболее надежных предикторов остаточной продолжительности жизни (Rantanen et al., 2000; Leong et al., 2015). Отсутствие корреляции мышечной силы передних конечностей с максимальной продолжительностью жизни вида связано, очевидно, с неоднозначностью определяющих ее эволюционных тенденций.

Не менее широк диапазон факторов, влияющих на локомоторную активность животных и в том числе на те ее составляющие, которые проявляются при тестировании животных в тесте открытого поля. Помимо спонтанной двигательной активности, такими компонентами могут являться исследовательская активность, желание покинуть дискомфортную обстановку и т.п. (Walsh, Cummin, 1976). Снижение двигательной активности, в свою очередь, рассматривается как одно из основных проявлений так называемого синдрома болезни, развивающегося в организме при попадании токсинов или инфекционных агентов (Dantzer, 2001). Влиянию двигательной активности на долголетие человека посвящено огромное количество работ (Powell et al., 1987), однако данных о связи между этими показателями у позвоночных животных на удивление мало (Ingram et al., 2000). В исследованиях, выполненных на социальном подземном представителе семейства землекоповых – пескорое Анселла (*Fukomys anselii*), не удалось выявить различий в бюджете активности между размножающимися и не размножающимися особями (Schielke et al., 2012), несмотря на почти двукратные различия в медианной и максимальной продолжительности жизни (Dammann, Burda, 2007). Выявленная в нашей работе корреляция данного показателя с медианной и ее отсутствие с максимальной видовой продолжительностью жизни свидетельствуют о непосредственной функциональной связи между физическим состоянием особи и временем ее дожития. Это дает возможность использовать уровень

спонтанной двигательной активности для оценки качества жизни как отдельных особей, так и видов животных при содержании их в лабораторных условиях.

Одной из основных индивидуальных характеристик, рассматриваемых при тестировании животных в открытом поле, является эмоциональность, проявлением которой считаются прежде всего такие поведенческие акты, как груминг, дефекации и урикации (Hall, 1934, 1936). При анализе изменчивости поведенческого репертуара в выборке, сформированной из семи видов грызунов семейства хомяковых, 11.2% объясненной дисперсии брала на себя вторая главная компонента, сформированная преимущественно частотой актов дефекации и числом болюсов. Менее значимый вклад в эту компоненту вносили частоты груминга и урикации (табл. 1). Несмотря на неоднозначность биологической трактовки понятия эмоциональности (Izard, 2010; Paul, Mendl, 2018), результаты тестирования в открытом поле, в том числе и при изучении диких видов грызунов (Задубровский и др., 2017, 2021), хорошо интерпретируются с позиций индивидуальных и видовых особенностей поведения в свете концепции поведенческого синдрома (Réale et al., 2010). Отрицательная корреляция индекса эмоциональности, демонстрируемой в тесте открытого поля, с медианной продолжительностью жизни рассмотренных здесь видов отражает хорошо известный факт влияния психического состояния организма на его физическое здоровье. В неблагоприятных условиях повышенный эмоциональный фон может стать предпосылкой развития состояния хронического стресса, оказывающего угнетающее влияние на все стороны жизнедеятельности организма (Селье, 1979). Кумулятивные последствия стрессов, действующих на особь в течение жизни, рассматриваются как один из механизмов старения (Дильман, 1986). С другой стороны, поведенческая реакция на незнакомую обстановку считается важным компонентом “индивидуальности” особи, затрагивающей комплекс онтогенетиче-

ских, поведенческих и физиологических параметров, определяющих положение особи (и вида) в континууме “скорости жизни” (Ricklefs, Wikelski, 2002; Réale et al., 2010). “Короткоживущие” виды с высокой интенсивностью обменных процессов, подверженные риску хищничества, эмоциональнее реагировали на экспериментальные условия. Следует также подчеркнуть, что при отсутствии в выборке обыкновенной слепушонки, исключенной из анализа из-за низкой частоты поведенческих актов, интерпретируемых как проявления эмоциональности, долгоживущие виды были представлены лишь скальными полевками, обитающими в природе в трехмерном пространстве каменных россыпей. Не исключено, что тестовые условия являлись для них менее стрессорирующими, чем для остальных видов (Задубровский и др., 2017).

Проведенный здесь сравнительный анализ адаптационных стратегий видов грызунов различной экологической специализации свидетельствует о наличии тесной взаимосвязи между видоспецифичными особенностями физиологии и поведения, с одной стороны, и продолжительностью жизни — с другой. За исключением массы тела, рассматриваемой в качестве одной из основных эволюционных детерминант долголетия на уровне крупных таксонов (Magalhaes et al., 2007), все показатели, рассмотренные в данной работе, коррелировали с максимальной и/или медианной продолжительностью жизни вида. В большинстве случаев наблюдаемые корреляции могут быть интерпретированы как с позиции эволюционных, так и с позиции механистических представлений о старении. Следует отметить, что между двумя рассмотренными группами гипотез отсутствует концептуальный антагонизм. Согласно эволюционной теории старения, роль естественного отбора состоит в достижении оптимального распределения ресурсов на размножение и соматические потребности, включающие в себя и ряд репаративных функций, обеспечивающих восстановление повреждений, возникающих в процессе жизнедеятельности (разрывы ДНК, оксидативные повреждения, нарушение функции мембран, долгоживущих белков и т.п.). Таким образом, как на организменном, так и на видовом уровне продолжительность жизни определяется балансом ресурсного обеспечения этих двух процессов (Kirkwood, 1977; Kirkwood, Rose, 1991). Однако именно максимальные видовые значения (в случае, если их оценка является корректной) отражают эволюционную составляющую видовой продолжительности жизни. Медианная продолжительность жизни, вполне очевидно, является характеристикой конкретной выборки и зависит от того, в какой мере животным удастся реализовать свой эволюционный потенциал в конкретных условиях содержания (Morrison et al.,

1977). Относительно высокая смертность на ранних этапах онтогенеза может быть как частью адаптационной стратегии (Stearns, 1992), так и отражением способности особей данного вида адаптироваться к условиям содержания. Помимо температурного режима, адекватного кормления, фактора беспокойства и других причин, влияющих на выживаемость животных в неволе, например, для социальных подземных видов значимым фактором сокращения индивидуальной продолжительности жизни могут стать невозможность реализации репродуктивной мотивации (Dammann, Burda, 2007; Новиков и др., 2015a; Novikov et al., 2015), а для высокогорных — не вполне комфортные величины парциального давления газов во вдыхаемом воздухе (Novikov et al., 2022).

Восемь видов грызунов, рассмотренные в нашей работе, далеко не исчерпывают разнообразия жизненных форм представителей уникального в видовом и экологическом отношении семейства хомяковых. Помимо всего прочего, существенный вклад в межвидовую изменчивость рассматриваемых показателей может вносить филогенетическая история таксона (Harvey, 1996). Отсутствие надежных данных не позволило нам учесть филогенетические отношения видов в нашей работе, однако во всех случаях, за исключением скальных полевок, каждый род был представлен одним видом, что позволило частично нивелировать влияние филогенетического сигнала. Следует также подчеркнуть, что наиболее близкие в филогенетическом отношении клады — скальные и лесные полевки (Kryštufek, Shenbrot, 2022) — достаточно сильно различались по значениям большинства рассмотренных показателей.

Сделанная здесь попытка сравнительного анализа комплекса функциональных характеристик у экологически контрастных видов позволит понять, насколько жесткими являются эволюционные ограничения на увеличение максимальной продолжительности жизни, и какие показатели состояния организма наиболее значимо влияют на медианную продолжительность жизни в условиях лаборатории. Изменчивость соотношения между максимальной и медианной продолжительностью жизни может послужить основой для разработки новых критериев благополучия видов, содержащихся и разводимых для разных целей под контролем человека животных, а поиск путей увеличения их выживаемости может оказаться полезным и для практической геронтологии.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2021–2025 гг. FWGS-2021-0003 при частичной финансовой

поддержке РФФИ (гранты № 13-04-01045; 16-04-00888; 19-04-00929).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов в финансовой или иной сфере.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Условия были адаптированы к биологии каждого вида, чтобы свести к минимуму вредные и стрессовые последствия содержания в клетке. Климатические режимы в лабораторных помещениях были комфортными для животных; обычный рацион был сбалансированным и включал все питательные вещества, необходимые для нормального роста и развития. Помещения периодически стерилизовались с помощью кварцевой лампы. Мы не беспокоили животных без причины. В случае смерти особей осторожно извлекали из клеток. Экспериментальный протокол был приведен в соответствие с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными приказом Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496 и приказом Министерства высшего образования СССР от 13 сентября 1984 г. № 22. Протокол экспериментов был утвержден на заседании комиссии по биоэтике Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян Н.А., Радыш И.В., Северин А.Е., Ермакова Н.В., 1995. Экология, адаптация и биоритмы // *Авиакосм. и экол. медицина*. Т. 29. № 3. С. 16–19.
- Башенина Н.В., 1977. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука. 355 с.
- Гаврилов Н.А., Гаврилова Н.С., 1991. Биология продолжительности жизни. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Наука. 280 с.
- Гамбарян П.П., 1972. Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Л.: Наука. 334 с.
- Дильман В.М., 1986. Большие биологические часы (введение в интегральную медицину). М.: Знание. 256 с.
- Евдокимов Н.Г., 2001. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. 144 с.
- Задубровский П.А., Степанова А.В., Лопатина Н.В., Литвинов Ю.Н., 2017. Поведение неполовозрелых скальных полевок двух видов (*Alticola strelzowi* и *A. tvinicus*) в тесте “открытое поле” // *Сиб. экол. журн.* № 3. С. 257–263. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170303>
- Задубровский П.А., Васина А.В., Новикова Е.В., Кондратюк Е.Ю., Мацкало Л.Л., Новиков Е.А., 2021. Влияние антропогенных факторов на способность узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*) ада тироваться к условиям неволи // *Экология*. № 4. С. 263–270. <https://doi.org/10.31857/S0367059721040120>
- Калабухов Н.И., 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Советская наука. 176 с.
- Новиков Е.А., Кондратюк Е.Ю., Бурда Г., 2015а. Возрастное увеличение концентраций глюкокортикоидов в моче у неразмножающихся особей песко-роя, *Fukomys anelli* (Rodentia, Bathyergidae) при лабораторном содержании // *Зоол. журн.* Т. 94. № 1. С. 119–124.
- Новиков Е.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., 2015б. Влияние типа онтогенеза на биоэнергетические показатели красной полевки (*Myodes rutilus* Pall.) из горно-таежной популяции юга Западной Сибири // *Экология*. № 5. С. 387–391.
- Новиков Е.А., Задубровский П.А., Кондратюк Е.Ю., Крюков В.Ю., Новикова Е.В., Глухов В.В., 2021. Влияние энтомопатогенных грибов *Beauveria bassiana* и *Metarhizium robertsii* на физиологические и поведенческие показатели красной полевки (*Myodes rutilus*, Rodentia, Cricetidae) в стрессовых условиях // *Зоол. журн.* Т. 100. № 10. С. 1165–1174.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А., 2012. Млекопитающие России. Систематико-географический справочник. М.: КМК. 604 с.
- Пантелеев П.А., 2001. Водяная полевка. Образ вида. М.: Наука. 527 с.
- Покровский А.В., Большаков В.Н., 1979. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука. 147 с.
- Поликарпов И.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., Новиков Е.А., 2016. Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // *Журн. общ. биологии*. Т. 77. № 4. С. 284–292.
- Селье Г., 1979. Стресс без дистресса. М.: Прогресс. 122 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А., Оленев В.Г., Покровский А.В., Пястолова О.А., 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // *Журн. общ. биологии*. Т. 25. № 6. С. 417–433.
- Ar A., 1987. Physiological adaptations to underground life in mammals // *Adaptations to Extreme Environments*. V. 2. Basel: Karger. P. 208–221.
- Dammann P., Burda H., 2007. Senescence patterns in African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia) // *Subterranean Rodents. News from Underground* / Eds Burda H., Begall S., Schleich C. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 251–263.
- Dantzer R., 2001. Cytokine-induced sickness behavior: mechanisms and implications // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* V. 933. № 1. P. 222–234.
- Darveau C.A., Suarez R.K., Andrews R.D., Hochachka P.W., 2002. Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism // *Nature*. V. 417. № 6885. P. 166–170.
- Goldsmith T., 2011. An Introduction to Biological Aging Theory. Crownsville: Azinet press. 33 p.
- Gorunova V., Bozzella M.J., Seluanov A., 2008. Rodents for comparative aging studies: from mice to beavers // *Age*. V. 30. № 2. P. 111–119.

- Hall C.S., 1934. Emotional behavior in the rat. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality // *J. Comp. Psychol.* V. 18. P. 385–403.
- Hall C.S., 1936. The relationship between emotionality and ambulatory activity // *J. Comp. Psychol.* V. 22. P. 345–452.
- Harman D., 1956. Aging: A theory based on free radical and radiation chemistry // *J. Gerontol.* V. 11. P. 298–300.
- Harvey P.H., 1996. Phylogenies for ecologists // *J. Anim. Ecol.* V. 65. P. 255–263.
- Hayes J.P., 1989. Field and maximal metabolic rates of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) at low and high altitudes // *Physiol. Zool.* V. 62. № 3. P. 732–744.
- Hochachka P.W., Thornton S.J., Mottishaw P.D., 1999. The diving response mechanism and its surprising evolutionary path in seals and sea lions // *Am. Zool.* V. 39. P. 434–450.
- Ingram D.K., 2000. Age-related decline in physical activity: generalization to nonhumans // *Med. Sci. Sports Exerc.* V. 32. № 9. P. 1623–1629.
- Izard C.E., 2010. The many meanings/aspects of emotion: definitions, functions, activation and regulation // *Emot. Rev.* V. 2. P. 363–370.
- Kirkwood T.B., 1977. Evolution of ageing // *Nature.* V. 270. № 5635. P. 301–304.
- Kirkwood T.B., Rose M.R., 1991. Evolution of senescence: Late survival sacrificed for reproduction // *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B. Biol. Sci.* V. 332. № 1262. P. 15–24.
- Kleiber M., 1932. Body size and metabolism // *Hilgardia.* V. 6. P. 315–353.
- Kryštufek B., Shenbrot G., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic Region. Maribor: Maribor Univ. Press. 449 p.
- Leong D.P., Teo K.K., Rangarajan S., Lopez-Jaramillo P., Avezum A., Jr., et al., 2015. Prognostic value of grip strength: Findings from the Prospective Urban Rural Epidemiology (PURE) study // *Lancet.* V. 386. № 9990. P. 266–273.
- Lovegrove B.G., 2000. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate // *Am. Nat.* V. 156. № 2. P. 201–219.
- Lovegrove B.G., 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: A slow-fast metabolic continuum // *J. Comp. Phys. B.* V. 173. № 2. P. 87–112.
- Magalhaes J.P., de, Costa A.J., 2009. A database of vertebrate longevity records and their relation to other life-history traits // *J. Evol. Biol.* V. 22. № 8. P. 1770–1774.
- Magalhaes J.P., de, Costa J., Church G.M., 2007. An analysis of the relationship between metabolism, developmental schedules, and longevity using phylogenetic independent contrasts // *J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci.* V. 62. № 2. P. 149–160.
- McNab B.K., 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals // *Ecology.* V. 60. № 5. P. 1010–1021.
- Morrison P., Dieterich R., Preston D., 1977. Longevity and mortality in 15 rodent species and subspecies maintained in laboratory colonies // *Acta Theriol.* V. 22. № 23. P. 317–335.
- Moshkin M.P., Novikov E.A., Kolosova I.E., Surov A.V., Telitsina A.Y., Osipova O.A., 2002. Adrenocortical and bioenergetic responses to cold in five species of murine rodent // *J. Mammal.* V. 83. № 2. P. 458–466.
- Novikov E., Kondratuk E., Petrovski D., Titova T., Zadubrovskaya I. et al., 2015. Reproduction, aging and mortality rate in social subterranean mole voles (*Ellobius talpinus* Pall.) // *Biogerontology.* V. 16. № 6. P. 723–732. <https://doi.org/10.1007/s10522-015-9592-x>
- Novikov E.A., Lopatina N.V., Titova T.V., Zadubrovskiy P.A., Litvinov Yu.N., 2022. Physical condition, activity, and longevity of two rock vole species: *Alticola tuvinicus* and *A. strelzowi* // *Proc. Zool. Soc.* V. 75. № 1. P. 103–110. <https://doi.org/10.1007/s12595-021-00428-9>
- Paul E.S., Mendl M.T., 2018. Animal emotion: Descriptive and prescriptive definitions and their implications for a comparative perspective // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 205. P. 202–209.
- Pearl R., 1928. *The Rate of Living.* L.: Univ. London Press. 185 p.
- Pianka E.R., 1974. *Evolutionary Ecology.* N.-Y.: Harper and Row. 512 p.
- Powell K.E., Thompson P.D., Caspersen C.J., Kendrick J.S., 1987. Physical activity and the incidence of coronary heart disease // *Annu. Rev. Public Health.* V. 8. P. 253–287.
- Promislow D.E., Harvey P.H., 1990. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals // *J. Zool.* V. 220. № 3. P. 417–437.
- Rantanen T., Harris T., Leveille S.G., Visser M., Foley D. et al., 2000. Muscle strength and body mass index as long-term predictors of mortality in initially healthy men // *J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci.* V. 55. № 3. P. M168–M173.
- Réale D., Garant D., Humphries M.M., Bergeron P., Careau V., Montiglio P.O., 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level // *Phil. Trans. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 365. № 1560. P. 4051–4063.
- Rezende E.L., Bozinovic F., Garland T., Jr., 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents // *Evolution.* V. 58. № 6. P. 1361–1374.
- Ricklefs R.E., Wikelski M., 2002. The physiology/life-history nexus // *Trends Ecol. Evol.* V. 17. P. 462–468.
- Schielke C.K., Begall S., Burda H., 2012. Reproductive state does not influence activity budgets of eusocial Ansell's mole-rats, *Fukomys anselli* (Rodentia, Bathyergidae): A study of locomotor activity by means of RFID // *Mamm. Biol.* V. 77. № 1. P. 1–5.
- Speakman J.R., Selman C., McLaren J.S., Harper E.J., 2002. Living fast, dying when? The link between aging and energetic // *J. Nutr.* V. 132. № 6. P. 1583S–1597S.
- Stearns S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories.* Oxford: Oxford Univ. Press. 249 p.
- Walsh R.N., Cummim R.K., 1976. The open-field test: A critical review // *Psychol. Bull.* V. 83. P. 482–504.
- Wilkinson G.S., South J.M., 2002. Life history, ecology and longevity in bats // *Aging Cell.* V. 1. № 2. P. 124–131.

## What determines the life span of a species?

**E. A. Novikov<sup>a, b, \*</sup>, E. E. Demchenko<sup>a, b</sup>, I. V. Zadubrovskaya<sup>a, c</sup>, P. A. Zadubrovskiy<sup>a</sup>, L. L. Matskalo<sup>a, b</sup>, G. G. Nazarova<sup>a</sup>, E. V. Novikova<sup>a</sup>, M. A. Potapov<sup>a</sup>, O. F. Potapova<sup>a</sup>, and L. P. Proskurnyak<sup>a</sup>**

<sup>a</sup>*Institute of Systematic and Ecology of Animals SB RAS  
Frunze St., 11, Novosibirsk, 630091 Russia*

<sup>b</sup>*Novosibirsk State Agrarian University  
Dobrolubov St., 160, Novosibirsk, 630036 Russia*

<sup>c</sup>*Novosibirsk State Pedagogical University  
Viluyskaya St., 28, Novosibirsk, 630126 Russia*

*\*e-mail: eug\_nov@ngs.ru*

Diverging in the initial assumptions, both mechanistic and evolutionary theories of aging suggest a positive correlation of specific indicators of life expectancy with body size and a negative correlation with fertility and metabolic rate. Such dependence is obviously traced within large taxes, however, when analyzing on a smaller scale (at the level of orders and families), ecological specialization of species can make a significant contribution to the variability of the corresponding indicators. In the suggested work, correlative relationships between median and maximum life expectancy, on the one hand, and the average values of body weight, fertility, muscle strength, values of standard and maximum metabolic rates, locomotor activity and emotionality in the open field test, on the other hand, are analyzed in 8 species of Cricetidae family. The correlations with life expectancy were significant for all indicators except body weight. For motor activity, the correlation with life expectancy was positive, for other indicators – negative. The paper discusses possible reasons for differences in the strength of correlative relationships of the analyzed indicators with the maximum and median life expectancy from the point of view of mechanistic and evolutionary approaches to the analysis of the causes and mechanisms of aging.