

УДК 57.011;57.02;591.5

## СИНДРОМ ТЕМПА ЖИЗНИ (PACE-OF-LIFE SYNDROME, POLS): ЭВОЛЮЦИЯ КОНЦЕПЦИИ

© 2021 г. Н. А. Васильева\*

*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Москва, 119071 Россия*

*\*e-mail: ninavasilieva@gmail.com*

Поступила в редакцию 09.08.2020 г.

После доработки 13.09.2020 г.

Принята к публикации 22.09.2020 г.

Гипотеза синдрома темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS) – современная, быстро развивающаяся концепция, связывающая физиологию, поведение и особенности жизненного цикла особей. Растущий объем работ по данной тематике обуславливает необходимость систематизировать исследования в этой области, что облегчит постановку частных научных задач и наметит перспективы в построении эволюционных и экологических моделей. Концепция темпа жизни ведет начало от работ МакАртура и Вилсона, сформулировавших представления о К- и г-отборе и о взаимосвязях между разными параметрами жизненных циклов. Далее в экологии появилась концепция континуума “быстрой/медленной жизни” (fast–slow life-history continuum), связавшая различия между жизненными циклами видов с физиологическими особенностями. Согласно этой концепции, виды могут быть расположены вдоль условной оси, на одном конце которой – быстрый рост, интенсивный метаболизм, раннее созревание и гибель, а на другом – “медленная”, долгая жизнь. Эти представления были подтверждены на широком спектре видов и внесли значимый вклад в эволюционную биологию. Одновременно в этологии получила развитие концепция персональности (personality), согласно которой существуют устойчивые различия в поведении особей внутри популяции. Объединение концепций “быстрой/медленной жизни” и персональности в рамках одной гипотезы синдрома темпа жизни произошло в начале XXI века. Согласно данной концепции, поведенческие различия между особями не случайны и определяются физиологией и жизненной стратегией: ось, выстраивающая особей от агрессивных, смелых, активных, к робким, малоактивным, неагрессивным, была привязана к оси “быстрой/медленной жизни”. При этом фокус исследований жизненных стратегий сместился с межвидового уровня на внутривидовой. Появились работы на разных видах животных, проверяющие корреляции между физиологическими, поведенческими признаками, особенностями развития, особенностями иммунного статуса, и раскрывающие механизмы этих корреляций. Так сформировалось понимание того, что характер связей между параметрами может определяться внешними условиями, может меняться на протяжении онтогенеза, а также может быть плотностно-зависимым. Сегодня для развития концепции синдрома темпа жизни необходимы накопление фактических данных по разным видам в природе и анализ широкого спектра измеряемых переменных. Возникновение представлений об устойчивых взаимосвязях между разными характеристиками живого существа, которые подчиняются определенным законам, комплексно эволюционируют, имеют генетическую составляющую, можно назвать прорывом в экологии и эволюционной биологии.

*Ключевые слова:* теория жизненных циклов, синдром темпа жизни, концепция персональности, поведенческая экология

**DOI:** 10.31857/S0044513421090117

На протяжении тысячелетий люди, общающиеся с животными, отлично знали, что последние обладают индивидуальностью. Однако до последнего времени это бытовое знание существовало отдельно от аналитических исследований. Наличие устойчивых различий между особями в их поведенческом облике не было секретом для исследователей поведения животных, но до конца XX века не были разработаны методы, позволяю-

щие анализировать эту изменчивость количественно, поэтому учёным приходилось довольствоваться словесными описаниями; в лучшем случае, рассматривались различия по единичным параметрам. В статистическом анализе и при построении моделей изменчивость в пределах половозрастных групп, как правило, воспринималась как результат случайных отклонений от среднего. Для физических, физиологических, морфологи-

ческих параметров упор делали на средние значения в пределах когорт, а различия между особями воспринимались как погрешность. Более 30 лет назад такое видение живой природы было описано Беннетом как “тирания золотого среднего” (“tyranny of the golden mean”, Bennett, 1987). В XXI веке вследствие развития методологии и синтеза нескольких областей знаний произошло изменение подходов к изучению биологических объектов, в результате которого различия между особями начали анализировать количественно, прицельно и систематически, с упором на их многомерную и сложную природу.

Концепция синдрома темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS, Wikelski et al., 2003; Réale et al., 2010; Dammhahn et al., 2018) — одна из основных в экологии, объясняющая закономерности внутривидовой изменчивости у животных. Она связывает воедино физиологию, поведение и особенности жизненного цикла особей, опираясь на представления о генетических, онтогенетических, популяционных и эволюционных процессах. Это относительно молодая концепция: ее существование можно отсчитывать от появления фундаментальной работы Реаля с соавторами (Réale et al., 2010), число цитирований которой приближается к 1000. При этом исследования синдрома темпа жизни уже посвящены десятки тысяч статей, в том числе десятки крупных обзоров. Накопленный объем информации, а также имеющиеся концептуальные противоречия (например, см. обзоры Montiglio et al., 2018; Royaute et al., 2018) вызывают необходимость систематизировать работы в этой области и проследить становление концепции от истоков до наших дней, наметив тем самым перспективы наиболее актуальных будущих исследований. Важный аспект, который определяет необходимость обзора работ, посвященных синдрому темпа жизни, — дефицит сведений об этой концепции в русскоязычной литературе. В русском языке отсутствует соответствующая терминология (краткий словарь основных терминов см. Приложение). Вплоть до настоящего времени в Российской Федерации практически не проводились научные исследования в этой области; представления об этой концепции не входят в образовательные программы ВУЗов.

Цель настоящего исследования — проследить и осмыслить основные этапы развития концепции синдрома темпа жизни, систематизировать многообразие современных работ в этой области и определить перспективы исследований.

#### **Первые представления о взаимосвязях между характеристиками жизненных циклов: теория г/К отбора**

К середине XX века в экологии начали появляться идеи существования взаимосвязей между

разными видовыми свойствами (синдромов признаков), в первую очередь, определяющих динамику численности популяций под действием тех или иных внешних условий. Возникли первые представления о жизненном цикле вида как неслучайном устойчивом наборе характеристик, формирующемся под действием естественного отбора (Cole, 1954; Lack, 1954). Развитие этих идей и, одновременно, разработка адекватного математического аппарата для построения моделей популяционных процессов послужили предпосылками для появления теории г/К отбора (MacArthur, Wilson, 1967; Pianka, 1970).

Именно эту теорию, оказавшую неоценимое влияние на развитие экологии и эволюционной биологии, можно считать родоначальницей для концепции POLS. МакАртур и Уилсон в выдающейся монографии по биогеографии островов (MacArthur, Wilson, 1967) впервые отметили, что в начале колонизации островов новыми видами, когда численность видов и конкуренция низки, ресурсы обильны, преимущество получают виды, которым свойственны быстрый рост, раннее размножение, высокая плодовитость, короткий срок жизни. В то же время, по мере увеличения численности популяций и конкуренции, насыщения среды, отбор начинает благоприятствовать видам с другими свойствами, а именно, с медленным развитием и поздним размножением, небольшим числом зрелых, крупных, “качественных” потомков, высокой продолжительностью жизни.

Действие естественного отбора в первой фазе авторы обозначили как “г-отбор” (r-selection): он плотностно-независимый, т.к. смертность особей не зависит от плотности популяции; второй же фазе присуще действие плотностно-зависимого К-отбора (K-selection; MacArthur, Wilson, 1967; Reznik et al., 2002). Авторы предположили, что под действием разных форм естественного отбора в природе поддерживается сосуществование двух категорий живых существ, которые сменяют друг друга в разных условиях.

Пианка (1981; Pianka, 1970) сделал несколько важных дополнений к теории г/К отбора: во-первых, он привязал действие разных типов отбора к эволюции жизненных циклов, тем самым, обозначив выбор г- или К-стратегии как устойчивое свойство вида (Пианка, 1981). Кроме того, он сформулировал представления о переходных формах между г- и К-стратегиями и существовании непрерывного г/К континуума (r-K continuum, Pianka, 1970). Наконец, он предположил связь между положением видов на г-К оси и их физическими характеристиками, в первую очередь с размером тела.

Таким образом, теория г/К отбора — одна из первых предсказательных моделей эволюции жизненных циклов. Она привела к появлению ла-

вины сравнительных эмпирических исследований и аккумуляции огромных массивов фактических данных о взаимосвязях параметров жизненных циклов в природе.

Накопление фактов и сведений о реальных живых организмах выявило слабые стороны теории г/К отбора: она оказалась слишком упрощенной. Исходная версия концепции не учитывала многие экологические и популяционные параметры, которые играют значимую роль в выборе жизненной стратегии. Можно сказать, что чрезмерно простое, дихотомическое деление форм отбора на плотно-зависимый и плотно-независимый, а также соответствующая ему дихотомическая классификация живых организмов почти бросали вызов экологам-теоретикам, которые начали строить более реалистичные модели и описывать новые закономерности в эволюции жизненных циклов.

В частности, еще в 70-х годах стало понятно, что при моделировании процессов естественного отбора невозможно не учитывать, например, пресс хищников, структуру распределения ресурсов, характер динамики численности, различия в смертности разных возрастных когорт (Gadgil, Bossert, 1970; Stearns, 1977; Reznick et al., 2002). К 80-м годам представления об этой теории неузнаваемо изменились, в первоначальном виде ее практически перестали напрямую тестировать и использовать для интерпретации результатов (Reznick et al., 2002).

Во второй половине XX века параллельно с теорией г/К отбора стремительно развивались другие направления теории жизненных циклов (life-history theory) — дисциплины, исследующей многообразие жизненных стратегий и их эволюцию. В частности, появились представления о **компромиссах (трейд-оффах)** — отрицательных взаимосвязях между жизненными функциями (life-history trade-offs; Reznick, 1985; Stearns, 1992; Roff, 2002). Эти представления базируются на простой идее о том, что ресурсы, находящиеся в распоряжении особи, не безграничны, поэтому увеличение вклада в один жизненный процесс неизбежно должно приводить к сокращению вклада в другие процессы и функции (Williams, 1966; Stearns, 1989). Действительно, если бы таких компромиссов не существовало, все жизненные функции, увеличивающие приспособленность (fitness), поддерживались бы отбором и усиливались бы до бесконечности (Stearns, 1989).

В центре теории о трейд-оффах — компромиссы, связанные с **размножением**. Согласно классической теории жизненных циклов существует несколько типов репродуктивных компромиссов: между ростом и размножением особи, между размножением и выживанием, между вкладом в размножение в настоящий момент и вкладом в буду-

щее размножение (Williams, 1966; Reznick, 1985; Stearns, 1989, 1992). По сути, для индивидуума все они технически сводятся к балансу между вкладом в размножение и соматическим вкладом в данный момент времени и, соответственно, возможностью принести потомство в будущем. Другими словами, в условиях ограниченного объема ресурсов, которые особь может вложить в производство потомков, репродуктивные трейд-оффы определяют, какими порциями будет распределяться этот объем на протяжении всего жизненного цикла, и формируют ось от короткого срока репродуктивной активности к длинному. Например, можно израсходовать весь этот объем на одно самоубийственное, катастрофическое репродуктивное усилие, как у лососевых рыб (Crespi, Teo, 2002) или у самцов сумчатых мышей рода *Antechinus*, которые все до единого погибают после гона (Braithwaite, Lee, 1979), а можно распределить этот объем на большое количество порций и длительный временной интервал.

Еще одна ось, вдоль которой меняется баланс репродуктивного вклада живого существа, соответствует компромиссу между качеством и количеством потомков (Stearns, 1989; Dani, Kodandaramaiah, 2017). На одном ее конце — виды, производящие тысячи потомков маленького размера, большинство которых погибает вскоре после появления; при этом родительский вклад в каждого потомка ничтожен. На другом — существа, которые производят за всю жизнь всего несколько детенышей, но вкладывают в каждого из них очень много ресурсов и, как правило, окружают их длительной и затратной родительской заботой.

Представления о трейд-оффах сильно переключаются с теорией г/К отбора: например, в нее легко интегрируется идея компромисса между качеством и количеством потомков. Однако эти направления исследуют реальность с разных сторон: теория г/К отбора рассматривает жизненные циклы комплексно, тогда как анализ трейд-оффов раскладывает изменчивость жизненных циклов на отдельные составляющие, что существенно упрощает их количественный анализ и открывает перспективы для исследования самых разных взаимосвязей.

### **Первый этап синтеза: представления о континууме быстрой—медленной жизни**

По мере накопления фактических данных о жизненных циклах разных видов растений и животных, в том числе о закономерностях роста, размножения, выживаемости, смертности, стали появляться обзорные исследования, в которых авторы проводили сравнительный анализ по большему группам видов. В этих работах предпринимались попытки объяснить многообразие жизненных циклов, упорядочив их вдоль тех или

иных осей и привязав эти оси к физическим особенностям исследуемых организмов.

Первым шагом в этом направлении была попытка привязать г/К континуум жизненных циклов к размеру тела (Pianka, 1970; Stearns, 1983). Эта модель предсказывала, что относительно мелкие виды должны демонстрировать быстрый рост, интенсивное размножение и низкую продолжительность жизни (г-стратегии). Напротив, крупным организмам должна быть свойственна низкая скорость размножения, медленный рост и развитие, долгая жизнь (К-стратегии, Dobson, Oli, 2007). Модель основывалась на простой идее о том, что большому живому существу требуется больше времени на то, чтобы вырасти и вступить в размножение (Harvey, Zammuto, 1985), и таким образом длительный рост и развитие формируют жизненный цикл вида.

В то же время, уже в ранних работах было установлено, что даже если ввести поправку на различия в размерах тела между видами, ось от “быстрых” жизненных циклов к “медленным” сохраняется (Stearns, 1983). Так, у млекопитающих и птиц после введения такой поправки сохранились корреляции между плодовитостью, возрастом первого размножения, продолжительностью жизни (Gaillard et al., 1989). Эти взаимосвязи определяются условиями среды (например, прессом хищников, Promislow, Harvey, 1990; Oli, 2004) и филогенетическим сигналом и присутствуют в разных группах живых существ, даже у растений (Franco, Silvertown, 1996).

Таким образом, на основе теории г/К-отбора сформировалась концепция **континуума быстрой – медленной жизни** (“fast-slow continuum”). Главная мысль этой концепции в том, что разнообразные характеристики жизненных циклов видов коррелируют между собой, образуют синдромы, и эти взаимосвязи позволяют расположить виды вдоль образовавшегося континуума, даже если учитывать различия в размерах тела. Концепция континуума быстрой–медленной жизни говорит об ограничениях на существование всех возможных комбинаций жизненных циклов. На одном конце континуума – “быстрые” виды с маленькой продолжительностью жизни и большим количеством маленьких потомков за всю жизнь, причем это количество может достигаться и через раннее созревание, и через большой размер выводка, кладки и т.п. (Bielby et al., 2007); на другом – медленные виды с противоположными свойствами. Особенно тщательно эти закономерности прослежены у млекопитающих, у которых в сравнительный анализ вошли сотни видов (Promislow, Harvey, 1990; Oli, 2004; Dobson, Oli, 2007), и у птиц (Gaillard et al., 1989; Sæther, Bakke, 2000).

Следующим качественным шагом на пути познания принципов эволюции жизненных циклов

можно назвать интерес к **проксимальным механизмам** описанных взаимосвязей. Здесь пришли на помощь представления о компромиссах между характеристиками жизненных циклов (Dobson, Oli, 2007), которые позволяют аргументировано предсказать, например, меньшую продолжительность жизни для вида с большей плодовитостью, при прочих равных условиях. Еще в 50-х годах возникли первые представления о том, что вследствие плейотропного действия генов признаки, дающие организму конкурентные преимущества на пике его репродуктивной активности, могут быть связаны с последующим ранним старением и гибелью (Williams, 1957). Кроме того, начали появляться сравнительные исследования, где учитывались физиологические параметры. Раньше всего появились попытки наложить ось этого континуума на скорость метаболизма (Promislow, Harvey, 1990). В самом начале XXI века Викельски и Риклефс с соавторами в цикле из нескольких работ (в основном, по разным видам птиц) анализируют взаимосвязь между скоростью метаболизма и скоростью жизни. В частности, в этих работах эти исследователи предполагают наличие прямой связи между скоростью метаболизма и скоростью жизни: у “медленных” видов и скорость метаболизма покоя, и связанная с ней частота сердечных сокращений (Ricklefs, Wikelski, 2002; Wikelski et al., 2003) ниже, чем у “быстрых”. В частности, вынужденно высокая скорость метаболизма (например, в холодном климате) может приводить к уменьшению продолжительности жизни (Wikelski, Ricklefs, 2001). И, наоборот, низкая продолжительность жизни у вида позволяет без ущерба для приспособленности увеличить потребление энергии, продукцию биомассы и скорость метаболизма (Ricklefs, Wikelski, 2002; Wikelski et al., 2003). Таким образом, переменные, характеризующие условия обитания вида, популяционные процессы, демографические показатели, особенности жизненного цикла и физиологии (метаболизма, эндокринологии и иммунологии), оказываются тесно взаимосвязаны. Например, тропическим видам птиц свойственны медленное развитие, долгая жизнь, низкий уровень метаболизма, по сравнению с близкими видами из более высоких широт (Wikelski et al., 2003).

### Возникновение концепции персональности

Пришло время обратиться к совершенно иному направлению в науке. Еще античные мыслители описывали разные темпераменты у людей, но вплоть до конца XX века не было разработано методологических подходов к количественному изучению особенности личности у животных. Более того, подавляющее большинство исследований персональности (personality), т.е. устойчивых особенностей характера и поведения, проводи-

лось на человеке психологами. Общепринятого термина для этих особенностей не существовало (Gosling, 2001). В англоязычной литературе слово “personality” буквально избегали использовать в отношении животных, оно ассоциировалось с ненаучными антропоморфизмами. Не было способов перевести субъективные представления ученых, наблюдающих за поведением животных (для которых различия характеров между особями были очевидны), в проверяемые научные гипотезы и аналитические модели. В ранних работах, как правило, исследовались отдельные поведенческие характеристики животных, причем практически все работы проводились в неволе и в лаборатории (Wilson et al., 1994).

Внутривидовую изменчивость поведения животных изучали и в нашей стране, начиная от исследований Павлова (1954), посвященных типам нервной системы у собак. Например, проводились исследования индивидуальной разнокачественности в популяциях грызунов (Шилов, 1977; Мошкин, Шилова, 2008); изучались индивидуальные различия в поведении рыб (см. обзор Будаев и др., 2015). Наконец, на основе огромного массива частных исследований и благодаря развитию количественных методов к концу XX века созрел соответствующий методологический аппарат и накопилось достаточно эмпирических данных, чтобы сформировалась новая концепция персональности в зоологических исследованиях.

**Персональности** — устойчивые поведенческие фенотипы у животных, которые складываются из нескольких характеристик и варьируют в пределах поло-возрастных когорт (Gosling, 2001; Sih et al., 2004; Vonk et al., 2017).

Стабильные внутривидовые различия персональностей известны для разных видов рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих (Sih et al., 2004). Более того, они описаны для представителей нескольких типов беспозвоночных (Kralj-Fišer, Schuett, 2014): пауков, крабов, насекомых, кальмаров, осьминогов и даже для кишечнорастных (Hensley et al., 2012; Niemelä et al., 2012).

Другими словами, существование устойчивых внутривидовых различий в поведенческих профилях оказалась распространено повсеместно в животном мире, и, более того, стало возможным описать изменчивость в поведении совершенно разных животных очень сходными категориями. Например, можно говорить о смелых (bold) и робких (shy) осьминогах (*Octopus rubescens*) (Mather, Anderson, 1993) и шимпанзе (*Pan troglodytes*) (Massen et al., 2013). Существование жестких поведенческих фенотипов объясняет проявление неадаптивных форм поведения у разных животных (Biro, Stamps, 2008): например, особь проявляет агрессию к конкурентам, эффективно охо-

тится, но остается агрессивной и по отношению к собственным потомкам и партнеру.

На основе этих данных сформировались универсальные подходы к описанию поведенческих фенотипов у животных, использующие пять основных характеристик (Budaev, 1999; Sih et al., 2004; Réale et al., 2007; 2010): 1) смелость (shyness — boldness) — реакция на знакомую потенциально опасную ситуацию; 2) скорость исследования от медленного и тщательного к быстрому и поверхностному (slow and thorough exploration — fast and superficial exploration) — реакция на новую ситуацию; 3) общий уровень активности (activity) в знакомой ситуации; 4) агрессивность (aggressiveness); 5) социабельность (sociability) — стремление к неагрессивным контактам с конспецификами.

Было установлено, что поведенческие характеристики у многих видов коррелируют между собой, особенно первые четыре. Так, еще в 1976 г. Хантингфорд (Huntingford, 1976) описала корреляцию между смелостью (boldness) по отношению к хищнику и агрессивностью к конкурентам-конспецификам у трехглазой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*): особи, которые смелее приближались к хищнику и угрожали ему, агрессивнее вели себя и при вторжении конспецифика. У лабораторных грызунов были также выявлены сходные положительные корреляции между агрессивностью, смелостью и скоростью исследования (exploration) в стрессированных условиях (Koolhaas et al., 1999), так что авторы сделали вывод о существовании континуума между **проактивными** (смелыми, агрессивными, быстрыми исследователями) и **реактивными** особями. Таким образом, характер корреляций между характеристиками может быть сходным у разных филогенетических групп: агрессивные особи более смелые, активные, быстрые исследователи, а неагрессивные — робкие, медленные и малоподвижные и у пауков (Riechert, Hedrick, 1993), и у колюшек, и у грызунов.

На основе подобных наблюдений стали говорить о **поведенческих синдромах** (behavioral syndromes, Sih et al., 2004) — устойчивых ассоциациях между функционально различными формами поведения (например, агрессия — исследовательская активность) и/или корреляциях между проявлениями одной формы поведения в разных контекстах (например, агрессия к конкурентам, хищникам и собственным потомкам).

Наконец, стали выделять три составляющие внутривидовой изменчивости поведения (Dingemanse, Wolf, 2010): 1) различия в отдельных характеристиках поведения (например, одна особь более смелая, чем другая); 2) различия в поведенческих синдромах, т.е. в комплексах поведенческих характеристик у разных особей; 3) различия между особями в уровне поведенческой пластичности (“behavioural reaction norms” — поведенче-

ские нормы реакции, Dingemanse et al., 2010). Другими словами, одни особи способны лучше, чем другие подстраивать свое поведение под ситуационный контекст (у одних поведенческая пластичность высокая, у других низкая), как, например, у лабораторных грызунов, которые различались по способности изменять свою агрессивность (Koolhaas et al., 1999). При этом степень поведенческой пластичности может меняться в онтогенезе (Budaev, Zworykin, 2002). Низкая поведенческая пластичность (так называемый поведенческий перенос, behavioral carryover, Sih et al., 2004) — одна из причин неадаптивного поведения, нередко наблюдаемого в природе.

### Второй этап синтеза: анализ физической природы персональности

Осознав реальность и повсеместность существования персональностей у животных, исследователи начали поиск физических основ и причин различий поведенческих профилей животных. Еще в XX веке начались интенсивные исследования **генетических основ** персональностей (Wilson et al., 1994; Koolhaas et al., 1999; Vonk et al., 2017), и вскоре в разных группах животных была выявлена наследственная природа изменчивости поведенческих фенотипов (Bouchard, Loehlin, 2001; Sih et al., 2004; Doehtermann et al., 2015). В качестве одного из методов анализа генетических основ поведения проводилась селекция животных с соответствующими поведенческими качествами. Например, у больших синиц (*Parus major*, см. обзор Groothuis, Carere, 2005) с помощью искусственного отбора были выведены две линии птиц, одну из которых можно было назвать смелой и быстрой, а другую — робкой и медленной; аналогичные линии были выведены и у мышей (*Mus musculus*) (Koolhaas et al., 1999). Подобным же образом у форелей (*Oncorhynchus mykiss*) при отборе на низкий и высокий пост-стрессовый уровень кортизола получились, с одной стороны, смелая и агрессивная, с другой стороны — робкая и неагрессивная линии (Overli et al., 2007). В нашей стране широко известен долговременный эксперимент по отбору лисиц (*Vulpes vulpes*) на дружелюбное отношение к человеку, который также показал наследственную природу поведенческих различий между особями и обнаружил взаимосвязи между поведением и другими фенотипическими признаками лисиц (Трут и др., 2014; Belyaev et al., 1985; Trut, 1999). К настоящему времени не вызывает сомнений, что различия в поведенческих фенотипах в значительной мере объясняются различиями в генотипах и могут наследоваться.

С учетом полученных данных корреляции между поведенческими характеристиками можно объяснить “техническими причинами”, такими

как плейотропное действие генов (например, Sih et al., 2004; Wolf et al., 2007). Кроме того, корреляционный отбор, когда преимущества получают особи лишь с некоторыми комбинациями признаков, может закреплять определенные генотипы в популяции, создавая выраженные категории особей (Lande, Arnold, 1983; Sinervo, Svensson, 2002).

Одновременно с генетикой персональностей в разных группах животных начали выявлять и анализировать **физиологические основы** поведенческих синдромов и внутривидовых различий в поведении, но мы лишь кратко затронем этот важнейший аспект современных исследований поведения. Исследованные физиологические параметры объединяются в три категории — метаболизм, гормоны и иммунитет. Следует отметить, что изменчивость метаболических, эндокринных и иммунных показателей в пределах вида может достигать колоссальных масштабов, варьируя на порядки от одной особи к другой и в разы превосходя изменчивость средних показателей между видами (например, Burton et al., 2011), и исследования связей физиологии и персональности проливают свет на природу и причины этой изменчивости.

В разных группах животных была установлена связь между поведенческими профилями особей и уровнем **метаболизма** покоя (resting metabolic rate). При этом, как правило, речь идет именно о различиях в поведенческих синдромах и, в первую очередь, о самом явном и основном **синдроме проактивности** (корреляции “агрессивность + смелость + скорость исследования + уровень активности”). А именно, на проактивном конце этой шкалы на примере разных видов уровень метаболизма покоя оказался выше, чем на реактивном (“неагрессивном”; см. обзоры Careau et al., 2008; Biro, Stamps, 2010; Houston, 2010). Другими словами, проактивные особи тратят и потребляют энергию быстрее реактивных, поддерживая внутривидовой метаболический градиент (Careau et al., 2008). Далее, была выявлена связь между нахождением на шкале “проактивность — реактивность” и общим уровнем продуктивности, т.е. скоростью суммарной генерации биомассы через рост и размножение (Stamps, 2007; Biro, Stamps, 2008): более проактивные были и более продуктивными. Было выдвинуто предположение, что поведение выполняет компенсаторную роль, подстраивая образ жизни животного под его физиологические особенности (Adriaenssens, Johnsson, 2009).

Связи **эндокринологических** показателей с поведенческими профилями оказались значимыми и многоплановыми и у позвоночных, и у беспозвоночных животных. Нейроэндокринные механизмы можно назвать посредниками между генотипом и поведенческим фенотипом, причем множественное действие гормонов, в дополнение к

плейотропному действию генов, объясняет корреляции между поведенческими переменными (Sih et al., 2004). Например, уровень тестостерона у многих позвоночных участвует в формировании поведенческого синдрома проактивности (Sih et al., 2004). Известно плейотропное действие меланокортина на поведение позвоночных в дикой природе: более темные особи в среднем более агрессивны и активны, чем их светлые конспецифики (Ducrest et al., 2008). Важную роль в формировании континуума проактивных – реактивных особей играет гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система (ГГНС; Koolhaas et al., 1999; Øverli et al., 2007; Careau et al., 2008): посредством ГГНС модулируется связь между метаболическим градиентом и персональностью (Careau et al., 2008). Кроме того, действие гормонов на ранних этапах онтогенеза может канализировать формирование взрослого поведения, снижая поведенческую пластичность (Ketterson, Nolan, 1999; Sih et al., 2004).

Наконец, обширный ряд работ показал связи персональности и **иммунитета**, а также уязвимость особи к различным заболеваниям в целом (см. обзоры Cavigelli, 2005; Koolhaas, 2008; Kortet et al., 2010). Эти взаимосвязи сложны и неоднозначны, регулируются действием внешней среды, но, в целом, их существование сегодня не вызывает сомнений.

Все эти работы, показывающие взаимосвязи поведенческих и физиологических характеристик животных, постепенно формировали представления о существовании внутривидовых синдромов более высокого порядка, чем поведенческие синдромы, когда в популяции существуют континуумы особей (возможно, многомерные), имеющих устойчивые различия по целому ряду самых разнообразных характеристик.

В последние десятилетия ряд исследователей начали поиск адаптивных объяснений персональностей. Интуитивно кажется, что отбор не должен поддерживать устойчивые поведенческие фенотипы, а должен благоприятствовать поведенческой пластичности и расширять норму реакции, что позволило бы приспособиться к меняющимся условиям среды (Sih et al., 2004); кроме того, не всегда полезны жесткие корреляции между функционально различными формами поведения. Вольф с соавторами (Wolf et al., 2007) одни из первых сделали попытку связать эволюцию персональностей с эволюцией жизненных циклов. Они увязали склонность к рискованному поведению с ожидаемым будущим репродуктивным успехом и трейд-оффом между настоящим и будущим размножением. Согласно их предположению, особи, которые делают выбор в пользу будущего размножения (т.е. те, у кого велик остаточный репродуктивный потенциал, residual re-

productive value), меньше склонны к рискованному поведению, чем те, кто вкладывает в размножение здесь и сейчас и не рассчитывает на высокую продолжительность жизни (Wolf et al., 2007; Dingemanse, Wolf, 2010). Таким образом, появились первые представления о том, что трейд-оффы в жизненном цикле определяют эволюцию персональностей (Wolf et al., 2007; Cote et al., 2008).

### Третий этап синтеза: концепция синдрома темпа жизни

Итак, в первых годах XXI столетия в экологии существовала концепция континуума быстрой/медленной жизни (slow-fast life-history continuum), а в исследованиях поведения животных – молодая, но быстро развивающаяся концепция персональности. Первая из этих концепций существовала почти исключительно на межвидовом уровне, и эти концепции мало соприкасались друг с другом, возможно по причине своего происхождения из разных областей знаний.

Наконец, в 2010 г. вышла ключевая работа Реаля с соавторами (Réale et al., 2010), в которой авторы объединили небольшие, одиночные мостики между концепциями (например, Smith, Blumstein 2008) в фундаментальный мост. Они прямо указывают на два обстоятельства: 1) несмотря на очевидные взаимосвязи между поведением, физиологией и характеристиками жизненного цикла, поведение почти не рассматривается в числе переменных, формирующих континуум быстрой/медленной жизни; 2) этот континуум рассматривается в масштабе межвидовых и межпопуляционных различий, но вполне возможно применить эти представления при исследовании межиндивидуальных различий в пределах популяции. Таким образом, авторы впервые связали воедино варибельность характеристик жизненного цикла, особенностей физиологии и различия персональностей особей и рассмотрели эти взаимосвязи не только на межвидовом и межпопуляционном, но и на внутривидовом уровне, сформировав таким образом расширенную **концепцию синдрома темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS)**.

Строго говоря, термин “pace-of-life” впервые был применен в работах Викельски с соавторами (Wikelski et al., 2003), которые расширили классическую концепцию континуума быстрой/медленной жизни, включив в нее физиологические показатели. Реаль с соавторами (Réale et al., 2010) назвали свою идею “расширенной” концепцией POLS. Однако, поскольку сегодня концепция POLS необратимо включила в себя поведенческую составляющую и внутривидовой анализ, можно из названия концепции слово “расширенная” убрать.

Согласно концепции POLS скорость метаболизма и скорость жизненного цикла связаны прямой двусторонней связью на внутри- и межвидовом уровнях. Метаболизм выступает в роли фундаментального детерминанта жизненного цикла (Katz, Naug, 2020). Одна из гипотез, связывающих продолжительность жизни и метаболизм, — гипотеза синтеза активных форм кислорода как побочных продуктов обмена веществ: чем интенсивнее обмен, тем сильнее окислительное повреждение тканей и тем короче продолжительность жизни, т.е. выше скорость жизни (Finkel, Holbrook, 2000). В то же время, скорости метаболизма и жизненного цикла связаны с персональностью. Наиболее изучена связь со шкалой проактивных — реактивных особей: чем выше агрессивность, смелость, скорость исследования, активность, тем выше скорость жизни и скорость метаболизма (Réale et al., 2010). Это, например, хорошо показано на примере агрессивных и неагрессивных пород собак, у которых соответствующим образом различаются и скорость метаболизма, и продолжительность жизни (Careau et al., 2010). Вместе с тем поведенческие синдромы связаны с параметрами жизненного цикла через смертность, которая тесно коррелирует с уровнем рискованного поведения: в частности, высокая активность и смелость повышают риск гибели от хищников (см. обзор Moiron et al., 2020).

Корреляции, образующие синдром темпа жизни, связывают между собой десятки переменных, характеризующих особенности жизненного цикла, поведения и физиологии животных, причем взаимодействия зачастую двусторонние, с обратными связями (Sih et al., 2015). Реаль с соавторами (Réale et al., 2010) насчитывают как минимум 16 переменных, изменяющихся на протяжении континуума темпа жизни. В частности, согласно этим авторам, между особями, популяциями и видами от медленного темпа жизни к быстрому меняются следующие характеристики:

1) Параметры жизненного цикла: продолжительность жизни (высокая—низкая), сроки созревания (позднее—раннее размножение), скорость роста (низкая—высокая).

2) Поведенческие характеристики: уровень родительской заботы (высокий—низкий), филопатричность (филопатрия—расселение), агрессивность (низкая—высокая), смелость (робкие—смелые), скорость исследования (медленное, тщательное исследование — быстрое, поверхностное), активность (низкая—высокая), социальность (высокая—низкая).

3) Физиологические характеристики: реактивность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (высокая—низкая), реактивность симпатической системы (низкая—высокая), реактивность парасимпатической системы (низкая — вы-

сокая), скорость метаболизма (низкая—высокая), чувствительность к оксидативному стрессу (низкая—высокая), уровень иммунного ответа (высокий—низкий).

Для некоторых из этих взаимосвязей изучены механизмы формирования и поддержания (см. например, обзор Sih et al., 2015). Так, высокий уровень активности и агрессивности требует больших расходов энергии и больших объемов метаболически активных органов и, соответственно, определяет высокий уровень базального метаболизма (Careau et al., 2008; Houston, 2010; Biro, Stamps, 2010; Burton et al., 2011). Однако на сегодня многие взаимосвязи изучены очень слабо.

И это лишь каркас из основных переменных, существенно упрощающий реальность; в действительности эту модель можно расширить, причем не только за счет универсальных показателей, но и при помощи анализа характеристик, специфичных для определенных групп животных, таких, например, как продолжительность зимней спячки у зимоспящих млекопитающих. В частности, известно, что чем длиннее спячка, тем медленнее жизнь при сравнении большинства разных видов сурков и сусликов (Armitage, 1981; Васильева и др., 2009).

Ряд последующих работ последовательно расширяет список известных корреляций, образующих синдром темпа жизни, и разнообразие выявленных на сегодня взаимосвязей можно назвать удивительным. Например, была показана связь темпа жизни и уровня локомоторных навыков у ящериц (*Zootoca vivipara*) (Galliard et al., 2013). У полевого сверчка (*Gryllus integer*) была обнаружена положительная связь между смелостью и способностью к инкапсуляции инородного тела (Niemelä et al., 2013). Были обнаружены связи между темпом жизни и цирканными ритмами у жуков (Matsimura et al., 2019). Оказалось, что высота над уровнем моря определяет персональность и темп жизни у пищух (Qu et al., 2019). Установлено, что с быстрым темпом жизни ассоциирована более короткая длина теломеров, по сравнению с медленным (Giraudeau et al., 2019). Разумеется, это лишь единичные примеры, иллюстрирующие богатство затрагиваемых проблематик.

#### **Современное развитие концепции темпа жизни: критика, перспективы**

Реаль с соавторами (Réale et al., 2010) в своей основополагающей работе многократно подчеркивает, что не следует пытаться упростить сложную реальность и уложить многомерную, динамичную сеть взаимодействий в жесткие корреляции.

Синдром темпа жизни у разных организмов может иметь неодинаковую архитектуру: в блоки



могут объединяться разные характеристики, и даже в нескольких популяциях одного вида корреляции между переменными могут иметь противоположные знаки (Garamszegi et al., 2012). Эти различия могут определяться экологическими факторами: например, корреляции между агрессивностью, активностью и скоростью исследования присутствовали только в тех популяциях трехглазой колюшки, где действовал пресс хищников (Dingemanse et al., 2007). Факторы среды, в том числе сезонные, могут оказывать сильное влияние на иммунитет и, соответственно, могут модулировать целый комплекс взаимосвязей (Tieleman, 2018).

Классическая причина, по которой, наоборот, маскируются ожидаемые трейд-оффы между жизненными процессами и не обнаруживаются предсказываемые корреляции и синдромы, — большие различия в объеме ресурсов между особями, когда индивидуум, у которого в распоряжении ресурсов много, может сделать большой вклад сразу в несколько процессов (Noordwijk, de Jong, 1986). Поскольку концепция синдрома темпа жизни опирается на предположение о существовании трейд-оффа между настоящим и будущим размножением, бессмысленно ожидать в популяции выраженный синдром темпа жизни, если компромиссы в жизненном цикле замаскированы (Dammhahn et al., 2018). Кроме того, изменения силы и направления взаимосвязей между переменными могут происходить по мере роста и развития живых существ, о чем на сегодня известно недостаточно (Réale et al., 2010; Kralj-Fišer, Schuett, 2014).

Отдельное направление исследований посвящено механизмам возникновения и устойчивого сосуществования в популяции нескольких поведенческих фенотипов с разными темпами жизни. Во-первых, различные фенотипы могут формироваться под действием тех или иных форм балансирующего отбора (Penke et al., 2007). В частности, особую роль в поддержании изменчивости особей вдоль континуума темпа жизни играют характер распределения ресурсов и неоднородность среды. В разных условиях преимущество получают разные фенотипы, поэтому в гетерогенной среде балансирующий отбор поддерживает разнообразие жизненных стратегий и связанных с ними персональностей (Penke et al., 2007; Réale et al., 2010). Отдельно здесь следует упомянуть флуктуирующий плотностно-зависимый отбор, действие которого проявляется, в частности, при существенных колебаниях численности популяции. В условиях изменчивости плотности популяции во времени и пространстве особи, находящиеся на противоположных концах оси быстрой—медленной жизни, получают преимущества при разных значениях плотности (например, существуют данные, что “медленные” особи более

успешны при высокой плотности, чем “быстрые”, и наоборот). Таким образом, плотностно-зависимый отбор поддерживает равновесие между разными фенотипами (Wolf, McNamara, 2012; Wright et al., 2019).

Другая форма балансирующего отбора, обуславливающая многообразие поведенческих фенотипов, — отрицательный частотно-зависимый отбор (Wolf, McNamara, 2012). В этом случае та или иная комбинация признаков поддерживается отбором только при низкой частоте этой комбинации в популяции, и приспособленность особей с этой комбинацией высока до тех пор, пока эти особи редки. С ростом частоты приспособленность падает, что создает равновесие между разными фенотипами; эти процессы хорошо моделируются с помощью теории игр (например, общеизвестная модель “Ястреб—Голубь” и другие подобные модели; Maynard Smith, 1982; Hammerstein, Selten, 1994).

Помимо генетической изменчивости, разнообразие персональностей и жизненных стратегий определяется фенотипической пластичностью (Wright et al., 2019). Отдельно здесь следует отметить представления о хеджировании рисков (bet-hedging; Starrfelt, Kokko, 2012). Хеджирование рисков охватывает многообразие фенотипических стратегий, цель которых — снизить изменчивость приспособленности между особями и максимизировать не арифметическое, а геометрическое среднее приспособленности в условиях гетерогенности среды (Wright et al., 2019); другими словами, стратегия хеджирования рисков страхует особь от “полного краха” — нулевого репродуктивного успеха. Например, при этой стратегии особь производит потомков с разными качествами (“быстрых” и “медленных”, агрессивных и неагрессивных) так, чтобы при непредсказуемых изменениях внешних условий хотя бы какие-то из потомков смогли достичь высокого репродуктивного успеха. Изучение эволюции сложных, многоуровневых комплексов переменных, которые составляют синдром темпа жизни, — непростая задача, поскольку изменчивость по одному признаку может определять вариабельность нескольких других переменных. Несмотря на солидное число работ по эволюции жизненных стратегий, изучение синдрома темпа жизни с точки зрения эволюционной биологии — очень молодое направление, богатое новыми исследовательскими задачами, такими как, например, создание моделей высокого порядка, комбинирующих действие частотно-зависимого и плотностно-зависимого отборов.

В 2018 г. в журнале “Behavioral Ecology and Sociobiology” выходила специальная подборка статей, посвященная современному развитию концепции POLS (см. вступительная статья

Dammhahn et al., 2018). Значительная часть этих работ – фундаментальные обзоры. В одной из работ проверяются универсальность и общая значимость взаимосвязей, предсказанных концепцией синдрома темпа жизни (Royaute et al., 2018): в результате метаанализа создается впечатление, что концепция получает низкую поддержку со стороны эмпирических исследований. Однако из этого нельзя сделать выводы о несостоятельности концепции: авторы обзора указывают, что при постановке исследований не всегда учитывались факторы, маскирующие взаимосвязи (в первую очередь, экологические); недостаточно тщательно проверялись допущения моделей; выборки могли быть недостаточны по объему (Montiglio et al., 2018; Royaute et al., 2018).

Кроме того, обзор моделей происхождения и эволюции синдрома темпа жизни демонстрирует дефицит формальных моделей и теоретических работ, описывающих обсуждаемые взаимосвязи (Mathot, Frankenhuis, 2018). Соответственно, не вполне развитая теоретическая база не позволяет полноценно протестировать эмпирически все положения гипотезы POLS.

Несколько работ посвящены полоспецифичным особенностям синдрома темпа жизни. Удивительно, но до последнего времени в исследованиях POLS практически игнорировалось то очевидное обстоятельство (но см. Budaev, 1999), что самцы и самки имеют значимые различия практически по всем параметрам, задействованным в POLS, и, как следствие, различные оптимумы в градиенте быстрой – медленной жизни (Hämäläinen et al., 2018). Работы, вошедшие в подборку 2018 г., – буквально одни из первых работ, в которых проведен анализ накопленных фактов по формированию различий в темпе жизни у самцов и самок с точки зрения метаболизма, гормонов, генетики, социальных взаимоотношений (Hämäläinen et al., 2018; Immonen et al., 2018; Tarka et al., 2018). Имеющиеся данные свидетельствуют о склонности самцов (особенно у полигинных видов) к более быстрой жизни, но это лишь первые исследования в данном направлении.

Кроме того, подчеркивается острая потребность в одном простом и универсальном показателе скорости жизни, которым можно было бы измерять темп жизни у разных видов и использовать его в сравнительных исследованиях (Dammhahn et al., 2018). До сих пор подобного общепринятого показателя не разработано.

Проведенный анализ позволяет определить несколько малоизученных направлений исследований POLS – “белых пятен”, которые предстоит заполнить. Так, очень мало известно об изменениях синдрома темпа жизни в онтогенезе, и особенно многообещающими здесь могут быть исследования видов со сложными жизненными

циклами, в том числе с метаморфозом (Kralj-Fišer, Schuett, 2014). На сегодня этим вопросам посвящены буквально единичные работы (и они касаются различий в персональностях, а не в темпе жизни в целом; например, Wilson, Krause, 2012), при этом анализ подобных закономерностей может существенно улучшить понимание эволюции жизненных циклов. Скажем, кто знает, как персональность и темп жизни связаны с вероятностью неотении? Как регулируется перестройка темпа жизни в случаях, когда образ жизни, экологическая ниша, среда на разных стадиях радикально меняются, как у стрекозы?

Есть данные о том, как синдром темпа жизни модулирует вероятность заражения паразитами и другими заболеваниями (например, Boyer et al., 2010; Kortet et al., 2010). Но почти ничего неизвестно о персональностях и различиях в темпе жизни у самих паразитов (Kralj-Fišer, Schuett, 2014). Что можно сказать о темпе жизни клещей, блох и взаимосвязях этих синдромов не только с успехом питания на хозяине, но и с вероятностью передачи инфекций?

Отдельно следует отметить прикладную значимость исследований POLS. Присутствие в популяции разных поведенческих фенотипов, для которых вероятности быть отловленными в ловушки, собранными, а также вероятности оказаться в фокусе наблюдений могут различаться в разы, при проведении любых природных исследований создает методологические проблемы, о которых ранее практически никто не задумывался (Réale et al., 2010). Эти фенотипические различия прочно завязаны на различиях в жизненных циклах, физиологии, заболеваемости, что является отягчающим обстоятельством: возможно, часть популяций систематически выпадает из поля зрения в полевых исследованиях, и эта часть может очень сильно отличаться от той, что оказывается в наших руках.

Эти же закономерности имеют значения при охоте и рыбной ловле, когда систематически изымается часть популяции, это изъятие неслучайно и, по сути, является направленным искусственным отбором. То же можно сказать и о борьбе с видами-вредителями при помощи ядов: в результате этих воздействий могут отбираться особи с определенным комплексом признаков (Morales et al., 2013; Kralj-Fišer, Schuett, 2014).

Особенности персональностей и темпа жизни являются ключевыми характеристиками инвазивных видов: известно, что способность к инвазии тесно связана с поведенческими синдромами (Réale et al., 2010). Склонность к синантропной жизни наверняка имеет объяснение в позициях синдрома темпа жизни; есть данные, позволяющие предположить различную чувствительность к загрязнению, изменениям климата, фрагмен-

тации местообитаний и другим антропогенным воздействиям у особей, популяций и видов с разным темпом жизни (Réale et al., 2010; Debecker et al., 2016).

Возможно, исследования континуума темпа жизни у разных групп животных и роли фенотипической пластичности в его формировании могут способствовать пониманию механизмов старения. Нельзя исключить, что эти знания могли бы в будущем открыть для человечества перспективы контроля над этими процессами.

Наконец, исследования синдрома темпа жизни требуют долговременных индивидуально-ориентированных наблюдений за животными в природе, анализа широкого спектра переменных с учетом взаимосвязей между ними. Причем такие работы следует проводить на больших выборках (от 100 особей), поскольку в столь сложных аналитических моделях действия одних факторов могут маскироваться другими (Garamszegi et al., 2012). Из-за трудоемкости планирования и проведения подобных исследований для многих групп животных, как отдельных видов, так и целых систематических категорий, в этом отношении не существует почти никаких данных, что затрудняет сравнительный анализ.

Таким образом, несмотря на тысячи работ, опубликованных в течение последнего десятилетия, перспективы развития концепции синдрома темпа жизни, можно сказать, потрясают воображение. В данном обзоре довольно поверхностно затронуты лишь основные направления работ в этой области, очень многие темы остались за кадром. Сегодня эта концепция — поистине благодатная основа для огромного многообразия исследований, в том числе совершенно новаторских. С учетом современных методов исследования генетики и физиологии, а также анализа сложных, многомерных, объемных данных открываются безграничные перспективы для познания нового в экологии, эволюционной биологии и других областях знаний.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признательна А.В. Чабовскому за обсуждение будущей статьи и замечания по тексту.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-14-50232.

Acknowledgements: The reported study was funded by RFBR, project number 19-14-50232.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будаев С.В., Михеев В.Н., Павлов Д.С., 2015. Индивидуальные различия поведения и механизмы экологической дифференциации на примере рыб // Журнал общей биологии. Т. 76. № 1. С. 26–47.

Васильева Н.А., Савицецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2009. Крупный размер тела и короткий период наземной активности не препятствуют быстрому росту желтого суслика (*Spermophilus fulvus*) // Зоологический журнал. Т. 88. № 3. С. 339–343.

Мошкин М.П., Шилова С.А., 2008. Разнокачественность особей как механизм поддержания стабильности популяционных структур // Успехи современной биологии. Т. 128. № 3. С. 307–320.

Павлов И.П., 1954. О типах высшей нервной деятельности и экспериментальных неврозах. М.: Медгиз. 192 с.

Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с.

Трут Л.Н., Гербек Ю.Э., Харламова А.В., Гулевич Р.Г., Кукекова А.В., 2014. Доместицируемые лисицы: молекулярно-генетические механизмы, вовлекаемые в отбор по поведению // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 17. № 2. С. 226–233.

Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 263 с.

Adriaenssens B., Johnsson J.I., 2009. Personality and life-history productivity: consistent or variable associations? // Trends in Ecology and Evolution. V. 24. P. 179–180.

Armitage K.B., 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels // Oecologia. V. 48. P. 36–49.

Belyaev D.K., Plyusnina I.Z., Trut L.N., 1985. Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm): Changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization // Applied Animal Behaviour Science V. 13. P. 359–370.

Bennett A.F., 1987. Interindividual variability: an underutilized resource // New directions in ecological physiology. V. 19. P. 147–169.

Bielby J., Mace G.M., Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Gittleman J.L., et al., 2007. The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation // American Naturalist. V. 169. P. 748–757.

Biro P.A., Stamps J.A., 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? // Trends in Ecology and Evolution. V. 23. P. 361–368.

Biro P.A., Stamps J.A., 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? // Trends in Ecology and Evolution. V. 25. P. 653–659.

Braithwaite R.W., Lee A.K., 1979. A mammalian example of semelparity // American Naturalist. V. 113. № 1. P. 151–155.

Bouchard T.J., Loehlin J.C., 2001. Genes, evolution, and personality // Behavior genetics. V. 31. № 3. P. 243–273.

Boyer N., Réale D., Marmet J., Pisanu B., Chapuis J.L., 2010. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus* // Journal of Animal Ecology. V. 79. № 3. P. 538–547.

Budaev S.V., 1999. Sex differences in the Big Five personality factors: Testing an evolutionary hypothesis // Personality and individual differences. V. 26. P. 801–813.

- Budaev S., Zworykin D., 2002. Individuality in fish behavior: Ecology and comparative psychology // *Journal of Ichthyology*. V. 42 (Supple). P. S189–S195.
- Burton T., Killen S.S., Armstrong J.D., Metcalfe N.B., 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 278. P. 3465–3473.
- Careau V., Réale D., Humphries M.M., Thomas D.W., 2010. The pace of life under artificial selection: personality, energy expenditure, and longevity are correlated in domestic dogs // *American Naturalist*. V. 175. № 6. P. 753–758.
- Careau V., Thomas D., Humphries M.M., Réale D., 2008. Energy metabolism and animal personality // *Oikos*. V. 117. P. 641–653.
- Cavigelli S.A., 2005. Animal personality and health // *Behaviour*. V. 142. № 9–10. P. 1223–1244.
- Crespi B.J., Teo R., 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes // *Evolution*. V. 56. № 5. P. 1008–1020.
- Cole L.C., 1954. The population consequences of life history phenomena // *The Quarterly review of biology*. V. 29. № 2. P. 103–137.
- Cote J., Dreiss A., Clobert J., 2008. Social personality trait and fitness // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 275. P. 2851–2858.
- Dammhahn M., Dingemans N.J., Niemelä P.T., Réale D., 2018. Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 72. Article 62. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2473-y>
- Dani K.G., Kodandaramaiah U., 2017. Plant and animal reproductive strategies: lessons from offspring size and number tradeoffs // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 5. Article 38. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00038>
- Debecker S., Sanmartín-Villar I., de Guinea-Luengo M., Cordero-Rivera A., Stoks R., 2016. Integrating the pace-of-life syndrome across species, sexes and individuals: covariation of life history and personality under pesticide exposure // *Journal of Animal Ecology*. V. 85. № 3. P. 726–738.
- Dingemans N.J., Kazem A.J., Réale D., Wright J., 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 25. P. 81–89.
- Dingemans N.J., Wolf M., 2010. Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. P. 3947–3958.
- Dingemans N.J., Wright J., Kazem A.J., Thomas D.K., Hickling R., Dawnay N., 2007. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback // *Journal of Animal Ecology*. V. 76. P. 1128–1138.
- Dobson F.S., Oli M.K., 2007. Fast and slow life histories of mammals // *Ecoscience*. V. 14. P. 292–299.
- Dochtermann N.A., Schwab T., Sih A., 2015. The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 282. P. 2014–2201.
- Ducrest A.L., Keller L., Roulin A., 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 23. № 9. P. 502–510.
- Finkel T., Holbrook N.J., 2000. Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing // *Nature*. V. 408. № 6809. P. 239–247.
- Franco M., Silvertown J., 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 351. № 1345. P. 1341–1348.
- Gadgil M., Bossert W.H., 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist*. V. 104. № 935. P. 1–24.
- Gaillard J.M., Pontier D., Allaine D., Lebreton J.D., Trouvilliez J., Clobert J., 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals // *Oikos*. V. 56. P. 59–76.
- Galliard J.F., Paquet M., Cisel M., Montes-Poloni L., 2013. Personality and the pace-of-life syndrome: variation and selection on exploration, metabolism and locomotor performances // *Functional Ecology*. V. 27. P. 136–144.
- Garamszegi L.Z., Marko G., Herczeg G., 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables // *Evolutionary Ecology*. V. 26. P. 1213–1235.
- Giraudeau M., Angelier F., Sepp T., 2019. Do telomeres influence pace-of-life-strategies in response to environmental conditions over a lifetime and between generations? // *BioEssays*. V. 41. № 3. 1800162.
- Gosling S.D., 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? // *Psychological bulletin*. V. 127. P. 45–86.
- Groothuis T.G.G., Carere C., 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 29. P. 137–150.
- Hämäläinen A., Immonen E., Tarka M., Schuett W., 2018. Evolution of sex-specific pace-of-life syndromes: causes and consequences // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 72. Article 50. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2466-x>
- Hammerstein P., Selten R., 1994. Game theory and evolutionary biology // *Handbook of game theory*. V. 2. P. 929–993.
- Harvey P.H., Zammuto R.M., 1985. Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals // *Nature*. V. 315. № 6017. P. 319–320.
- Hensley N.M., Cook T.C., Lang M., Petelle M.B., Blumstein D.T., 2012. Personality and habitat segregation in giant sea anemones (*Condylactis gigantea*) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 426. P. 1–4.
- Houston A.I., 2010. Evolutionary models of metabolism, behaviour and personality // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. P. 3969–3975.
- Huntingford F.A., 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Animal Behaviour*. V. 24. № 2. P. 245–260.

- Immonen E., Hämäläinen A., Schuett W., Tarka M.*, 2018. Evolution of sex-specific pace-of-life syndromes: genetic architecture and physiological mechanisms // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 72. Article 60. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2462-1>
- Katz K., Naug D.*, 2020. A mechanistic model of how metabolic rate can interact with resource environment to influence foraging success and lifespan // *Ecological Modelling*. V. 416. P. 108899.
- Ketterson E.D., Nolan J.V.*, 1999. Adaptation, exaptation, and constraint: a hormonal perspective // *American Naturalist*. V. 154. № S1. P. S4–S25.
- Koolhaas J.M.*, 2008. Coping style and immunity in animals: making sense of individual variation // *Brain, behavior, and immunity*. V. 22. № 5. P. 662–667.
- Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Veegt B.J., Van Reenen C.G., et al.*, 1999. Coping style in animals: current status in behavior and stress-physiology // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 23. P. 925–935.
- Kortet R., Hedrick A.V., Vainikka A.*, 2010. Parasitism, predation and the evolution of animal personalities // *Ecology letters*. V. 13. № 12. P. 1449–1458.
- Kralj-Fišer S., Schuett W.*, 2014. Studying personality variation in invertebrates: why bother? // *Animal Behaviour*. V. 91. P. 41–52.
- Lack D.*, 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon Press. London. 343 p.
- Lande R., Arnold S.J.*, 1983. The measurement of selection on correlated characters // *Evolution*. V. 37. P. 1210–1226.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1967. The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology I. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 224 p.
- Massen J.J., Antonides A., Arnold A.M.K., Bionda T., Koski S.E.*, 2013. A behavioral view on chimpanzee personality: Exploration tendency, persistence, boldness, and tool-orientation measured with group experiments // *American Journal of Primatology*. V. 75. № 9. P. 947–958.
- Mather J.A., Anderson R.C.*, 1993. Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*) // *Journal of Comparative Psychology*. V. 107. № 3. P. 336–340.
- Mathot K.J., Frankenhuys W.E.*, 2018. Models of pace-of-life syndromes (POLS): a systematic review // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 72. Article 41. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2459-9>
- Matsumura K., Ito R., Miyatake T.*, 2019. Pace-of-life: Relationships among locomotor activity, life history, and circadian rhythm in the assassin bug, *Amphibolus venator* // *Ethology*. V. 125. № 3. P. 127–132.
- Maynard Smith J.*, 1982. Evolution and the theory of games. Cambridge: Cambridge University Press. 224 p.
- Moiron M., Laskowski K.L., Niemelä P.T.*, 2020. Individual differences in behaviour explain variation in survival: a meta-analysis // *Ecology Letters*. V. 23. № 2. P. 399–408.
- Montiglio P.O., Dammhahn M., Messier G.D., Réale D.*, 2018. The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 72. Article 116. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2526-2>
- Morales J.A., Cardoso D.G., Della Lucia T.M.C., Guedes R.N.C.*, 2013. Weevil x insecticide: does ‘personality’ matter? // *PLoS One*. V. 8. № 6. e67283 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067283>
- Niemelä P.T., DiRienzo N., Hedrick A.V.*, 2012. Predator-induced changes in the boldness of naïve field crickets, *Gryllus integer*, depends on behavioural type // *Animal Behaviour*. V. 84. № 1. P. 129–135.
- Niemelä P.T., Dingemanse N.J., Alioravainen N., Vainikka A., Kortet R.*, 2013. Personality pace-of-life hypothesis: testing genetic associations among personality and life history // *Behavioral Ecology*. V. 24. P. 935–941.
- van Noordwijk A.J., de Jong G.*, 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics // *American Naturalist*. V. 128. № 1. P. 137–142.
- Oli M.K.*, 2004. The fast-slow continuum and mammalian life history patterns: an empirical evaluation // *Basic and Applied Ecology*. V. 5. P. 449–463.
- Øverli Ø., Sørensen C., Pulman K.G.T., Pottinger T.G., Korzan W., et al.*, 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 31. P. 396–412.
- Penke L., Denissen J.J., Miller G.F.*, 2007. The evolutionary genetics of personality // *European Journal of Personality*: Published for the European Association of Personality Psychology. V. 21. P. 549–587.
- Pianka E.R.*, 1970. On r- and K-selection // *American Naturalist*. V. 104. P. 592–597.
- Promislow D.E.L., Harvey P.H.*, 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals // *Journal of Zoology*. V. 220. P. 417–437.
- Qu J., Réale D., Fletcher Q.E., Zhang Y.*, 2019. Among-population divergence in personality is linked to altitude in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) // *Frontiers in Zoology*. V. 16. Article 26. <https://doi.org/10.1186/s12983-019-0329-6>
- 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 // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. P. 4051–4063.
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T., Dingemanse N.J.*, 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution // *Biological Reviews*. V. 82. P. 291–318.
- Reznick D.*, 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence // *Oikos*. V. 44. № 2. P. 257–267.
- Reznick D., Bryant M.J., Bashey F.*, 2002. r- and K selection revisited: the role of population regulation in life history evolution // *Ecology*. V. 83. P. 1509–1520.
- Riechert S.E., Hedrick A.V.*, 1993. A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae) // *Animal Behaviour*. V. 46. № 4. P. 669–675.
- Ricklefs R.E., Wikelski M.*, 2002. The physiology/life-history nexus // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 17. P. 462–468.

- Roff D.A., 2002. The Evolution of Life Histories. New York: Chapman and Hall. 527 p.
- Royauté R., Berdal M.A., Garrison C.R., Dochtermann N.A., 2018. PACELESS LIFE? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 64. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2472-z>
- Sæther B.E., Bakke Ø., 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate // Ecology. V. 81. P. 642–653.
- Sih A., Bell A.M., Johnson J.C., Ziemba R.E., 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview // The quarterly review of biology. V. 79. P. 241–277.
- Sih A., Mathot K.J., Moirón M., Montiglio P.-O., Wolf M., Dingemans N.J., 2015. Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists // Trends in Ecology and Evolution. V. 30. P. 50–60.
- Sinervo B., Svensson E., 2002. Correlational selection and the evolution of genomic architecture // Heredity. V. 89. P. 329–338.
- Smith B.R., Blumstein D.L., 2008. Fitness consequences of personality: a metaanalysis // Behavioral Ecology. V. 19. P. 448–455.
- Stamps J.A., 2007. Growth-mortality tradeoffs and personality traits in animals // Ecological Letters. V. 10. P. 355–363.
- Starrfelt J., Kokko H., 2012. Bet-hedging – a triple trade-off between means, variances and correlations // Biological Reviews. V. 87. P. 742–755.
- Stearns S.C., 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Annual review of ecology and systematics. V. 8. № 1. P. 145–171.
- Stearns S.C., 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals // Oikos. V. 41. № 2. P. 173–187.
- Stearns S.C., 1989. Trade-offs in life-history evolution // Functional ecology. V. 3. P. 259–268.
- Stearns S.C., 1992. The evolution of life histories. New York: Oxford University Press. 249 p.
- Tarka M., Guenther A., Niemelä P.T., Nakagawa S., Noble D.W., 2018. Sex differences in life history, behavior, and physiology along a slow-fast continuum: a meta-analysis // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 132. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2534-2>
- Tieleman B.I., 2018. Understanding immune function as a pace of life trait requires environmental context // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 55. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2464-z>
- Trut L.N., 1999. Early canid domestication: the farm-fox experiment: foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development // American Scientist. V. 87. № 2. P. 160–169.
- Vonk J., Weiss A., Kuczaj S.A. (Eds), 2017. Personality in nonhuman animals. Berlin, Germany: Springer International Publishing. 326 p.
- Wikelski M., Ricklefs R.E., 2001. The physiology of life histories // Trends in Ecology and Evolution. V. 16. P. 479–481.
- Wikelski M., Spinney L., Schelsky W., Scheuerlein A., Gwinner E., 2003. Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 270. P. 2383–2388.
- Williams G.C., 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence // Evolution. V. 11. P. 398–411.
- Williams G.C., 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle // American Naturalist. V. 100. P. 687–690.
- Wilson A.D., Krause J., 2012. Personality and metamorphosis: is behavioral variation consistent across ontogenetic niche shifts? // Behavioral Ecology. V. 23. № 6. P. 1316–1323.
- Wilson D.S., Clark A.B., Coleman K., Dearstyne T., 1994. Shyness and boldness in humans and other animals // Trends in Ecology and Evolution. V. 9. P. 442–446.
- Wolf M., van Doorn G.S., Leimar O., Weissing F.J., 2007. Life-history tradeoffs favour the evolution of animal personalities // Nature. V. 447. P. 581–584.
- Wolf M., McNamara J.M., 2012. On the evolution of personalities via frequency-dependent selection // American Naturalist. V. 178. P. 679–692.
- Wright J., Bolstad G.H., Araya-Ajoy Y.G., Dingemans N.J., 2019. Life-history evolution under fluctuating density-dependent selection and the adaptive alignment of pace-of-life syndromes // Biological Reviews. V. 94. P. 230–247.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

### Краткий словарь терминов

**Behavioral carryover** – поведенческий перенос, использование неадекватного для данного контекста поведения вследствие низкой поведенческой пластичности.

**Boldness – shyness scale** – шкала смелости – робости, определяет реакцию на знакомую потенциально опасную ситуацию.

**Exploration (slow and thorough – fast and superficial)** – паттерн исследования нового; медленное, но тщательное исследование противопоставляется быстрому, но поверхностному.

**Life-history trade-offs** – компромиссы (трейд-оффы) – отрицательные взаимосвязи между жизненными функциями, возникающие в условиях ограниченных ресурсов.

**Life-history traits** – характеристики жизненного цикла.

**Pace-of-life syndrome (POLS)** – синдром темпа жизни; концепция, связывающая континуум быстрой/медленной жизни, физиологию и персональность на внутривидовом и межвидовом уровнях.

**Personality** – персональность, устойчивый поведенческий фенотип у животных, персональности складываются из нескольких скоррелированных характеристик и варьируют в пределах поло-возрастных когорт.

**Proactive – reactive continuum** – шкала от **проактивных** (агрессивных, активных, смелых, быстрых исследователей – синдром проактивности) особей к **реактивным** (неагрессивным, малоактивным, робким, исследующим тщательно).

**Slow-fast life-history continuum** – континуум **быстрой/медленной жизни** видов; концепция, свя-

зывающая характеристики жизненных циклов (продолжительность жизни, продуктивность, скорость созревания) с физиологическими особенностями видов.

**Sociability – социабельность** (общительность). Стремление вступать в социальные контакты с конспецификами.

## PACE-OF-LIFE SYNDROME (POLS): EVOLUTION OF THE THEORY

N. A. Vasilieva\*

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

*\*e-mail: ninavasilieva@gmail.com*

The pace-of-life syndrome hypothesis (POLS) is a recent, but very influential concept in life-history theory. Due to the extreme progress in research in POLS over the last decade, a review of the origin and development of this concept is topical. The roots of the POLS hypothesis go back to the r-K selection theory of MacArthur and Wilson, the first idea of predictable correlations among life-history traits. Following the r-K selection theory, the idea of a fast-slow life-history continuum appeared in ecology, suggesting that life-history traits covaried and formed axes from fast to slow life histories. Species physiology was soon incorporated into fast-slow continuum theory. Thus, animal species were supposed to vary from fast species with an early development and maturation, a high rate of metabolism, a high mortality and a short lifespan, to slow species with a late development, a low metabolic rate, and a long lifespan. The theory was well supported by empirical studies in various animal species. In parallel, the concept of personality emerged in behavioral studies. The concept suggested consistent and predictable between-individual variations in behavioral phenotypes formed by syndromes of various correlated behavioral traits. More recently, the concepts of personality and fast-slow life-history continuum formed a joint and more complex POLS idea of a multivariate adaptive integration of behavior, life history and physiology among individuals within and between species. The POLS concept suggests that various traits form a continuum from aggressive, bold, active explorers with fast life histories to shy, non-aggressive individuals with low exploration outfits and a slow life. The predictions have been tested in numerous studies, and empirical data have extended the basic idea of pace-of-life: the relationships appeared to be more complex and multidimensional. The POLS hypothesis presently includes covariations among life-history, behavior, immunity, hormones and metabolic rates, these relationships being modulated by the environment, development, population density, and social conditions. The POLS ideas being of great applied and theoretical significance, long-term empirical studies in the wild populations are in high demand.

*Keywords:* life-history theory, pace-of-life syndrome, personality, behavioral ecology