Продолжительность жизни животных в единицах физического и биологического времени

А.Ф. Алимов, Т.И. Казанцева

Зоологический институт РАН

При рассмотрении понятия времени применительно к живым организмам возникают три главных вопроса:

- Какова максимально возможная продолжительность жизни организма?
- Что такое биологическое (внутреннее) время организма и как оно соотносится с физическим (внешним) временем?
- Как эти величины связаны с массой организма?

Мы попытались рассмотреть эти вопросы для животных, непрерывно растущих в течение всей жизни, и животных, прекращающих рост на определенной стадии развития с сохранением достигнутой массы на протяжении всей оставшейся жизни.

Физическое и биологическое время

Физическим временем будем называть время, в котором мы измеряем длительности различных событий, происходящих на Земле. Единицы физического времени определяются скоростью вращения Земли вокруг своей оси и вокруг Солнца. Эти единицы можно считать практически неизменными.

Биологические системы существуют благодаря специфическим процессам, протекающим в них с определенными скоростями. Каждый из этих процессов может служить основанием для определения собственного, внутреннего (биологического) времени этой системы. Величина единицы внутреннего времени зависит от того, какой именно процесс выбран для ее определения.

Скорости одних и тех же процессов, происходящих в разных живых системах, могут быть разными и изменяются с возрастом системы. Поэтому единица внутреннего времени, определенная через любой биологический процесс, есть величина переменная и индивидуальная для каждой системы.

Краткая история вопроса

Проблема биологического времени разрабатывается в разных аспектах со второй половины XIX века. Рассматриваются различные биологические системы от белковой молекулы до биосферы. В зависимости от уровня рассмотрения даются разные определения биологического времени. Например, существует определение элементарной единицы биологического времени (цитохрона) как длительности одного деления клетки определенного вида. Для растения это может быть верхушечная стеблевая клетка. Число генетически заложенных делений составляет цитохронный потенциал организма и определяет продолжительность его жизни (Балюра, Балюра, 1996).

Нас интересует то «собственное» время, в котором существует организм как целое. Поэтому за основу мы взяли наиболее наглядные и универсальные для любого организма и любого периода его жизни процессы, скорости которых можно оценить. Это 1) процесс изменения массы и 2) процесс использования энергии (метаболизма), о скорости которого для аэробных организмов можно судить по скорости потребления кислорода.

Масса

Общепризнано, что морфологические и физиологические свойства животного тесно связаны с массой тела *M*. Описано множество аллометрических зависимостей вида $Y = aM^b$. В частности, установлено, что для разных организмов в широком диапазоне масс скорость метаболизма *Q* эквивалентна $M^{3/4}$, а продолжительность жизни t_{max} эквивалентна $M^{1/4}$.

Известна единственная попытка определения внутреннего времени через процесс роста массы организма (*Backman G.* Wachstum und organische Zeit. Leipzig: J.A. Barth. , 1943). «Органическое» время Бакмана может быть величиной как положительной, так и отрицательной, а в момент наступления половой зрелости оно равно нулю. Определение Бакмана применялось для описания роста деревьев и не получило широкого распространения.

Бакман выделяет три цикла роста многоклеточного организма: овулярный, эмбриональный и период основного роста. «Органическое» время определяется отдельно для каждого цикла. <u>Основное предположение</u>: между относительным временем $T = t/t_{max}$ и относительной скоростью роста $H = h/h_{max}$ существует соотношение $\log H = k_2 \log^2 T$, причем $k_2 < 0$. В терминах t и h это предположение имеет вид

$$\log h = k_0 + k_1 \log t + k_2 \log^2 t \quad ,$$

где $k_0 = \log h_m + k_2 \log^2 t_m$; $k_1 = -2k_2 \log t_m$. Скорость роста h которая является производной функции роста . Определив органическое время x как $x = c_1 \log t + c_2$, Бакман получает функцию роста в органическом времени

$$y(x) = c_0 \int_{-\infty}^{x} e^{-x^2} dx ,$$

где c_0, c_1 и c_2 выражаются через k_0, k_1 и k_2.

Метаболизм

Общепризнанным является способ определения внутреннего (физиологического) времени организма через удельную скорость метаболизма. Наиболее строгое определение дал Дж. Райс (*Reiss J.O.* The meaning of developmental time: A metric for comparative embryology // Amer. Natur. 1989. V. 134. № 2). Он ввел понятие «удельный метаболизм за время жизни» и определил его как

$$\text{"specific lifetime metabolism"} = \int_{t_0}^{t_{\max}} q(t)dt$$

($q(t)$ – удельная скорость метаболизма)

Предположив, что скорость течения физиологического времени пропорциональна удельной скорости метаболизма, Райс дал следующее определение:

$$\text{Physiological time} = \int_{t_\alpha}^{t_\beta} q(t)dt$$

где t_α и t_β – соответственно, начало и конец рассматриваемого периода.

Из этого определения следует:

- **Физиологическим временем названо количество энергии, использованной единицей массы организма за некоторый интервал физического времени.**
- **Физиологическому времени придается размерность [энергия/масса].**
- **Единица физиологического времени имеет размерность [энергия/масса/время].**

Райс употребляет выражение «единица физиологического времени» и понимает «физиологическое время» как соответствующее количество единиц физиологического времени.

Высказано и активно обсуждается предположение, что суммарное за время жизни количество энергии, использованное единицей массы, определяет продолжительность жизни, и что это количество примерно одинаково для животных, стоящих на одной ступени эволюционного развития (Rubner, 1908; Бауэр, 1935; Нагорный, 1940; Brody, 1945; Зотин, Зотин, 1999 и др.).

Определение единицы внутреннего времени через скорость роста массы организма

Обозначим:

$m(t)$ – функция изменения массы организма с возрастом t, выраженном в единицах физического времени ([M]);

$m'(t) = \dfrac{dm}{dt}$ – скорость изменения массы ([MT^{-1}]);

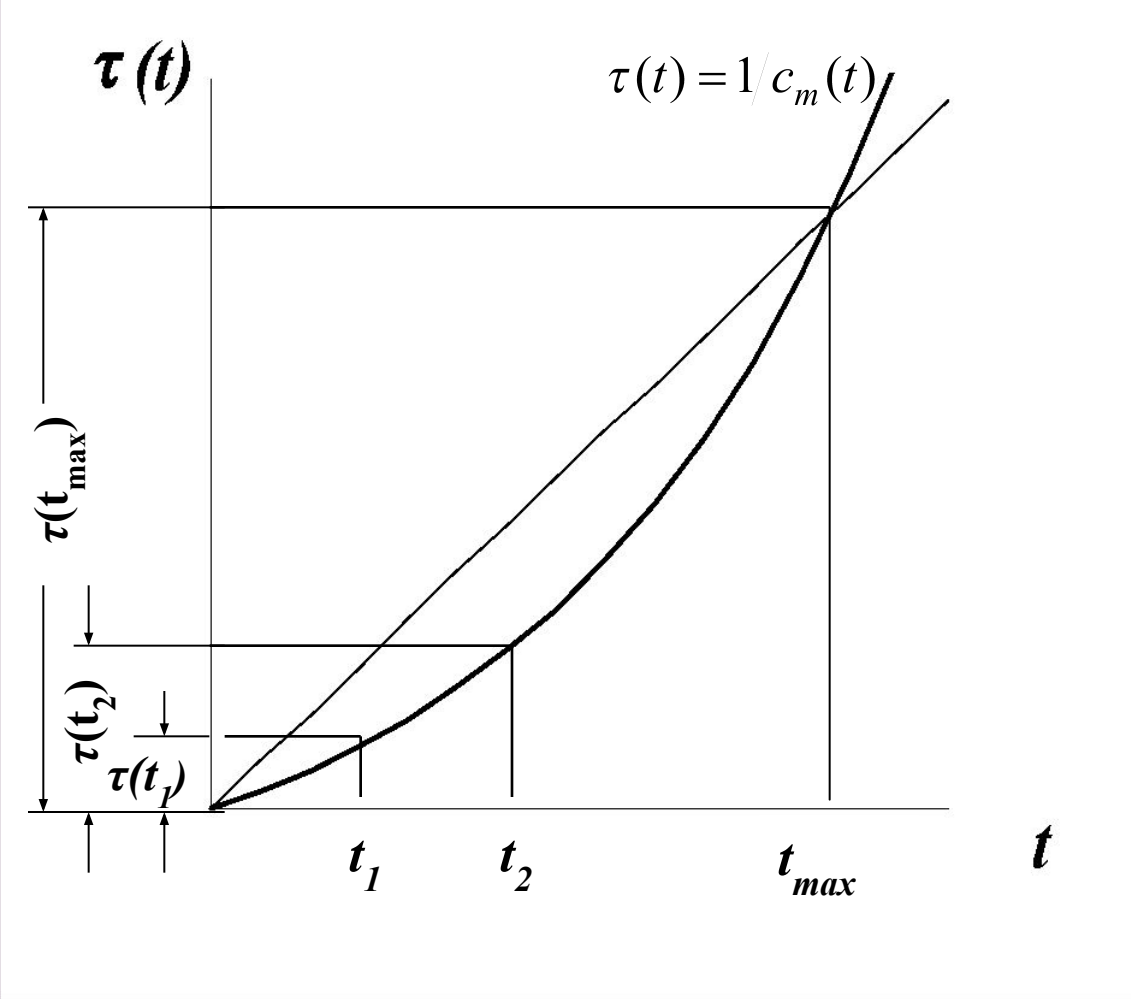
$c_m(t) = m'(t)/m(t)$ – удельная скорость роста (скорость роста единицы массы) ([T^{-1}]).

Определим:

$\tau(t) = 1/c_m(t) = m(t)/m'(t)$ – единица внутреннего времени ([T]).

$\tau(t)$ – это время, за которое единица массы, растущая со скоростью $c_m(t)$, прирастает на единицу массы, т.е. воспроизводит саму себя (время удвоения массы).

Определение имеет смысл только для животных, непрерывно растущих в течение всей жизни, или для периода роста массы, когда $m'(t) > 0$. При снижении массы оказывается $\tau(t) < 0$, при неизменной массе $\tau(t)$ не существует.



Величина единицы внутреннего времени не постоянна. Она растет с увеличением возраста организма, измеренного в единицах физического времени. В конце жизни (при $t = t_{max}$) единица внутреннего времени, выраженная через скорость роста массы, становится равной длине всей жизни: $\tau(t_{max}) = t_{max}$

За 1 единицу внутреннего времени единица массы удваивается, а за 1 единицу физического времени единица массы прирастает на $c_m(t)$ единиц массы.

За одну единицу физического времени единица массы прирастает на $c_m(t)$ единиц массы. Поэтому <u>одна единица физического времени содержит в себе $c_m(t)$ единиц внутреннего времени</u>, причем это количество изменяется с изменением t.

Суммарное количество единиц внутреннего времени, содержащееся во всем периоде жизни организма, является продолжительностью жизни, выраженной в единицах внутреннего времени (Θ_m):

$$\Theta_m = \int_0^{t_{\max}} c_m(t)dt \quad ,$$

t_{max} – продолжительность жизни в единицах физического времени.

Для расчетов величины Θ_m необходимо знать функцию роста массы $m(t)$ и продолжительность жизни $t_{\max}$.

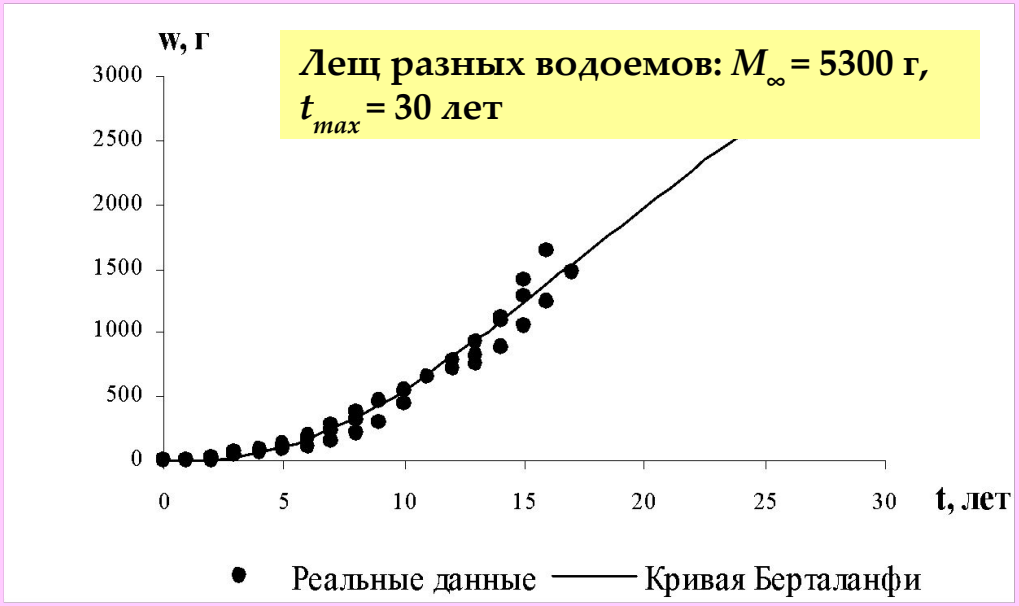
Пример непрерывно растущих животных – рыбы.

Продолжительность жизни рыб в единицах $\tau(t)$, рассчитанная на основе процесса роста массы

Уравнение Берталанфи **(Bertalanffy, 1942; Винберг, 1966):**

$$m(t) = \left[M_\infty^{1/3} - \left(M_\infty^{1/3} - m_0^{1/3}\right)e^{-kt/3}\right]^3$$

m_0 – начальная масса; $t_0 = 0$; M_∞ – асимптота; k – параметр



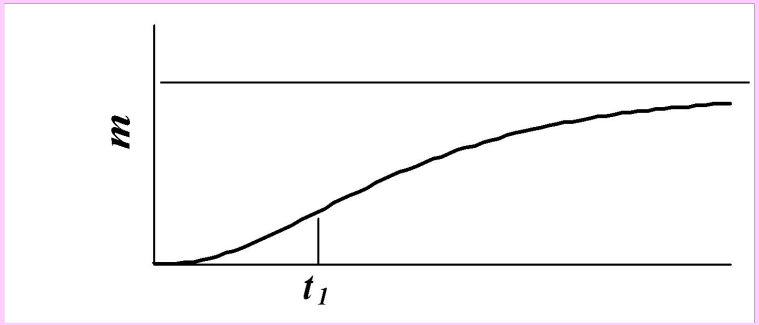
Определение параметров:

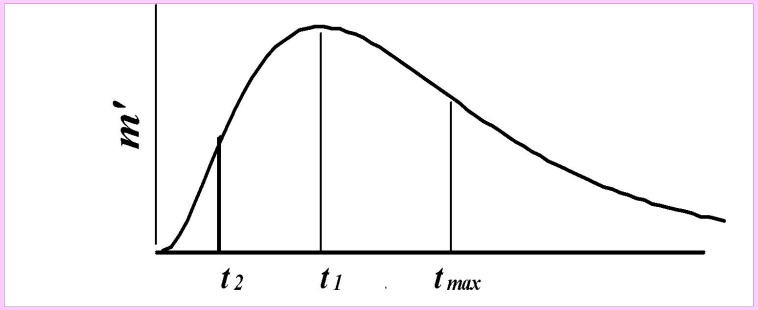
$$m_{t+1}^{1/3} = p m_t^{1/3} + r$$

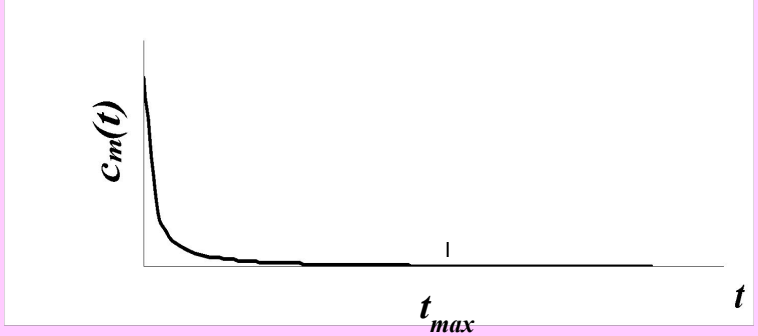
$$k = -3\ln(p);$$

$$M_\infty = \left[r/(1-p)\right]^3$$

Оценка t_{max} для рыб







t_{max} оценивается как вторая точка перегиба кривой скорости роста массы ($m'(t)$)

(*Алимов А.Ф., Казанцева Т.И.*, 2004. Основные количественные характеристики популяции и связь между ними // Журн. общей биологии. Т. 65. № 1).

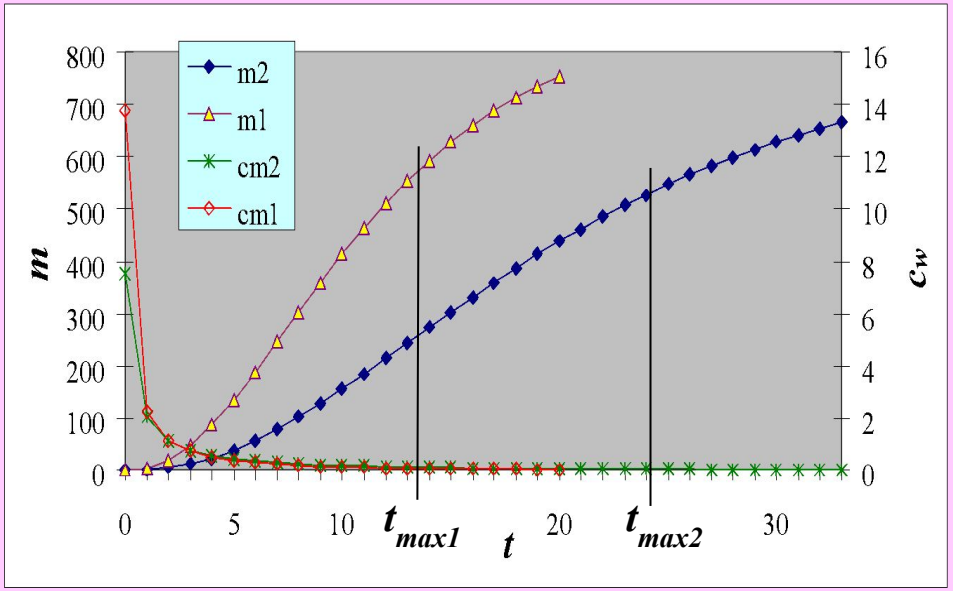
$$t_{max} = -\frac{3}{k} ln\left(\frac{8-2\sqrt{7}}{18} \cdot \frac{M_{\infty}^{1/3}}{M_{\infty}^{1/3} - m_0^{1/3}}\right)$$

Если кривая роста массы задается уравнением Берталанфи,

$$c_m(t) = \frac{m'(t)}{m(t)} = \frac{\left(M_\infty^{1/3} - m_0^{1/3}\right) k\, e^{-kt/3}}{M_\infty^{1/3} - \left(M_\infty^{1/3} - m_0^{1/3}\right) e^{-kt/3}}$$

$$\Theta_m = \int_0^{t_{\max}} c_m(t)\,dt = 3\ln\left(\frac{M_\infty^{1/3} - \left(M_\infty^{1/3} - m_0^{1/3}\right) e^{-kt_{\max}/3}}{m_0^{1/3}}\right) = \ln\left(\frac{m_{\max}}{m_0}\right)$$ единиц внутреннего времени

Продолжительность жизни в единицах внутреннего времени (Θ_m) определяется соотношением максимальной и исходной масс организма.

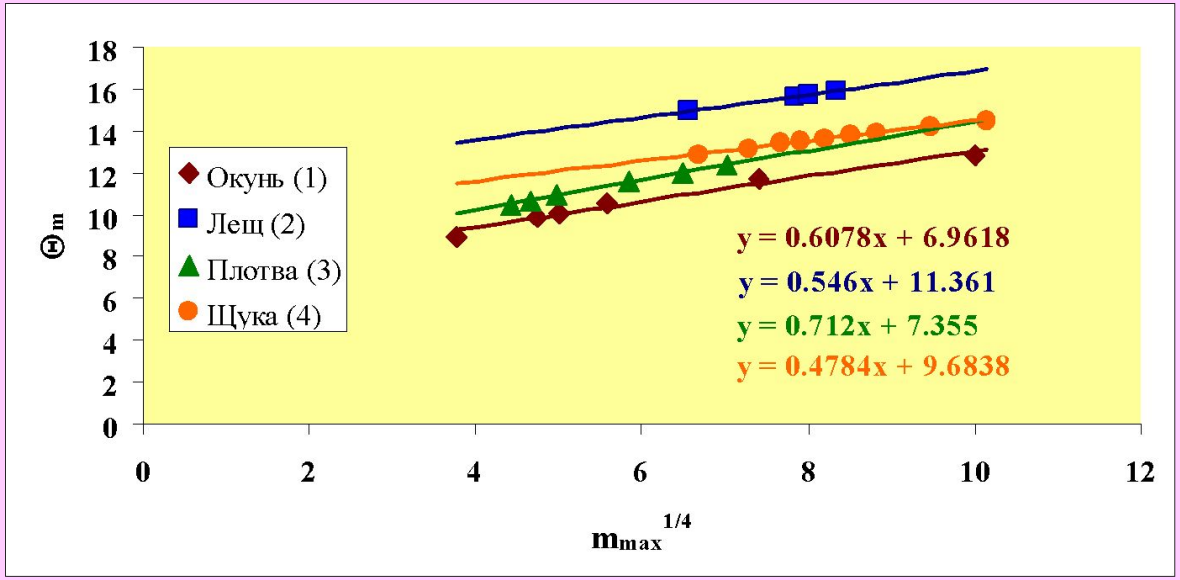


Точность оценки параметров кривой Берталанфи по эмпирической выборке низка, однако величина Θ_m оценивается значительно точнее.

Результаты расчетов величины Θ_m [ед. внутр. времени] для некоторых популяций рыб из разных водоемов (m_0, M_∞, m_{max} [г]; t_{max} [годы])

Вид, водоем	m_0	p	r	k	M_∞	t_{max}	m_{max}	Θ_m
ОКУНЬ (ЖЕМЧУЖНОЕ)	0.026	0.92 ± 0.04	0.78 ± 0.13	0.24	1039	23	629	10.09
ОКУНЬ (РУБАНКОВО)	0.026	0.92 ± 0.07	0.74 ± 0.21	0.25	810	23	507	9.88
ГУСТЕРА (ВОЛГОГР. ВОДОХР.)	0.005	0.91 ± 0.04	1.09 ± 0.15	0.28	1867	20	1131	12.25
ЕРШ (РУБАНКОВО)	0.001	0.67 ± 0.06	1.08 ± 0.16	1.22	34	5	22	10.38
ЛЕЩ (ЖИЖИЦКОЕ)	0.001	0.95 ± 0.03	1.00 ± 0.20	0.17	6111	34	3772	15.65
ЛЕЩ (ЛОКНОВО)	0.001	0.92 ± 0.02	1.23 ± 0.10	0.27	3087	21	1855	14.94
ПЛОТВА (ЖЕМЧУЖНОЕ 1)	0.011	0.95 ± 0.05	0.75 ± 0.18	0.16	2908	35	1788	12.00
ПЛОТВА (ЖЕМЧУЖНОЕ 2)	0.011	0.94 ± 0.08	0.78 ± 0.24	0.20	1876	29	1161	11.57
ПЛОТВА (СОМИНО)	0.011	0.89 ± 0.16	0.96 ± 0.52	0.34	754	17	470	10.66
ПЛОТВА (ЧЕРНЯВСКОЕ)	0.011	0.90 ± 0.07	0.98 ± 0.26	0.31	1013	18	612	10.93
ЩУКА (КРАСНЕНЬКОЕ)	0.005	0.91 ± 0.08	1.66 ± 0.37	0.29	5762	19	3465	13.37
ЩУКА (ЖЕМЧУЖНОЕ)	0.005	0.89 ± 0.13	2.22 ± 0.90	0.37	7525	15	4496	13.63
ЩУКА (ЧЕРНЯВСКОЕ)	0.005	0.88 ± 0.05	2.17 ± 0.38	0.37	6490	15	3912	13.49
ЩУКА (УЖО)	0.005	0.92 ± 0.05	2.01 ± 0.35	0.27	13259	21	8048	14.22
ЩУКА (КУДО)	0.005	0.88 ± 0.03	2.54 ± 0.28	0.39	8801	14	5261	13.79
ЩУКА (КРИВОЕ)	0.005	0.89 ± 0.03	2.43 ± 0.38	0.36	9675	16	6084	13.94
ЩУКА (СОМИНО)	0.005	0.91 ± 0.09	2.44 ± 0.67	0.30	17411	19	10633	14.49

Среднее значение $\Theta_m = 12.68 \pm 0.39$, $n = 25$



<u>Общий аллометрический закон</u>:

Продолжительность жизни в единицах физического времени t_{max} эквивалентна $M^{1/4}$.

<u>Для рассмотренных видов рыб</u> :

Продолжительность жизни в единицах внутреннего времени Θ_m эквивалентна $(m_{max})^{1/4}$.

Определение единицы внутреннего времени для животных, прекращающих рост, на основе процесса метаболизма

Обозначим:

M – масса взрослого организма после прекращения роста;

Q(t) – количество энергии, потребленной организмом за единицу физического времени (скорость обмена целого организма);

$$q(t) = \frac{Q(t)}{m(t)} = \frac{Q(t)}{M}$$

– удельная (на единицу массы) скорость обмена.

Определим единицу внутреннего времени:

$$\tau(t) = 1/q(t)$$

– время, за которое единица массы использует одну единицу энергии.

Количество энергии, усвоенной за интервал времени [t_1, t_2], численно равно длине этого интервала в единицах внутреннего времени.

Максимальный возраст (продолжительность жизни) в единицах внутреннего времени равен

$$\Theta_q = \int_0^{t_{\max}} q(t)dt$$

В течение жизни характер изменения *q(t)* может неоднократно меняться. Соответственно, время Θ_q можно разбить на интервалы

$$\Theta_q = \int_0^{t_{\max}} q(t) = \int_0^{t_1} q_1(t)dt + \int_{t_1}^{t_2} q_2(t)dt + \cdots + \int_{t_k}^{t_{\max}} q_k(t)dt$$

Проблемы: **описать функцию *q(t)* и оценить t_{max}.**

Определение $q(t)$ и t_{max} для птиц

Основание: R.E. Ricklefs **"Intrinsic aging-related mortality in birds" // J. Avian Biol., 31, 2, 2000.**

Смертность особей возраста *x* описана функцией Вейбулла:

$$\mu_x = \mu_0 + \alpha x^{\beta}$$

μ_0 – компонент, не зависящий от возраста и равный смертности молодых особей, достигших массы *M*;

αx^{β} – компонент, зависящий от возраста;

β – безразмерный коэффициент;

α – коэффициент размерности [$T^{-(\beta+1)}$].

Введен параметр $\omega = \alpha^{1/(\beta+1)}$ размерности [T^{-1}], который интерпретируется как «скорость старения» особей популяции. На реальных данных показано, что ω не различается значимо для птиц, живущих в природе или в неволе, поэтому можно считать, что возрастная составляющая смертности зависит только от внутренних причин: $\alpha x^{\beta} = \omega^{\beta+1} x^{\beta}$.

Гипотеза: **Внутренней причиной роста смертности с возрастом является уменьшение удельной скорости метаболизма.**

Нами предложена формула зависимости удельной скорости *q(t)* метаболизма особи после прекращения роста и достижения массы *M* от возраста *t*:

$$q(t) = q_0(1 - \omega^{\beta+1} t^{\beta})$$ **, где** $q_0 = aM^{-b}$ **– значение *q(t)* в момент прекращения роста, *ω* и *β* – параметры Риклефса.**

В конце жизни при $t = t_{max}$ удельная скорость обмена достигает своего критического значения

$$q_{crit} = q(t_{max}) = q_0(1 - \omega^{\beta+1} t_{max}^{\beta}) \quad ,$$

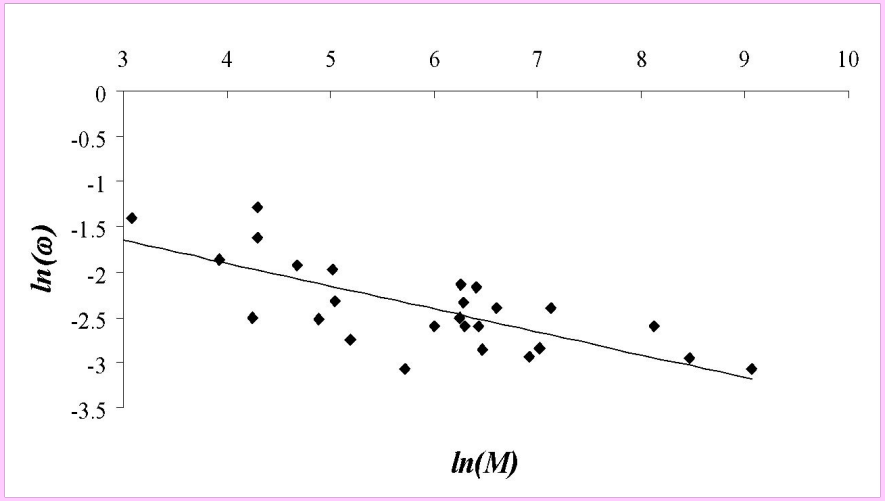
откуда получаем

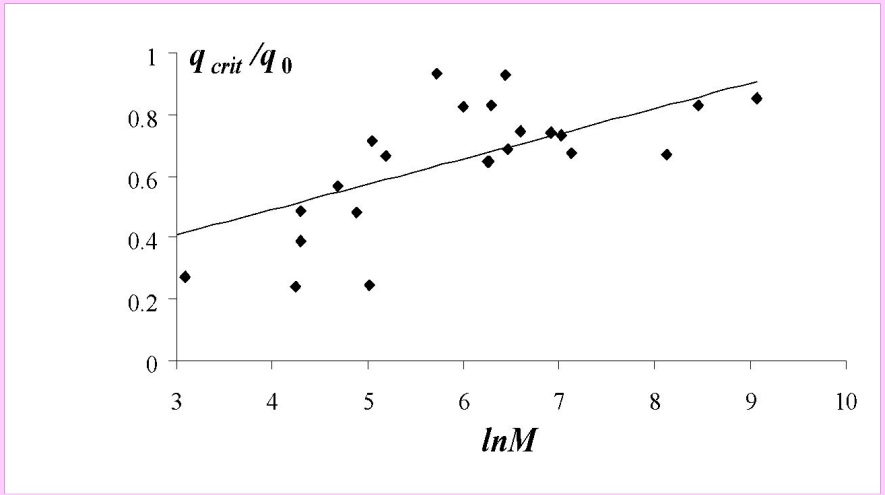
$$t_{max} = \frac{(1 - q_{crit}/q_0)^{1/\beta}}{\omega^{1+1/\beta}}$$

Таким образом, максимальная (физиологически возможная) продолжительность жизни выражена через величины *β* = const, *ω* и q_{crit}/q_0 . Если связать *ω* и q_{crit}/q_0 с массой *M*, получится основанная на процессе метаболизма оценка t_{max}.

Аппроксимация зависимостей $\omega(M)$ и $(q_{crit}/q_0)(M)$

Все оценки получены на основе массива данных из работы Рикклефса, который по реальным кривым дожития оценил значения α, β и ω для 22 видов неворобьиных и 7 видов воробьиных птиц. Указаны также значения M и t_{max}. В силу малочисленности данных по группе воробьиных птиц оценка необходимых параметров проводилась по всем птицам вместе в диапазоне масс 7 – 8663 г. $\beta = 2.60 \pm 0.18$ (среднее значение при $n = 29$)





$$ln(\omega) = (-0.89 \pm 0.21) + (-0.25 \pm 0.04) ln(M)$$

$$q_{crit} / q_0 = (0.16 \pm 0.13) + (0.08 \pm 0.02) ln\, M$$

$$t_{max} = \frac{(0.84 - 0.08\, ln\, M)^{0.386}}{0.29 M^{-0.35}}$$

$$\omega(M) = 0.41 M^{-0.25}$$

M [г]
t [годы]

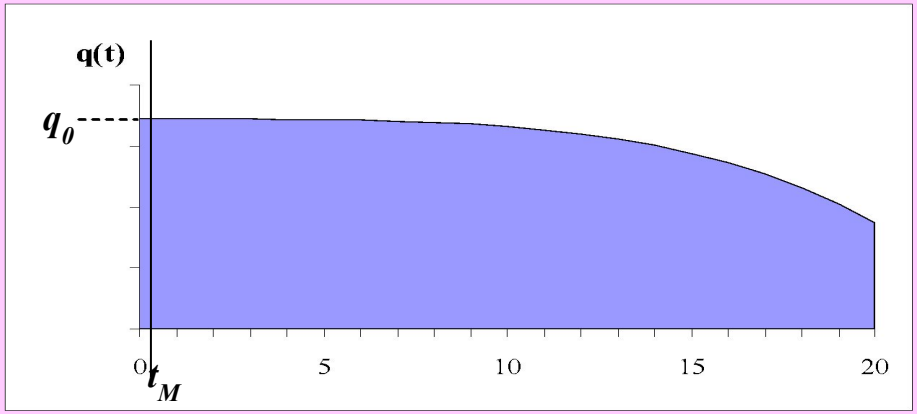
Для оценки качества расчетов t_{max} по полученной формуле мы применили ее к 33 видам воробьиных и 71 виду неворобьиных, среди которых было 34 вида куликов. Полученные значения сравнили с результатами расчетов по другим известным формулам (Lindstedt,Calder ,1976 [1, 2, 3, 4]; Prinzinger, 1979 [5]; Western, Ssemakula, 1982 [6]; Паевский, 1985 [7, 8]; Гаврилов,1991 [9]; Зотин, Зотин, 1999 [10]) , применив критерий χ^2 проверки гипотезы об отсутствии значимых различий между двумя случайными выборками.

Оказалось, что в половине случаев значимого различия между формулами нет, причем попарное сравнение других формул между собой дает такой же результат. Поэтому наша формула может применяться наравне с другими формулами. Однако она имеет то существенное отличие, что она основана на описании метаболических процессов, происходящих в организме.

Пример результатов расчета *tmax* (годы) по нашей формуле (*) и формулам других авторов (номера формул указаны выше)

Виды	*M, г*	t_{max}										
		*	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Воробьиные												
Деревенская ласточка	20	8.0	8.0	7.8		13.5	6.6	8.0		12.2	11.6	
Свиристель	60	11.0	10.0	10.4		16.6	8.4	9.9		14.1	13.8	
Деряба	150	14.3	12.0	13.2		19.7	10.4	11.8		15.9	16.0	
Клушица	320	17.5	14.0	16.1		22.8	12.4	13.6		17.5	18.0	
Ворона	575	20.4	15.8	18.7		25.5	14.2	15.2		18.9	19.8	
Ворон	1150	24.1	18.1	22.4		29.1	16.7	17.3		20.7	22.1	
Неворобьиные												
Воробьиный сыч	70	11.5	10.3		10.3	17.1	8.7	10.2	14.4		14.1	
Обыкновенный буревестник	650	21.0	16.1		15.4	26.1	14.6	15.6	19.2		20.2	
Обыкновенная кряква	2000	27.1	20.2		18.8	32.3	18.9	19.3	22.2		24.2	
Серый журавль	5600	32.0	24.8		22.6	39.3	24.0	23.4	25.4		28.5	
Беркут	6500	32.5	25.6		23.3	40.4	24.8	24.1	25.9		29.2	

Расчет максимальной продолжительности жизни в единицах внутреннего времени (θ_q) для птиц



$$\theta_q = \int_0^{t_{max}} q(t)dt = \int_0^{t_M} q_1(t)dt + \int_{t_M}^{t_{max}} q_2(t)dt$$

Второе слагаемое – «константа Рубнера».

В период роста [0, t_M] интенсивность обмена может быть значительно выше, чем в момент достижения массы M, однако этот период очень мал по сравнению с t_{max}, поэтому принято

$$\theta_q \approx \int_0^{t_{max}} q_2(t)dt = \int_0^{t_{max}} q_0(1-\omega^{\beta+1}t^{\beta})$$

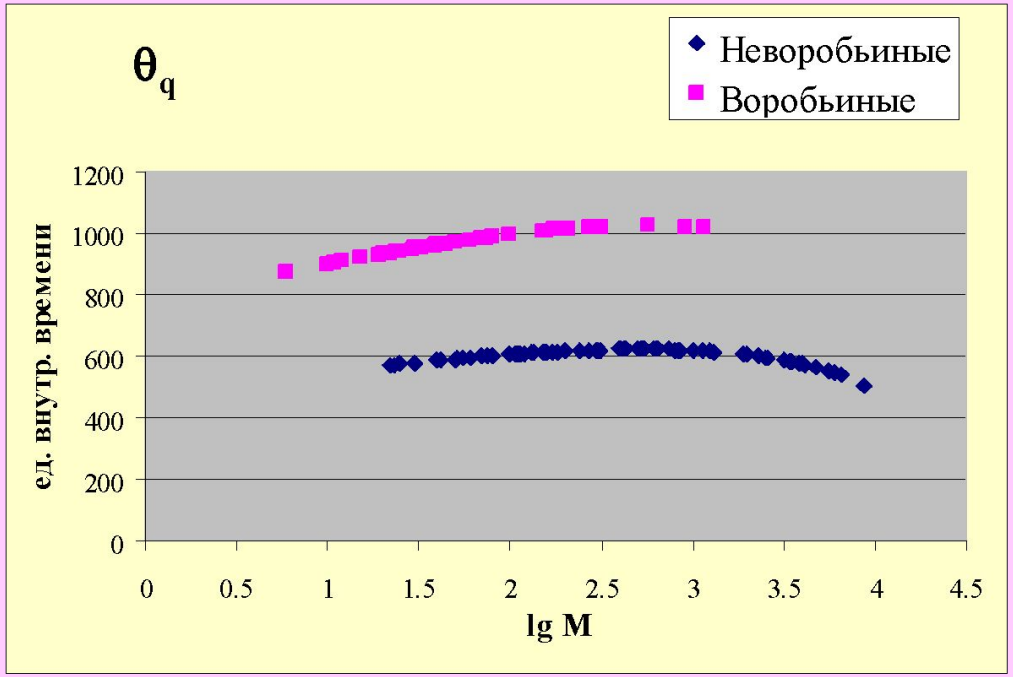
При расчетах использованы зависимости (Lasiewski, Dawson, 1967):

$q_0 = 0.87\,M^{-0.276}$ **ккалг $^{-1}$сут$^{-1}$ для воробьиных**

$q_0 = 0.53\,M^{-0.277}$ **ккалг $^{-1}$сут$^{-1}$ для неворобьиных**

Диапазон масс 7 – 8663 г.

Результаты расчетов



Удельная скорость обмена выражена в [ккал/г/год];

Группы	*n*	Массы (г)	Средние θ_q
Неворобьиные	76	22 - 8660	602 ± 2.5
Воробьиные	41	6 - 1150	963 ± 6.3

Значения продолжительности жизни в единицах внутреннего времени для групп воробьиных и неворобьиных птиц существенно различаются (в среднем в 1.5 раза), однако внутри групп различия не столь велики. Для неворобьиных птиц эта величина составляет примерно 600 ед., для воробьиных – 950 ед. и определяется она уже не массой птицы, а особенностями метаболических процессов данных групп организмов.

Предположения, лежащие в основе всего сказанного выше, имеют общий характер. Поэтому данный подход можно применить к любым животным, прекращающим рост после достижения определенной массы. Проблема заключается в том, чтобы оценить необходимые параметры.

Выводы

1. Предложены способы определения максимальной продолжительности жизни животных (t_{max}), учитывающие особенности их роста и метаболизма.

2. Рассчитаны максимальные продолжительности жизни в единицах внутреннего времени для рыб на основе процесса роста и для птиц на основе процесса метаболизма. В обоих случаях при довольно значительных внутри- и межвидовых различиях в оценках t_{max} различия в оценках максимальной продолжительности жизни в единицах внутреннего времени не столь велики.

Благодарим за внимание