УДК 77.71;576.385;575.113;612.67;575.1

ФИЛОГЕНИЯ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ПТИЦ

© 2026 Г.А. Шиловский[1,2,3*], Т.С. Путятина[1], Е.Н. Темерева[1]

[1] Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, 119991 Москва

[2] Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, НИИ физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского, 119234 Москва

[3] Институт проблем передачи информации РАН, 127051 Москва, Россия

Поступила в редакцию

После доработки

Принята к публикации

В продолжение работ о разных группах животных, мы провели сравнительный анализ признаков геронтологического успеха, способствующих долголетию у птиц, включая массу тела, тип питания и энцефализацию. Признаки, связанные с долголетием у птиц, кардинально отличаются от таковых у летающих млекопитающих (рукокрылых). Практически все долгоживущие наземные птицы (Telluraves) являются плотоядными (хищными или даже падальщиками). Долгоживущей птице также следует быть относительно тяжелой, с массой, превышающей 1-3 кг. Исключением являются долгоживущие попугаи, вес которых, за несколькими исключениями, колеблется от 400 до 850 г. Усложнение мозга у птиц в связи с пением достаточно специфично и является скорее адаптацией, связанной с репродуктивным успехом, а не геронтологическим. Эволюционные закономерности старения дополнительно объясняются защитными фенотипами и стратегиями жизненного цикла. Много долгожителей мы находим в кладе Elementaves (среди видов, способных обитать в околоводной среде и добывать пищу в воде). Самые долгоживущие из них (фрегаты и альбатросы), способны жить до 70 лет. Очевидно, способность к длительным полетам и умение добывать пищу, пикируя в воду и взлетая с нее, является эффективным фактором геронтологического успеха. В целом различные способы достижения долголетия у птиц согласуются с особенностями экологии долгоживущих эндотерм, включая степень развитости способности к полету, который представляет собой один из наилучших способов защиты. В статье также рассматриваются математические показатели, применяемые для оценки

предрасположенности к долголетию у разных видов птиц, включая уровень смертности и коэффициент вариации продолжительности жизни. Появление долгоживущих видов зачастую происходит при раннем отделении от группы чрезвычайно эволюционно успешных, но короткоживущих видов. Такое явление наблюдается у птиц, когда от группы Psittacopasserae отделился отряд Psittaciformes, а семейство Corvidae - от отряда Passsseriformes. Топ 20 долгоживущих птиц более чем на треть состоит из попугаевых, не характеризующихся ни повышенной способностью к полету, ни значительной массой тела. Птицы с развитыми когнитивными способностями (врановые, попугаи) живут дольше менее «интеллектуальных» собратьев. Для отделившихся от воробьиных позже это влияние все меньше: у врановых лишь для одного вида, ворона *Corvus corax,* показана долгая ПЖ (69 лет), а для не отделившихся скворцовых повышенной ПЖ не показано вовсе. В целом надо признать, что, несмотря на большое количество долгоживущих видов (база данных Anage сообщает о 21 виде, ПЖ которых превышает 50 лет), эволюция птиц в целом не идет в сторону увеличения ПЖ.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: эволюция, долголетие, старение, птицы, продолжительность жизни, биогеронтология, науки о старении, окислительный стресс

Принятые сокращения: ПЖ - продолжительность жизни

* Адресат для корреспонденции.

ВВЕДЕНИЕ

Продолжительность жизни (ПЖ) является устойчивой видовой характеристикой, и многие поколения геронтологов волнует разгадка вопроса механизма сдвига ПЖ в сторону увеличения [1, 2]. Наряду с другими признаками, ПЖ имеет эволюционную историю, существенно отличающуюся в разных группах. Таким образом, изучение формирования этого признака в разных таксонах животных позволит в будущем понять общие закономерности выработки ПЖ определенной продолжительности, что в свою очередь позволит геронтологам приблизиться к разгадке задачи сдвига максимальной ПЖ человека. На данном этапе понятно, что достижение геронтологического успеха имеет особые цели в эволюции, неоднозначным образом связанные с более глобальными эволюционными задачами: выживанием, наилучшим распространением генетической информации и скоростью эволюции. Эволюция долголетия идет сопряженно с основными трендами эволюции, критерием которых является биологический прогресс. Само по себе

долголетие достаточно редко является актуальным для эволюционного успеха признаком, поэтому мы не наблюдаем ни одного таксона высокого ранга, для которого причиной успеха являлся бы именно тренд на долголетие. Действительно, большая ПЖ редко дает преимущества, как в индивидуальном, так и в групповом отборе. Совершенствуясь в ходе эволюции и обеспечивая себе эволюционный успех, таксоны могут обретать одни способствующие долголетию признаки, теряя при этом другие. Долголетие тесным образом связано со старением, так как быстро стареющие виды не могут обладать высокой ПЖ [1-5]. Старение можно описывать демографически, как увеличение смертности с возрастом и наблюдать его биологические проявления, такие как изнашивание организма и ухудшение двигательных, физиологических и когнитивных характеристик, а также снижение репродуктивной функции с возрастом [1–3]. Закономерности старения описывают такие эволюционные теории, как ослабление отбора с возрастом [4] и антагонистическая плейотропия [5]. Родственная им концепция одноразовой сомы [6] предполагает, что вредные мутации, влияющие на соматическую ткань, могут накапливаться, если отбор менее чувствителен к ним, чем к мутациям в зародышевой линии. Вероятность смерти организма, однако, не всегда определяется только степенью нарастающего с возрастом износа, который включает накопление повреждений и ошибок [7], а иногда проходит крайне быстро: после размножения или для предотвращения распространения инфекции в популяции [8, 9]. На это указал акад. В.П. Скулачев, предложив концепцию острого и хронического феноптоза [10], в рамках которой скорость процессов физиологического старения можно объяснить с позиций теории Skulachev et al. [10, 11] о многообразии онтогенетических программ у животных в целом (и у птиц, в частности).

Нами был проведен анализ эволюции долголетия у млекопитающих [12], рептилий и амфибий [13], а также социальных насекомых [14]. Кроме того, несколько работ было посвящено математическим методам изучения данных по ПЖ и анализу кривых выживания [11, 15-17]. Данная работа посвящена птицам (Aves), образующим вместе с Crocodilia кладу Archosauria, объединяемую вместе с черепахами в группу Archelosauria (Рисунок). Птицы, приобретшие в ходе эволюции способность к полету, являются чрезвычайно разнообразной и эволюционно успешной группой. Количество ныне живущих видов птиц (без учета подвидов) по данным Международного союза орнитологов (International Ornithologists' Union, I.O.U.) [IOC World Bird List 9.2] на октябрь 2023 года превышает 11000 видов. Это выше, чем насчитывает какая-либо другая группа зауропсид (чешуйчатых, клювоголовых, крокодилов и черепах), и почти вдвое превышает численность другой группы амниот – млекопитающих (синапсид) (около 5500 видов).

Поэтому вклад этой группы в общие закономерности эволюции долголетия животных особенно важно проанализировать.

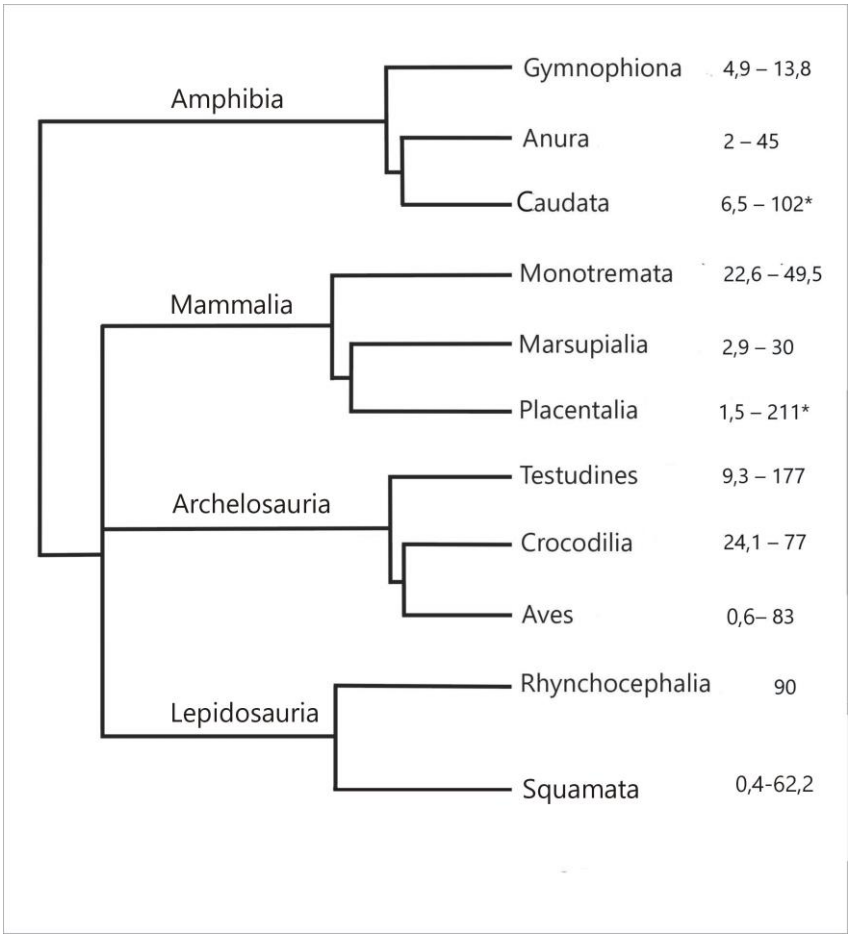


Рисунок. Диапазон видовой продолжительности жизни (ПЖ) в различных таксонах Tetrapoda. Числовыми интервалами обозначен диапазон видовой ПЖ (в годах) в данном таксоне. В случае, если в базе данных Anage присутствует только один вид, то в схеме приведена величина его ПЖ. * Отмеченная звездочкой величина является расчетной.

Эволюционный успех в развитии таксономической группы определяется ее биологическим прогрессом. Как известно, критериями биологического прогресса являются: увеличение численности особей, расширение ареала и прогрессивная дифференциация – увеличение числа систематических групп, составляющих данный таксон. Само по себе длительное присутствие той или иной группы в истории по отношению к быстрому вымиранию таксона также рассматривается как эволюционный успех. Высокую численность особей в популяции можно удерживать за счет большого

числа потомков (рожденных единовременно или за N поколений) и небольшой ПЖ (стратегия 1) или за счет малого числа потомков (рожденных единовременно или за N поколений) и большой ПЖ (стратегия 2). Сочетание высокой плодовитости и долгой ПЖ (стратегия 3) встречается реже и, как правило, сопряжено с высокой ранней смертностью (черепахи, крупные крокодилы, некоторые рыбы). Виды, которые обладают и небольшой ПЖ и небольшим числом потомков (стратегия 4), как правило, не могут удерживать высокую численность и вымирают. У птиц чаще всего встречается 1-я стратегия, связанная с появлением на свет большого числа потомков. (Для птиц соответствующим показателем будет размер кладки [количество откладываемых яиц]). Так, она выражена, например, у наиболее эволюционно продвинутой группы птиц – певчих (Oscines). Встречается также стратегия 3, которая характерна для попугаев и некоторых других долгоживущих птиц.

Особый интерес к изучению птиц, как морфологически хорошо обособленной среди других группы Tetrapoda, становится ясен при взгляде на перечисленные ранее признаки Metazoa, способствующие долголетию (геронтологический успех). Такими признаками являются способность к росту и регенерации в течение жизни, бесполое размножение, малочисленность клеточных типов (у более примитивных Metazoa) и эктотермия, поддержание способности к росту и регенерации, медленный метаболизм и наличие защитных структур (для Tetrapoda), а также обитание в водной среде (для обзора см. [12, 13, 18, 19]).

Практически ничего из вышеперечисленного, о чем будет сказано в Обсуждении, не наблюдается у птиц. Их характерной особенностью (обеспечивающей биологический прогресс) является умение летать, обеспечивающее птицам защищенную эконишу и продвинутые возможности для расселения и поиска пищи [20-22]. Однако платой за этой является (практически) полное отсутствие признаков геронтологического успеха, способствующих долголетию, характерных для предыдущих таксонов. Действительно, поддержание полета накладывает жесткие ограничения на способность к росту в течение жизни (а значит, и на регенерацию, и на клеточную пролиферацию). Температура тела у птиц также превышает таковую в других таксонах позвоночных. Изучение изменения температуры тела в основных кладах наземных Tetrapoda с помощью дисперсионного анализа множественной регрессионной модели (a multiple variance Brownian Motion model), обнаружило, что у предка птиц температура тела составляла 39,4°C [95%-ный доверительный интервал 37,5–41,4]), что дальше всего от предполагаемой температуры тела предка Tetrapoda – 28,0°C [23,7–32,4]. Для сравнения, этот показатель мало отличается от температуры предполагаемого предка Tetrapoda у крокодилов, черепах и

чешуйчатых, у предков млекопитающих составлял 32,3°C [28,8–35,6]) [23]. Таким образом, температура тела птиц превышает температуру представителей другой клады эндотерм - млекопитающих, а не только представителей эктотермных тетрапод, в том числе и относящихся к той же, что и птицы, кладе Archelosauria - крокодилов и черепах. Видно, что не только величина средней температуры тела у птиц резко отличается от среднего показателя в других таксонах, но различия велики настолько, что не перекрываются даже доверительные интервалы. Таким образом, низкая температура тела, как признак героуспеха, также не характерен для птиц.

Действительно, как можно видеть из схемы (рисунок), по величине ПЖ птицы уступают всем (!) остальным, за исключением чешуйчатых, таксонам Tetrapoda (амфибиям, клювоголовым, млекопитающим, черепахам), и лишь немного обгоняют наиболее близкородственную группу - крокодилов. Однако ПЖ крупных крокодилов, как это отмечается и в примечаниях в базе данных Anage, представляется сильно заниженной.

Известно, что совершенствуясь в ходе эволюции и обеспечивая себе эволюционный успех, таксоны могут обретать одни способствующие долголетию признаки и утрачивать при этом другие [12, 13, 24]. Ранее нами были опубликованы статьи об эволюции долголетия у млекопитающих и рептилий [12, 13]. Две популярные гипотезы не получили подтверждения в ходе наших исследований: о том, что теплокровные из-за более активного метаболизма должны стареть быстрее, чем холоднокровные, и о том, что холоднокровные, обитающие в районах с теплым климатом, должны стареть быстрее обитателей прохладных мест. По-видимому, это значит, что интенсивность метаболизма, ведущая к ускоренному накоплению молекулярных повреждений и довольно высокая у птиц, – менее значимый фактор эволюции старения, чем отбор на способность с этими повреждениями справляться. Согласно излагаемой нами теории геронтологического успеха, несмотря на идущий, отбор на какие-либо признаки, в других таксонах геронтологически выгодные, в данном таксоне, тем не менее, эти признаки могут к геронтологической выгоде не вести (в отличие от выгоды для приспособленности). Так, например, ранее обсуждалось, что энцефализация не сопровождается увеличением ПЖ у амфибий и рептилий. Также и эктотермия не всегда и не у всех видов обеспечивает долголетие [13]. С этим согласуется замечание Sacher [25], что важна не скорость метаболизма, а его качество (степень его оптимальности). По-видимому, нужно признать, что уровень метаболизма не является решающим фактором в эволюции старения.

Целью данной работы является изучение эволюции долголетия у птиц с позиций рассмотрения механизмов формирования ПЖ как видового признака. Для этого в настоящей работе мы подробно рассматриваем новейшую классификацию птиц,

сравнивая таксоны по различным геронтологически важным показателям. Уделяется внимание обсуждению особенностей, отличающих процессы старения и достижения долголетия у птиц от таковых у других животных. Мы также анализируем эффективность использования (***эффективность геронтологического успеха***) способствующих долголетию признаков (***геронтологический успех***) и соотношение эволюционного успеха и долголетия.

МЕТОДЫ АНАЛИЗА ДАННЫХ

В статье рассматриваются математические показатели, применяемые для оценки предрасположенности к долголетию у разных видов. Они включают в себя как стандартные уровень смертности и базальный уровень смертности, так и их разброс (коэффициент вариации (КВ)), а также производные от них показатели.

Для анализа распределения ПЖ по таксонам разного ранга использовали классификацию птиц из базы данных Ensembl [26], являющуюся наиболее современной в систематике птиц IOC World Bird List 9.2, (подробнее см. [27, 28]). Все используемые в работе величины (видовой ПЖ, массы тела взрослого животного, возраст полового созревания и размер кладки) птиц взяты из крупнейшей базы данных Anage [29] (если не указано иное). Для оценки разброса приведенных величин внизу каждой клетки, в квадратных скобках приведено значение в виде среднее плюс/минус стандартное отклонение (предоставляется по запросу базой данных Anage) (выделено жирным шрифтом) (Табл. 1, Приложение Табл. 1, 2).

ПЖ в нашей работе характеризует максимальный возраст, подтверждённый для особи обсуждаемого вида, и может отражать как данные о ПЖ в природе, так и о содержании птиц в неволе. Всего были проанализированы данные по 1234 видам, принадлежащих к 154 семействам и 27 отрядам современных птиц. Используя кладограмму видов, приведенную Stiller и соавт. [28], мы построили таблицу (Приложение 1, 2), где каждой ветви исходной кладограммы Stiller и соавт. [28] (отряду птиц) соответствует одна строка в таблице, в клетках которой приведены интервалы значений ПЖ, массы тела, времени полового созревания и размера кладки в том или ином отряде птиц. Также приведены аналогичные значения для некоторых семейств (альбатросовые, фрегаты, ястребиные, попугаи и некоторые другие, представители которых особо обсуждаются в статье). В этом случае в первом столбце приведено сокращение «**сем**.». Серым цветом выделены строки отрядов и семейств, скорость старения представителей которых рассмотрена в работе Jones и соавт. [30] и в последующих работах, обсуждающих ее результаты (см. табл. 2,

Приложение табл. 1, 2). Также отдельно приведены данные для рода орлов (*Aquila*). Значение максимальной видовой ПЖ выделено жирным шрифтом. Для филогенетического анализа сначала мы отобрали из 1234 видов, в базе Anage птиц с ПЖ, превышающей 30 лет. Для сравнения, у млекопитающих такая ПЖ характерна для наиболее крупных наземных парнокопытных, хищных и приматов, то есть наиболее героуспешных таксонов млекопитающих. Их оказалось 183 вида, объединяемых в 34 семейства и 16 отрядов (с учетом Cathartiformes в ранге отряда). Из них 75 видов (представляющих 20 семейств, относящихся к 16 отрядам) живут более 40 лет (такие виды называли долгоживущими). 21 вид живет более 50 лет (10 семейств, 9 отрядов) (таких называли наиболее долгоживущими, топ 21). Был проведен анализ эволюционного древа птиц с точки зрения наличия долгоживущих видов, к каким таксонам крупного ранга они относятся, какие признаки характерны для долгоживущих видов птиц. Основываясь на этом, мы отвечали на вопрос о направленности эволюции птиц в целом (или отдельных их таксонов) в сторону достижения долголетия.

В статье также рассматриваются, как филогенетический анализ позволяет избегать ошибок интерпретации при сравнении математических (демографических) показателей, применяемых для сравнения уровня смертности и предрасположенности к долголетию у разных видов. Они включают в себя стандартные (уровень смертности в возрасте 5%-ного выживания и средний уровень смертности, а также коэффициент вариации продолжительности жизни (КВ ПЖ)), и некоторые другие) (Раздел «Особенности актуарного старения и достижения долголетия у птиц»).

ФИЛОГЕНИЯ И ГЕРОНТОЛОГИЧЕСКИ УСПЕШНЫЕ ТАКСОНЫ ПТИЦ

Анализ положения данных видов в систематике показал, что существует три «центра долголетия» (скопления долгоживущих видов на эволюционном древе птиц).

Современная молекулярная систематика позволяет их легко обособить. Это водные птицы Aequornithes среди Elementaves, среди Telluraves это хищные птицы (орлы и родственные им совы, а также птицы-носороги) в Afroaves, а также отряд (а фактически семейство) попугаевых в Australaves.

В результате нашей работы были получены две большие таблицы (см. Приложение Табл. 1, 2), описывающие филогению, жизненно важные показатели, включая диапазон видовой продолжительности жизни (ПЖ), а также количество видов птиц данного семейства, наличествующее в базе данных Anage. В первой таблице (Приложение Таблица

1) описываются отряды птиц в порядке их расположения на эволюционном древе. Для семейств отряда воробьинообразных, ввиду их многочисленности, сделана отдельная таблица (Приложение Таблица 2), в которой семейства упорядочены не по их положению в отряде воробьинобразных, а по максимальной ПЖ вида, входящего в состав данного семейства. В случае, если в базе данных Anage присутствовал только один вид, в статье приведена величина его ПЖ. В тексте статьи мы приводим сокращенный вариант рабочих таблиц (Таблица 1). Она включают в себя представителей отрядов птиц с наибольшей ПЖ, диапазон их ПЖ и массы. У размера кладки и возраста полового созревания не показано четкой аналитической зависимости с ПЖ, поэтому мы их оставили только в приложении. Более того, в 2025 г. вышло исследование с метаанализом, показывающее, что взаимосвязь между репродуктивным успехом и долголетием у птиц более сложна и неоднозначна, чем представлялось ранее [31].

Филогения и основные клады птиц. Согласно наиболее распространенной гипотезе, все современные птицы имеют единого предка, к которому мог быть близок археоптерикс (*Archaeopteryx lithographica*) — животное, населявшее Землю в конце юрского периода 150-155 млн лет назад, которое является самой древней известной птицей планеты [32]. Видовое разнообразие современных птиц чрезвычайно велико и эволюция идет по-разному в разных кладах птиц, включая совершенствование их основной способности – умению летать [33-35]. Она варьирует в огромных пределах, от скоростного полета стрижей (способных много месяцев проводить практически постоянно в воздухе) [36], ястребиных птиц [37], парящего полета грифов [38] до полной ее (вторичной) потери у группы Paleognathae [39]. Это делает крайне интересным сравнение долголетия представителей Paleognathae с долголетием других птиц, а также наземных млекопитающих. Также велика вариабельность птиц по таким характеристикам, как возраст полового созревания и размер кладки.

Согласно современной классификации все птицы относятся к подклассу Neornithes, или веерохвостых птиц, который, в свою очередь разделяется на три новых клады (группы) (Таблица 1). В первую входят представители инфракласса: Palaeognathae, или бескилевые птицы (сюда входят преимущественно нелетающие птицы, такие как тинамусы, эму, нанду, киви и страусы). Две остальные ветви образуют инфракласс новонебных птиц (Neognathae) (включающий более 95% видов птиц). Вторая ветвь (Galloanserae) содержит небольшое число видов. Это относительно плохо летающие наземные и водоплавающие птицы - куры, утки и т.д. Все остальные птицы принадлежат третьей ветви, известной как Neoaves, к которой относятся 90% видов птиц. Эта ветвь, в свою очередь, подразделяется

на Telluraves, Elementaves и Columbaves, а также отдельную группу, в которую входят фламинго (Phoenicopteriformes).

Клада Telluraves, также называемых наземными птицами или основными наземными птицами, объединяется преимущественно их древесным образом жизни [27, 28]. Согласно последним генетическим исследованиям, клада объединяет различные группы птиц, включая Australaves, а также Afroaves [27, 28]. Последняя клада птиц (Afroaves), состоит из зимородков и их родственников (Coraciiformes), дятлообразных (Piciformes), птиц-носорогов и их родственников (Bucerotiformes), трогонов (Trogoniformes), кукушкообразных (Leptosomiformes), мышевидных птиц (Coliiformes), сов (Strigiformes), хищных птиц (Accipitriformes) и стервятников Нового Света (Cathartiformes). Наиболее базальные (ранние) клады являются хищными, что предполагает, что последний общий предок Afroaves также был хищной птицей [27, 28]. Afroaves включает в себя много долгоживущих видов, в том числе живущих 70 и более лет Cathartiformes (грифы Нового Света) в группе Accipitrimorphae и птиц-носорогов (группа Coraciimorphae**)**. Сестринской группой Afroaves является наиболее многочисленная группа птиц, Australaves, включающая в себя Eufalconimorphae (воробьиные, попугаи и соколы), а также Cariamiformes [40]. К долгоживущим из них относятся попугаеобразные – 83 года, а также врановые (69 лет в неволе и до 25 лет в природе).

Также Stiller и соавт. [28] среди Neoaves выделили новую группу птиц, которую назвали «Elementaves» в честь четырех древних элементов: земли, воздуха, воды и огня. Она включает в себя птиц, успешно приспособленных к суше, небу и воде. Действительно, некоторые из птиц, например, солнечные цапли, имеют имена, связанные с солнцем, представляющим элемент огня [28]. Клада Elementaves, таким образом, включает в себя птиц, занимающих самые разные экологические ниши. В нее входят группы Gruimorphae (журавли, кулики и ржанки), Phaethoquornithes (фаэтоны, солнечные цапли, аисты, гагары, олуши, пеликаны, буревестники, альбатросы и пингвины), а также Strisores (козодои, стрижи, колибри) и Opisthocomiformes (гоацины). В группу входят кулики, журавли, а также большинство других геронтологически успешных видов, связанных с водным образом жизни (альбатросы, буревестники и пеликаны). Возраст в 70 лет зарегистрирован и для буревестникообразных (Procellariiformes). Экологические особенности, предпочтение экониш и различия в способности к полету сильно различаются в разных таксонах этих птиц, что позволяет сравнить геронтологический успех таких адаптаций в разных семействах и отрядах.

Инфра класс	Группа	Клада	Отряд	Число семейств	Число видов	ПЖ (min-max), лет	Средняя ПЖ ± стандартное отклонение, лет	Масса тела (min-max), г	Средняя масса тела ± стандартное отклонение, г
PALEOGNATHAE	---	---	Struthioniformes (Страусообразные)	1	1	**50** (*Struthio camelus*)		111000 (*S. camelus*)	
			Apterygiformes (Кивиобразные)	1	1	35 (*Apteryx australis*)		2600 (*A. australis*)	
NEOGNATHAE	GALLOANSERAE		Anseriformes (Гусеобразные)	2	79	6,2 (*Biziura lobata*) – **47,0** (*Anser albifrons*)	22,6 ± 9,2	326,0 (*Anas querquedula*) – **13000,0** (*Cygnus buccinator*)	1651,1 ± 2173,6
			Galliformes (Курообразные)	5	41	4,0 (*Coturnix ypsilophora*) – 30,0 (*Gallus gallus*)	12,4 ± 6,8	45,0 (*Coturnix chinensis*) – **6050,0** (*Meleagris gallopavo*)	1155,6 ± 1300,5
	NEOAVES	---	**Mirandornithes***						
			Phoenicopteriformes (Фламингообразные)	1	4	36,7 (*Phoenicopterus chilensis*) – **58,8** (*P. roseus*)	45,5 ± 9,6	1500,0 (*Phoeniconaias minor*) – 2500,0 (*Phoenicopterus roseus*)	2092,3 ± 428,6
		COLUMBAVES	**Columbimorphae**						
			Columbiformes (Голубеобразные)	1	26	5,1 (*Phaps chalcoptera*) – 35,0 (*Columba livia*)	16,4 ± 6,9	35,0 (*Columbina passerina*) – 519,0 (*Caloenas nicobarica*)	233,9 ± 146,2
		ELEMENTAVES	**Gruimorphae**						
			Gruiformes (Журавлеобразные)	2	22	7,5 (*Rallus longirostris*) – **45,0** (*Grus vipio*)	25,4 ± 11,9	11,5 (*Rallus aquaticus*) – **8663,0** (*Grus antigone*)	3294,0 ± 2908,7

			Charadriiformes (Ржанкообразные)	10	162	2,3 (*Pediono mus torquatus*) – **49,0** (*Larus argentatus*)	21,2 ± 9,0	21,1 (*Calidris minuta*) – 1687,0 (*Stercorarius antarcticus*)	321,5 ± 349,4
			PHAETHOQUORNITHES						
			Eurypygimorphae						
			Phaethontiformes (Фаэтонообразные)	1	2	17,6 (*Phaethon aethereus*) – **32,7** (*P. rubricauda*)	25,2 ± 7,6	593,2 (*Phaethon rubricauda*) – 750,0 (*P. aethereus*)	671,6 ± 78,4
			Aequornithes						
			Ciconiiformes (Аистообразные или Голенастые)	1	18	12,4 (*Mycteria cinerea*) – **48,1** (*Ciconia boyciana*)	29,9 ± 9,6	1398,0 (*Ciconia abdimii*) – **8000,0** (*Leptoptilos crumenifer us*)	3991,0 ± 1790,5
			Suliformes (Олушеобразные)	4	24	12,6 (*Phalacro corax brasilianus*) – **46,4** (*P. varius*)	26,3 ± 9,4	750,0 (*Microca rbo melanole ucos*) – 3628,8 (*Phalacr ocorax carbo*)	1646,4 ± 657,5
			Pelecaniformes (Пеликанообразные)	4	52	7,8 (*Ixobrych us minutus*) – **54,0** (*Pelecanus erythrorhynchos*)	25,6 ± 10,1	101,0 (*Ixobrych us minutus*) – **9550,0** (*Pelecan us crispus*)	1802,1 ± 2117,1
			Procellariiformes (Буревестникообразные)	3	48	11,3 (*Pterodro ma alba*) – **70,0** (*Phoebast ria immutabil is*)	33,0 ± 13,0	25,2 (*Hydroba tes pelagicus*) – **9000,0** (*Diomed ea*	[1672,8 ± 2161,5]

								epomophora)	
			Sphenisciformes (Пингвиновые)	1	9	15,8 (*Eudyptes schlegeli*) – **42,2** (*E. minor*)	28,7 ± 9,5	105,0 (*Eudyptula minor*) – **29500,0** (*Aptenodytes forsteri*)	7504,3 ± 8426,1
		TELLURAVES	**AFROAVES**						
			Strigiformes (Совообразные)	2	28	6,0 (*Glaucidium passerinum*) – **68,0** (*Bubo bubo*)	20,9 ± 12,5	41,0 (*Micrathene whitneyi*) – 2686,0 (*Bubo bubo*)	584,9 ± 621,0
			Accipitrimorphae						
			Cathartiformes (Грифы Нового Света)**	1	5	20,8 (*Cathartes aura*) – **79,0** (*Vultur gryphus*)	42,1 ± 20,5	2200,0 (*Cathartes aura*) – **11175,0** (*Gymnogyps californianus*)	5910,0 ± 4051,6
			Accipitriformes (Ястребообразные)***	2	66	3,5 (*Elanus axillaris*) – **56,0** (*Aquila heliaca*)	25,8 ± 12,6	135,0 (*Accipiter striatus*) – **9625,0** (*Aegypius monachus*)	1991,1 ± 2110,9
			Coraciimorphae						
			Bucerotiformes (Птицы-Носороги)	3	5	11,1 (*Upupa epops*) – **70,0** (*Bucorvus leadbeateri*)	33,1 ± 20,2	67,1 (*Upupa epops*) – 3767,5 (*Bucorvus leadbeateri*)	1817,3 ± 1306,0
			AUSTRALAVES						
			Eufalconimorphae						
			Falconiformes (Соколообразные)	1	20	7,0 (*Falco cenchroides*) – 37,6 (*Caracara*	16,9 ± 7,4	117,0 (*Falco sparverius*) –	516,4 ± 410,2

						plancus)		1406,5 (*F. rusticolus*)	
			Psittacopasserae						
			Psittaciformes (Попугаеобразные)	1	176	7,4 (*Pezoporus wallicus*) – **83,0** (*Cacatua leadbeateri*)	25,1 ± 13,2	24,0 (*Forpus passerinus*) – 1750,0 (*Strigops habroptila*)	276,9 ± 296,5
			Passeriformes (Воробьинообразные)	77	619	0,6 (*Zoothera lunulata*) – **69,0** (*Corvus corax*)	11,3 ± 5,7	7,8 (*Myzomela rythrocephala*) – 1041,2 (*Corvus corax*)	48,0 ± 95,4

Таблица 1. Филогения и жизненные показатели в различных отрядах современных птиц согласно базе данных Anage.

Числовыми интервалами обозначен верифицированный диапазон измеряемой величины в данном таксоне и указаны виды с минимальным и максимальным значением рассматриваемого показателя (видовой продолжительности жизни (в годах) и массы тела взрослого животного, в граммах) согласно базе данных Anage. В случае, если в базе присутствует только один вид данного таксона, то в схеме приведена величина его ПЖ и массы тела.

* В горизонтальных строках приведены надотряды и несколько других промежуточных наименований таксонов по Stiller и соавт. [28].

** - согласно базе данных AnAge сем. Cathartidae.

*** - согласно базе данных AnAge сем. Accipitridae.

ОСОБЕННОСТИ АКТУАРНОГО СТАРЕНИЯ И ДОСТИЖЕНИЯ ДОЛГОЛЕТИЯ У ПТИЦ

В работе Jones и соавт. [30] представлены нормированные кривые смертности и фертильности широкого спектра систематических групп (включая семь видов птиц, представляющих их основные клады, а кроме того, 11 видов млекопитающих и три вида

рептилий). Для сравнения основных закономерностей процесса старения у организмов с разными видами кривых выживания, мы рассортировали их [30] на группы, взяв за основу отношение смертности в терминальном возрасте к средней. Получилось четыре большие группы, где группа I (в которой смертность не растет или даже снижается с возрастом), группа II включает виды с наименьшим изменением смертности с возрастом (менее двукратного), III – от дву- до пятикратного, а IV – с наибольшим (свыше пятикратного). Далее мы изучили коэффициент вариации ПЖ (КВПЖ) (выраженный в процентах разброса величины относительно среднего), а также коэффициенты асимметрии и эксцесса у различных представителей птиц [15, 16], используя исходные данные по выживанию, приведенные Институтом демографических исследований [30] и сравнивали их с таковыми у человека. В этой работе мы остановимся на сравнительном анализе параметров распределения ПЖ птиц. Также для сравнения приведены аналогичные показатели для человека, который берется для сравнения, как наиболее хорошо изученный объект демографических исследований (Таблица 2).

Вид (латинское название)	**Надотряд**	**Отряд**	**Семейство**	**Интервал ПЖ семейства, лет**	**Интервал массы тела в семействе, г**	**ПЖ видовая**	**Масса, г**	**Группа**	**КВПЖ, %±SE**	**$A_{s\pm SE}$**	**$E_{s\pm SE}$**
Птицы											
Cygnus olor (лебедь-шипун)	Galloanserae	Anseriformes	Anatidae	6,2-47,0	326,0 – 13000,0	40	8300	**II**	76,52 ±0,1	1,36 ±0,1	1,23 ±0,1
Fulmarus glacialoides (южный глупыш)	Elementaves	Procellariiformes	Procellariidae	11,3 – 51,0	99,0 – 4313,0	**45**	795	**IV**	29,6 ±0,7	0,30 ±0,3	-0,9± 0,5
Apus melba (белобрюхий стриж)	Elementaves	Apodiformes	Apodidae	9,3-26,0	11,9 – 102,7	**26**	102,7	**II**	53,2 ±0,2	1,12 ±0,2	0,6± 0,3
Leucops	Austra	Passerifo	Sturnid	13,0	55,8	**25**	95	**IV**	66±0	0,20	-

ar rothschildi (скворец Ротшильда)	laves	rmes	ae	– 25,0	– 121,0				,2	±0,1	1,18 ±0,2
Parus major (большая синица)	Austra laves	Passerifo rmes	Paridae	6,6-15,4	9,2–21,0	**15,4**	17,9	**I**	54,4 ±0,01	1,4± 0,03	2,2± 0,1
Ficedula albicollis (м*ухоловка-белошейка*)	Austra laves	Passerifo rmes	Muscic apidae	4,9–19,3	10,3 – 29,4	**9,8**	12,7	**I**	40,1 ±0,02	1,40 ±0,04	1,79 ±0,1
Accipiter nisus (ястреб-перепелятник)	Afroav es	Accipitri formes	Accipit ridae	3,5 – 56,0	135,0 – 9625,0	**20,2**	23 7,5	**II**	69,9 ±0,1	1,1± 0,2	0,1± 0,5
Человек											
(*Homo sapiens*)	Euarch onta	Primates	Hominidae	55,0 – 122,5	3992 5,0– 1398 42,0						
Японки в 2009 г.						**122,5**	62,04	**IV**	16	-2,23	8,28
Шведки 1881 г.р.								**IV**	58	-0,6	-1,12
Индейцы-аче								**IV**	101	0,54	-1,25

Таблица 2. Параметры распределения ПЖ птиц и человека.

В первом столбце приведено латинское и русское название видов, в столбцах 2-4 указаны соответственно надотряд, отряд и семейство, далее приведен диапазон продолжительности жизни (ПЖ) и массы тела видов, входящих в указанное семейство (из Приложения Табл. 1 и 2). Далее приведена видовая ПЖ и масса тела для данного вида (данные о которых получены из базы данных Anage по состоянию на 20.09.2024). Следующий столбец (Группа) отношение смертности в терминальном возрасте к возрасту,

когда лишь 5% когорты остаются в живых (ПЖ95) к средней: рост смертности отрицательный или отсутствует (I), слабо выраженное увеличение (II), выраженное увеличение (III), чрезвычайно сильное увеличение с возрастом (IV) [15, 16]. Мы изучали коэффициент вариации продолжительности жизни (КВПЖ) (как меру выраженного в процентах разброса величины относительно среднего), а также коэффициентов асимметрии и эксцесса у различных представителей животного царства [15, 16], используя данные по выживанию, приведенные Институтом демографических исследований [30].

У птиц наблюдается большой разброс по проявлению росту смертности с возрастом (то есть актуарному старению), от балийского скворца (группа IV) до большой синицы (группа I) (табл. 2). Крупные птицы, несмотря на выводы Джонса, все же стареют (глупыш (группа I), лебедь (группа II), ястреб-перепелятник (группа II)), но биологическое старение их может начать проявляться в довольно позднем возрасте, до которого, возможно, доживет менее 5% от исходной группы. Старение же мелких птиц, короткоживущих и имеющих много врагов, в природе выявить нельзя, как и предсказывал Medawar [4]. Однако, естественно, это не означает, что оно отсутствует. Проживание в природе не является панацеей от биологического старения. Однако его влияние на смертность не успевает проявиться, так как смертность от внешних причин гораздо интенсивнее. В настоящее время существует достаточно данных о старении ПЖ этих птиц в неволе. Благодаря собранным данным (Таблица 1) видна зависимость ПЖ от массы тела у птиц.

Итак, филогенетический анализ позволяет понять, происходят ли птицы, отобранные для анализа, из долгоживущих таксонов, обладают ли они наибольшей ПЖ или массой в своем таксоне (роде, семействе, отряде). Мы также разбираем, позволяет ли филогенетический анализ проверять и уточнять выводы о долголетии и скорости старения птиц, полученные с использованием различных демографических показателей (отношения смертности в возрасте 5%-ной выживаемости к средней, коэффициента вариации ПЖ и др.).

Белобрюхий стриж (*Apus melba)* является самым долгоживущим и тяжелым из представителей семейства стрижей. Ситуация, когда среди родственных видов самый тяжелый является самым долгоживущим, наблюдается часто. Такое же положение занимает и скворец Ротшильда среди скворцовых (Passeriformes, Sturnidae) (*Leucopsar rothschildi:* 13,0 (*Acridotheres cristatellus*) – 25,0 (*Leucopsar rothschildi* и *Lamprotornis superbus*) [20,1 ± 4,5]). Но южный глупыш (*Fulmarus glacialis*) не самый долгоживущий в

семействе (его ближайший родственник *Fulmarus glacialoides* живет 51,0 год). Ястреб-перепелятник *Accipiter nisus c* ПЖ 20,2 года и массой тела 237,5 г не является самым долгоживущим представителем даже рода *Accipiter* (от 14.9 года и 453,5 г у австралийского бурого ястреба (*Accipiter fasciatus*) до ПЖ 22 года и массы тела 1044,2 г у самого крупного, ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*)). Чемпионами же по ПЖ среди ястребообразных являются орлы. Для орла-могильника *Aquila heliaca* показана ПЖ 56 лет (при массе тела 3262 г). Наиболее же крупным из ястребоообразных (без учета грифов Нового Света, выделяемых теперь в отдельный таксон) является черный гриф (*Aegypius monachus*) массой 9625 г (в три раза больше, чем у *Aquila heliaca*) и ПЖ 39 лет (почти в полтора раза меньше).

Как скорость старения, так и ПЖ связаны с другими биологическими характеристиками (например, возрастом первого размножения и годовой плодовитостью). Действительно обнаружено, что у птиц более ранний возраст первого размножения обычно связан с меньшей ПЖ [20], также см. Приложение табл. 1. Кроме того, возможны ситуации, когда короткая ПЖ связана не с быстрым старением, а с высоким уровнем смертности, достаточным, однако для того чтобы часть особей смогла бы дожить до зрелости и оставить достаточное для воспроизводства популяции количество потомства. Например, большая синица *Parus major* в работе Jones et al. [30] отнесена к нестареющим видам, хотя она просто не успевает постареть (влияние смертности, вызванной внутренними причинами, здесь будет невелико) из-за высокой внешней смертности, вызванной прессом хищников. Ее популяция заканчивается даже до достижения 50% от видовой ПЖ. Кроме того, с точки зрения героуспеха можно отметить, что большая синица, хотя и является видом биологически успешным, но не имеет каких-либо способствующих долголетию признаков, выделяющих ее среди других птиц. Также и ее зарегистрированная в неволе ПЖ (15,4 года) не является в целом для птиц значительной. В то же время глупыши, хоть и подвержены старению (их смертность растет, начиная с определенного возраста), тем не менее, такими признаками героуспеха (сниженная внешняя смертность и околоводный образ жизни) обладают [12, 13, 15].

Филогенетический анализ позволяет выявлять ошибки интерпретации в демографических исследованиях. Так, например, в уже упомянутой работе Jones et al. [30] в противоположные разделы (в группу с наибольшей и наименьшей смертностью) (табл.) был отнесены большая синица и скворец Ротшильда. Это сразу вызывает вопросы, так как из табличных данных (Приложение, табл. 2), видно, что оба этих вида не относятся к долгоживущим таксонам. Более того, долголетие вообще не характерно для певчих птиц, к которым и относятся эти два вида. Действительно, при более тщательном анализе

данных выясняется, что такое различие в виде кривых выживания являлось следствием влияния внешней смертности. Популяцию синиц наблюдали в дикой природе, где вследствие высокого уровня смертности от внешних причин она сократилась до 5% от исходной за 6,5 лет. Что касается скворца Ротшильда, то его популяция содержалась в зоопарках, где влияние внешней смертности (вызываемой прессом хищников и недостатком питания) было сведено к нулю. Более того, вследствие своего статуса редкого вида, он получал особо внимательный уход, направленный на продление жизни. Характерные же особенности старения у этих видов, на наш взгляд, не сильно различаются. И синица, и скворец, относятся к мелким воробьиным птицам, с относительно небольшой ПЖ. Отнесение их в противоположные группы объясняется показателем, выбранным Jones et al. [30] для характеристики актуарного старения птиц. Филогенетический анализ позволяет избежать таких ошибок.

В целом, можно сделать вывод, что, в отличие от млекопитающих, для подавляющего числа видов птиц характерно слабо выраженное старение (группа II, [15, 16]), *с не более чем двукратным удвоением уровня смертности* в возрасте, в котором в живых остается 5% животных от исходного числа животных по отношению к средней за весь период.

Отклонение от этого (практически нулевой рост смертности с возрастом) объясняется очень высокой внешней смертностью, как у большой синицы или частично, как в случае мухоловки, маскирующей рост смертности от внутренних причин, то есть возраст-зависимой компоненты смертности. Наоборот, при обнулении внешней смертности (например, при содержании в зоопарке), у птиц проявляются с возрастом признаки физиологического старения (как в случае скворца Ротшильда). При этом показатель смертности в возрасте, при котором оставалось в живых 5% популяции, будет гораздо выше среднего (группа II; см. [15, 16], также см. табл. 2). Коэффициент вариации ПЖ (КВПЖ) варьирует при этом от 50% до 70% (эта величина, хоть и достаточно высока, но все же ниже таковой, наблюдавшейся у млекопитающих [16]). Он рассчитывается как отношение стандартного отклонения к средней ПЖ, и обычно выражается в процентах, являясь, таким образом, мерой относительного разброса ПЖ. Видимо, у млекопитающих влияние внешней смертности еще более сильное.

Иная ситуация наблюдается при низкой смертности в природе у птиц, например, у представителя морских птиц (у глупыша). Там после некоторого роста смертности в ранних возрастах наблюдается долгий, почти десятилетний период практически нулевой смертности. КВПЖ при этом не превышает 30% (отражая низкое влияние второй, возраст-независимой компоненты смертности). Такая используемая мера разброса ПЖ, как коэффициент вариации продолжительности жизни (КВПЖ) не идеальна, но все же она

надежнее для тестирования моделей (проверки сопряженности эффекта различных экологических факторов с ПЖ), чем отношение смертности в возрасте, когда лишь 5% исходной популяции остаются в живых, к средней за весь период, или чем максимальная ПЖ данной популяции (момент гибели последней особи), которая сильно зависит от размера выборки. При проведении аналогии с подкидыванием монеты: для когорты, где величина ПЖ – составит 0 лет, если выпадает решка, и 100 лет – если орел, КВПЖ будет равен единице (или 100%). Соответственно, при еще большей неупорядоченности, когда меньших значений ПЖ будет больше (преобладание внешней смертности, не дающей особям достигнуть их видовой ПЖ в 100 лет) КВПЖ может еще возрасти.

Еще одним источником мисинтерпретации является применение по отдельности (без дополнительных показателей), простых показателей эффективности героуспеха, таких как коэффициент долголетия и время удвоения смертности. Время удвоения смертности рассчитывается как величина увеличения смертности за всю жизнь, деленное на длительность жизни. Если за 25 лет жизни смертность выросла в 32 раза [то есть удвоилась пять раз], то среднее время удвоения смертности составит 25/5= 5 лет. Имеющиеся недостатки этих показателей легко обнаружить при рассмотрении, например, скорости старения птиц. Так, для мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (весом 13,5 г и ПЖ в неволе 15 лет) время удвоения вероятности смерти составляет около 14 лет (то есть один раз за всю жизнь даже в случае максимальной длительности жизни). В то же время показатели мыши и даже человека значительно ниже – 0,3 года и ~9 лет (то есть более 10 раз за жизнь), соответственно [41]. Однако это не является показателем предрасположенности этих птиц к долголетию. Как уже говорилось, среди певчих воробьиных такой тенденции не наблюдается. Видимо, смертность от внешних причин в данном случае настолько велика, что увеличиться далее (а тем более удвоиться) просто не способна (аналогично для мухоловки *Ficedula albicollis*) (см. табл., а также [15, 16]).

Подробно влияние внешней смертности, периодов нулевой смертности, и скорости роста возраст-зависимой смертности на долголетие и форму кривых выживания подробно разбирается в работе [17] с использованием методов анализа разброса ПЖ как меры неупорядоченности (неравенства длительности жизни, коэффициента Джини, энтропии Кейфитца и т.д.).

Далее мы постараемся подытожить, какие физиологические и морфологические признаки наиболее всего связаны с долголетием в различных таксонах птиц.

В каждом таксоне есть идиоадаптации, обеспечивающие его представителям биологический успех, и, соответственно, ПЖ разной величины. Так, малая ПЖ крупного животного делала бы его неконкурентоспособным, поэтому (в общем случае) чем крупнее животное, тем больше оно должно жить. С другой стороны, сильное увеличение размеров делает животное более уязвимым к резкому изменению условий существования (ибо его потребность в ресурсах и чувствительность к изменению условий существования велики) [42-44]. Согласно Reinke и соавт. [45], медленный и быстрый континуум жизненных историй коррелирует с закономерностями старения. Для высокой ПЖ необходим не только героуспех (наличие признаков, способствующих долголетию), но и эффективное их использование в таком качестве. Skulachev et al. [11] сформулировали этот принцип как «множественность путей старения [и антистарения]». Важным является то, что у долгоживущих птиц масса не является следствием просто сцепленными с ПЖ показателем, а зависит от экониш, используемых конкретным видом, и особенностей жизненного цикла [46-48]. Необходимо обращать внимание, сопровождается ли повышение ПЖ, вызванное увеличением массы тела, повышением ПЖ, обусловленным развитием других видов героуспеха (а именно степенью развития характерных для данного таксона адаптивных признаков (например, дальности и скорости полетов, нахождения на верху пищевой цепочки, развитие когнитивных способностей и энцефализации).

Продолжительность жизни и способность к полету. Птицы как отдельная четко отличающаяся группа тетрапод, обладает рядом общих морфологических и физиологических признаков, связанных с полетом, являющихся общими для всех представителей Aves и обеспечившие этой группе значительный эволюционный успех и распространение по всему земному шару, включая Антарктиду.

Что касается геронтологического успеха, то можно видеть, что во всех таксонах работает закон увеличения ПЖ при увеличении массы тела, но в разных таксонах это происходит с разной скоростью. Влияние способности летать на ПЖ (то есть эффективность этого признака) особенно заметна при рассмотрении ПЖ птиц, вторично утративших способность к полету. Так, рост массы тела до 150 кг у наиболее долгоживущего из Palaeognathae (африканского страуса) привел лишь к сравнимой с долгоживущими птицами в других отрядах ПЖ. Для остальных видов Palaeognathae высокая видовая ПЖ не отмечена (табл.1, Приложение табл. 1). Иными словами, в целом умение летать способствует долгожительству.

Тем не менее, максимальное развитие этого признака с долголетием не связано. Из рассмотрения ПЖ быстролетающих птиц (соколообразных, ястребиных и ласточковых) можно сделать вывод, что скорость полета, несомненно, дающая большое преимущество в адаптации, не дает тем не менее, выигрыша в долголетии. В то же время, не дает такого выигрыша (Приложение табл. 1) и потеря способности к полету, известная не только для бескилевых птиц, но и (полная или частичная) и для многих Neoaves (например, пастушковых (Rallidae) (Elementaves, Gruiformes) или пингвиновых (Elementaves, Sphenisciformes). Таким образом, более развитая способность к полету в целом не дает преимуществ в долголетии (не является ***эффективным*** фактором геронтологического успеха).

Надо признать, что, несмотря на наличие долгоживущих видов (так, база данных Anage сообщает о 21 виде птиц, ПЖ которых превышает 50 лет), эволюция птиц в целом не идет в сторону увеличения ПЖ. Как раз наоборот, наиболее многочисленная часть птиц, воробьинобразные (составляющая более половины всех известных видов современных птиц), являются небольшими и относительно недолго живущими видами (Табл. 1, Приложение табл. 2), несмотря на то, что у них развился еще один (кроме умения летать) крупный эволюционный бонус – способность к пению [49]. А это требует, помимо развития голосовых структур, развитее в мозгу участков, ответственных за пение и его восприятие. Усложнение мозговой деятельности в ходе эволюции обычно приводит к увеличению ПЖ, но в данном случае это не так, хотя надо признать, что и во многих других таксонах тетрапод развитие мозга и энцефализация не обязательно приводит к увеличению ПЖ [13].

Продолжительность жизни и масса тела у птиц. Таким образом, чтобы быть по-настоящему долгоживущей (живущей более 40-50 лет) птицей, следует быть относительно тяжелой. Масса долгоживущих птиц (орлы, глупыш, альбатросы, птица-носорог, кондор, филин и т.д. (табл.1) превышает 3 кг. Исключением являются долгоживущие Australaves: попугаи, вес которых, за несколькими исключениями, колеблется от 400 до 850 г и врановые, вес которых не превышает 1 кг (табл.1, Приложение Табл. 2). В этом и состоит радикальное отличие птиц от млекопитающих, обладающих способностью к полету (рукокрылых). У млекопитающих также есть отряды, в которых увеличение массы тела сопровождается значительным увеличением ПЖ, включая особо героуспешных приматов. Но в отряде рукокрылых это правило может не соблюдаться. Так, у крыланов (*Pteropus giganteus)* (Yinpterochiroptera, Pteropodidae) наибольшей ПЖ и обладают самые крупные виды (ПЖ 44 года при массе тела 1175 г). Однако у микрохироптер (а именно у ночниц)

(Yangochiroptera, Vespertilionidae) наблюдается нарастание ПЖ с уменьшением массы тела. Самой большой ПЖ среди них, практически равной ПЖ самых больших рукокрылых (весом 1 кг и более) наблюдается у маленькой (около 10 г) ночницы Брандта (41 год). У птиц такой зависимости не наблюдается. Есть виды (Приложение, табл. 1 и 2), у которых масса тела сильно уменьшилась в ходе адаптации к эконише. Таковы, например, колибри (весящие от 3 до 8 г), ПЖ которых может достигать 14 лет. Однако нигде не показано, что в таком случае они (в силу столь «выгодного» соотношения массы тела и видовой ПЖ; соотношения, лежащего в основе расчета коэффициента долголетия), обладают признаками героуспеха, отсутствующими у более крупных и долгоживущих птиц. Аналогичное утверждение можно сделать и про качурок, которые, проигрывая по ПЖ крупным птицам (альбатросам и буревестникам) приблизительно в 1,5-2 раза, весят меньше в 30 и более раз (Приложение Табл. 1). Таким образом, масса представляет один из главных факторов героуспеха. Следовательно, при удачном стечении обстоятельств, животные с наибольшей массой будут и наиболее долгоживущими, по крайней мере, в своем таксоне (или находиться близко к началу списка долгожителей). Для примера, горилла, является самым тяжелым приматом; не является самым долгоживущим, но третьим по величине ПЖ (из 176 видов приматов в базе Anage), У рукокрылых самый тяжелый вид является и самой долгоживущим. Большинство долгоживущих хищных птиц (орлы, совы), а также птицы-носороги весят в районе 3 кг. У ряда птиц (например, журавлеобразных), масса тела свыше 3 кг и выше не связана с большой ПЖ (четыре вида с ПЖ более 40 лет, но ни одного вида с ПЖ выше 50) (Табл. 1). Аналогичная ситуация наблюдается у гусиных (несмотря на массу тела, доходящую у некоторых видов до 13 кг). И, наконец, у ряда морских птиц (а также у андского кондора) долголетие связано с большим весом (8-11 кг).

У орлов масса наиболее долгоживущих видов находится в районе 3 кг. Дальнейшее увеличение массы тела у орлов не сопровождается увеличением видовой ПЖ. Однако они не являются чемпионами по долголетию среди Afroaves. Неожиданно их обгоняют ночные хищные птицы (филин с ПЖ 68 лет и массой чуть меньше 3 кг) и даже рогатые вороны (Coraciimorphae, Bucerotiformes) (с ПЖ до 70 лет и массой тела около 3,5 кг) (Табл.1). Также довольно много долгоживущих видов (живущих более 40 лет) среди падальщиков Старого и Нового света. Примечательно, что по критерию эффективности массы грифы Старого Света (например, представители подсемейства Aegypiinae) не очень эффективны. Даже сильное повышение массы тела не приводит у них к значительному увеличению ПЖ (9,5 кг и 39 лет у наиболее крупного представителя, *Aegypius monachus*).

Еще одно отличие птиц (в целом) от рукокрылых состоит и в характере питания. Наиболее крупные рукокрылые – вегетарианцы (это роднит их с «необычными долгожителями» среди птиц - попугаями). Наиболее же долгоживущие птицы в целом являются плотоядными. Особого упоминания заслуживают птицы, в рацион питания которых входит падаль (некрофаги).

Продолжительность жизни и физиологические адаптации падальщиков. Долгоживущими являются и падальщики (грифы), однако они пошли по другому пути адаптации [50, 51], по пути упрощения. Их лапы гораздо слабее, чем у других ястребообразных ввиду отсутствия необходимости удержания и обездвиживания добычи [52], а клюв не приспособлен для убийства. (Строение клюва является очень важным морфологическим признаком, связанным со способом убийства добычи у хищных птиц [53; 54]). Соответственно, у них упрощено поведение (нет охотничьего поведения, хорошо развито зрение (у грифов Нового Света - обоняние), позволяющее отыскивать трупы животных). Грифы Нового Света, катартиды, большинство из них также относится к долгоживущим видам, пошли еще дальше по пути упрощения. Хват лапы еще слабее у грифов Старого Света, который, в свою очередь, слабее, чем у других ястребиных [55]. Однако у них есть один вид, андский кондор, у которого при весе 10,5 кг показана ПЖ 79 лет, что делает его вторым по ПЖ среди птиц. Любопытно отметить, что, в отличие от других видов грифов, данный вид обитает на морском побережье, получая, таким образом, бонусы от связанного с водным образом жизни, который является существеннейшим фактором героуспеха. Также интересно отметить, что до развития точных методов молекулярной филогении катартид роднили не с грифами Старого Света, а с представителями голенастых (а именно с падальщиками марабу), то есть представителем группы Aequornithes, известной большим количеством долгожителей (Табл.1). Здесь сходство видов определяется конвергентной эволюцией, в том числе и способствующих героуспеху признаков. В целом для падальщиков характерна очень мощная иммунная система, обеспечивающая устойчивость к ответственным за разложение бактериям (например, клостридиям), чрезвычайно опасным для других живых существ [56]. Еще одним характерным признаком является чрезвычайно низкий (меньше единицы), pH желудочного сока, позволяющий растворять даже кости [56].

Ранее мы говорили, что эволюция птиц во многом связана с развитием голосового общения (пения), позволяющего передавать и получать важную для жизни информацию. Здесь ситуация прямо противоположная, у грифов сильно атрофированы голосовые мембраны.

Однако известно, что узкая специализация, может иметь и негативные стороны. Большое количество видов падальщиков находится под угрозой сильного сокращения численности [57, 58], например, из-за отравления диклофенаком в тушах домашних животных и свинцовой дробью в тушах убитых диких животных Желудочный сок падальщиков позволяет растворять даже свинец, но это приводит к тяжелым отравлениям.

В противовес этому, другие чемпионы по долголетию, попугаи, являются, наоборот, хорошо адаптивными, едва ли не инвазивными, видами. Косвенным подтверждением этого является довольно большое число видов попугаев среди наиболее долгоживущих (свыше 50 лет) птиц (восемь видов по сравнению с одним у грифов-катартид).

Когнитивные способности и продолжительность жизни птиц. Ранее мы отмечали, что появление долгоживущих видов зачастую происходит либо в таксоне, где геронтологический успех связан с эволюционным, и большее проявление дающих эволюционное преимущество признаков ведет к увеличению ПЖ (как у приматов), либо при раннем отделении от группы чрезвычайно эволюционно успешных, но короткоживущих видов. У млекопитающих подобное мы наблюдаем при отделении от грызунов долгоживущих землекоповых (Bathyergidae). Сходное явление наблюдается и у птиц, когда от группы Psittacopasserae (Telluraves, Australaves) отделился представленный одним семейством отряд Psittaciformes (попугаевые). Они не характеризуются ни повышенной способностью к полету (а третий по величине ПЖ, какапо, таковую способность утратил), ни значительной массой тела. Тем не менее, чемпионом по долгожительству среди всех птиц, обгоняя 10-килограммового андского кондора (*Vultur gryphus*) (79 лет), является попугай какаду-инка *Cacatua leadbeateri* (с ПЖ 83 года и массой тела 390 г). Кроме того, в двадцатке чемпионов по долгожительству среди всех птиц находятся еще, по меньшей мере, семь попугаев (молуккский какаду *C. moluccensis* (68,5 года; 830 г), какапо *Strigops habroptila* (60 лет; 1750 г), большой желтохохлый какаду *C. galerita* (57 лет; 800 г), черный какаду *Probosciger aterrimus* (56,3 лет; 841 г), желтолобый амазон *Amazona ochrocephala* (56 лет; 430 г) и большой попугай-ваза *Coracopsis vasa* (53,9 лет; 525 г) и зеленокрылый ара *Ara chloropterus* (50,1 года; 1220 г)). Таким образом, топ 20 долгожителей состоит из попугаев более, чем на треть. Примечательно, что для *Cacatua moluccensis* сообщалось о ПЖ 92 года [59], но эта величина не была верифицирована базой Anage, хотя и упомянута в ней. Однако попугаи характеризуются повышенными когнитивными способностями [60]. В целом попугаи являются одной из самых отличительных и интригующих групп птиц с сильно увеличенным мозгом, высокоразвитыми когнитивным и вокальными навыками [61], а

также большей ПЖ по сравнению с другими птицами схожего размера [60, 62-66]**.** В отличие от некоторых других долгожителей, занимающих чрезвычайно узкие изолированные экониши, попугаи чрезвычайно адаптивны в местах своего обитания [67, 68]. Так, ожереловые попугаи (*Psittacula krameri*) благодаря высокому числу потомков (яиц в гнезде) и долголетию (более 20 лет) в местах инвазии успешно вытесняют другие виды птиц [67].

Интересно, что в родственной группе воробьинобразных (Passeriformes), также встречаются виды с повышенными способностями к обучению, например, скворцовые (Sturnidae), однако выше мы говорили, что развитые когнитивные способности не всегда являются эффективным фактором геронтологического успеха. Еще одним примером является группа Corvides (враноподобные) [69]. В Passeri отделение клады Corvides оценивается в 25,7 млн лет, что согласуется с некоторыми предыдущими оценками [40]. Предполагается, что расхождение основной субклады Passerides (Sylviida + Muscicapida + Passerida) произошло вскоре после палеогеново-неогеновой границы (22,4 млн лет назад), тогда как предыдущие исследования помещали его расхождение до границы [40, 70]. Эта ветвь и некоторые последующие расхождения произошли в тесной последовательности, что указывает на быструю диверсификацию. Во входящем в ее состав семействе врановых (Corvidae) ПЖ растет с увеличение массы тела, есть повышенные когнитивные способности, однако, по-настоящему долгоживущим является там лишь самый крупный представитель (массой свыше 1 кг), ворон (*Corvus corax*), ПЖ которого достигает 69 лет. ПЖ всех остальных представителей врановых (в базе данных приведены данные для 14 представителей семейства) сильно ниже. ПЖ следующего по долголетию гавайского ворона *Corvus hawaiiensis* составляет лишь 25 лет. Столь большая разница частично объясняется тем, что для ПЖ в 69 лет определена для ворона в неволе, а его ПЖ на воле составляет около 22 лет, что сравнимо с ПЖ других представителей семейства. Это сопоставимо с максимальной видовой ПЖ (но достигаемой лишь в неволе) упоминавшихся выше птиц (см. Табл. 1, Приложение Табл. 1, 2), также обладающих повышенными когнитивными способностями скворцовых (Passeriformes, Sturnidae) и лишь немного превышает таковую у мухоловок (Muscicapidae) (табл.2). Таким образом, увеличение ПЖ в таксоне врановых имеет место, но по сравнению с взлетом ПЖ предыдущего рассмотренного таксона (Psittacidae, попугаи) выглядит не очень выраженной. В то же время, возможно, тенденция будет более выраженной после получения данных о ПЖ в неволе большего числа представителей врановых.

Еще менее выраженным является воздействие повышенных когнитивных способностей на ПЖ у выделяемых в отдельную кладу Columbaves голубей, одних из

самых массовых крупных синантропных птиц. Для голубей также показано наличие развитых когнитивных способностей и способностей к обучению [71-73]. При этом максимальная ПЖ доходит до 35 лет (при массе 358,7 г) у сизого голубя (*Columba livia*) (Columbaves, Columbiformes). Примечательно, что это не самый крупный представитель голубеобразных (согласно базе данных Anage). Для наиболее крупного (519 г) представителя голубеобразных - гривистого голубя (*Caloenas nicobarica*) показана ПЖ 20,5 года. Можно констатировать, что геронтологический успех энцефализации (особенно вне таксона позвоночных) является спорным; среди эктотермных животных высокие метаболические затраты на производство нервной ткани, по-видимому, превосходят когнитивные преимущества развития более крупного мозга [74]. Это приводит, в результате, к оптимизации энергетической экономики в ходе естественного отбора, а не к развитию и совершенствованию когнитивных функций [12, 24].

У птиц в целом совершенствование мозга пошло другим путем (из-за полета у них строго ограничены размеры, поэтому мозг не может быть большой) [75-77]. Так, действительно, мозг крупных (из-за утраты умения летать и перехода к полностью наземному образу жизни) бескилевых птиц (Paleognathae) обладает рядом более примитивных черт по сравнению даже с представителями курообразных (Galloanserae, Galliformes) [78]. Показано, что у курообразных абсолютное количество нейронов в переднем мозге гораздо меньше, чем у певчих птиц и попугаев сходного размера. Однако плотность нейронов и количество нейронов в головном и переднем мозге у курообразных такие же, как у млекопитающих, того же размера (за исключением приматов). Поэтому неудивительно, что когнитивные способности курообразных во многих областях находятся на одном уровне с млекопитающими, не отноящихся к приматам [79].

В целом, у птиц, усложнение мозга в связи с пением достаточно специфично и является скорее адаптацией связанной с репродуктивным успехом, а не геронтологическим. В то же время в целом птицы с развитыми когнитивными способностями живут дольше менее «интеллектуальных» собратьев

Продолжительность жизни и водный образ жизни. Огромное количество долгожителей мы находим в кладе Elementaves, которая объединяет виды, способные обитать в околоводной среде и добывать пищу в воде. Это цапли, бакланы, альбатросы, пеликаны, которые при весе в несколько кг, способные жить более 50 лет. Самые долгоживущие из них (фрегаты и альбатросы), способны жить до 70 лет. Это позволяет предположить, что особенности освоения этой экониши, включая способность к длительным полетам и умение добывать пищу в воде, пикируя в воду и взлетая с водной

поверхности (на что также способны многие [и тоже долгоживущие] орлы), является эффективным фактором геронтологического успеха.

Известны также данные о длительном периоде жизни альбатроса, в течение которого его уровень смертности близок нулю [80-83]. Более того, отмечено, что с возрастом не снижается радиус его морских полетов (что видимо, связано с сохранением физических кондиций и накоплением опыта). Кроме того, как крупные, так и более мелкие Procellariiformes (буревестникообразные) характеризуются крайне медленным снижением длины теломер с возрастом по сравнению с другими видами птиц [84, 85]. Репродуктивное старение альбатросовых (Diomedeidae) (Elementaves, Procellariiformes) также чрезвычайно медленное. Тем не менее, показано, что более старые (в возрасте 35 лет и старше) самцы сероголовых альбатросов *Thalassarche chrysostoma* совершают более длительные походы за пищей и имеют меньший ежедневный прирост массы (трактуемый как эффективность поиска пищи), чем опытные особи среднего возраста (в возрасте до 28 лет) [81]. Видимо, в этой работе впервые показано снижение производительности добычи пищи с возрастом. Успешность вылупления и размножения пар, состоящих из двух старых особей, также ниже по сравнению с парами среднего возраста [83, 86-88].

У фламинго (*Phoenicopterus roseus*) зарегистрирован возраст 58,8 лет. Следует отметить, несмотря на то, что по данным современных генетических исследований Stiller и соавт. [28]), фламинго входят в относительно обособленную кладу Mirandornithes (Stiller и соавт. [28], также см. Приложение табл. 1), находящуюся на удалении от других видов птиц, связанных с водным образом жизни, фламинговые, тем не менее, также демонстрируют тенденцию к наличию долгоживущих видов (табл.1).

ПЖ является одной из фундаментальных черт жизненного цикла организмов, которая демонстрирует замечательное разнообразие среди видов. Различия в ПЖ являются результатом адаптации к различным средам или различий в стратегиях жизненного цикла, связанных с ростом и размножением. Из этого следует, что ПЖ коррелирует с другими чертами жизненного цикла. Так, все виды позвоночных с более крупными размерами тела, включая птиц, как правило, имеют более длительную ПЖ. С точки зрения эволюции «главной задачей» живых организмов является максимизация приспособленности, как величины генетического вклада организма в последующие поколения.

На приспособленность влияет, помимо ПЖ, плодовитость, степень защищенности потомства, социальность, распределение репродуктивного усилия по возрастам, величина родительского вклада и т.д. Как уже отмечалось нами ранее [12, 13], в целом, высокая ПЖ в природе встречается не очень часто [89], являясь, видимо, не самым значимым для адаптации признаком. Либо этот признак слишком «дорогой» с точки зрения отбора, если

большинство мутаций, повышающих долголетие, попутно наносят ущерб другим компонентам приспособленности, таким как плодовитость или родительская забота. Разные эволюционные факторы (социальность, защищенность, низкий уровень внешней безвыборочной (независимой от возраста) смертности с разной силой влияют на ПЖ. Сюда же относится и масса и размер тела, так как крупный размер не делает животное автоматически долгоживущим, а лишь создает предпосылки для более сильного отбора на долголетие. Эти факторы определяют, насколько интенсивным будет отбор на долголетие (или, наоборот, на короткую жизнь). Факторами физиологическими (а также биохимическими/молекулярными), непосредственно влияющими на скорость старения, являются темп производства активных форм кислорода, эффективность борьбы с АФК, активность конкретных биохимических путей, ферментов репарации, скорость укорочения теломер и т.д. Это – непосредственные причины более быстрого или медленного старения; это – результаты отбора на долголетие, действовавшего ранее, который мог быть более или менее интенсивным в зависимости от перечисленных выше эволюционных факторов.

Требуемый для полета чрезвычайно высокий уровень метаболизма наряду с повышенной постоянной температурой тела должен способствовать более высокому уровню продукции окислительных радикалов, повреждения ДНК и вызванных накоплением сенесцентных клеток возрастных заболеваний. Тем не менее, как известно, несмотря на столь неблагоприятные "исходные" условия, птицы характеризуются замедленным старением и большей ПЖ по сравнению с большинством эндотерм (млекопитающих), особенно если принять во внимание массу тела.

Причиной тому является развитие в ходе эволюции эффективных систем защиты от окислительного стресса, вызванного высоким уровнем метаболизма [90, 91]. В частности, у подавляющей части птиц (Neoaves) негативный регулятор антиоксидантных защитных систем клетки Keap1 подвергся значительным перестройкам и практически утратил способность ингибировать Nrf2, фактор транскрипции, ответственный за экспрессию ферментов антиоксидантной защиты и детоксикации [92]. В то же время предположение, что долголетие у птиц сопряжено с наличием в клеточной мембране более длинных и мононенасыщенных жирных кислот, высказанное группой Pamplona и Barja [93], не подтвердилось в более позднем масштабном метаанализе [94].

У вида возможно наличие большого набора способствующих долголетию признаков, но их эффективность будет мала. Относительная скорость прироста ПЖ на единицу увеличения какого-либо развивающегося в данном таксоне признака (например, на единицу прироста массы) и будет говорить об эффективности данного признака с точки

зрения долголетия (т.е. героуспеха). То же самое можно сказать и о скорости эволюции ответственных за эти признаки генов. Наличие генов, ответственных за долголетие в данном таксоне (генов репарации, онкоустойчивости, антиоксидантной защиты и т.д.) зачастую сопряжено с появлением изоформ продуктов этих генов, характерных именно для долгоживущих видов данного таксона [95-97]. Кроме того, у долгоживущих видов зачастую тем или иным способом решается проблема снижения ущерба продуцируемых митохондриями АФК (один из самых известных факторов старения) и клеточной гибели [98-100]. Признаки, дающие адаптивное преимущество тому или иному таксону (например, цефализация у приматов), будут развиваться у них быстрее или в большей степени, чем у других таксонов. В героуспешных таксонах часто появляются виды, героуспешные даже на их фоне (голый землекоп среди Bathyergidae и человек среди Hominidae). Обсуждаемая в работе ПЖ характеризует максимальный возраст, подтверждённый (по базе Anage) для особи обсуждаемого вида и может отражать как данные о ПЖ в природе, так и о содержании птиц в неволе. Несомненно, чем больше данных будет накапливаться в базе, тем более это будет база о ПЖ в неволе, так как на воле живут меньше. Особенно большой разрыв отмечается у животных, живущих под значительным прессом хищников. В то же время именно из жизни в неволе можно узнать предел видовой ПЖ, что важно для эволюционно-геронтологических построений. У птиц есть свои характерные признаки героуспеха и биологическое старение в природе зачастую не выражено, так как они часто не успевают до него дожить, ведь летать возможно только при достаточно хороших физиологических и когнитивных характеристиках. Возрастное снижение летных характеристик и способности к полету в целом у летающих птиц ведет к резкому снижению приспособленности.

В природе у птиц менее выражены признаки биологического старения. Например, в отличие от шерстяного покрова млекопитающих, хотя с возрастом расцветка оперения птицы может изменяться, мы не наблюдаем в природе птиц с возрастным нарушением пигментации. Так, Parnell и соавт. [101] впервые показали, на примере сойки (*Garrulus glandarius*) (Passeriformes, Corvidae) что на расцветку перьев влияет не только пигментация, но и их структура. Изменение цвета вдоль одной бородки пера достигается путем непрерывной модуляции ее наноструктуры, что приводит к изменению цвета. Это дает птицам возможность тонко манипулировать окраской своего оперения, достигая точности управления цветом. Защита от "седины", то есть возрастной потери пигментации перьевого покрова, оказывается при этом дополнительным бонусом [102]. Интересно отметить, что, по сравнению с другими видами, для хищных и водных птиц (то есть для долгоживущих таксонов) характерны сходные изменения в составе специфичных для птиц

(и рептилий) генов β-кератинов. Их разнообразие меньше для генов β-кератина перьев и больше для генов β-кератина кератиноцитов [103].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как мы уже обсуждали выше, птицы являются чрезвычайно интересным объектом для биогеронтологии не только за счет неожиданно высокой видовой ПЖ некоторых представителей, но и вследствие эффективности использования факторов способствующих долголетию (геронтологического успеха). Итак, работающими (эффективными) признаками героуспеха у птиц, как выяснилось, являются способность к полету, высокая масса тела, повышенные когнитивные способности и морской образ жизни (***но не всё это одновременно***). У птиц, утерявших способность к полету (бескилевых), нет видов с высокой ПЖ, и лишь один вид может быть отнесен к хоть сколько-нибудь долгоживущим (африканский страус) (табл.1). Тем не менее, и дальнейшее совершенствование способности к полету не всегда является эффективным фактором героуспеха. Так известные "летуны" (соколы, ястребы, ласточки, стрижи) не относятся к долгоживущим видам.

Важнейшим фактором героуспеха является связанный с морским образ жизни. С ним же сопряжена способность к длительному и парящему полету, позволяющему экономить силы, и умение ловить рыбу. Представители этой группы, таким образом, в подавляющем большинстве плотоядны (рыбоядны). ПЖ у них при этом коррелирует с массой тела, но прирост замедляется: наиболее долгоживущие виды живут 60-70 лет, при массе 6-8 кг (Табл. 1). При этом более мелкие виды (например, качурки при вдвое меньшей ПЖ могут весить в 30 раз меньше).

Дальнейшее увеличение массы (выше 7-8 кг), например, у пеликанов, не приводит к большему увеличению ПЖ (до 54,0 лет у наиболее долгоживущего вида, американского белого пеликана (*Pelecanus erythrorhynchos*).

Чем больше отклонение от этого образа жизни, тем меньше ПЖ. У входящих в эту группу пингвиновых (Sphenisciformes) (утративших способность к полету), ПЖ не превышает 45 лет. То же самое можно сказать и о ПЖ фламинговых (Phoenicopteriformes), связанных с водным, но не морским, образом жизни. Сходная ситуация наблюдается у входящего в Neognathae (но не в Neoaves) таксону гусеобразных (Galloanserae, Anseriformes). Способность к полету есть, водный образ жизни (но всё же не морской), высока доля растительной пищи в рационе. ПЖ (при массе 6-13 кг) не превышает 50-55 лет (табл.). Однако это все же выше, чем у входящих в ту же группу курообразных

(Galloanserae, Galliformes) (до 30 лет), со сниженной способностью к полету и не связанных с водным образом жизни.

Для наземных долгоживущих птиц также характерна способность к парящему полету и питание мясом (орлы) или даже падалью (грифы и, частично, орлы и вороны). Предел массы для наиболее крупных птиц тоже приблизительно тот же (7-10 кг). Итак, чтобы быть долгоживущей птицей, надо быть тяжелой (свыше 3 кг), и хищной птицей, способной, однако, к долгому экономному (парящему) полёту.

Ситуация, однако, сильно меняется в таксоне Australaves, включающим в себя соколов, попугаев и воробьинобразных. Это чрезвычайно эволюционно успешный таксон, к которому относятся более 50% видов современных птиц. Однако там нет птиц, отвечающих выше перечисленным характеристикам (нет птиц тяжелее 3 кг, мало хищных или связанных с морским образом жизни птиц).

Ранее мы неоднократно отмечали, что появление долгожителей обычно наблюдается либо: 1) в героуспешном таксоне, где рост массы тела (и зачастую, мозга) идет параллельно с увеличением ПЖ, либо 2) при ответвлении от чрезвычайно успешного эволюционно, но не героуспешного таксона. Ярчайшим примером такого рода является отделение попугаевых от таксона Psittacopasserae. К попугаевым относятся наиболее долгоживущие птицы. Их ПЖ теснейшим образом связана с развитием когнитивных способностей (за пределами Australaves с долгой ПЖ связаны совсем другие признаки). Этот фактор героуспеха настолько эффективен в плане долголетия, что делает положение попугаевых в этом плане подобными положению приматов надотряде Euarchontoglires (грызуны, зайцеобразные, приматы).

Следует отметить крайнее узкую в таксономическом плане область: если в отряде приматов в настоящее время насчитывается 19 семейств (согласно данным ASM Mammal Diversity Database, v. 1.10), то в отряде попугаеобразных до последнего выделяли всего одно семейство (например, в базе данных Anage). Однако согласно данным Международного союза орнитологов [IOC World Bird List 9.2] в отряде попугаеобразных в настоящее время выделяют три надсемейства (совиные попугаи (Strigopoidea), какаду (Cacatuoidea) и настоящие попугаи (Psittacoidea)). Важно отметить, что, несмотря на всю необычность таксона попугаев и отличие признаков, связанных с долголетием от таковых в других отрядах птиц, отсутствие общей тенденции к долголетию прослеживается и здесь. Большая часть долгоживущих видов (включая чемпионов по долгожительству), относится не к настоящим попугаям, а к более древним сестринским группам Strigopoidea и Cacatuoidea. При этом попугаевые (за малым исключением) не являются хищниками. Попугай, для которого на данный момент показана максимальная ПЖ, не является ни

самой тяжелой среди всех птиц, ни даже самым тяжелым из попугаев (его масса составляет 450 г).

Для некоторых других Australaves (относящихся уже к воробьинообразным), врановым, также показано наличие чрезвычайно развитых когнитивных способностей. Но, к сожалению, данные об исключительной ПЖ (69 лет) есть только для одного вида, черного ворона *Corvus corax* (табл.). При этом этот ворон достаточно крупная птица (вес представителей этого вида превышает 1 кг). При этом врановые больше отвечает "общим для всех птиц" критериям долголетия они более крупные, чем попугаи (но гораздо меньше, чем морские долгоживущие птицы, а также орлы и грифы), и питаются при этом мясом и даже падалью. Для воробьиных же птиц, в том числе характеризующихся развитыми когнитивными способностями (например, скворцов), наличие долгоживущих видов не показано.

Косвенным доказательством героуспеха долгоживущих групп является наличие данных о высокой ПЖ на воле, то есть отбор на долголетие идет уже миллионы лет, а не является новейшей историей. Так, лебеди могут жить до 40 лет на воле, это одна из самых больших ПЖ, зарегистрированная на воле. Также большая ПЖ на воле известна для сов.

В целом, можно сделать вывод, что анализ распределения ПЖ по филогенетическому дереву позвоночных дает возможность выявить и понять основные факторы эволюции долголетия [104]. Кроме того, исследование также демонстрирует эффективность совместного изучения основанной на геномах филогении и характера распределения в таксоне таких параметров, как масса тела, энцефализация и тип питания, для понимания эволюции долголетия Tetrapoda.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИППИ РАН, утвержденного Минобрнауки России.

Вклад авторов. Г.А. Шиловский – концепция работы, написание и редактирование текста статьи, подготовка таблиц и рисунков; Т.С. Путятина – написание и редактирование текста статьи, подготовка таблиц и рисунков. Е.Н. Темерева – критический анализ статьи. Все авторы участвовали в обсуждении текста статьи и внесении исправлений.

Благодарности. Авторы благодарят Гринькова В.Г. за ценные советы в процессе написания статьи.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм. Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Comfort, A. (1979) The biology of senescence, Churchill Livingstone, Edinburgh and London.

2. Austad, S. N. (1997) Why we age, John Wiley and Sons, New York.

3. Finch, C. E. (2009) Update on slow aging and negligible senescence – a mini-review, *Gerontology*, **55**, 307-313, doi: 10.1159/000215589.

4. Medawar, P. B. (1952) *An unsolved problem of biology*, H. C. Lewis & Co LTD, London.

5. Williams, G. C. (1957) Pleiotropy, natural selection and the evolution of senescence, *Evolution*, **11**, 398-411, doi: 10.1111/j.1558-5646.1957.tb02911.x.

6. Kirkwood, T. B. L. (1977) Evolution of ageing, *Nature*, **270**, 301-304, doi: 10.1038/270301a0.

7. Rando, T. A., and Chang, H. Y. (2012) Aging, rejuvenation, and epigenetic reprogramming: resetting the aging clock, *Cell*, **148**, 46-57, doi: 10.1016/j.cell.2012.01.003.

8. Lidsky, P. V., Yuan, J., Rulison, J. M., and Andino-Pavlovsky, R. (2022) Is aging an inevitable characteristic of organic life or an evolutionary adaptation?, *Biochemistry (Moscow)*, **87**, 1413-1445, doi: 10.1134/S0006297922120021.

9. Lidsky, P.V., and Andino, R. (2022) Could aging evolve as a pathogen control strategy?, *Trends Ecol. Evol*. **37**, 1046-1057. doi: 10.1016/j.tree.2022.08.003.

10. Skulachev, M. V., and Skulachev, V. P. (2014) New data on programmed aging – slow phenoptosis, *Biochemistry (Moscow),* **79**, 977-993, doi: 10.1134/S0006297914100010.

11. Skulachev, V. P., Shilovsky, G. A., Putyatina, T. S., Popov, N. A., Markov, A. V, Skulachev, M. V., and Sadovnichii, V. A. (2020) Perspectives of *Homo sapiens* lifespan extension: focus on external or internal resources?, *Aging (Albany NY)*, **12**, 5566-5584, doi: 10.18632/aging.102981.

12. Shilovsky, G. A., Putyatina, T. S., and Markov, A. V. (2022) Evolution of longevity as a species-specific trait in mammals, *Biochemistry (Moscow)*, **87**, 1579-1599, doi: 10.1134/S0006297922120148.

13. Shilovsky G. A., Putyatina T. S., and Markov A. V. (2024) Evolution of longevity in tetrapods: safety is more important than metabolism level, *Biochemistry (Moscow)*, **89**, 322-340. doi: 10.1134/S0006297924020111.

14. Shilovsky, G.A., Putyatina, T.S., Ashapkin, V.V., Rozina, A.A., Lyubetsky, V.A., Minina, E.P., Bychkovskaia, I.B., Markov, A.V., and Skulachev V.P. (2018) Ants as object of gerontological research, *Biochemistry (Moscow)*, **83**, 1489-1503.

15. Shilovsky, G. A., Putyatina, T. S., Markov, A. V., and Skulachev, V. P. (2015) Contribution of quantitative methods of estimating mortality dynamics to explaining mechanisms of aging, *Biochemistry (Moscow)*, **80**, 1547-1559, doi: 10.1134/S0006297915120020.

16. Shilovsky, G. A., Putyatina, T. S., Ashapkin, V. V., Luchkina, O. S., and Markov, A. V. (2017) Coefficient of variation of lifespan across the tree of life: is it a signature of programmed aging?, *Biochemistry (Moscow)*, **82**, 1480-1492, doi: 10.1134/S0006297917120070.

17. Shilovsky, G.A., and Seliverstov, A.V. (2023) Demographic indicators of probability models, *Adv. Gerontol*., **13**, 164-177. doi: 10.1134/S2079057024600307.

18. Healy, K., Guillerme, T., Finlay, S., Kane, A., Kelly, S.B., McClean, D., Kelly, D.J., Donohue, I., Jackson, A.L., and Cooper, N. (2014) Ecology and mode-of-life explain lifespan variation in birds and mammals, *Proc. Biol. Sci*., **281**, 20140298. doi: 10.1098/rspb.2014.0298.

19. Bilinski, T., Bylak, A., Kukuła, K., and Zadrag-Tecza, R. (2021) Senescence as a trade-off between successful land colonisation and longevity: critical review and analysis of a hypothesis, *PeerJ*, **9**, e12286, https://doi.org/10.7717/peerj.12286.

20. Ricklefs, R.E.(2010) Life-history connections to rates of aging in terrestrial vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*., **107**, 10314-10319. doi: 10.1073/pnas.1005862107.

21. Travin, D.Y., and Feniouk, B.A. (2016) Aging in birds, *Biochemistry (Moscow)*, **81**, 1558-1563. doi: 10.1134/S0006297916120178.

22. Harper, J.M., and Holmes, D.J. (2021) New perspectives on avian models for studies of basic aging processes, *Biomedicines*, **9**, 649. doi: 10.3390/biomedicines9060649.

23. Moreira, M. O., Qu, Y. F., and Wiens, J. J. (2021) Large-scale evolution of body temperatures in land vertebrates, *Evol. Lett*., **5**, 484-494, doi: 10.1002/evl3.249.

24. Yuan, R., Hascup, E., Hascup, K., and Bartke, A. (2023) Relationships among development, growth, body size, reproduction, aging, and longevity - trade-offs and pace-of-life, *Biochemistry (Moscow)*, **88**, 1692-1703. doi: 10.1134/S0006297923110020.

25. Sacher, G. A. (1968) Molecular versus systemic theories on the genesis of ageing, *Exp. Gerontol*., **3**, 265-271, https://doi.org/10.1016/0531-5565(68)90011-9.

26. Martin, F. J., Amode, M. R., Aneja, A., Austine-Orimoloye, O., Azov, A. G., Azov, A.G., Barnes, I., Becker, A., Bennett, R., Berry, A., Bhai, J., Bhurji, S.K., Bignell, A., Boddu, S., Branco Lins, P.R., Brooks, L., Ramaraju, S.B., Charkhchi, M., Cockburn, A., Da Rin Fiorretto, L., Davidson, C., Dodiya, K., Donaldson, S., El Houdaigui, B., El Naboulsi, T., Fatima, R., Giron, C.G., Genez, T., Ghattaoraya, G.S., Martinez, J.G., Guijarro, C., Hardy, M., Hollis, Z., Hourlier, T., Hunt, T., Kay, M., Kaykala, V., Le, T., Lemos, D., Marques-Coelho, D., Marugán, J.C., Merino, G.A., Mirabueno, L.P., Mushtaq, A., Hossain, S.N., Ogeh, D.N., Sakthivel, M.P., Parker, A., Perry, M., Piližota, I., Prosovetskaia, I., Pérez-Silva, J.G., Salam, A.I.A., Saraiva-Agostinho, N., Schuilenburg, H., Sheppard, D., Sinha, S., Sipos, B., Stark, W., Steed, E., Sukumaran, R., Sumathipala, D., Suner, M.M., Surapaneni, L., Sutinen, K., Szpak, M., Tricomi, F.F., Urbina-Gómez, D., Veidenberg, A., Walsh, T.A., Walts, B., Wass, E., Willhoft, N., Allen, J., Alvarez-Jarreta, J., Chakiachvili, M., Flint, B., Giorgetti, S., Haggerty, L., Ilsley, G.R., Loveland, J.E., Moore, B., Mudge, J.M., Tate, J., Thybert, D., Trevanion, S.J., Winterbottom, A., Frankish, A., Hunt, S.E., Ruffier, M., Cunningham, F., Dyer, S., Finn, R.D., Howe, K.L., Harrison, P.W., Yates, A.D., and Flicek, P.(2023) Ensembl 2023, *Nucleic Acids Res*., **51**, 933-941, doi: 10.1093/nar/gkac958.

27. Sangster, G., Braun, E.L., Johansson, U.S., Kimball, R.T., Mayr, G., and Suh, A. (2022). Phylogenetic definitions for 25 higher-level clade names of birds, *Avian Research*, **13**, 100027. doi:10.1016/j.avrs.2022.100027.

28. Stiller, J., Feng, S., Chowdhury, A.A., Rivas-González, I., Duchêne, D.A., Fang, Q., Deng, Y., Kozlov, A., Stamatakis, A., Claramunt, S., Nguyen, J.M.T., Ho S.Y.W., Faircloth, B.C., Haag, J., Houde, P., Cracraft, J., Balaban, M., Mai, U., Chen, G., Gao, R., Zhou, C., Xie, Y., Huang, Z., Cao, Z., Yan, Z., Ogilvie, H.A., Nakhleh, L., Lindow, B., Morel, B., Fjeldså, J., Hosner, PA., da Fonseca, RR., Petersen, B., Tobias, J.A., Székely, T., Kennedy, J.D., Reeve, A.H., Liker, A., Stervander, M., Antunes, A., Tietze, D.T., Bertelsen, M.F., Lei, F., Rahbek, C., Graves, G.R., Schierup, M.H., Warnow, T., Braun, E.L., Gilbert, M.T.P., Jarvis, E.D., Mirarab, S., and Zhang, G. (2024) Complexity of avian evolution revealed by family-level genomes, *Nature*, **629**, 851-860. doi: 10.1038/s41586-024-07323-1.

29. De Magalhães, J. P., and Costa, J. (2009) A database of vertebrate longevity records and their relation to other life–history traits, *J. Evol. Biol*., **22**, 1770-1774, doi: 10.1111/j. 1420-9101.2009.01783.x.

30. Jones, O. R., Scheuerlein, A., Salguero-Gómez, R., Camarda, C. G., Schaible, R., Schaible, R., Casper, B.B., Dahlgren, J.P., Ehrlén, J., García, M.B., Menges, E., Quintana-Ascencio, P.F., Caswell, H., Baudisch, A., and Vaupel, J.W. (2014) Diversity of ageing across the tree of life, *Nature*, **505**, 169-173, doi: 10.1038/nature12789.

31. Winder, L.A., Simons, M.J.P., and Burke, T. (2025) No evidence for a trade-off between reproduction and survival in a meta-analysis across birds, *Elife*, **12**, RP87018. doi: 10.7554/eLife.87018.

32. O'Connor, J.K., Chiappe, L.M., Chuong, C.M., Bottjer, D.J., and You, H. (2012) Homology and potential cellular and molecular mechanisms for the development of unique feather morphologies in early birds, *Geosciences (Basel)*, **2**, 157-177. doi: 10.3390/geosciences2030157.

33. Butler, P.J. (2016) The physiological basis of bird flight, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, **371**, 20150384. doi: 10.1098/rstb.2015.0384.

34. Cao, T., and Jin, J.P. (2020) Evolution of flight muscle contractility and energetic efficiency. *Front. Physiol*., **11**, 1038. doi: 10.3389/fphys.2020.01038.

35. Frongia, G.N., Naitana, S., Farina, V., Gadau, S.D., Stefano, M.D., Muzzeddu, M., Leoni, G., and Zedda, M. (2021) Correlation between wing bone microstructure and different flight styles: The case of the griffon vulture (*Gyps fulvus*) and greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*), *J. Anat*., **239**, 59-69. doi: 10.1111/joa.13411.

36. Hedenström, A., Norevik, G., Warfvinge, K., Andersson, A., Bäckman, J., and Åkesson, S. (2016) Annual 10-Month aerial life phase in the common swift *Apus apus*, *Curr. Biol*., **26**, 3066-3070. doi: 10.1016/j.cub.2016.09.014.

37. Potier, S., Duriez, O., Cunningham, G.B., Bonhomme, V., O'Rourke, C., Fernández-Juricic, E., and Bonadonna, F. (2018) Visual field shape and foraging ecology in diurnal raptors, *J. Exp. Biol.,* **221**(Pt 14): jeb177295. doi: 10.1242/jeb.177295.

38. Williams, H.J., Shepard, E.L.C, Holton, M.D., Alarcón, P.A.E, Wilson, R.P., and Lambertucci, S.A. (2020) Physical limits of flight performance in the heaviest soaring bird, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **117**, 17884-17890. doi: 10.1073/pnas.1907360117.

39. Pan, S., Lin, Y., Liu, Q., Duan, J., Lin, Z., Wang, Y., Wang, X., Lam, SM., Zou, Z., Shui, G., Zhang, Y., Zhang, Z., and Zhan, X. (2019) Convergent genomic signatures of flight loss in birds suggest a switch of main fuel, *Nat. Commun*., **10**, 2756. doi: 10.1038/s41467-019-10682-3.

40. Kuhl, H., Frankl-Vilches, C., Bakker, A., Mayr, G., Nikolaus, G., Boerno. S.T., Klages, S., Timmermann, B., and Gahr, M. (2021) An unbiased molecular approach using 3'-UTRs resolves the avian family-level tree of life, *Mol. Biol. Evol*., **38**, 108-127. doi: 10.1093/molbev/msaa191.

41. Holmes, D.J., and Austad, S.N. (1995) Birds as animal models for the comparative biology of aging: a prospectus, *J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci*., **50**, 59–66.

42. Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., Hayward, M.W., Kerley, G.I., Levi, T., Lindsey, P.A., Macdonald, D.W., Malhi, Y., Painter, L.E., Sandom,

C.J., Terborgh, J., and Van Valkenburgh, B. (2015) Collapse of the world's largest herbivores, *Sci. Adv*., **1**, e1400103, doi: 10.1126/sciadv.1400103.

43. Sepp, T., McGraw, K.J., Kaasik, A., and Giraudeau, M. (2018) A review of urban impacts on avian life-history evolution: Does city living lead to slower pace of life?, *Glob. Chang. Biol*., **24**,1452-1469. doi: 10.1111/gcb.13969.

44. Fraser, D., Villasenor, A., Toth, A. B., Balk, M. A., Eronen, J. T., Andrew Barr, W., Behrensmeyer, A.K., Davis, M., Du, A., Tyler Faith, J., Graves, G.R., Gotelli, N.J., Jukar, A.M., Looy, C.V., McGill, B.J., Miller, J.H., Pineda-Munoz, S., Potts, R., Shupinski, A.B., Soul, L.C., and Kathleen Lyons, S. (2022) Late quaternary biotic homogenization of North American mammalian faunas, *Nat. Commun*., **13**, 3940, doi: 10.1038/s41467-022-31595-8.

45. Reinke, B. A., Cayuela, H., Janzen, F. J., Lemaître, J. F., Gaillard, J. M., Lawing, A. M., Iverson, J. B., Christiansen, D. G., Martínez-Solano, I., Sánchez-Montes, G., Gutiérrez-Rodríguez, J., Rose, F. L., Nelson, N., Keall, S., Crivelli, A. J., Nazirides, T., Grimm-Seyfarth, A., Henle, K., et al. (2022) Diverse aging rates in ectothermic tetrapods provide insights for the evolution of aging and longevity, *Science*, **376**, 1459-1466, doi: 10.1126/science.abm0151.

46. Cho, Y.S., Jun, J.H., Kim, J.A., Kim, H.M., Chung, O., Kang, S.G., Park, J.Y., Kim, H.J., Kim, S., Kim, H.J., Jang, J.H., Na, K.J., Kim, J., Park, S.G., Lee, H.Y., Manica, A., Mindell, D.P., Fuchs, J., Edwards, J.S., Weber, J.A., Witt, C.C., Yeo, J.H., Kim, S., and Bhak, J. (2019) Raptor genomes reveal evolutionary signatures of predatory and nocturnal lifestyles, *Genome Biol*., **20**, 181. doi: 10.1186/s13059-019-1793-1.

47. Zhou, C., Jin, J., Peng, C., Wen, Q., Wang, G., Wei, W., Jiang, X., Price, M., Cui, K., Meng, Y., Song, Z., Li, J., Zhang, X., Fan, Z, and Yue, B. (2019) Comparative genomics sheds light on the predatory lifestyle of accipitrids and owls, *Sci. Rep*., **9**, 2249. doi: 10.1038/s41598-019-38680-x.

48. Espíndola-Hernández, P., Mueller, J.C., Carrete, M., Boerno, S., and Kempenaers, B. (2020) Genomic evidence for sensorial adaptations to a nocturnal predatory lifestyle in owls, *Genome Biol. Evol*., **12**, 1895-1908. doi: 10.1093/gbe/evaa166.

49. Wu, L., Jiao, X., Zhang, D., Cheng, Y., Song, G., Qu, Y., and Lei, F. (2021) Comparative genomics and evolution of avian specialized traits, *Curr. Genomics*, **22**, 496-511. doi: 10.2174/1389202923666211227143952.

50. Zhou, C., Wang, G., Yu, H., Geng, Y., Wu, W., Tu, H., Price, M., Fan, Z., Meng, Y., and Yue, B. (2019) Genome-wide analysis reveals the genomic features of the turkey vulture (*Cathartes aura*) as a scavenger, *Mol. Genet. Genomics*, **294**, 679-692. doi: 10.1007/s00438-019-01541-3.

51. Zou, D., Tian, S., Zhang, T., Zhuoma, N., Wu, G., Wang, M., Dong, L., Rossiter, S.J., and Zhao H. (2021) Vulture genomes reveal molecular adaptations underlying obligate scavenging and low levels of genetic diversity, *Mol. Biol. Evol*., **38**, 3649-3663. doi: 10.1093/molbev/msab130.

52. Fowler, D.W., Freedman, E.A., and Scannella, J.B. (2009) Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique, *PLoS One*, **4**, e7999. doi: 10.1371/journal.pone.0007999.

53. Çakar, B., Bulut, EÇ., Kahvecioglu, O., Günay, E., Ruzhanova-Gospodinova, IS., and Szara, T. (2024) Bill shape variation in selected species in birds of prey, *Anat. Histol. Embryol*., **53**, e13085. doi: 10.1111/ahe. 13085.

54. van Heteren, A.H., Wroe, S., Tsang, L.R., Mitchell, D.R., Ross, P., Ledogar, J.A., Attard, M.R.G., Sustaita, D., Clausen, P., Scofield, R.P., and Sansalone, G. (2021) New Zealand's extinct giant raptor (*Hieraaetus moorei*) killed like an eagle, ate like a condor, *Proc. Biol. Sci.*, **288**, 20211913. doi: 10.1098/rspb.2021.1913.

55. Tsang, L.R., Wilson, L.A.B., Ledogar, J., Wroe, S., Attard, M., and Sansalone, G. (2019) Raptor talon shape and biomechanical performance are controlled by relative prey size but not by allometry, *Sci. Rep*., **9**, 7076. doi: 10.1038/s41598-019-43654-0.

56. Chung, O., Jin, S., Cho, Y.S., Lim, J., Kim, H., Jho, S., Kim, H.M., Jun, J., Lee, H., Chon, A., Ko, J., Edwards, J., Weber, J.A., Han, K., O'Brien, S.J., Manica, A., Bhak, J., and Paek, W.K. (2015) The first whole genome and transcriptome of the cinereous vulture reveals adaptation in the gastric and immune defense systems and possible convergent evolution between the Old and New World vultures, *Genome Biol*., **16**, 215. doi: 10.1186/s13059-015-0780-4.

57. Ives, A.M., Brenn-White, M., Buckley, J.Y., Kendall, C.J., Wilton, S., and Deem, S.L.(2022) A global review of causes of morbidity and mortality in free-living vultures, *Ecohealth*, **19**, 40-54. doi: 10.1007/s10393-021-01573-5.

58. Restrepo-Cardona, J.S., Parrado, M.A., Vargas, F.H., Kohn, S., Sáenz-Jiménez, F., Potaufeu, Y., and Narváez, F. (2022) Anthropogenic threats to the Vulnerable Andean Condor in northern South America, *PLoS One*, **17**, e0278331. doi: 10.1371/journal.pone.0278331.

59. Young, A.M., Hobson, E.A., Lackey, L.B., and Wright, T.F. (2012) Survival on the ark: life history trends in captive parrots, *Anim. Conserv*., **15**, 28-53. doi: 10.1111/j.1469-1795.2011.00477.x.

60. Wirthlin, M., Lima, N.C.B., Guedes, R.L.M., Soares, A.E.R., Almeida, L.G.P., Cavaleiro, N.P., Loss de Morais, G., Chaves, A.V., Howard, J.T., Teixeira, M.M., Schneider, P.N., Santos, F.R., Schatz, M.C., Felipe, M.S., Miyaki, C.Y., Aleixo, A., Schneider, M.P.C., Jarvis, E.D.,

Vasconcelos, A.T.R., Prosdocimi, F., and Mello, C.V. (2018) Parrot genomes and the evolution of heightened longevity and cognition, *Curr. Biol*., **28**, 4001-4008.e7. doi: 10.1016/j.cub.2018.10.050.

61. Rössler, T., and Auersperg, A.M. (2023) Recent developments in parrot cognition: a quadrennial update, *Anim. Cogn*., **26**, 199-228. doi: 10.1007/s10071-022-01733-2.

62. Jiménez-Ortega, D., Kolm, N., Immler, S., Maklakov, A.A., and Gonzalez-Voyer, A. (2020) Long life evolves in large-brained bird lineages, *Evolution*, **74**, 2617-2628. doi: 10.1111/evo.14087.

63. Ksepka, D. T., Balanoff, A. M., Smith, N. A., Bever, G. S., Bhullar, B. S., Bourdon, E., Braun, E. L., Burleigh, J. G., Clarke, J. A., Colbert, M. W., Corfield, J. R., Degrange, F. J., De Pietri, V. L., Early, C. M., Field, D. J., Gignac, P. M., Gold, M. E. L., Kimball, R. T., Kawabe, S., Lefebvre, L., Marugán-Lobón, J., Mongle, C. S., Morhardt, A., Norell, M. A., Ridgely, R. C., Rothman, R. S., Scofield, R. P., Tambussi, C. P., Torres, C. R., van Tuinen, M., Walsh, S. A., Watanabe, A., Witmer, L. M., Wright, A. K., Zanno, L. E., Jarvis, E. D., and Smaers, J. B. (2020) Tempo and pattern of avian brain size evolution, *Curr. Biol*., **30**, 2026-2036.e3, doi: 10.1016/j.cub.2020.03.060.

64. Smeele, S.Q., Conde, D.A., Baudisch, A., Bruslund, S., Iwaniuk, A., Staerk, J., Wright, T.F., Young, A.M., McElreath, M.B., and Aplin, L. (2022) Coevolution of relative brain size and life expectancy in parrots, *Proc. Biol. Sci*., **289**; 20212397. doi: 10.1098/rspb.2021.2397.

65. Domínguez-de-Barros, A., Sifaoui, I., Borecka, Z., Dorta-Guerra, R., Lorenzo-Morales, J., Castro-Fuentes, R., and Córdoba-Lanús, E. (2023) An approach to the effects of longevity, sexual maturity, and reproduction on telomere length and oxidative stress in different Psittacidae species, *Front. Genet*., **14**, 1156730. doi: 10.3389/fgene.2023.1156730.

66. Matsuda, Y, and Makino, T. (2024) Comparative genomics reveals convergent signals associated with the high metabolism and longevity in birds and bats, *Proc. Biol. Sci*., **291**, 20241068. doi: 10.1098/rspb.2024.1068.

67. Hernandez-Brito, D., Carrete, M., Popa-Lisseanu, A. G., Ibanez, C., and Tella, J. L. (2014) Crowding in the city: losing and winning competitors of an invasive bird, *PLoS One*, **9**, e100593, doi: 10.1371/journal.pone.0100593.].

68. Dickinson, E., Young, M.W., Tanis, D., and Granatosky, M.C. (2023) patterns and factors influencing parrot (Order: Psittaciformes) success in establishing thriving naturalized populations within the contiguous United States, *Animals (Basel)*., **13**, 2101. doi: 10.3390/ani13132101.

69. Ströckens, F., Neves, K., Kirchem, S., Schwab, C., Herculano-Houzel, S., and Güntürkün, O. (2022) High associative neuron numbers could drive cognitive performance in corvid species, *J. Comp. Neurol*., **530**,1588-1605. doi: 10.1002/cne.25298.

70. Oliveros, C. H., Field, D.J., Ksepka, D.T., Barker, F.K., Aleixo, A., Andersen, M.J., Alström, P., Benz, B.W., Braun, E.L., Braun, M.J., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Chesser, R.T., Claramunt, S., Cracraft, J., Cuervo, A.M., Derryberry, E.P., Glenn, T.C., Harvey, M.G., Hosner, P.A., Joseph, L., Kimball, R.T., Mack, A.L., Miskelly, C.M., Peterson, A.T., Robbins, M.B., Sheldon, F.H., Silveira, L.F., Smith, B.T., White, N.D., Moyle, R.G., and Faircloth, B.C. (2019) Earth history and the passerine superradiation, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **116**, 7916–7925. doi: 10.1073/pnas.1813206116.

71. Meier, C., Sepehri, P., and Kelly, D.M. (2021) Age affects pigeons' (*Columba livia*) memory capacity but not representation of serial order during a locomotor sequential-learning task, *Sci. Rep*., **11**, 17162. doi: 10.1038/s41598-021-96360-1.

72. O'Donoghue, E., and Wasserman, E.A. (2021) Pigeons proficiently switch among four tasks without cost, *J. Exp. Psychol. Anim. Learn. Cogn*., **47**, 150-162. doi: 10.1037/xan0000287.

73. Flaim, M., and Blaisdell, A.P. (2024) Evidence for a general cognitive structure in pigeons (*Columba livia*), *Anim. Cogn*., **27**, 74. doi: 10.1007/s10071-024-01912-3.

74. Kverková, K., Marhounová, L., Polonyiová, A., Kocourek, M., Zhang, Y., Olkowicz, S., Straková, B., Pavelková, Z., Vodička, R., Frynta, D., and Němec, P. (2022) The evolution of brain neuron numbers in amniotes, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **119**, e2121624119. doi: 10.1073/pnas.2121624119.

75. Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R.K., Porteš, M., Fitch, W.T., Herculano-Houzel, S., and Němec, P. (2016) Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **113**, 7255-60. doi: 10.1073/pnas.1517131113.

76. Watanabe, A., Balanoff, A.M., Gignac, P.M., Gold, M.E.L., and Norell, M.A. (2021) Novel neuroanatomical integration and scaling define avian brain shape evolution and development, *Elife*, **10**, e68809. doi: 10.7554/eLife.68809.

77. Sol, D., Olkowicz, S., Sayol, F., Kocourek, M., Zhang, Y., Marhounová, L., Osadnik, C., Corssmit, E., Garcia-Porta, J., Martin, T.E., Lefebvre, L., and Němec, P. (2022) Neuron numbers link innovativeness with both absolute and relative brain size in birds, *Nat. Ecol. Evol*., **6**, 1381-1389.

78. Forcellati, M.R., Green, T.L., and Watanabe, A. (2024) Brain shapes of large-bodied, flightless ratites (Aves: Palaeognathae) emerge through distinct developmental allometries, *R. Soc. Open Sci*., **11**, 240765. doi: 10.1098/rsos.240765.

79. Kocourek, M., Zhang, Y., Sandberg, L., Stehlík, P., Polonyiová, A., Olkowicz, S., Straková, B., Pavelková, Z., Hájek, T., Kušta, T., Lučan, R.K., Kverková, K., and Němec, P. (2025) Cellular scaling rules for brains of the galliform birds (Aves, Galliformes) compared to those of songbirds and parrots: Distantly related avian lineages have starkly different neuronal cerebrotypes, *Brain Behav. Evol*., 1-28. doi: 10.1159/000545417.

80. Jaeger, A., Lecomte, V.J., Weimerskirch, H., Richard, P., and Cherel, Y. (2010) Seabird satellite tracking validates the use of latitudinal isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean, *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, **24**, 3456-3460. doi: 10.1002/rcm.4792.

81. Lecomte, V.J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., Gaillard, M., Trouvé, C., Besson, D., Chastel, O., and Weimerskirch, H. (2010) Patterns of aging in the long-lived wandering albatross, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **107**, 6370-6375. doi: 10.1073/pnas.0911181107.

82. Costantini, D., Meillère, A., Carravieri, A., Lecomte, V., Sorci, G., Faivre, B., Weimerskirch, H., Bustamante, P., Labadie, P., Budzinski, H., and Chastel, O. (2014) Oxidative stress in relation to reproduction, contaminants, gender and age in a long-lived seabird, *Oecologia*, **175**, 1107-1116. doi: 10.1007/s00442-014-2975-x.

83. Jaeger, A., Goutte, A., Lecomte, V.J., Richard, P., Chastel, O., Barbraud, C., and Weimerskirch, H. (2014) Age, sex, and breeding status shape a complex foraging pattern in an extremely long-lived seabird, *Ecology*, **95**, 2324-2333. doi: 10.1890/13-1376.1.

84. Criscuolo, F., Dobson, F.S., and Schull, Q. (2021) The influence of phylogeny and life history on telomere lengths and telomere rate of change among bird species: A meta-analysis, *Ecol. Evol*., **11**, 12908-12922. doi: 10.1002/ece3.7931.

85. Dobson, F.S., Schull, Q., and Criscuolo, F. (2022) Two aspects of longevity are associated with rates of loss of telomeres in birds, *Ecol. Evol*., **12**, e9364. doi: 10.1002/ece3.9364.

86. Gatt, M.C., Versteegh, M., Bauch, C., Tieleman, B.I., Granadeiro, J.P., and Catry, P. (2021) Costs of reproduction and migration are paid in later return to the colony, not in physical condition, in a long-lived seabird, *Oecologia*, **195**, 287-297. doi: 10.1007/s00442-020-04775-w.

87. Bauch, C., Gatt, M.C., Granadeiro, J.P., Verhulst, S., and Catry, P. (2020) Sex-specific telomere length and dynamics in relation to age and reproductive success in Cory's shearwaters, *Mol. Ecol*., **29**, 1344-1357. doi: 10.1111/mec.15399.

88. McCully, F.R, Weimerskirch, H., Cornell, S.J., Hatchwell, B.J., Cairo, M., and Patrick, S.C. (2022) Partner intrinsic characteristics influence foraging trip duration, but not coordination of care in wandering albatrosses *Diomedea exulans*, *Ecol. Evol*., **12**, e9621. doi: 10.1002/ece3.9621.

89. Xia, C., and Møller, A.P. (2021) Linking the maximum reported life span to the aging rate in wild birds, *Ecol. Evol*., **11**, 5682-5689. doi: 10.1002/ece3.7471.

90. Delhaye, J., Salamin, N., Roulin, A., Criscuolo, F., Bize, P., and Christe, P. (2016) Interspecific correlation between red blood cell mitochondrial ROS production, cardiolipin content and longevity in birds, *Age (Dordr.)*, **38**, 433-443, doi: 10.1007/s11357-016-9940-z.

91. Vágási, C.I., Vincze, O., Pătraş, L., Osváth, G., Pénzes, J., Haussmann, M.F., Barta, Z., and Pap, P.L. (2019) Longevity and life history coevolve with oxidative stress in birds, *Funct. Ecol*., **33**, 152-161. doi: 10.1111/1365-2435.13228.

92. Castiglione, G.M., Xu, Z., Zhou, L., and Duh, E.J. (2020) Adaptation of the master antioxidant response connects metabolism, lifespan and feather development pathways in birds, *Nat. Commun*., **11**, 2476. doi: 10.1038/s41467-020-16129-4.

93. Galván, I., Naudí, A., Erritzøe, J., Møller, A.P., Barja, G., and Pamplona, R. (2015) Long lifespans have evolved with long and monounsaturated fatty acids in birds, *Evolution*, **69**, 2776-84. doi: 10.1111/evo.12754.

94. Kumar, S.A., Albrecht, T., Kauzál, O., and Tomášek, O. (2021) No evidence for trade-offs between lifespan, fecundity, and basal metabolic rate mediated by liver fatty acid composition in birds, *Front. Cell. Dev. Biol*., **9**, 638501. doi: 10.3389/fcell.2021.638501

95. Omotoso, O., Gladyshev, V. N., and Zhou, X. (2021) Lifespan extension in long-lived vertebrates rooted in ecological adaptation, *Front. Cell. Dev. Biol*., **9**, 704966, doi:10.3389/fcell.2021.704966.

96. Rafikova, E., Nemirovich-Danchenko, N., Ogmen, A., Parfenenkova, A., Velikanova, A., Tikhonov, S., Peshkin, L., Rafikov, K., Spiridonova, O., Belova, Y., Glinin, T., Egorova, A., and Batin, M. (2023) Open Genes – a new comprehensive database of human genes associated with aging and longevity, *Nucleic Acids Res*., gkad712, doi: 10.1093/nar/gkad712.

97. Tyshkovskiy, A., Ma, S., Shindyapina, A.V., Tikhonov, S., Lee, S.G., Bozaykut, P., Castro, J.P., Seluanov, A., Schork, N.J., Gorbunova, V., Dmitriev, S.E., Miller, R.A., amd Gladyshev, V.N. (2023) Distinct longevity mechanisms across and within species and their association with aging, *Cell*, **186**, 2929-2949.e20. doi: 10.1016/j.cell.2023.05.002.

98. Vyssokikh, M. Y., Holtze, S., Averina, O. A, Lyamzaev, K. G., Panteleeva, A. A., Marey, M. V., Zinovkin, R. A., Severin, F. F., Skulachev, M. V., Fasel, N., Hildebrandt, T. B., and Skulachev, V. P. (2020) Mild depolarization of the inner mitochondrial membrane is a crucial component of an antiaging program, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **117**, 64916501, doi: 10.1073/pnas.1916414117.

99. Skulachev, V.P., Vyssokikh, M.Y., Chernyak, B.V., Mulkidjanian, A.Y., Skulachev, M.V., Shilovsky, G.A., Lyamzaev, K.G., Borisov, V.B., Severin, F.F., and Sadovnichii, V.A.

(2023) Six functions of respiration: isn't it time to take control over ROS production in mitochondria, and aging along with it?, *Int. J. Mol. Sci*., **24**, 12540. doi: 10.3390/ijms241612540.

100. Chesnokov, M.S., Mamedova, A.R., Zhivotovsky, B., and Kopeina, G.S. (2024) A matter of new life and cell death: programmed cell death in the mammalian ovary, *J. Biomed. Sci*., **31**: 31. doi: 10.1186/s12929-024-01017-6.

101. Parnell, A.J., Washington, A.L., Mykhaylyk, O.O., Hill, C.J., Bianco, A., Burg, S.L., Dennison, A.J., Snape, M., Cadby, A.J., Smith, A., Prevost, S., Whittaker, D.M., Jones, R.A., Fairclough, J.P., and Parker, A.R. (2015) Spatially modulated structural colour in bird feathers, *Sci*. *Rep*., **5**, 18317. doi: 10.1038/srep18317.

102. Szép, T., Dobránszky, J., Møller, A.P., Dyke, G., and Lendvai, Á.Z. (2019) Older birds have better feathers: A longitudinal study on the long-distance migratory Sand Martin, *Riparia riparia*, *PLoS One*, **14**, e0209737. doi: 10.1371/journal.pone.0209737.

103. Greenwold, M.J., Bao, W., Jarvis, E.D., Hu, H., Li, C., Gilbert, M.T., Zhang, G., and Sawyer, R.H. (2014) Dynamic evolution of the alpha (α) and beta (β) keratins has accompanied integument diversification and the adaptation of birds into novel lifestyles, *BMC Evol. Biol*., **14**, 249. doi: 10.1186/s12862-014-0249-1.

104. Tsuboi, M., van der Bijl, W., Kopperud, B. T., Erritzøe, J., Voje, K. L., Kotrschal, A., Yopak, K. E, Collin, S. P., Iwaniuk, A. N., and Kolm, N. (2018) Breakdown of brain-body allometry and the encephalization of birds and mammals, *Nat. Ecol. Evol*., **2**, 1492-1500, doi: 10.1038/s41559-018-0632-1.

PHYLOGENY AND LONGEVITY IN BIRDS

Gregory A. Shilovsky[1,2,3*,] Tatyana S. Putyatina[1], Elena N. Temereva[1]

[1]Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, 119234 Moscow, Russia

[2]Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, 119991 Moscow, Russia;

[3]Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, 127051 Moscow, Russia

e-mail: gregory_sh@list.ru; grgerontol@gmail.com

Received

Revised

Accepted

In continuation of the work on different groups of animals, we conducted a comparative analysis of the traits of gerontological success that contribute to longevity in birds, including body weight, type of nutrition and encephalization. Traits associated with longevity in birds are fundamentally different from those in flying mammals (bats). Almost all long-lived land birds (Telluraves) are carnivores (predators or even scavengers). A long-lived bird should also be relatively heavy, with a mass exceeding 1-3 kg. The exception are long-lived parrots, whose weight, with a few exceptions, ranges from 400 to 850 g. The complexity of the brain in birds due to singing is quite specific and is more likely an adaptation associated with reproductive success, rather than gerontological. The evolutionary patterns of aging are further explained by protective phenotypes and life history strategies. Many long-lived birds are found in the Elementaves clade (among species that can live in near-water environments and obtain food in water). The longest-lived of these (frigatebirds and albatrosses) can live up to 70 years. Apparently, the ability to fly for long periods and to obtain food by diving into and taking off from the water is an effective factor in gerontological success. In general, the different ways of achieving longevity in birds are consistent with the peculiarities of the ecology of long-lived endotherms, including the degree of development of the ability to fly, which is one of the best means of protection. The article also discusses mathematical indicators used to assess the predisposition to longevity in different bird species, including mortality rates and the coefficient of variation in lifespan. The emergence of long-lived species often occurs through early separation from a group of extremely evolutionarily successful but short-lived species. This phenomenon is observed in birds, when the order Psittaciformes separated from the group Psittacopasserae and the family Corvidae separated from the order Passeriformes. More than a third of the top 20 long-lived birds are parrots, which are not characterized by either an increased ability to fly or a significant body mass. Birds with developed cognitive abilities (corvids, parrots) live longer than their less "intelligent" relatives. For those that separated from passerines later, this influence is less and less: among corvids, only one species, the raven Corvus corax, has a long lifespan (69 years), and for starlings that did not separate, an increased lifespan was not shown at all. In general, it must be recognized that, despite the large number of long-lived species (the Anage database reports 21 species whose lifespan exceeds 50 years), the evolution of birds as a whole does not go in the direction of increasing lifespan.

KEYWORDS: evolution, longevity, aging, birds, lifespan, biogerontology, geroscience, oxidative stress

Abbreviations used: LS - lifespan

* To whom correspondence should be addressed

Сведения об авторах:

Шиловский Григорий Александрович – кбн, научный сотрудник НИИ физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Адрес: 119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 40, Тел.: 8(495)939-27-48. E-mail: gregory_sh@list.ru

Путятина Татьяна Сергеевна — кбн, старший научный сотрудник биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова. Адрес: 119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет МГУ. Тел.: 8(495) 939-35-01. E-mail: tsergput@gmail.com

Темерева Елена Николаевна – дбн, профессор, заведующий кафедрой биологической эволюции биологический факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова Адрес: 119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Тел.: 8(495) 939-35-01. E-mail: temereva@mail.ru