

## БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

УДК 574.3:57.017.647:57.018.42

### БИОРИТМЫ РОСТА ПРЕСНОВОДНОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ *Margaritifera margaritifera* (BIVALVIA, MARGARITIFERIDAE). ПОПУЛЯЦИЯ Р. СЮСКЮЯНЬОКИ (КАРЕЛИЯ)

© 2018 г. А. А. Зотин<sup>а,\*</sup>, Е. П. Иешко<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН  
119334 Москва, ул. Вавилова 26, Россия

<sup>б</sup>Институт биологии КарНЦ РАН  
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, Россия

\*E-mail: aazotin@mail.ru

Поступила в редакцию 19.02.2017 г.  
Окончательный вариант получен 03.04.2017 г.

Показано, что индивидуальный линейный рост пресноводного двустворчатого моллюска *Margaritifera margaritifera* в р. Сюскюяньоки сопровождается закономерными биоритмами. Периоды биоритмов, также как и коэффициенты замедления роста, широко варьируют и различаются у разных особей. Периоды биоритмов в индивидуальном онтогенезе приблизительно постоянны. Средние значения коэффициентов замедления роста и периодов не зависят от биотопа и равны  $0.114 \pm \pm 0.003 \text{ год}^{-1}$  и  $3.88 \pm 0.06$  лет соответственно. Обсуждается возможность термодинамической природы биоритмов.

**Ключевые слова:** рост, биоритмы, двустворчатые моллюски, *Margaritifera margaritifera*

**DOI:** 10.1134/S047514501801007X

#### ВВЕДЕНИЕ

С термодинамических позиций живые системы можно рассматривать как неравновесные диссипативные структуры (Prigogine, Nicolis, 1971; Зотин А.И., 1976; Naken, 1978; Зотин А.А., 2012). В таких структурах любой процесс, сопровождаемый избыточной диссипацией энергии, характеризуется ритмами, каждый из которых связан с определенным стационарным состоянием (Prigogine, 1972; Малек-Мансур и др., 1980).

Одним из таких процессов для биологических систем является рост. При исследовании роста выявляется от 1 до 3 биоритмов в зависимости от характерного времени процесса (Зотин А.А., 2009; Зотин А.А., Клейменов, 2012, 2013).

Так, при ежесуточных измерениях у многих видов животных выявлены биоритмы роста с периодом около 2 нед. (Сипачев, 1970). Для промежутков времени, сопоставимых с продолжительностью жизни, описаны 2 биоритма удельной скорости роста, один из которых мы связываем с текущим стационарным состоянием живой системы, другой — с конечным стационарным состоянием, к которому организм стремится на протяжении всей жизни (Зотин А.И., 1974; Зотин А.И., Зотина, 1993; Zotin, Zotin, 1996, 1997).

Выявление биоритмов роста сталкивается с определенными трудностями, связанными с не-

обходимостью изучения большого периода онтогенеза с частотой измерений, позволяющий надежно выявлять биоритм (период между измерениями должен быть, по крайней мере, в 3 раза меньше периода биоритма). Одним из видов, у которого можно получить данные, позволяющие обнаружить и охарактеризовать биоритмы роста, является пресноводный двустворчатый моллюск *M. margaritifera*. Представители этого вида часто живут до 100 лет и более, а наличие годовых колец на поверхности раковины дает возможность исследовать закономерности и особенности роста и связанных с ним биоритмов в природных популяциях (Зюганов и др., 1993).

В предыдущей работе мы провели исследование биоритмов в индивидуальном онтогенезе пресноводных жемчужниц из популяций р. Варзуга (Мурманская обл.) и Немина (Карелия) (Зотин А.А., 2017; Зотин А.А., Иешко, 2017). Данная работа посвящена выявлению биоритмов относительной скорости индивидуального линейного роста в популяции *M. margaritifera*, обитающей в р. Сюскюяньоки (Карелия).

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Створки погибших раковин обыкновенной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* L. собирали в русле и на берегах р. Сюскюяньоки (бассейн

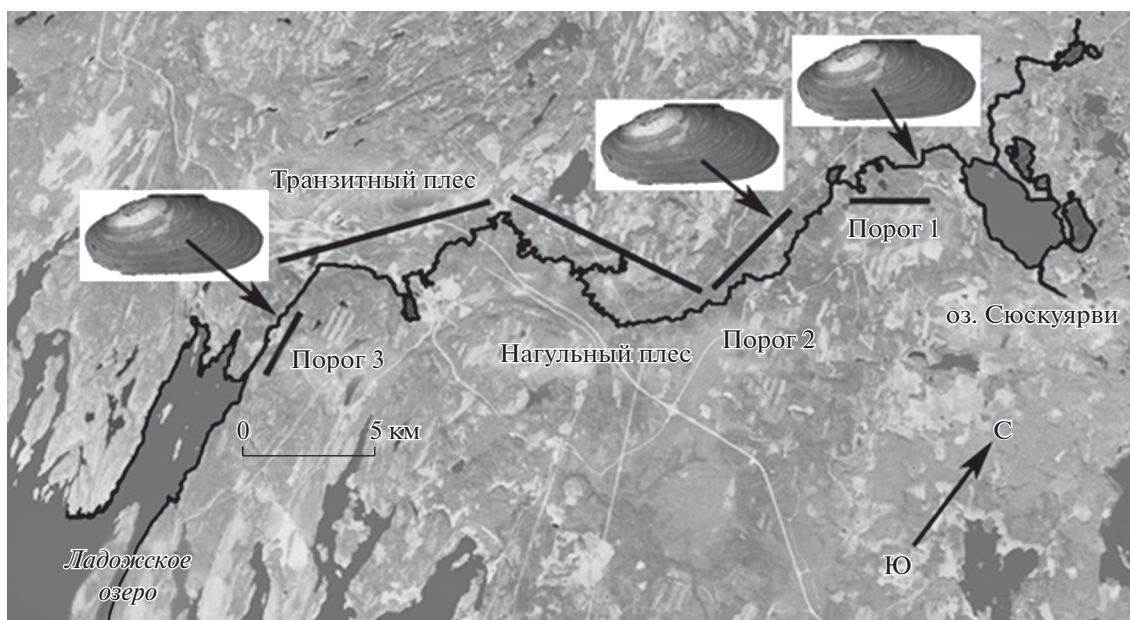


Рис. 1. Места сбора *Margaritifera margaritifera* в р. Сюскюянийоки (стрелки) (Веселов и др., 2017).

Онежского озера, Карелия) в трех биотопах: верховья (порог 1), среднее течение (порог 2) и низовья (порог 3) (рис. 1). Всего собрано 88 раковин

Верхний конхиолиновый слой удаляли путем кипячения створок в 1 М растворе КОН в течение 10 мин. В результате годовые кольца роста, образованные средним призматическим слоем, становятся отчетливо видны. Изображения раковин получали путем их сканирования на сканере HP ScanJet 5400с (Китай). Длину каждого неповрежденного годового кольца измеряли с помощью программы Excel с точностью 0.1 мм.

Использовали единое уравнение роста, частным случаем которого является уравнение Берта-ланфи (Зотин А.А., 2012, 2013а; Zotin, 2015):

$$dL_t / L_t dt = V_0 (1 - a)^t, \quad (1)$$

где  $L_t$  — длина годового кольца в возрасте  $t$ ;  $V_0$  — начальная скорость роста;  $a$  — коэффициент, определяющий замедление роста.

Данные аппроксимировали рекуррентной формой уравнения (1):

$$\Delta L = -aL_t + d, \quad (2)$$

где  $\Delta L$  — прирост длины раковины за год, следующий за возрастом  $t$ ;

$$d = -V_0 / \ln(1 - a) + L_0$$

( $L_0$  — размер раковины в возрасте  $t = 0$ ).

Сравнение коэффициентов уравнения (2) проводили методом регрессионного анализа. Пригодность использования этого уравнения оценивали с

помощью критерия нелинейности (Зотин А.А., 2000).

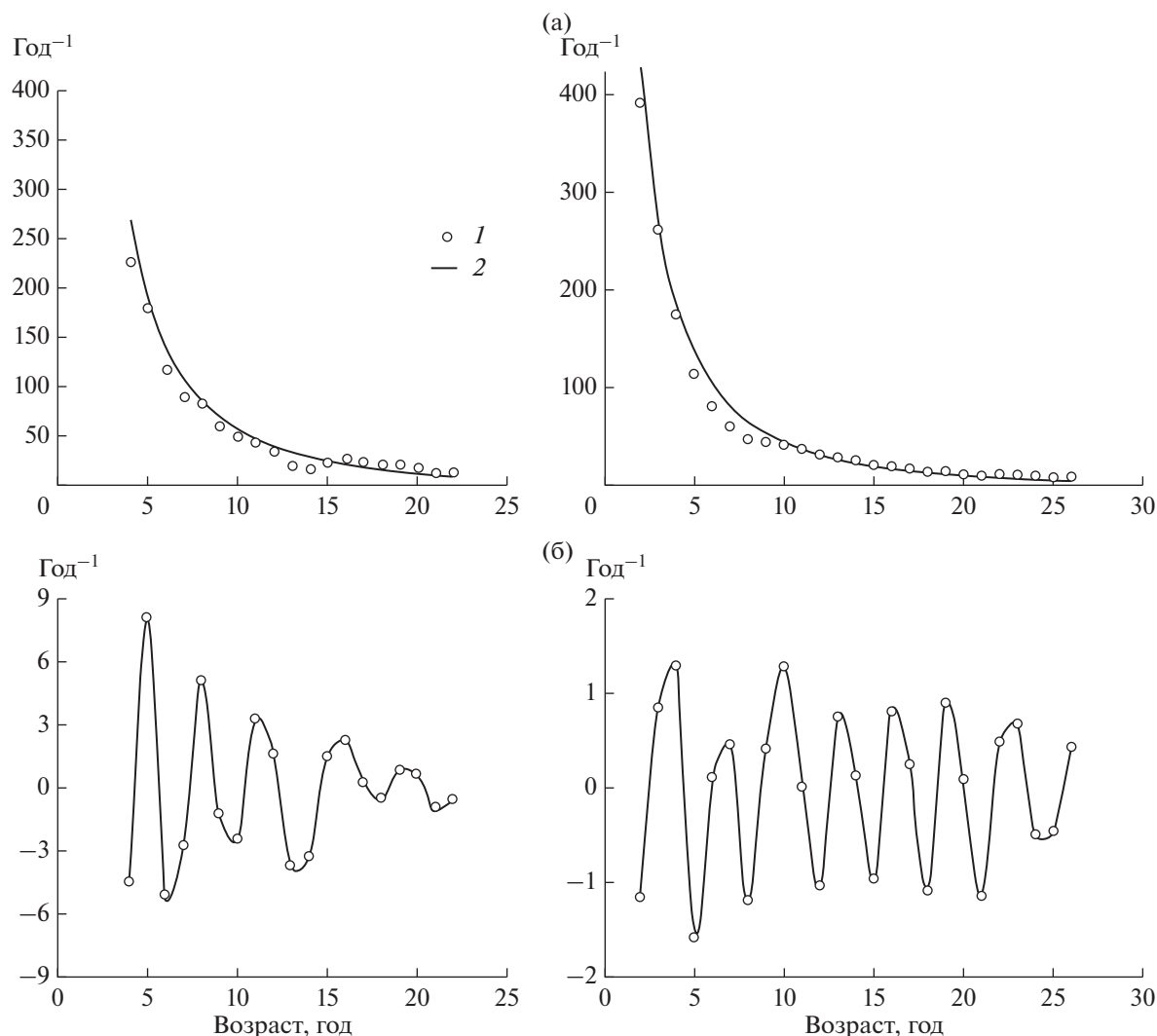
Возраст моллюска ( $T$ ) вычисляли, суммируя возраст первого измеренного годового кольца ( $T_1$ ) и число распознаваемых годовых колец на поверхности раковины. Возраст первого измеренного годового кольца рассчитывали с помощью аналитической формы уравнения (1):

$$T_1 = \lg_{(1-a)}(1 - aL_1/d),$$

где  $L_1$  — длина первого годового кольца. Необходимость такого способа определения возраста связана с тем, что почти у всех моллюсков примакущечная зона раковины корродирована, и часть годовых колец не детектируется.

Полученные данные сглаживали кубическими сплайнами и строили временной ряд зависимости относительной скорости роста ( $dL/Ldt$ ) от возраста годового кольца с использованием программы Matlab (версия 7.3.0.267, разработана компанией The MathWorks, Inc, США)

Выявление биоритмов проводили методом сингулярного спектрального анализа с помощью программы “Гусеница” (версия 3.40, разработана компанией GistaT Group, Россия). При применении программы была выбрана опция “без центрирования”. Выбор опции “длина гусеницы” (“длина окна”) осуществляли следующим образом. Длину окна варьировали от 4 до округленной до целого числа половины измеренных годовых колец и выбирали вариант, для которого основной тренд и ритмы разделялись наиболее отчетливо. Ритмы с периодом менее 3 лет считали “стохастическим шумом”. Период биоритмов ( $P$ ) определяли, вычисляя



**Рис. 2.** Примеры изменения относительной скорости роста ( $dL/Ldt$ ) *M. margaritifera* с возрастом. Слева — особь № 18, справа — особь № 62. (а) — основной тренд. 1 — экспериментальные данные; 2 — аппроксимация уравнением (1). (б) — биоритмы; слева — затухающий, справа — с постоянной амплитудой.

среднюю величину удвоенных промежутков времени между последовательными локальными экстремумами. Амплитуду биоритмов ( $A$ ) вычисляли как половину разницы между значениями последовательных локальных экстремумов.

Достоверность различия средних величин оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Статистические распределения, составленные из средних значений параметров, рассчитанных для разных моллюсков, сравнивали с нормальным распределением по критерию  $\chi^2$  (Ивантер, Коросов, 2010).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основная тенденция линейного роста отдельных особей *M. margaritifera* хорошо описывается

уравнением (2). Примеры аппроксимации полученных данных этим уравнением для двух моллюсков показаны на рис. 2а. Значения коэффициентов уравнения, морфометрические показатели (длина, высота и выпуклость) и возраст исследованных моллюсков приведены в табл. 1.

Коэффициенты  $a$  уравнения (2), определяющие замедление роста, в пределах каждого исследованного биотопа широко варьируют у разных особей и достоверно отличаются друг от друга ( $p < 0.001$ ). Тем не менее, вариационные ряды, составленные из значений коэффициентов уравнения (2), согласно критерию  $\chi^2$  распределены нормально. Средние значения коэффициентов для выборок из разных биотопов по данным однофакторного дисперсионного анализа достоверно не отличаются друг от друга. В целом для всей популяции

Таблица 1. Индивидуальные размерные, возрастные и ростовые характеристики *M. margaritifera*

№ особи	<i>n</i>	<i>L</i> , мм	<i>H</i> , мм	<i>B</i> , мм	<i>T</i> , год	<i>a</i> , год <sup>-1</sup>	<i>d</i> , мм/год
Приустьевая зона							
1	12	90.0	39.1	23.8	15	0.088 ± 0.020	11.5 ± 1.4
2	10	90.8	37.9	24.0	12	0.102 ± 0.023	11.5 ± 1.3
3	12	77.3	32.9	22.3	14	0.094 ± 0.024	10.7 ± 1.4
4	13	92.3	39.7	24.9	14	0.123 ± 0.009	14.3 ± 0.6
5	11	99.5	42.9	22.9	13	0.095 ± 0.024	11.1 ± 1.4
6	10	73.3	32.5	19.6	12	0.116 ± 0.037	11.9 ± 2.1
7	10	80.3	34.8	20.7	12	0.078 ± 0.019	9.7 ± 1.0
8	12	92.7	39.1	25.0	14	0.130 ± 0.020	14.7 ± 1.3
9	11	105.2	45.4	27.3	14	0.118 ± 0.020	13.7 ± 1.3
10	11	112.2	46.9	30.0	13	0.070 ± 0.022	10.2 ± 1.3
11	12	55.9	23.5	15.0	14	0.155 ± 0.013	15.6 ± 0.8
12	11	76.5	34.8	20.7	12	0.142 ± 0.024	13.0 ± 1.3
13	13	95.7	41.8	24.0	16	0.127 ± 0.020	13.2 ± 1.4
14	13	86.3	37.3	22.0	15	0.126 ± 0.015	14.4 ± 1.1
15	9	93.8	38.3	24.2	11	0.124 ± 0.025	11.9 ± 1.3
16	11	91.5	40.5	24.1	13	0.103 ± 0.028	11.1 ± 1.6
17	14	80.3	35.3	21.0	17	0.152 ± 0.017	15.1 ± 1.2
18	19	102.9	42.4	25.2	22	0.129 ± 0.015	14.0 ± 1.2
19	17	94.2	41.4	26.2	21	0.114 ± 0.011	13.9 ± 0.9
20	4	104.2	43.4	28.2	5	0.022	10.9
21	10	93.5	41.2	27.6	11	0.135 ± 0.021	12.9 ± 1.1
22	13	97.0	41.1	26.1	15	0.104 ± 0.012	12.4 ± 0.8
23	8	90.0	39.1	23.8	11	0.090 ± 0.054	12.2 ± 3.1
24	10	90.8	37.9	24.0	13	0.096 ± 0.038	12.3 ± 2.5
25	12	77.3	32.9	22.3	14	0.099 ± 0.017	11.6 ± 1.1
26	9	92.3	39.7	24.9	11	0.122 ± 0.026	13.1 ± 1.4
27	12	99.5	42.9	22.9	14	0.080 ± 0.014	11.9 ± 1.0
28	12	73.3	32.5	19.6	15	0.143 ± 0.013	15.0 ± 0.9
29	13	80.3	34.8	20.7	15	0.131 ± 0.016	15.7 ± 1.2
30	11	92.7	39.1	25.0	14	0.111 ± 0.032	12.7 ± 2.1
31	10	105.2	45.4	27.3	12	0.081 ± 0.019	12.5 ± 1.2
Верховья							
32	11	97.7	49.9	31.0	12	0.156 ± 0.023	17.4 ± 1.6
33	11	105.2	45.1	30.6	14	0.119 ± 0.019	15.1 ± 1.4
34	25	123.1	47.4	35.5	29	0.118 ± 0.010	14.4 ± 1.0
35	16	105.0	43.3	29.4	18	0.156 ± 0.022	16.7 ± 1.8
36	13	90.5	38.2	24.5	15	0.129 ± 0.012	13.4 ± 0.8
37	45	137.9	55.2	41.9	55	0.073 ± 0.003	10.1 ± 0.4
38	13	101.1	42.6	28.4	15	0.155 ± 0.015	17.1 ± 1.2
39	27	122.2	45.0	34.5	33	0.098 ± 0.007	12.4 ± 0.7
40	28	120.6	48.1	37.2	33	0.078 ± 0.005	10.2 ± 0.5
41	12	98.7	39.7	28.0	14	0.134 ± 0.013	15.3 ± 0.9
Среднее течение							
42	32	127.0	52.2	33.4	51	0.104 ± 0.007	12.3 ± 0.7
43	20	116.3	48.7	34.1	46	0.109 ± 0.010	12.3 ± 0.9

Таблица 1. Продолжение

№ особи	<i>n</i>	<i>L</i> , мм	<i>H</i> , мм	<i>B</i> , мм	<i>T</i> , год	<i>a</i> , год <sup>-1</sup>	<i>d</i> , мм/год
44	43	128.5	52.7	38.4	48	0.096 ± 0.007	11.9 ± 0.7
45	32	112.5	49.0	33.6	35	0.098 ± 0.005	11.1 ± 0.4
46	34	123.2	48.6	39.8	37	0.116 ± 0.007	13.9 ± 0.7
47	36	124.3	50.7	33.4	42	0.088 ± 0.005	10.8 ± 0.5
48	30	122.2	47.0	36.0	35	0.067 ± 0.004	8.9 ± 0.4
49	24	111.5	47.7	34.1	27	0.135 ± 0.007	15.1 ± 0.6
50	13	93.5	39.3	27.6	16	0.160 ± 0.013	15.9 ± 0.9
51	19	109.7	45.6	32.1	23	0.123 ± 0.007	14.2 ± 0.6
52	23	113.1	50.4	35.3	27	0.080 ± 0.007	9.9 ± 0.6
53	19	105.0	44.3	31.6	22	0.085 ± 0.012	10.5 ± 1.0
54	14	106.9	46.9	29.1	18	0.136 ± 0.015	15.5 ± 1.3
55	21	122.8	50.6	35.2	26	0.065 ± 0.013	9.7 ± 1.1
56	12	94.3	43.0	27.2	14	0.132 ± 0.016	14.5 ± 1.1
57	21	116.2	47.7	34.5	27	0.118 ± 0.013	13.7 ± 1.2
58	27	125.8	53.8	27.0	32	0.087 ± 0.007	11.3 ± 0.7
59	16	105.8	45.3	31.8	18	0.131 ± 0.012	15.1 ± 0.9
60	21	103.5	40.7	32.7	24	0.119 ± 0.010	12.9 ± 0.8
61	22	118.2	49.7	33.4	26	0.070 ± 0.008	9.6 ± 0.7
62	25	96.9	38.1	29.9	27	0.138 ± 0.007	13.3 ± 0.6
63	32	119.0	48.6	34.3	39	0.060 ± 0.007	7.8 ± 0.7
64	31	114.7	49.6	35.4	34	0.092 ± 0.005	10.8 ± 0.4
65	31	106.1	46.2	30.7	37	0.087 ± 0.006	9.4 ± 0.5
66	17	104.3	44.9	26.4	20	0.121 ± 0.015	13.7 ± 1.2
67	28	112.7	48.8	32.6	34	0.086 ± 0.006	10.1 ± 0.5
68	15	100.4	43.7	28.7	20	0.143 ± 0.008	15.1 ± 0.6
69	14	100.7	43.9	29.0	18	0.139 ± 0.011	15.1 ± 0.9
70	11	96.7	41.7	31.1	14	0.174 ± 0.015	18.1 ± 1.2
71	9	104.2	44.3	31.6	11	0.172 ± 0.025	20.7 ± 1.9
72	12	78.0	34.8	19.8	15	0.119 ± 0.018	11 ± 1.0
73	17	102.5	44.0	29.1	21	0.133 ± 0.007	14.3 ± 0.6
74	12	101.9	40.6	29.5	14	0.139 ± 0.015	16.1 ± 1.1
75	23	108.3	46.7	33.8	28	0.092 ± 0.006	10.7 ± 0.5
76	21	97.6	39.2	29.2	24	0.117 ± 0.009	12.1 ± 0.7
77	36	114.3	46.2	37.5	39	0.120 ± 0.006	13.2 ± 0.6
78	10	89.0	41.4	25.8	12	0.084 ± 0.029	11.5 ± 1.7
79	13	96.8	43.2	28.0	15	0.192 ± 0.010	19.2 ± 0.8
80	29	111.4	46.9	35.8	36	0.127 ± 0.009	13.7 ± 0.8
81	12	92.5	40.0	27.2	15	0.129 ± 0.018	13.4 ± 1.2
82	23	103.8	46.6	30.1	28	0.108 ± 0.006	11.6 ± 0.5
83	31	114.5	45.5	36.1	37	0.107 ± 0.007	12.1 ± 0.7
84	20	115.0	46.8	33.9	24	0.115 ± 0.008	14.0 ± 0.8
85	31	120.9	51.6	34.6	36	0.112 ± 0.005	13.4 ± 0.5
86	12	96.9	41.7	30.1	14	0.138 ± 0.007	15.4 ± 0.5
87	21	113.6	45.2	32.2	24	0.125 ± 0.011	14.6 ± 1
88	19	102.1	46.3	31.8	21	0.111 ± 0.011	12.3 ± 0.8

Примечания. *n* — число измеренных годовых колец; *L* — длина, *H* — высота, *B* — выпуклость раковины; *T* — возраст особи; *a*, *d* — коэффициенты уравнения роста (2).

Таблица 2. Характеристики биоритмов относительной скорости роста *M. margaritifera*

№	<i>m</i>	<i>P</i> , год	№	<i>m</i>	<i>P</i> , год	№	<i>m</i>	<i>P</i> , год
1	4	4.0*	31	5	3.0 ± 0.6	60	10	4.0 ± 0.7
2	5	3.0 ± 0.7	32	4	4.0 ± 1.0	61	10	4.0 ± 0.5*
3	5	4.5 ± 1.3	33	6	3.2 ± 0.5	62	14	3.1 ± 0.3
4	6	3.6 ± 0.4	34	10	4.4 ± 0.3*	63	15	3.9 ± 0.3
5	5	3.5 ± 0.5*	35	7	3.3 ± 0.4	64	15	3.9 ± 0.3*
6	3	4.0	36	6	4.0 ± 0.9	65	16	3.6 ± 0.3
7	4	4.0	37	22	3.8 ± 0.2	66	8	4.0 ± 0.4*
8	4	5.3 ± 0.7	38	4	4.7 ± 0.7	67	14	3.7 ± 0.3
9	4	4.0	39	15	3.3 ± 0.3	68	5	3.5 ± 0.5
10	4	4.0	40	14	3.7 ± 0.2*	69	8	3.1 ± 0.4*
11	6	3.2 ± 0.5*	41	4	4.0 ± 1.2	70	6	3.2 ± 0.5
12	4	4.7 ± 0.7	42	13	4.3 ± 0.6	71	3	4.0
13	5	4.5 ± 0.5*	43	10	3.6 ± 0.3	72	7	3.0 ± 0.4
14	6	4.0	44	19	4.3 ± 0.2	73	7	4.3 ± 0.6*
15	4	3.3 ± 0.7	45	11	5.6 ± 0.5	74	5	3.5 ± 0.5
16	5	3.5 ± 0.5	46	14	4.5 ± 0.6	75	11	3.8 ± 0.6
17	8	3.1 ± 0.4*	47	17	4.0 ± 0.3	76	11	3.2 ± 0.3
18	10	3.6 ± 0.4*	48	14	4.2 ± 0.5	77	18	3.8 ± 0.3
19	7	4.0 ± 0.5	49	12	3.8 ± 0.4	78	6	3.2 ± 0.5
21	3	5.0 ± 1.0	50	5	4.0 ± 0.8	79	5	4.5 ± 0.5
22	6	3.2 ± 0.5	51	7	4.7 ± 0.4	80	13	4.2 ± 0.5
23	4	3.3 ± 0.7*	52	9	4.5 ± 0.5*	81	5	4.5 ± 0.5
24	3	5.0 ± 1.0*	53	10	3.6 ± 0.4	82	11	3.8 ± 0.4
25	4	4.7 ± 0.7	54	6	3.6 ± 0.7	83	13	4.5 ± 0.4
26	5	3.0 ± 0.6*	55	10	4.0 ± 0.6	84	10	3.6 ± 0.3
27	6	3.6 ± 0.4*	56	7	3.0 ± 0.4	85	16	3.6 ± 0.2
28	5	3.5 ± 0.5	57	8	4.6 ± 0.4	86	6	3.2 ± 0.5
29	6	4.0 ± 0.6	58	13	4.0 ± 0.3	87	10	4.0 ± 0.5
30	4	4.7 ± 0.7	59	7	3.7 ± 1.0	88	9	3.8 ± 0.3*

Примечания: *m* — число локальных экстремумов; *P* — период биоритма; биоритм; \* — затухающие биоритмы (остальные биоритмы — с постоянной амплитудой). Анализ для моллюска № 20 невозможен из-за небольшого возраста.

р. Сюскюяньйоки  $a = 0.114 \pm 0.003 \text{ год}^{-1}$ ;  $d = 13.1 \pm 0.3 \text{ мм/год}$ . Эти значения могут быть использованы для характеристики популяции р. Сюскюяньйоки при межпопуляционных и межвидовых исследованиях.

Сингулярный спектральный анализ показывает, что основные тренды изменения размеров раковин практически не отличается от кривой, полученной после аппроксимации уравнением роста (1) для всех исследованных особей.

Уже при анализе кинетики относительной скорости роста в индивидуальном развитии *M. margaritifera* становится очевидным наличие биоритмов, сопровождающих основной тренд (рис. 2а).

Более отчетливыми биоритмы становятся после выделения волновых составляющих методом сингулярного спектрального анализа (рис. 2б).

У всех особей обнаружен только один биоритм относительной скорости роста. Параметры этого биоритма для разных моллюсков приведены в табл. 2. Периоды биоритмов достоверно не различаются на протяжении онтогенеза отдельных особей, при сравнении разных особей и при сравнении средних значений для разных биотопов. В среднем по всем исследованным животным период колебаний составляет  $3.88 \pm 0.06 \text{ лет}$ .

Частота биоритмов не зависит от коэффициента замедления роста (отличие коэффициента корреляции  $R^2 = 0.04 \pm 0.11$  от 0 не достоверно).

Для большинства моллюсков (78%) биоритмы имеют приблизительно постоянную амплитуду, среднее значение которой равно  $3.3 \pm 0.3 \text{ год}^{-1}$ . У 22% моллюсков выявлены затухающие биоритмы, амплитуда которых уменьшается в среднем от  $5 \text{ год}^{-1}$  (для возраста 8 лет) до  $1 \text{ год}^{-1}$  (для возраста 40 лет). Примеры биоритма с постоянной амплитудой и затухающего биоритма приведены на рис. 2б.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Для характеристики роста двустворчатых моллюсков обычно используют так называемую константу роста ( $k$ ) из уравнения Бергаланфи (Алимов, 1981; Bauer, 1992; Зюганов и др., 1993). Мы предпочитаем использовать вместо нее другую константу, названную нами коэффициент замедления роста ( $a$ ), связанную с константой роста зависимостью  $a = 1 - \exp(-k)$ . Заметим, что если  $k$  близка к 0, то коэффициенты  $a$  и  $k$  приблизительно равны. Коэффициент  $a$  выгодно отличается от константы роста  $k$  тем, что его статистическое распределение близко к нормальному, он входит в рекуррентную форму (2) в качестве коэффициента регрессии и, следовательно, может быть использован для сравнительных целей с помощью стандартных методов регрессионного анализа.

Для изученных моллюсков среднее  $a = 0.114$ , и, следовательно,  $k = 0.121$ . Константа роста  $k$ , согласно данным литературы, варьирует для разных популяций в пределах 0.02–0.11 (Алимов, 1981; Bauer, 1992; Зюганов и др., 2003; Hastie et al., 2000; San Miguel et al., 2004; Dunca et al., 2011; Зотин А.А., Иешко, 2017а). Таким образом, значение константы роста для популяции р. Сюскюяньйоки близко к максимальному значению для *M. margaritifera*.

Причины различия коэффициентов замедления роста  $a$  из уравнений (1) и (2) у разных особей популяции *M. margaritifera* не совсем ясны. Такие различия могут быть связаны как с генетическим разнообразием моллюсков, так и с различиями условий среды в конкретных биотопах.

Период биоритмов относительной скорости роста для популяции р. Сюскюяньйоки совпадает с периодами одного из биоритмов, выявленных у более северных популяций рек Немина и Варзуга (Зотин А.А., 2017; Зотин А.А., Иешко Е.П., 2017б). У двух последних популяций обнаружен второй биоритм. Отсутствие второго биоритма у моллюсков популяции р. Сюскюяньйоки, по-видимому, связано с тем, что периоды этого биоритма коррелируют с коэффициентом замедления роста  $a$  таким образом, что соотношение частоты колебаний и периода постоянно и примерно равно числу  $\pi$ . Следовательно, второй биоритм для популяции р. Сюскюяньйоки должен иметь период  $P \approx 1/(0.114 \times 3.14) \approx 2.8 \text{ лет}$ . Такое значение периода находится в пределах стохастического шума. В результате соответствующий биоритм не может быть выявлен использованными методами.

Биоритмы роста не являются чем-то уникальным для *M. margaritifera*, а были выявлены ранее у различных видов брюхоногих моллюсков и животных других таксонов (Зотин А.А., 2009, 2013б; Зотин А.А., Клейменов, 2012, 2013).

Эти биоритмы могут быть связаны с чисто биологическими явлениями. Например, они могут быть результатом реакции организма на какие-либо не известные нам периодические процессы в окружающей среде.

Другая гипотеза может быть предложена на основании положений современной термодинамики, согласно которым для нелинейных диссипативных структур, к которым, в частности, относятся живые системы, характерно наличие стационарных состояний (Зотин А.А., 2009; Zotin, 2014). Стремление к стационарному состоянию в этом случае сопровождается ритмом с определенным характерным временем (Nicolis, 1972; Prigogine, 1972; Nicolis, Prigogine, 1977; Малек-Мансур и др., 1980). Таким образом, не исключено, что выявленный биоритм относительной скорости роста имеет термодинамическую природу.

Работа осуществлена при финансовой поддержке Президиума РАН (программа “Биоразнообразие живых систем”).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: “Наука”, 1981. 248 с.
- Веселов А.Е., Иешко Е.П., Зотин А.А., Ефремов Д.А., Ручьев М.А., Немова Н.Н. Экология пресноводной формы атлантического лосося *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L. и пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* L. в реке Сюскьянйоки (бассейн Ладожского озера) // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 1. (В печати).
- Зотин А.А. Статистическая оценка параметров аллометрических уравнений // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. № 5. С. 517–524.
- Зотин А.А. Закономерности роста и энергетического обмена в онтогенезе моллюсков: Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: ИБР РАН, 2009. 30 с.
- Зотин А.А. Особенности реализации принципа наименьшей диссипации энергии в индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 3. С. 261–269.
- Зотин А.А. Обобщенное уравнение роста животных // XXII съезд Физиологического общества им. И.П. Павлова: тезисы докладов. Волгоград: Изд-во ВолгГМУ, 2013а. С. 187.
- Зотин А.А. Индивидуальный рост европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae) // “Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря”. XII Международная конференция с элементами школы для молодых ученых и аспирантов. Сборник материалов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013б. С. 127–129.
- Зотин А.А. Биоритмы роста европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae). Популяция р. Варзуга (Мурманская обл.) // Изв. РАН. Сер. биол. 2017а (в печати).
- Зотин А.А., Иешко Е.П. Сравнительный анализ роста *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia) из разных популяций Карелии и Кольского полуострова // Изв. РАН. Сер. биол. 2017а. № 1. С. 5–9.
- Зотин А.А., Иешко Е.П. Биоритмы роста европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae). Популяция р. Немина (Карелия) // Изв. РАН. Сер. биол. 2017б (в печати).
- Зотин А.А., Клейменов С.Ю. Эндогенные ритмы удельной скорости роста *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Lymnaeidae) как возможный механизм онтогенетической адаптации гидробионтов // Материалы Всероссийской конференции с международным участием “Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов”. Борок, Ярославская обл.: Изд-во Борок, 2012. С. 154–156.
- Зотин А.А., Клейменов С.Ю. Эндогенные биоритмы удельной скорости роста в индивидуальном развитии *Lymnaea stagnalis* (Lymnaeidae, Gastropoda) // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 1. С. 5–14.
- Зотин А.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М.: “Наука”, 1974. 183 с.
- Зотин А.И. Диссипативные структуры и  $\psi_u$ -функции // Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976. С. 203–205.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста и старения организма. М.: “Наука”, 1993. 364 с.
- Зюганов В.В., Зотин А.А., Третьяков В.А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: ЦНИИТЭИ-легпром, 1993. 134 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Элементарная биометрия. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 104 с.
- Малек-Мансур М., Николис Г., Пригожин И. Неравновесные фазовые переходы в химических системах // Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: Наука, 1980. С. 59–83.
- Сипачев С.Г. Ритмичность роста животных. Тюмень: ТГПИ, 1970. 351 с.
- Bauer G. Variation in life span and size of the freshwater pearl mussel // J. Animal Ecol. 1992. V. 61. P. 425–436.
- Dunca E., Söderberg H., Norrgrann O. Shell growth and age determination in the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Sweden: natural versus limed streams // Ferrantia. 2011. V. 64. P. 48–58.
- Haken H. Synergetics. Introduction and advanced topics. Part I. An introduction. Nonequilibrium phase transitions and self-organization in physics, chemistry and biology. Second enlarged edition. Hendeberg-New York: Springer-Verlag, 1978. 401 p.
- Hastie L.C., Young M. R., Boon P. J. Growth characteristics of freshwater pearl mussels, *Margaritifera margaritifera* (L.) // Freshw. Biol. 2000. V. 43: P. 243–256.
- Nicolis G. Fluctuations around non-equilibrium states in open non-linear systems // J. Stat. Phys. 1972. V. 6. N 2/3. P. 195–222.
- Nicolis G., Prigogine I. Self-organization in nonequilibrium systems: from dissipative structures to order through fluctuations. New York: Wiley Interscience, 1977. 512 p.
- Prigogine I. La thermodynamique de la vie // La Recherche. 1972. T.3. № 24. P. 547–562.
- Prigogine I., Nicolis G. Biological order, structure and instabilities // Quart. Rev. Biophys. 1971. V. 4 № 2/3. P. 107–148.
- San Miguel E., Monserrat S., Fernández C., Amaro R., Hermida M., Ondina P., Altaba C. R. Growth models and longevity of freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*) in Spain // Can. J. Zool. 2004. V. 82. P. 1370–1379.
- Zotin A.A. Why linear thermodynamics does describe change of entropy production in living systems? // Natural Science. 2014. V. 6. P. 495–502.
- Zotin A.A. The united equation of animal growth // Amer. J. Life Sci. 2015. V. 3. № 5. P. 345–351.
- Zotin A.A., Zotin A.I. Thermodynamic bases of developmental processes // J. Non-Equilib. Thermodyn. 1996. V. 21. № 4. P. 307–320.
- Zotin A.A., Zotin A.I. Phenomenological theory of ontogenesis // Int. J. Dev. Biol. 1997. V. 41. № 6. P. 917–921.



## Biorhythms of *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae) Freshwater Pearl Mussel Growth: Population of Syuskyuyanioki River (Karelia)

A. A. Zotin<sup>1, \*</sup> and E. P. Ieshko<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119334 Russia

<sup>2</sup>Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia

\*E-mail: aazotin@mail.ru

Received February 19, 2017; in final form, April 3, 2017

It was demonstrated that individual linear growth of the *Margaritifera margaritifera* freshwater bivalve mollusk in Syuskyuyanioki River is accompanied by natural biorhythms. The periods of biorhythms, as well as growth retardation coefficients, vary widely and differ in different individuals. The periods of biorhythms in individual ontogenesis are approximately constant. Mean values of the growth retardation coefficients and periods do not depend on the biotope and are  $0.114 \pm 0.003 \text{ year}^{-1}$  and  $3.88 \pm 0.06$  years, respectively. The possibility of thermodynamic nature of biorhythms is discussed.

**Keywords:** growth, biorhythms, bivalve mollusks, *Margaritifera margaritifera*