

УДК 574.3:57.017.647:57.018.42

БИОРИТМЫ РОСТА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae). ПОПУЛЯЦИЯ РЕКИ ВАРЗУГА (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2020 г. А. А. Зотин®

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

®E-mail: zotin@idbras.ru

Поступила в редакцию 26.06.2019 г.

После доработки 23.09.2019 г.

Принята к публикации 21.10.2019 г.

Проведено исследование индивидуального линейного роста 90 особей пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* путем измерения последовательных годовых колец на поверхности раковины. Установлено, что рост каждого моллюска может быть описан с помощью единого уравнения, частный случай которого – уравнение Бергаланфи со средним коэффициентом замедления роста $a = 0.048 \text{ год}^{-1}$ и коэффициентом начальных условий $d = 5.3 \text{ мм/год}$. Отмечено, что рост моллюсков сопровождается тремя закономерными биоритмами с периодами 13.4, 6.8 и 4.0 года, причем два первых биоритма затухающие, последний имеет постоянную амплитуду. Обнаружено, что уменьшение амплитуды затухающих биоритмов может быть описано степенным уравнением с одинаковыми коэффициентами. Обсуждены вопросы, связанные с природой выявленных биоритмов.

DOI: 10.31857/S000233292003011X

Живые организмы с точки зрения термодинамики нелинейных процессов – неравновесные диссипативные структуры (Prigogine, Nicolis, 1971; Nicolis, 1972; Васильев, 1976; Зотин А.И., 1976; Лампрехт, 1976; Рубин, 1976; Nicolis, Prigogine, 1977; 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).

Один из таких процессов, характеризующих биологические системы – рост организмов. При исследовании роста выявляются 1–3 биоритма в зависимости от характерного времени процесса (Зотин А.А., 2009; Зотин А.А., Клейменов, 2013). Так, при ежесуточных измерениях у многих видов животных выявлены биоритмы роста с периодом ~2 нед (Сипачев, 1970). Для промежутков времени, сопоставимых с продолжительностью жизни, описаны два эндогенных биоритма удельной скорости роста, один из которых связан 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 A.A., Zotin A.I., 1996, 1997).

Выявление биоритмов роста связано с определенными трудностями, в частности с необходи-

мостью изучения большого периода онтогенеза с частотой измерений, позволяющей надежно выявлять биоритм (период между измерениями должен быть по крайней мере в 3 раза меньше периода биоритма). Один из видов, с помощью которого можно получить данные, позволяющие обнаружить и охарактеризовать биоритмы роста, – пресноводный двустворчатый моллюск *Margaritifera margaritifera*. Представители этого вида часто живут >100 лет, а наличие годовых колец на поверхности раковины дает возможность исследовать рост с частотой измерений 1 раз в год.

Цель работы – выявление биоритмов удельной скорости роста и определение параметров индивидуального линейного роста в популяции *M. margaritifera*, обитающей в р. Варзуга.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Створки раковин вынесенных на берег в результате весеннего половодья погибших двустворчатых моллюсков пресноводная жемчужница *M. margaritifera* L. собирали на правом берегу р. Варзуга (Терский р-н Мурманской обл.) сразу после впадения в нее р. Пана. Всего исследовали раковины 90 моллюсков. Верхний конхиолиновый слой удаляли путем кипячения створок в 1 М растворе КОН в течение 10 мин. В результате годовые кольца роста, образованные средним призматиче-

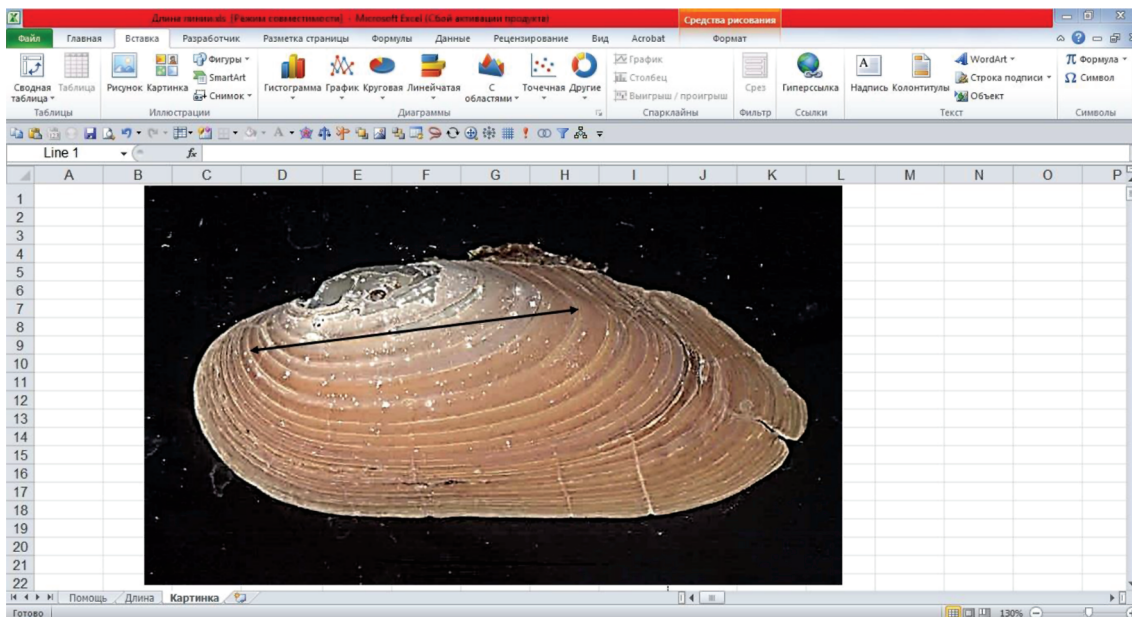


Рис. 1. Определение длины годового кольца с использованием программы Excel.

ческим слоем, стали 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 по следующей схеме:

в лист книги Excel внедряли рисунок (вкладка “вставка”—“рисунок”);

изменяли размер рисунка и его резкость так, чтобы годовые кольца были отчетливо видны (кликнуть правой кнопкой мыши по рисунку, выбрать опции “формат рисунка”—“размер” и “формат рисунка”—“настройка рисунка”);

внедряли стрелку (вкладка “вставка”—“фигуры”), концы которой располагали на передней и задней оконечностях измеряемого годового кольца (рис. 1);

определяли опции стрелки “высота фигуры” и “ширина фигуры” (вкладка “формат”, окна справа) и рассчитывали длину стрелки (годового кольца) по теореме Пифагора.

Использовали единое уравнение роста, частный случай которого — уравнение Берталанфи (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):

$$\Delta L = -aL_t + d, \quad d = -V_0/\ln(1-a) + L_0, \quad (2)$$

где ΔL — прирост длины раковины за год, следующий за возрастом t ; 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):

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

где L_1 — длина первого измеренного годового кольца. Необходимость такого способа определения возраста связана с тем, что почти у всех моллюсков примакушечная 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, которая была разработана компанией The MathWorks, Inc., США).

Основной тренд и биоритмы определяли методом сингулярного спектрального анализа с помощью программы “Гусеница” (версия 3.40, которая была разработана компанией GistaT Group, Россия). При применении программы была выбрана опция “без центрирования”. Выбор опции

“длина гусеницы” (“длина окна”) осуществляли следующим образом: если число измеренных годовых колец не превышало 24, то использовали длину окна, равную округленной до целого числа половины измеренных колец. В противном случае использовали длину окна 12. Ритмы с периодом <3 лет считали “стохастическим шумом”. Период биоритмов (P) определяли, вычисляя среднее значение удвоенных промежутков времени между последовательными локальными экстремумами. Амплитуду биоритмов (A) вычисляли как половину разницы между значениями последовательных локальных экстремумов.

Зависимость амплитуды колебаний от возраста для затухающих биоритмов аппроксимировали степенным уравнением

$$A = bT^c, \quad (3)$$

где A – амплитуда; T – возраст достижения экстремума; b, c – коэффициенты.

Аппроксимацию уравнениями (1)–(3) проводили с использованием программы Matlab (версия 7.3.0.267).

Сравнение периодов биоритмов в онтогенезе отдельных моллюсков и средних значений периодов у разных особей проводили методом дисперсионного анализа (ANOVA). Статистические распределения, составленные из средних значений параметров, рассчитанных для разных моллюсков, сравнивали с нормальным распределением по критерию χ^2 . Во всех случаях, когда вычисляли средние значения, вычисляли также стандартную ошибку среднего (Ивантер, Коросов, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основная тенденция линейного роста отдельных особей *M. margaritifera* хорошо описывается уравнением (2). Коэффициенты a этого уравнения, определяющие замедление роста, широко варьируют у разных моллюсков от 0.017 до 0.081 год⁻¹ и достоверно различаются ($p < 0.001$) (табл. 1). Тем не менее вариационные ряды, составленные из значений коэффициентов уравнения (2) для разных особей, согласно критерию χ^2 распределены нормально. Их средние значения ($a = 0.048 \pm 0.001$ год⁻¹, $d = 5.3 \pm 0.1$ мм/год ($n = 90$, где n – число измерений)) могут быть использованы для характеристики популяции р. Варзуга при межпопуляционных и межвидовых исследованиях.

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

Уже при анализе кинетики удельной скорости роста в индивидуальном развитии *M. margaritifera* становится очевидным наличие биоритмов, со-

провождающих основной тренд (рис. 2а). Более отчетливыми биоритмы становятся после выделения волновых составляющих методом сингулярного спектрального анализа. У каждого моллюска выявлено до трех закономерных биоритмов, различающихся по частоте колебаний (табл. 1, рис. 2б–г). Отсутствие низкочастотных биоритмов у некоторых моллюсков связано с невозможностью измерить необходимое для их выявления число годовых колец.

Периоды биоритмов достоверно не различаются как на протяжении онтогенеза отдельных особей, так и при сравнении разных особей: отличие коэффициента линейной регрессии периода по возрасту от нуля не достоверно; вариационный ряд, составленный из значений периодов биоритмов у разных моллюсков, согласно критерию χ^2 распределен нормально. Средние значения периодов по всем моллюскам составляют 13.39 ± 0.07 года ($n = 50$), 6.82 ± 0.01 года ($n = 84$), 4.00 ± 0.01 года ($n = 90$).

Биоритмы с периодами 13.4 и 6.8 года затухающие. Снижение средней для всех моллюсков амплитуды этих биоритмов с возрастом может быть описано степенным уравнением (3) с одинаковыми коэффициентами (рис. 3): $b = 176 \pm 65$ тыс./год, $c = -1.45 \pm 0.15$ ($n = 28$).

Амплитуда биоритмов с периодом 4 года постоянна и равна в среднем 0.76 ± 0.09 тыс./год ($n = 31$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

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 коэффициентом замедления роста (a), связанную с константой роста зависимостью $a = 1 + \ln k$. Отметим, что если $k \sim 0$, то $a \sim k$. 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 статистических методов.

Для изученных моллюсков среднее значение a равно 0.048 и, следовательно, $k = 0.049$, что вполне соответствует константе роста, полученной ранее для популяции р. Варзуга (Зюганов и др., 1993; Зотин А.А., Иешко, 2017).

Межпопуляционное варьирование констант роста у *M. margaritifera* было описано ранее (Алимов, 1981; Bauer, 1992; Зюганов и др., 1993; Nastie et al., 2000; San Miguel et al., 2004; Dunca et al., 2011; Зотин А.А., Иешко, 2017). Значение константы роста для р. Варзуга (0.049 год⁻¹) одно из

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

№ особи	<i>n</i>	<i>L</i> , мм	<i>T</i> , год	<i>a</i> , год ⁻¹	<i>d</i> , мм/год	<i>m</i> ₁	<i>P</i> ₁ , год	<i>m</i> ₂	<i>P</i> ₂ , год	<i>m</i> ₃	<i>P</i> ₃ , год
1	21	92.8	44	0.081 ± 0.007	7.7 ± 0.5	—	—	5	7.0 ± 0.6	8	4.3 ± 0.5
2	14	82.7	22	0.079 ± 0.014	7.8 ± 0.9	—	—	4	8.0 ± 1.2	5	4.0 ± 0.8
3	20	94.5	35	0.070 ± 0.008	7.2 ± 0.5	—	—	6	6.0 ± 0.6	10	3.8 ± 0.2
4	23	75.4	37	0.069 ± 0.008	5.6 ± 0.4	2	18.0	6	7.6 ± 1.6	11	3.8 ± 0.5
5	23	72.8	30	0.069 ± 0.006	5.7 ± 0.4	3	12.0 ± 8.0	6	7.6 ± 1.2	10	4.0 ± 0.5
6	12	89.2	35	0.067 ± 0.016	6.5 ± 0.8	—	—	3	8.0	5	4.5 ± 0.5
7	26	84.5	34	0.067 ± 0.007	6.3 ± 0.5	4	14.0 ± 2.0	8	6.9 ± 1.1	12	4.0 ± 0.7
8	12	110.5	43	0.062 ± 0.014	6.6 ± 0.9	—	—	3	7.0 ± 1.0	6	3.6 ± 0.4
9	27	97.3	36	0.061 ± 0.005	6.6 ± 0.4	2	16.0	5	6.0	11	3.8 ± 0.6
10	43	98.6	51	0.061 ± 0.004	6.2 ± 0.3	5	20.5 ± 0.5	12	6.9 ± 0.6	22	3.7 ± 0.3
11	23	82.0	32	0.061 ± 0.009	5.8 ± 0.6	—	—	6	6.8 ± 0.5	11	3.6 ± 0.4
12	30	98.1	37	0.059 ± 0.006	6.5 ± 0.4	5	10.5 ± 1.0	9	6.0	15	3.6 ± 0.2
13	22	91.1	34	0.059 ± 0.006	6.2 ± 0.4	3	14.0 ± 6.0	6	7.6 ± 1.0	7	4.7 ± 0.7
14	13	77.6	19	0.058 ± 0.022	6.7 ± 1.3	2	12.0	—	—	6	4.4 ± 0.4
15	15	91.4	38	0.058 ± 0.019	5.9 ± 1.1	2	12.0	3	7.0 ± 1.0	6	4.4 ± 0.4
16	37	97.5	49	0.058 ± 0.005	5.9 ± 0.4	4	16.0 ± 3.1	10	6.9 ± 0.9	15	4.4 ± 0.4
17	18	88.1	36	0.058 ± 0.013	5.8 ± 0.7	3	10.0 ± 2.0	4	8.0 ± 1.2	5	4.0
18	14	79.2	24	0.057 ± 0.015	5.9 ± 0.9	3	10.0	3	7.0 ± 1.0	6	4.0
19	42	93.4	50	0.056 ± 0.006	5.5 ± 0.4	5	12.5 ± 5.4	10	7.8 ± 0.8	18	4.4 ± 0.3
20	25	86.7	31	0.056 ± 0.007	5.8 ± 0.4	3	13.0 ± 7.0	8	6.0 ± 0.4	12	4.0 ± 0.4
21	33	76.8	43	0.056 ± 0.006	4.7 ± 0.4	6	11.6 ± 1.6	10	6.2 ± 0.6	18	3.5 ± 0.3
22	6	46.5	11	0.056 ± 0.022	5.5 ± 0.7	—	—	—	—	2	4.0
23	6	47.6	12	0.056 ± 0.014	5.4 ± 0.5	—	—	—	—	2	4.0
24	37	98.7	45	0.055 ± 0.004	5.8 ± 0.3	6	12.8 ± 1.0	9	7.0 ± 0.7	16	4.0 ± 0.3
25	12	93.3	30	0.055 ± 0.015	6.3 ± 1.0	3	10.0 ± 2.0	3	7.0 ± 1.0	4	4.0
26	35	101.8	46	0.055 ± 0.004	6.0 ± 0.3	6	12.0 ± 0.6	11	5.8 ± 0.4	17	3.9 ± 0.2
27	19	89.9	28	0.055 ± 0.006	6.2 ± 0.4	2	18.0	5	7.0 ± 0.6	7	4.3 ± 0.3
28	27	84.2	34	0.054 ± 0.009	5.4 ± 0.5	3	16.0	8	6.3 ± 0.3	12	4.2 ± 0.5
29	26	93.6	36	0.054 ± 0.007	5.9 ± 0.5	5	9.0 ± 1.7	8	6.6 ± 0.8	12	3.8 ± 0.4
30	28	86.6	37	0.054 ± 0.006	5.4 ± 0.4	3	20.0 ± 2.0	9	5.8 ± 0.7	13	4.0 ± 0.4
31	11	49.7	16	0.054 ± 0.018	4.7 ± 0.6	—	—	—	—	5	4.0 ± 0.8
32	36	98.9	53	0.053 ± 0.005	5.5 ± 0.4	5	15.5 ± 2.2	9	8.0 ± 0.9	11	4.4 ± 0.3
33	9	86.4	31	0.052 ± 0.019	5.6 ± 0.9	—	—	—	—	3	4.0
34	13	89.4	37	0.052 ± 0.016	5.4 ± 0.9	2	12.0	3	7.0 ± 1.0	6	4.4 ± 0.4
35	35	98.9	50	0.051 ± 0.006	5.4 ± 0.5	4	14.7 ± 2.4	9	8.0 ± 1.4	18	3.8 ± 0.2
36	22	85.3	41	0.051 ± 0.006	4.9 ± 0.3	2	20.0	5	7.0 ± 1.3	10	4.0 ± 0.3
37	33	97.4	43	0.051 ± 0.005	5.5 ± 0.4	5	14.0 ± 0.8	8	8.6 ± 1.6	14	4.5 ± 0.5
38	33	101.0	46	0.051 ± 0.004	5.6 ± 0.3	4	12.7 ± 1.3	10	6.7 ± 0.3	16	4.0 ± 0.3
39	19	79.2	28	0.050 ± 0.008	5.2 ± 0.5	—	—	5	6.5 ± 1.0	8	4.3 ± 0.3
40	48	103.9	63	0.050 ± 0.003	5.4 ± 0.3	8	12.3 ± 1.0	12	8.0 ± 1.0	23	4.1 ± 0.4
41	29	95.7	38	0.050 ± 0.006	5.5 ± 0.4	—	—	9	6.0 ± 0.8	10	4.0 ± 0.6
42	10	94.6	40	0.050 ± 0.018	5.4 ± 1.1	—	—	3	7.0 ± 1.0	3	4.0
43	23	84.9	35	0.049 ± 0.009	5.1 ± 0.6	2	20.0	6	7.6 ± 1.0	12	3.5 ± 0.4
44	29	94.4	37	0.049 ± 0.006	5.5 ± 0.4	—	—	8	5.7 ± 1.1	10	4.0 ± 0.3
45	26	93.0	39	0.049 ± 0.007	5.3 ± 0.5	4	10.0 ± 2.0	6	6.0 ± 0.6	10	4.0 ± 0.3
46	40	103.1	57	0.048 ± 0.005	5.3 ± 0.4	7	10.7 ± 1.0	12	6.0 ± 0.7	19	4.0 ± 0.5
47	9	58.1	14	0.048 ± 0.026	5.5 ± 1.0	—	—	2	8.0	3	4.0

Таблица 1. Окончание

№ особи	<i>n</i>	<i>L</i> , мм	<i>T</i> , год	<i>a</i> , год ⁻¹	<i>d</i> , мм/год	<i>m</i> ₁	<i>P</i> ₁ , год	<i>m</i> ₂	<i>P</i> ₂ , год	<i>m</i> ₃	<i>P</i> ₃ , год
48	23	89.0	33	0.048 ± 0.007	5.3 ± 0.5	5	10.0 ± 1.8	6	7.2 ± 1.7	12	3.6 ± 0.2
49	18	73.7	25	0.047 ± 0.015	4.9 ± 0.8	2	12.0	6	6.0	8	4.3 ± 0.3
50	14	79.2	26	0.047 ± 0.008	5.2 ± 0.5	2	12.0	3	8.0	4	4.7 ± 0.7
51	18	72.5	26	0.047 ± 0.006	4.8 ± 0.3	—	—	6	6.0	8	4.0 ± 0.6
52	11	46.8	15	0.047 ± 0.018	4.3 ± 0.6	—	—	2	8.0	5	4.5 ± 0.5
53	11	93.3	35	0.047 ± 0.017	5.4 ± 0.9	—	—	3	7.0 ± 1.0	5	3.5 ± 0.5
54	9	50.5	13	0.046 ± 0.015	5.3 ± 0.5	—	—	2	8.0	4	4.0 ± 1.2
55	19	75.3	25	0.046 ± 0.012	5.0 ± 0.7	—	—	3	8.0	6	4.8 ± 0.5
56	32	87.6	42	0.046 ± 0.007	4.7 ± 0.40	6	10.8 ± 0.5	9	7.5 ± 1.1	9	4.0 ± 0.4
57	11	52.5	26	0.045 ± 0.007	3.4 ± 0.20	—	—	3	6.0 ± 2.0	3	4.0
58	20	79.9	28	0.045 ± 0.010	5.0 ± 0.6	4	10.0 ± 1.2	6	6.4 ± 0.7	7	4.3 ± 0.6
59	8	46.4	15	0.045 ± 0.024	4.2 ± 0.7	—	—	2	8.0	3	4.0
60	30	85.9	43	0.045 ± 0.003	4.5 ± 0.2	5	12.0 ± 1.4	9	6.5 ± 0.8	15	3.7 ± 0.2
61	26	94.9	34	0.045 ± 0.005	5.4 ± 0.3	5	11.0 ± 3.4	7	7.3 ± 0.7	14	3.7 ± 0.3
62	26	91.4	45	0.044 ± 0.007	4.7 ± 0.5	2	20.0	8	6.3 ± 1.4	11	4.4 ± 0.5
63	55	115.4	72	0.044 ± 0.003	5.3 ± 0.2	9	11.8 ± 0.7	2	6.0	28	3.7 ± 0.2
64	9	81.3	20	0.043 ± 0.015	5.9 ± 0.8	—	—	2	8.0	3	4.0
65	36	102.5	45	0.043 ± 0.003	5.1 ± 0.3	6	10.8 ± 1.7	11	5.8 ± 0.6	18	3.6 ± 0.3
66	17	89.5	25	0.043 ± 0.011	5.8 ± 0.7	—	—	5	6.0	8	4.3 ± 0.3
67	30	105.0	43	0.042 ± 0.005	5.3 ± 0.4	—	—	8	7.7 ± 1.4	12	4.5 ± 0.5
68	32	88.9	43	0.041 ± 0.005	4.4 ± 0.3	7	10.0 ± 1.5	11	5.6 ± 0.5	15	4.3 ± 0.2
69	41	103.9	54	0.040 ± 0.004	4.7 ± 0.3	4	18.7 ± 3.7	11	6.8 ± 0.9	21	3.7 ± 0.2
70	9	85.5	26	0.039 ± 0.017	5.2 ± 0.8	—	—	2	6.0	5	3.5 ± 0.5
71	32	89.8	44	0.038 ± 0.004	4.2 ± 0.3	—	—	19	5.8 ± 0.4	17	3.6 ± 0.3
72	10	51.5	14	0.038 ± 0.031	4.6 ± 1.0	—	—	3	6.0	5	3.5 ± 0.5
73	44	108.2	58	0.037 ± 0.003	4.6 ± 0.2	9	10.5 ± 0.7	14	6.3 ± 0.8	24	3.6 ± 0.2
74	26	87.2	35	0.037 ± 0.005	4.4 ± 0.3	4	13.3 ± 6.4	7	6.7 ± 0.4	11	4.4 ± 0.4
75	9	49.8	14	0.036 ± 0.029	4.6 ± 1.0	—	—	2	8.0	2	4.0
76	8	76.3	21	0.035 ± 0.022	5.0 ± 0.7	—	—	—	—	3	4.0
77	38	95.9	56	0.035 ± 0.003	3.9 ± 0.2	4	18.7 ± 1.8	9	8.0 ± 0.8	17	4.5 ± 0.3
78	42	108.4	54	0.035 ± 0.004	4.4 ± 0.3	—	—	14	6.0 ± 0.5	23	3.5 ± 0.2
79	9	76.2	23	0.034 ± 0.017	4.7 ± 0.5	—	—	2	6.0	5	3.5 ± 0.5
80	24	106.5	36	0.034 ± 0.007	5.0 ± 0.6	—	—	7	6.3 ± 0.3	12	4.2 ± 0.6
81	8	40.5	15	0.033 ± 0.072	3.6 ± 2.1	—	—	2	6.0	2	4.0
82	9	65.1	18	0.032 ± 0.011	4.7 ± 0.3	—	—	2	6.0	5	3.5 ± 0.5
83	36	101.6	52	0.032 ± 0.004	4.0 ± 0.3	—	—	11	6.0 ± 0.6	17	4.0 ± 0.2
84	28	93.2	46	0.031 ± 0.005	3.8 ± 0.4	6	10.0 ± 0.9	7	6.7 ± 0.4	17	3.4 ± 0.2
85	33	101.7	56	0.030 ± 0.005	3.8 ± 0.4	—	—	9	7.0 ± 0.8	13	4.3 ± 0.2
86	6	49.7	13	0.030 ± 0.022	4.6 ± 0.8	—	—	2	6.0	2	4.0
87	18	71.7	26	0.028 ± 0.010	3.9 ± 0.5	—	—	5	7.5 ± 1.9	6	4.4 ± 0.4
88	46	119.4	61	0.027 ± 0.003	4.0 ± 0.3	9	13.3 ± 0.4	13	6.3 ± 0.5	22	3.6 ± 0.3
89	18	106.7	30	0.024 ± 0.011	5.0 ± 0.9	3	13.0 ± 5.0	6	6.0 ± 0.6	6	4.0
90	13	71.1	19	0.017 ± 0.016	4.3 ± 0.7	—	—	4	6.7 ± 0.7	7	3.7 ± 0.6

Примечание. *n* – число измеренных годовых колец; *L* – длина раковины; *T* – возраст особи; *a*, *d* – коэффициенты уравнения роста (2); *m* – число локальных экстремумов; *P* – период биоритма; индексы 1–3 – биоритмы со средними периодами 13.4, 6.8 и 4.0 года соответственно; “—” – биоритм не обнаружен.

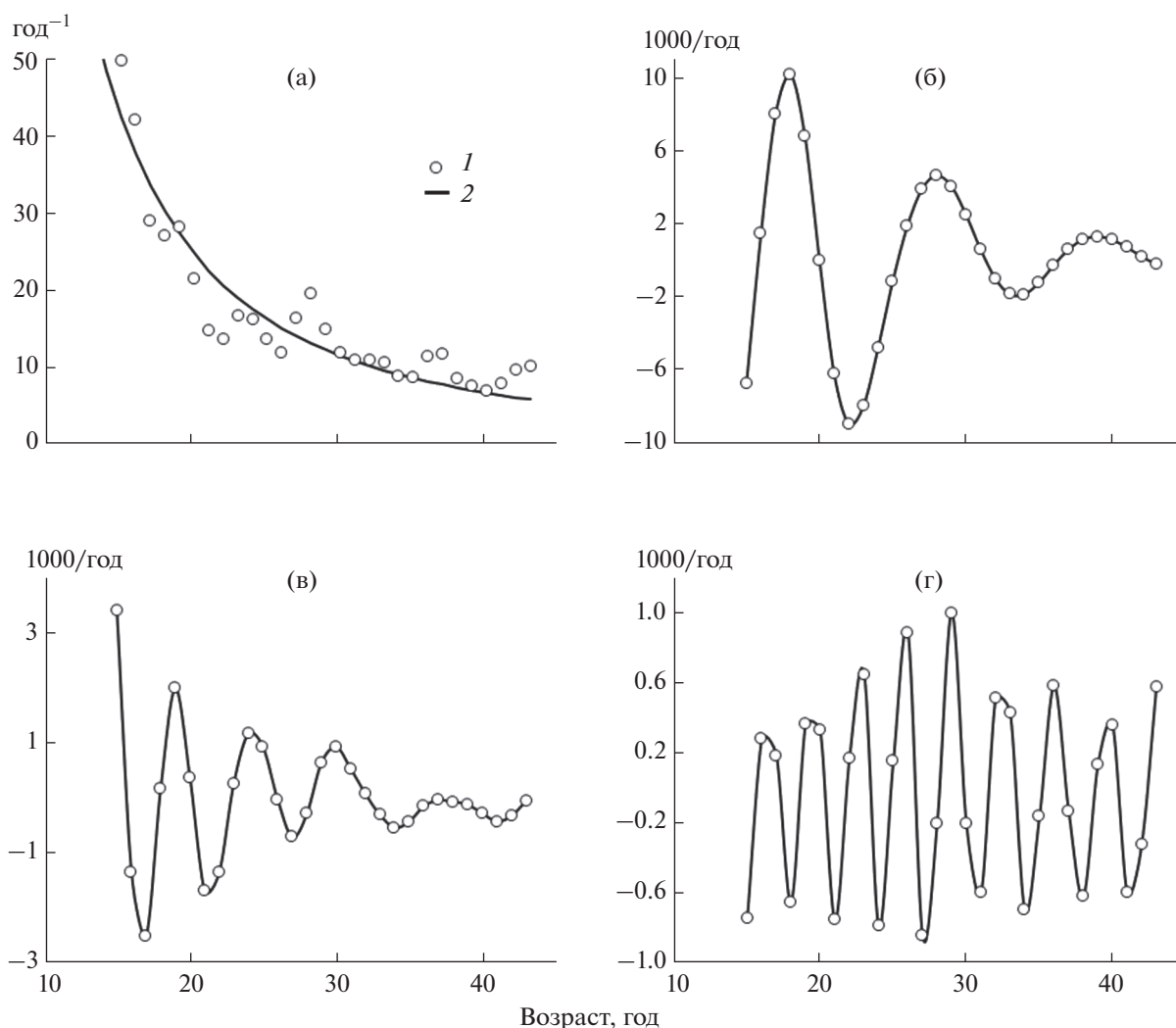


Рис. 2. Примеры разложения временного ряда методом сингулярного спектрального анализа для индивидуального линейного роста *Margaritifera margaritifera*. Особь № 67. а – зависимость относительной скорости роста (dL/Ldt) от возраста моллюска; 1 – экспериментальные данные; 2 – аппроксимация уравнением (1). б–г – закономерные биоритмы с периодами 13.4, 6.8 и 4.0 года соответственно. Кривые – сглаживание кубическими сплайнами.

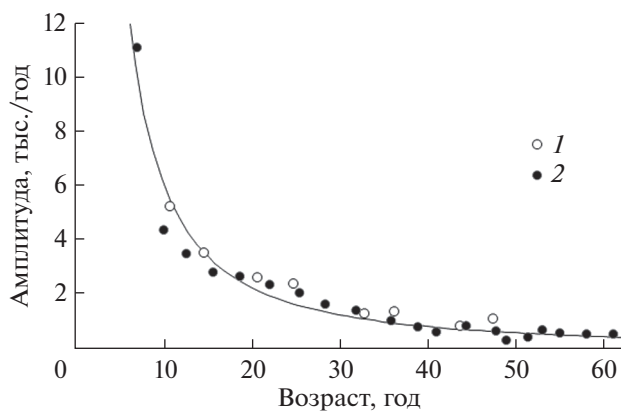


Рис. 3. Зависимость средних значений амплитуды затухающих биоритмов от возраста моллюсков. 1 и 2 – биоритмы с периодами 13.4 и 6.8 года соответственно; кривая – аппроксимация степенным уравнением (3).

самых низких и соответствует значениям k для рек Швеции (Dunca *et al.*, 2011) и Шотландии (Hastie *et al.*, 2000), хотя существуют популяции *M. margaritifera* с более низкими значениями константы роста (до 0.01 год^{-1}) (Bauer, 1992).

Существует тенденция уменьшения константы роста с увеличением широты места обитания моллюсков (Bauer, 1992; Зотин А.А., Иешко, 2017). Тем не менее такая зависимость имеет исключения. Так, наиболее южные популяции *M. margaritifera* Испании и Карелии имеют сходные значения $k \approx 0.1$, несмотря на существенные различия широт (41° и 61° с.ш. соответственно) и среднегодовых температур воздуха (15 и 5°C соответственно) (CLIMATE-DATA.ORG, 2019). Отсюда следует, что температура не единственный фактор, определяющий скорость роста *M. margari-*

tifera. Какие именно факторы влияют на скорость роста моллюсков, остается неясным. Такими факторами могут быть химический состав воды, степень эвтрофикации водоема, водный режим и т.д.

Согласно современной термодинамической теории для нелинейных диссипативных структур, в частности живых систем, характерно наличие нескольких стационарных состояний (Зотин А.А., 2009; Zotin, 2014). Стремление к каждому стационарному состоянию сопровождается только одним затухающим ритмом с определенным характерным временем. В стационарном состоянии амплитуда ритма стабилизируется (Prigogine, 1972; Рубин, 1976; Малек-Мансур и др., 1980).

Использованное нами единое уравнение роста (1) по существу представляет собой уравнение релаксации системы к стационарному состоянию. Биоритмы будут описываться этим уравнением, если $(1 - a)^t$ представляет собой комплексное число, действительная часть которого описывает эволюцию системы к стационарному состоянию, а мнимая часть характеризует ритм, сопровождающий этот процесс. Низкочастотный биоритм с периодом 13.4 года аналогичен биоритму роста у морского двусторчатого моллюска *Crenomytilus grayanus* с периодом 10–15 лет (Золотарев, 1974). По мнению Золотарева, эти ритмы имеют экзогенную природу и опосредованы 11-летними солнечными циклами.

Остальные два биоритма, по-видимому, эндогенные и не связаны с периодическими процессами во внешней среде. Их природа, вероятно, обусловливается термодинамическими закономерностями. Можно предположить, что затухающий биоритм с периодом 6.8 года связан с процессом стремления организма к конечному стационарному состоянию. Поэтому он затухает на протяжении всего онтогенеза. Биоритм с постоянным периодом 4.0 года, скорее всего, связан с текущим стационарным состоянием, в котором биологическая система находится на протяжении всей жизни в условиях неизменной окружающей среды (Зотин А.А., 2009, 2012; Зотин А.А., Клейменов, 2013). Постоянство амплитуды в этом случае логично связать со стабильностью среды обитания в р. Варзуга, по крайней мере в последние 60–70 лет (время жизни жемчужниц).

У других популяций *M. margaritifera* также наблюдаются биоритмы удельной скорости роста с периодом 4 года и постоянной амплитудой, что свидетельствует о независимости этого биоритма от условий обитания моллюсков (Зотин А.А., Иешко, 2018; Zotin *et al.*, 2018). Следует отметить, что биоритмы роста не уникальны для *M. margaritifera*, а были выявлены ранее у различных видов брюхоногих моллюсков и животных других таксонов. При этом, если условия среды стабильны, один из биоритмов имеет постоянную амплитуду,

а другой затухающий (Зотин А.А., 2009; Зотин А.А., Клейменов, 2013).

Конечно, выявленные биоритмы могут иметь и другую, чисто биологическую природу, например могут быть результатом реакции организма на какие-либо не известные нам периодические процессы в окружающей среде. Для получения окончательного ответа на этот вопрос требуется провести дополнительные исследования на других популяциях и видах животных.

Выполнено А.А. Зотиным в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН, № 0108-2020-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Васильев В.А. Стационарные диссипативные структуры // Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976. С. 186–198.
- Золотарев В.Н. Многолетние ритмы роста раковин мидии Граяна // Экология. 1974. № 3. С. 76–80.
- 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., Иешко Е.П. Сравнительный анализ роста *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia) из разных популяций Карелии и Кольского полуострова // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 1. С. 5–9.
- Зотин А.А., Иешко Е.П. Биоритмы роста пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae). Популяция р. Сюскюняйоки (Карелия) // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 4. С. 233–241.
- 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 ψ_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.

- Лампрехт И.* Диссипативные структуры в физике, химии и биологии // Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976. С. 175–186.
- Малек-Мансур М., Николис Г., Пригожин И.* Неравно-весные фазовые переходы в химических системах // Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: Наука, 1980. С. 59–83.
- Рубин А.Б.* Термодинамика биологических процессов. М.: МГУ, 1976. 240 с.
- 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.
- CLIMATE-DATA.ORG. 2019. <https://ru.climate-data.org/>
- 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. Pt I. An introduction. Nonequilibrium phase transitions and self-organization in physics, chemistry and biology. Second enlarged edition. Heidelberg; 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. № 2/3. P. 195–222.
- Nicolis G., Prigogine I.* Self-organization in nonequilibrium systems: from dissipative structures to order through fluctuations. N. Y.: Wiley Intersci., 1977. 512 p.
- Prigogine I.* La thermodynamique de la vie // *La Recherche.* 1972. V. 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., Her- mida 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? // *Nat. Sci.* 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 develop- mental processes // *J. Non-Equilib. Thermodyn.* 1996. V. 21. № 4. P. 307–320.
- Zotin A.A., Zotin A.I.* Phenomenological theory of ontogen- esis // *Int. J. Dev. Biol.* 1997. V. 41. № 6. P. 917–921.
- Zotin A.A., Murzina S.A., Ieshko E.P.* Growth biorhythms in the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae). Livojoki river population (Karelia) // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2018. V. 419. P. 44–51.

Growth Biorhythms of the European Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae). Varzuga River Population (Murmansk Region)

A. A. Zotin[#]

Koltsov Institute of Development Biology RAS, ul. Vavilova, 26, Moscow, 119334 Russia

[#]*e-mail: zotin@idbras.ru*

An individual linear growth of 90 specimens of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* was studied by measuring of successive annual rings on the surface of the shell. It was found that the growth of each mol- lusk can be described using a united equation, a particular case of which is the Bertalanffy equation with an average growth retardation coefficient $a = 0.048 \text{ year}^{-1}$ and an initial conditions coefficient $d = 5.3 \text{ mm/year}$. It was noted that the growth of mollusks is accompanied by three regular biorhythms with periods of 13.4, 6.8 and 4.0 years, with the first two biorhythms decaying, the latter having a constant amplitude. It was found that a decrease in the amplitude of decaying biorhythms can be described by a power equation with the same coefficients. Questions related to the nature of the identified biorhythms are discussed.