

УДК 574.3:57.017.647:57.018.42

БИОРИТМЫ РОСТА ПРЕСНОВОДНОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae) ПОПУЛЯЦИЯ Р. НЕМИНА (КАРЕЛИЯ)

© 2021 г. А. А. Зотин*, Е. П. Иешко**, @

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

**Институт биологии КарНЦРАН,
ул. Пушкинская 11, Петрозаводск, 185910 Россия

@E-mail: ieshkoe@gmail.com

Поступила в редакцию 26.08.2019 г.

После доработки 21.04.2020 г.

Принята к публикации 21.04.2020 г.

Проведено исследование индивидуального линейного роста 23 особей пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* путем измерения последовательных годовых колец на поверхности раковины. Показано, что рост каждого моллюска может быть описан с помощью единого уравнения, частный случай которого – уравнение Берталанфи со средним коэффициентом замедления роста $a = 0.048 \text{ год}^{-1}$ и коэффициентом начальных условий $d = 5.3 \text{ мм/год}$. Отмечено, что рост сопровождается тремя закономерными биоритмами с периодами 12.6, 6.4 и 4.0 года, причем два первых биоритма затухающие, последний имеет постоянную амплитуду. Установлено, что уменьшение амплитуды затухающих биоритмов может быть описано степенными уравнениями. Обсуждаются вопросы природы выявленных биоритмов.

DOI: 10.31857/S000233292103019X

Рост животных, как и многие другие биологические процессы, протекающие в онтогенезе, сопровождается биоритмами, часть из которых (экзогенные) опосредованы циклическими процессами в окружающей среде, часть (эндогенные) не зависят от внешних ритмов. Появление таких эндогенных биоритмов соответствует современным представлениям термодинамики нелинейных процессов, которая рассматривает живые организмы как неравновесные диссипативные структуры (Prigogine, Nicolis, 1971; Nicolis, 1972; Васильев, 1976; Зотин А.И., 1976; Лампрехт, 1976; Рубин, 1976; Nicolis, Prigogine, 1977; Haken, 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).

При исследовании роста животных обнаружено от 1 до 3 биоритмов в зависимости от характерного времени процесса (Зотин А.А., 2009, 2020; Зотин, 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 особей, описаны два биоритма удельной скорости роста, один из кото-

рых мы связываем с текущим стационарным состоянием живой системы (гомеостаз), другой – с конечным стационарным состоянием, к которому организм стремится на протяжении всей жизни (гоморез) (Зотин, 1974; Зотин, Зотина, 1993; Zotin, Zotin, 1996, 1997).

Определение биоритмов роста сталкивается с трудностями, связанными с необходимостью 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, о котором можно получить сведения, 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 закономерности и особенности роста и связанных с ним биоритмов в природных популяциях. Ранее были проведены исследования биоритмов в индивидуальном онтогенезе пресноводных жемчужниц из популяций рек Сюскюяньйоки, Ливойоки, Кереть (Карелия), Варзуга (Мурманская обл.) (Зотин, 2009, 2020; Зотин, Иешко, 2017, 2018; Zotin *et al.*, 2018).

Цель работы – определить параметры индивидуального линейного роста и связанных с ростом биоритмов для популяции *M. margaritifera* р. Немина (Карелия).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Створки раковин вынесенных на берег в результате весеннего половодья погибших двусторчатых моллюсков пресноводной жемчужницы *M. margaritifera* L. собирали в русле и на берегах р. Немина (бассейн Онежского оз., Карелия). Всего были исследованы раковины 23 моллюсков. Верхний конхиолиновый слой удаляли путем кипячения створок в 1 М растворе КОН в течение 10 мин. В результате годовые кольца роста на среднем призматическом слое стали отчетливо видны. Изображения раковин получали путем их сканирования на сканере HP ScanJet 5400c (Китай). Длину каждого неповрежденного годового кольца измеряли с помощью программы Excel с точностью 0.1 мм.

Было использовано единое уравнение роста, частный случай которого – уравнение Бергаланфи (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 ΔL – прирост длины раковины за год, следующий за возрастом t ;

$d = -V_0/\ln(1-a) + L_0$ (L_0 – размер раковины в возрасте $t=0$).

Коэффициенты уравнения (2) сравнивали с помощью регрессионного анализа. Пригодность использования этого уравнения оценивали с помощью критерия нелинейности (Зотин, 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 приракушечная зона раковины корродирована и часть годовых колец не детектируется. Полученные данные сглаживали кубическими сплайнами, после чего строили временной ряд зависимости относительной скорости роста dL/Ldt

от возраста годового кольца с использованием программы Matlab (версия 7.3.0.267, The MathWorks Inc, США).

Выявление основного тренда и биоритмов проводили методом сингулярного спектрального анализа с помощью программы “Гусеница” (версия 3.40, разработана компанией GistaT Group, Россия), причем с выбором опции “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 брали длину окна 12. Ритмы с периодом <3 лет считали “стохастическим шумом”. Период биоритмов 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 биоритмов (A) от возраста (t) аппроксимировали степенным уравнением

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

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

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

Периоды биоритмов в онтогенезе отдельных моллюсков и средние значения периодов у разных особей сравнивали 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. Связь параметров роста моллюсков р. Немина и полученных ранее параметров для других популяций *M. margaritifera* со среднегодовой температурой воздуха в месте обитания оценивали с помощью коэффициента корреляции (Ивантер, Коросов, 2010). Данные по среднегодовой температуре воздуха взяты с сайта CLIMATE-DATA.ORG. 2019. <https://ru.climate-data.org/>

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основная тенденция линейного роста отдельных особей *M. margaritifera* хорошо описывается уравнением (2) (рис. 1а). Коэффициенты a этого уравнения, определяющие замедление роста, варьируют у разных моллюсков от 0.032 до 0.077 год⁻¹. Тем не менее эти различия не достоверны (табл. 1). Вариационные ряды, составленные из значений

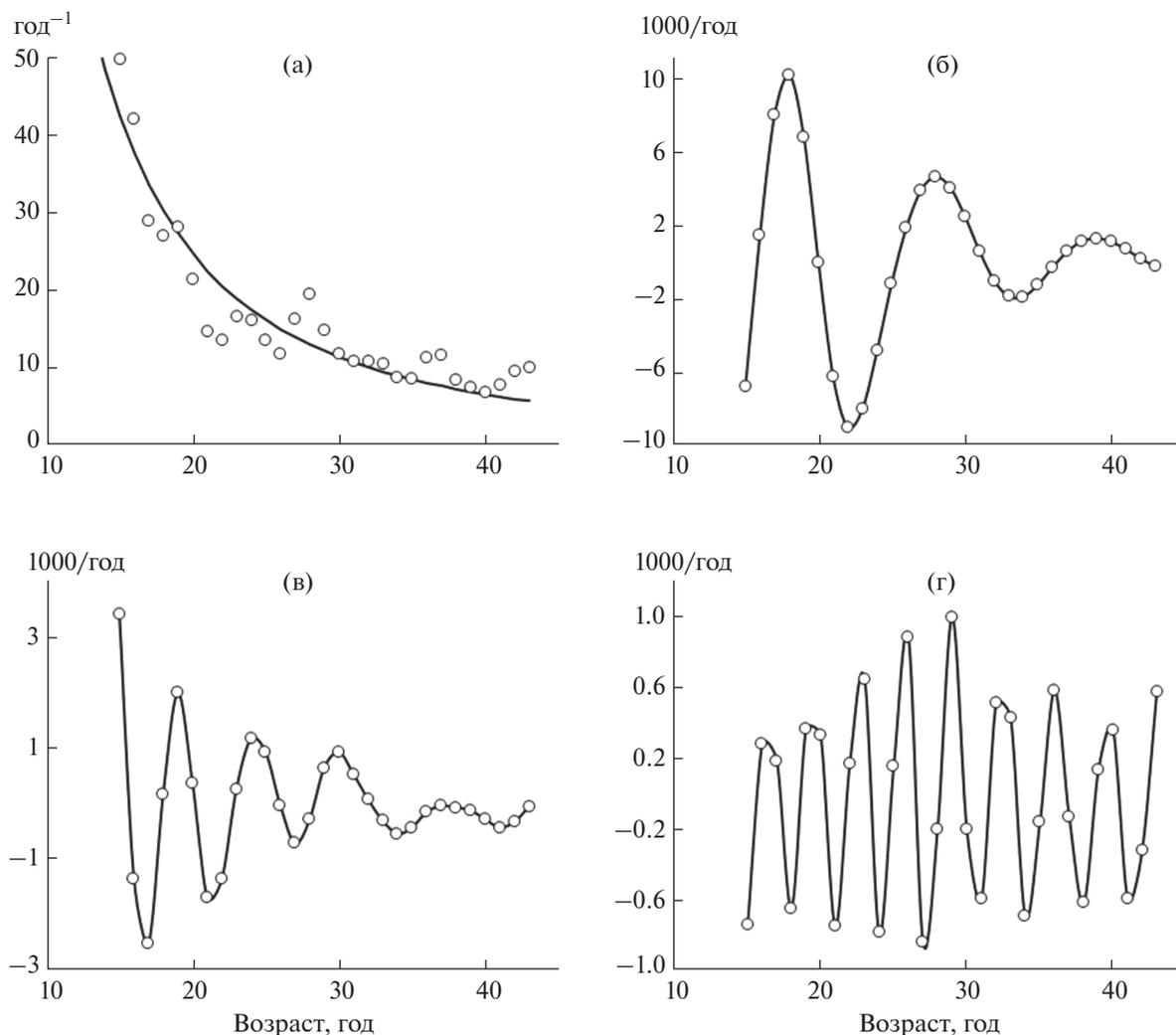


Рис. 1. Пример разложения временного ряда методом сингулярного спектрального анализа для индивидуального линейного роста *Margaritifera margaritifera*. Особь № 22. а – зависимость относительной скорости роста $dL/(Ldt)$ от возраста моллюска; точки – экспериментальные данные; кривая – аппроксимация уравнением (1). б–г – закономерные биоритмы с периодами 12.6, 6.4 и 4.0 года соответственно; кривые – сглаживание кубическими сплайнами.

коэффициентов уравнения (2), согласно критерию χ^2 распределены нормально. Их средние значения $a = 0.062 \pm 0.003$ год⁻¹, $d = 8.9 \pm 0.3$ мм/год могут быть использованы для характеристики популяции р. Немина 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, сопровождающих основной тренд (рис. 1а).

Более отчетливыми биоритмы становятся после выделения волновых составляющих методом

сингулярного спектрального анализа. У всех особей выявлено до трех закономерных биоритмов, различающихся по частоте колебаний (табл. 1; рис. 1б–1г). У двух моллюсков не обнаружены наиболее низкочастотные биоритмы. Это, по-видимому, связано с тем, что числа измеренных годовых колец недостаточно для их выявления.

Периоды биоритмов достоверно не различаются как на протяжении онтогенеза отдельных особей, так и у разных особей. В среднем они равны 12.6 ± 0.8 , 6.4 ± 0.2 и 4.0 ± 0.1 года.

Биоритмы с периодами 12.6 и 6.4 года затухающие. Сравнительный анализ амплитуды биоритма показывает, что первоначально амплитуда с периодом 12.6 года превышает соответствующее значение для биоритма с периодом 6.4 года, но снижение амплитуды в первом случае идет быст-

Таблица 1. Индивидуальные размерные, возрастные и ростовые характеристики *Margaritifera 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	22	107.2	29	0.077 ± 0.006	9.2 ± 0.5	2	14.0	5	7.5 ± 1.0	11	4.0
2	35	131.1	50	0.077 ± 0.005	10.3 ± 0.5	6	10.4 ± 1.2	10	6.7 ± 0.6	16	4.0 ± 0.2
3	25	118.5	32	0.077 ± 0.004	9.8 ± 0.4	4	10.0 ± 1.2	7	6.3 ± 0.3	13	3.7 ± 0.2
4	12	101.1	16	0.075 ± 0.017	11.0 ± 1.2	—	—	4	5.3 ± 0.7	5	3.5 ± 0.5
5	24	107.8	31	0.073 ± 0.008	8.7 ± 0.6	3	18.0 ± 4.0	7	6.7 ± 1.1	11	4.2 ± 0.4
6	23	118.9	33	0.072 ± 0.006	9.4 ± 0.6	3	20.0 ± 6.0	7	7.0 ± 0.9	12	3.6 ± 0.2
7	22	115.5	28	0.072 ± 0.01	9.5 ± 0.8	5	9.0 ± 0.6	6	6.8 ± 2.9	11	3.8 ± 0.4
8	24	110.3	31	0.071 ± 0.009	8.8 ± 0.7	4	9.3 ± 0.7	6	6.8 ± 1.4	9	4.5 ± 0.3
9	17	120.2	36	0.071 ± 0.008	9.2 ± 0.7	3	14.0	4	8.0	8	4.0
10	22	112.2	28	0.068 ± 0.009	8.8 ± 0.7	3	16.0 ± 4.0	5	7.5 ± 1.3	9	4.3 ± 0.3
11	18	116.9	24	0.067 ± 0.011	9.7 ± 0.9	2	18.0	4	7.3 ± 0.7	7	4.3 ± 0.3
12	19	114.6	25	0.066 ± 0.006	9.2 ± 0.5	2	18.0	6	6.4 ± 0.4	7	4.3 ± 0.8
13	19	121.2	26	0.065 ± 0.010	9.6 ± 0.9	3	9.0 ± 1.0	7	5.3 ± 0.4	9	3.8 ± 0.3
14	24	124.5	29	0.062 ± 0.008	9.1 ± 0.7	4	9.3 ± 0.7	9	5.0 ± 0.4	12	3.8 ± 0.2
15	43	127.0	54	0.061 ± 0.004	7.9 ± 0.5	6	12.0 ± 3.0	14	5.8 ± 0.6	19	4.3 ± 0.3
16	24	117.1	34	0.054 ± 0.009	7.5 ± 0.8	3	12.0 ± 2.0	6	6.4 ± 0.4	12	3.6 ± 0.2
17	21	101.4	32	0.054 ± 0.007	6.6 ± 0.6	5	8.5 ± 0.5	6	5.2 ± 0.5	11	3.6 ± 0.4
18	8	82.8	12	0.053 ± 0.022	9.9 ± 1.2	—	—	2	6.0	3	4.0 ± 2.0
19	19	129.9	26	0.053 ± 0.011	9.1 ± 1.0	3	11.0 ± 1.0	8	4.9 ± 0.4	8	4.3 ± 0.3
20	24	123.6	30	0.052 ± 0.009	8.0 ± 0.8	2	18.0	8	6.3 ± 0.9	12	4.0 ± 0.4
21	18	134.8	25	0.042 ± 0.009	8.7 ± 0.9	3	12.0 ± 4.0	6	6.4 ± 0.7	8	4.0 ± 0.4
22	15	116.9	21	0.041 ± 0.016	8.5 ± 1.3	3	9.0 ± 1.0	4	7.3 ± 1.3	6	4.0
23	13	116.4	38	0.032 ± 0.014	5.3 ± 1.4	2	8.0	4	6.0	5	4.5 ± 0.5

Примечание. *n* — число измеренных годовых колец; *L* — длина раковины; *T* — возраст особи; *a*, *d* — коэффициенты уравнения роста (2); *m*₁, *m*₂, *m*₃ — число локальных экстремумов; *P*₁–*P*₃ — период биоритма, биоритмы со средними периодами 12.6, 6.4, 4.0 года соответственно; “—” — биоритм не обнаружен.

рее, чем во втором, и к возрасту 20 лет амплитуды обоих биоритмов сравниваются. Снижение амплитуды этих биоритмов может быть аппроксимировано степенным уравнением (3) с коэффициентами для биоритма с периодом 12.6 года и *b* = 276 ± 153 тыс./год, *c* = -1.61 ± 0.48 (*n* = 8), *b* = 19 ± 6 тыс./год, *c* = -0.88 ± 0.24 (*n* = 16) для биоритма с периодом 6.4 года (рис. 2).

Биоритм с периодом 4.0 года имеет постоянную амплитуду со средним значением 1.1 ± 0.2 тыс./год.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для характеристики роста двустворчатых моллюсков обычно используют так называемую константу роста (*k*) из уравнения Берталанфи (Алимов, 1981; Вауег, 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*

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 статистических методов.

Для изученных моллюсков среднее значение *a* равно 0.062, а следовательно, *k* = 0.064. Константа роста *k* согласно опубликованным ранее данным варьирует для разных популяций *M. margaritifera* от 0.02 до 0.11 (Алимов, 1981; Bauer, 1992; Зюганов и др., 1993; Hastie *et al.*, 2000; San Miguel *et al.*, 2004; Dunca *et al.*, 2011; Зотин, Иешко, 2017). Таким образом, значение константы роста для популяции р. Немина близко к среднему значению для всех популяций, т.е. свидетельствует о том, что условия среды обитания моллюсков в р. Немина близки к оптимальным.

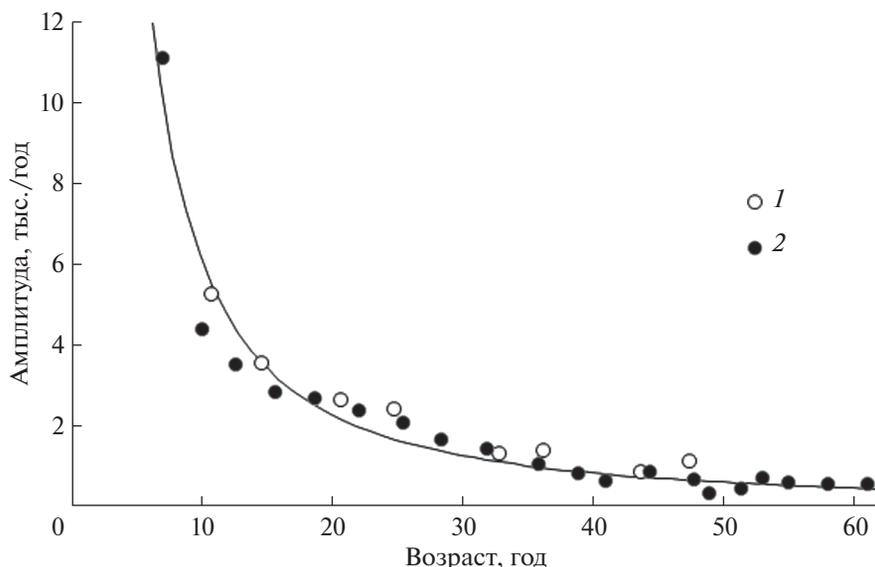


Рис. 2. Зависимость средних значений амплитуды биоритмов от возраста моллюсков. 1, 2 – биоритмы с периодами 12.6 и 6.4 года соответственно. Кривая – аппроксимация степенным уравнением (3).

В предыдущих работах, где определялись параметры биоритмов для популяций рек Кереть, Сюскюяййоки и Ливойоки (Карелия), мы не смогли выявить низкочастотные биоритмы (Зотин, 2009; Зотин, Иешко, 1918; Zotin *et al.*, 2018). Это, по-видимому, связано с тем, что, во-первых, у некоторых особей число видимых годовых колец слишком мало, чтобы биоритм стал явным; во-вторых, в этих работах была слишком малая длина окна при использовании программы “Гусеница”. Увеличение длины окна до значений, приведенных выше, позволяет выявить низкочастотные биоритмы и биоритмы со средней частотой (Зотин, 2020). Для всех популяций эти биоритмы затухающие, причем уменьшение ампли-

туды с возрастом может быть описано степенным уравнением (3).

В табл. 2 приведены сведения о параметрах роста исследованных нами популяций *M. margaritifera* в реках Карелии и Мурманской обл. Видно, что такие параметры, как коэффициент замедления роста a и период биоритма со средней частотой (P_2), уменьшаются с увеличением среднегодовой температуры воздуха (t) в месте обитания. Соответствующие корреляционные отношения достоверно отличаются от 0: $\eta(a/t) = 0.98 \pm 0.11$, $p < 0.01$; $\eta(P_2/t) = 0.92 \pm 0.23$, $p < 0.05$. В то же время средние значения периодов для низкочастотного (P_1) и высокочастотного (P_3) биоритмов остаются неизменными для всех популяций жемчужниц.

Таблица 2. Сравнительная характеристика параметров роста различных популяций *Margaritifera margaritifera* dfhf–fht

Река	T , °C	a , год ⁻¹	P_1 , год	P_2 , год	P_3 , год
Сюскюяййоки (61.7° с. ш.)	4.9	0.114 ± 0.003 ($n = 88$)	13.8 ± 0.7 ($n = 44$)	6.0 ± 0.1 ($n = 81$)	4.0 ± 0.1 ($n = 88$)
Немина (62.8° с. ш.)	2.3	0.062 ± 0.003 ($n = 23$)	12.6 ± 0.8 ($n = 21$)	6.4 ± 0.2 ($n = 23$)	4.0 ± 0.1 ($n = 23$)
Ливойоки (64.8° с. ш.)	0.7	0.060 ± 0.006 ($n = 32$)	13.8 ± 1.2 ($n = 21$)	6.2 ± 0.2 ($n = 28$)	4.0 ± 0.1 ($n = 29$)
Кереть (66.0° с. ш.)	0.1	0.061 ± 0.002 ($n = 11$)	13.8 ± 1.5 ($n = 8$)	6.8 ± 0.4 ($n = 11$)	4.0 ± 0.1 ($n = 11$)
Варзуга (66.7° с. ш.)	0.8	0.048 ± 0.001 ($n = 90$)	13.4 ± 0.1 ($n = 50$)	6.8 ± 0.1 ($n = 84$)	4.0 ± 0.1 ($n = 90$)

Примечание. t – среднегодовая температура воздуха; a – коэффициент замедления роста из уравнения (2); n – число особей; P_1, P_2, P_3 – периоды низко-, средне- и высокочастотных биоритмов соответственно.

Согласно современной термодинамической теории для нелинейных диссипативных структур, к которым, в частности, относятся живые системы, характерно наличие нескольких стационарных состояний (Зотин, 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 в случае, 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 ~12.6 года аналогичен биоритму роста у морского двустворчатого 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. Вероятно, их природа зависит от термодинамических закономерностей.

Можно предположить, что затухающий биоритм со средней частотой связан с процессом стремления организма к конечному стационарному состоянию. Поэтому он затухает на протяжении всего онтогенеза и тесно связан с продолжительностью жизни особей. Известно, что продолжительность жизни *M. margaritifera* тем больше, чем выше широта места обитания (Baer, 1992), что, по-видимому, определяет увеличение периода биоритма со средней частотой с уменьшением среднегодовой температуры воздуха.

Биоритм с постоянным периодом 4 года, вероятно, связан с текущим стационарным состоянием, в котором биологическая система находится на протяжении всей жизни при условии неизменности окружающей среды (Зотин, 2009, 2012; Зотин, Клейменов, 2013). Постоянство амплитуды в этом случае логично связать со стабильностью среды обитания в р. Немина по крайней мере в последние 55 лет (время жизни жемчужниц).

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

Работа выполнена А.А. Зотиным и Е.П. Иешко в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН, № 0108-2019-0003; финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0075).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых 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. Биоритмы роста европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae). Популяция р. Варзуга (Мурманская обл.) // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 4. С. 393–400.
- 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. Сюскюяйюки (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. Неравновесные 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.
- Супачев 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. 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. 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? // *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 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.
- 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 Parameters of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae) Nemina River Population (Karelia)

A. A. Zotin¹ and E. P. Ieshko^{2, *}

¹Koltsov Institute for Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia

²Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

*e-mail: ieshkoep@gmail.com

Individual linear growth was studied in 23 specimens of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* by measuring successive annual growth rings on the shell surface. It is demonstrated that the growth of each mussel can be described by a single equation, of which a particular case is the von Bertalanffy equation with an average growth deceleration coefficient of $a = 0.048 \text{ year}^{-1}$ and a coefficient of initial conditions of $d = 5.3 \text{ mm/year}$. It is remarked that growth was accompanied by three regular biorhythms with periods of 12.6, 6.4, and 4.0 years, the first two being decaying biorhythms, while the latter had a constant amplitude. We ascertained that the decrease in the amplitude of the decaying biorhythms can be modeled by power equations. The nature of the detected biorhythms is discussed.