

УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ им. Н.К. КОЛЬЦОВА

На правах рукописи

Зотин Алексей Александрович

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА В  
ОНТОГЕНЕЗЕ МОЛЛЮСКОВ**

03.00.30 биология развития, эмбриология

Диссертация на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Научный консультант

доктор биологических наук, профессор

Николай Дмитриевич Озернюк

Москва - 2009

## СОДЕРЖАНИЕ

I. ВВЕДЕНИЕ .....	5
II. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	12
2.1. Общие закономерности изменения энергетического обмена в онтогенезе .....	12
2.1.1. Зародышевый, личиночный и ранний постличиночный периоды развития.....	14
2.1.2. Поздний постларвальный (постнатальный) онтогенез .....	24
2.1.3. Ритмы энергетического обмена .....	26
2.1.4. Энергетический обмен с точки зрения термодинамики необратимых процессов .....	27
2.1.5. Уравнения изменения энергетического обмена в онтогенезе .....	31
2.2. Общие закономерности роста .....	34
2.2.1. Виды кривых роста на разных стадиях онтогенеза .....	34
2.2.2. Ритмы роста .....	52
2.2.3. Рост с точки зрения термодинамики необратимых процессов .....	54
2.2.4. Уравнения роста .....	55
2.2.5. Аллометрический рост .....	66
2.3. Взаимосвязь энергетического обмена и массы тела.....	73
III. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	80
3.1. Объекты.....	80
3.2. Исследование зародышевого развития <i>Lymnaea stagnalis</i> .....	87
3.3. Исследование личиночного развития <i>Margaritifera margaritifera</i> .....	88
3.4. Исследование постличиночного онтогенеза <i>Lymnaea stagnalis</i> .....	90
3.5. Культивирование и определение параметров роста наземных гастропод отряда Stylommatophora.....	91
3.6. Определение возраста двустворчатых моллюсков .....	92
3.7. Измерение размеров двустворчатых моллюсков.....	94
3.8. Определение скорости потребления кислорода (метод Варбурга).....	94

	3
3.9. Методы обработки и описания данных .....	96
3.9.1. Метод сглаживающих кубических сплайнов.....	97
3.9.2. Оценка параметров уравнений, сводимых к линейным.....	98
3.9.3. Оценка параметров уравнений, не сводимых к линейным.....	105
IV. РЕЗУЛЬТАТЫ.....	108
ГЛАВА 1. РОСТ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН МОЛЛЮСКОВ:	
ЭМПИРИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ .....	108
4.1. Рост и энергетический обмен у брюхоногих моллюсков .....	108
4.1.1. Рост и энергетический обмен в эмбриогенезе <i>Lymnaea stagnalis</i> .....	108
4.1.2. Рост и энергетический обмен в раннем постличиночном онтогенезе <i>Lymnaea stagnalis</i> .....	113
4.1.3. Рост и энергетический обмен в позднем постличиночном онтогенезе отдельных особей <i>Lymnaea stagnalis</i> .....	118
4.1.4. Индивидуальный рост наземных брюхоногих моллюсков отряда Stylommatophora .....	132
4.1.5. Взаимозависимость между энергетическим обменом и массой у брюхоногих моллюсков.....	159
4.2. Рост и энергетический обмен у двустворчатых моллюсков.....	171
4.2.1. Рост паразитирующих личинок (глохидиев) <i>Margaritifera</i> <i>margaritifera</i> .....	171
4.2.2. Индивидуальный линейный рост двустворчатых моллюсков в постличиночном онтогенезе .....	173
4.2.3. "Групповой" рост двустворчатых моллюсков в постличиночном онтогенезе .....	176
4.2.4. Энергетический обмен в постличиночном онтогенезе двустворчатых моллюсков.....	193
4.2.5. Взаимозависимость между энергетическим обменом и массой в постличиночном онтогенезе двустворчатых моллюсков .....	194
ГЛАВА 2. РОСТ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН МОЛЛЮСКОВ:	

ОПИСАНИЕ С ПОМОЩЬЮ УРАВНЕНИЙ .....	195
4.3. Описание роста бесконечного типа. Уравнение Берталанфи.....	195
4.3.1. Аппроксимация данных уравнением Берталанфи .....	196
4.3.2. Сравнительный анализ кривых индивидуального роста .....	201
4.3.3. Ретроспективный анализ влияния среды на рост мидий .....	209
4.3.4. Сравнительный межпопуляционный анализ роста .....	214
4.4. Зависимость интенсивности энергетического обмена от возраста.....	216
4.4.1. Особенности реализации принципов термодинамики необратимых процессов в онтогенезе животных .....	217
4.4.2. Вывод уравнения зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста в постличиночном онтогенезе .....	224
4.4.3. Аппроксимация экспериментальных данных уравнением кинетики интенсивности потребления кислорода.....	230
4.4.4. Сравнительный анализ кривых изменения интенсивности потребления кислорода в индивидуальном развитии <i>Lymnaea stagnalis</i> ....	230
4.5. Описание роста конечного типа .....	231
4.5.1. Вывод уравнения конечного типа роста.....	232
4.5.2. Аппроксимация данных уравнением конечного типа роста .....	238
4.6. Описание роста зародышей <i>Lymnaea stagnalis</i> .....	242
V. ОБСУЖДЕНИЕ .....	242
VI. ВЫВОДЫ.....	281
VII. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	283

## I. ВВЕДЕНИЕ

Проблема роста и энергетического обмена животных, теоретическое и практическое значение которой нет необходимости специально доказывать, сложна и многогранна. Достаточно вспомнить, что основной задачей биологии развития является изучение механизмов, в основе которых лежат процессы роста и дифференцировки. Рост и энергетический обмен - взаимосвязанные, комплексные процессы, и в силу этого их исследование входит в область интересов биологов многих специальностей: эмбриологов, физиологов, биофизиков, морфологов, экологов, генетиков, а кроме того, физиков и математиков, каждый из которых рассматривает проблему со своих позиций.

В середине XX века были выявлены определенные закономерности роста животных, в результате чего период эмпирического описания сменился периодом количественного анализа. Был предложен целый ряд математических формул, более или менее точно описывающих рост животных, наиболее общим из которых, на наш взгляд, следует признать уравнение роста Берталанфи (Bertalanffy, 1957). Общей чертой подавляющего большинства предложенных уравнений является то, что они описывают процесс постоянного нарастания массы с возрастом животных. Это не удивительно, так как вплоть до настоящего времени под термином "рост" подразумевается период онтогенеза, связанный с увеличением массы тела. Периоды, когда происходит уменьшение размеров животных, как правило, обозначают другими терминами: период деградации массы, период старения и т.п. С нашей точки зрения, такое деление онтогенеза на разные этапы не вполне правомерно. Величина массы тела животного в конечном итоге определяется как баланс между процессами синтеза и распада биомолекул. Будет ли этот баланс в пользу синтеза (увеличение массы) или распада (уменьшение массы) не имеет существенного значения. Поэтому применение уравнения Берталанфи (как и прочих монотонно возрастающих функций) для описания всего онтогенеза возможно

только в тех случаях, когда наблюдается постоянное увеличение массы тела вплоть до гибели животного (рыбы, двустворчатые моллюски и т.д.). Однако для животных с конечным типом роста (млекопитающие, птицы, насекомые и т.д.), когда после достижения максимальной величины масса тела начинает падать, необходимо использовать какое-либо иное уравнение.

Тем не менее, представление о росте только как об увеличении массы тела привело к тому, что в большом числе работ массу животных стали использовать в качестве показателя возраста организма, особенно в тех случаях, когда определение возраста в единицах времени оказывалось затруднено или невозможно. Некоторые исследователи даже считали, что использование абсолютного или относительного значения массы как своеобразного показателя биологического возраста является предпочтительным (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Была найдена эмпирическая зависимость других показателей роста, в частности, линейных размеров тех или иных частей тела, от массы, выражающаяся степенным уравнением:  $Y = a \cdot M^k$ , где  $Y$  - значение измеряемого параметра роста,  $a$ ,  $k$  - коэффициенты. Впоследствии любую степенную зависимость исследуемого параметра от массы или параметров между собой стали называть аллометрической, а процесс изменения этих параметров - аллометрическим ростом (Мина, Клевезаль, 1976). Нередкие случаи нарушения аллометрической зависимости, либо лишь отмечали, либо полностью игнорировали.

Аллометрическая взаимосвязь скорости потребления кислорода и массы тела была первоначально показана М. Клайбером (Kleiber, 1947) при сравнении взрослых млекопитающих разных видов. С тех пор проведено значительное количество исследований, подтверждающих справедливость такой зависимости, если речь идет о межвидовом сравнении животных, принадлежащих к одному таксону. Эти данные суммированы в нашей монографии (Зотин, Зотин, 1999).

Считается, что аллометрическая взаимосвязь скорости потребления

кислорода и массы справедлива и при сравнении этих параметров в онтогенезе животных. Спор идет лишь о том, можно ли считать степенной коэффициент  $k$  такой зависимости постоянным и равным 0.75 (константа Хемингсена) (Hemmingsen, 1960). Однако следует отметить, что в подавляющем большинстве подобных исследований сравниваются разные особи одной популяции, т.е. речь, в сущности, идет не об изменении энергетического обмена и массы в онтогенезе отдельных особей, а о внутривидовой (внутригрупповой) взаимосвязи этих параметров. Вопрос о применимости аллометрического уравнения для описания взаимосвязи метаболизма и массы в онтогенезе отдельных особей остается открытым.

В связи с простотой измерений, сопоставление энергетического обмена и массы приобрело столь широкий характер, что скорость метаболизма стали считать функцией от массы тела животных. Наиболее четко эту мысль выразил К. Шмидт-Ниельсен (1987): "Масса тела или вес традиционно откладываются по оси абсцисс (оси  $x$ ). Это делается не потому, что массу тела можно определить с большей точностью, чем многие другие переменные, но главным образом потому, что нам интересно, как некая функция, например интенсивность метаболизма, меняется с изменением размеров тела. Нелепо рассматривать изменения веса тела как функцию интенсивности метаболизма" (с. 236).

Скорость энергетического обмена, вероятно, действительно зависит от массы тела. Однако справедливость такого утверждения относительно интенсивности метаболизма (т.е. скорости энергетического обмена, отнесенной к единице массы) представляется нам сомнительной. Подробно этот вопрос будет рассмотрен в разделе V. Обсуждение. В результате возобладания приведенной выше идеи о скорости энергетического обмена как функции от массы тела количество публикаций, посвященных изучению изменения скорости и интенсивности обмена в зависимости от возраста животных, оказалось относительно небольшим (см. Зотин, Зотина, 1993).

Подводя итог вышесказанному, следует отметить, что, несмотря на большое число исследований по росту и скорости метаболизма у животных, в этой области остается еще много неясного, требующего дополнительных исследований.

Выбор конкретных объектов для проведения подобных экспериментов связан с учетом возникающих при этом трудностей, носящих в основном методический характер.

Животные должны либо обладать соответствующими регистрирующими структурами, позволяющими определить их возраст (например, годовые кольца на поверхности раковины двустворчатых моллюсков), либо их можно содержать (в идеале - разводить) в лабораторных условиях.

В случае определения возраста по времени содержания в культуре желательно, чтобы продолжительность жизни не была очень большой.

Размеры и образ жизни животных должны быть такими, чтобы они позволяли измерять скорость энергетического обмена и массу индивидуальных животных на всем протяжении онтогенеза (или хотя бы на значительной его части). Сам процесс измерения при этом не должен существенно влиять на жизнеспособность и физиологическое состояние животных.

Желательно, чтобы в онтогенезе животных не происходили процессы, резко изменяющие параметры роста и энергетического обмена (например, линьки у членистоногих и рептилий; окукливание у насекомых с полным превращением и т.п.).

Всем этим требованиям удовлетворяют на наш взгляд брюхоногие и двустворчатые моллюски. Животных, принадлежащих к этим двум классам, мы и выбрали в качестве объекта для проведения исследований. В связи с тем, что энергетический обмен у моллюсков связан в основном с потреблением кислорода, и анаэробными процессами можно с большой степенью точности пренебречь, скорость метаболизма мы оценивали по количеству потребляемого кислорода в единицу времени.

**Целью** настоящей работы явилось выявление закономерностей роста и энергетического обмена в онтогенезе брюхоногих и двустворчатых моллюсков; определение особенностей динамики этих процессов на ранних и более поздних этапах индивидуального развития; разработка обобщающих уравнений для количественной оценки этих процессов.

Для достижения этой цели решались следующие задачи:

1. Изучить параметры роста и энергетического обмена на разных этапах онтогенеза (в том числе, в эмбриональный и постэмбриональный периоды) и определить характер изменения этих параметров в зависимости от возраста моллюсков.

2. Проанализировать параметры роста, энергетического обмена и возраста у брюхоногих и двустворчатых моллюсков из различных природных популяций, определить характер взаимозависимостей между этими параметрами.

3. Оценить применимость аллометрической (степенной) зависимости для описания взаимосвязей между измеренными параметрами и провести сравнительный внутривидовой и межвидовой анализ аллометрических коэффициентов.

4. Для животных с бесконечным типом роста провести расчеты коэффициентов уравнения роста Бергаланфи и сравнительный анализ значений этих коэффициентов у моллюсков разных видов и популяций. Для животных с конечным типом роста вывести уравнение, описывающее такой тип роста, и определить параметры этого уравнения у разных видов моллюсков.

5. Вывести уравнение, описывающее изменение интенсивности потребления кислорода в онтогенезе моллюсков и аппроксимировать этим уравнением полученные данные.

6. Оценить полученные данные с точки зрения закономерностей роста и изменения энергетического обмена в онтогенезе моллюсков и применимости к этим процессам принципов термодинамики необратимых процессов.

Данная диссертационная работа посвящается памяти моего отца доктора биологических наук, профессора Александра Ильича Зотина. Именно он привлек мое внимание к проблеме потоков массы и энергии в индивидуальном развитии и эволюции животных, применимости положений термодинамики необратимых процессов для их описания. За что я ему бесконечно благодарен.

Также я благодарю свою мать кандидата физико-математических наук Римму Сергеевну Зотину за неоценимую помощь в статистической обработке данных и их математического описания.

Отдельную глубокую благодарность я выражаю доктору биологических наук, профессору Николаю Дмитриевичу Озернюку, под неусыпным и благожелательным вниманием которого в процессе совместной работы и обсуждения полученных данных, диссертация приобрела свой окончательный вид.

Я глубоко благодарен сотрудникам, с которыми проводились совместные работы по теме диссертации, своим соавторам:

кандидату биологических наук Татьяне Антоновне Алексеевой;  
кандидату технических наук Виктору Валерьяновичу Белецкому;  
кандидату биологических наук Ирине Георгиевне Владимировой;  
доктору биологических наук Валерию Валерьевичу Зюганову;  
кандидату биологических наук Сергею Юрьевичу Клеймёнову;  
доктору Ричарду Куньяку (Канада);  
профессору Ингольфу Лампрехту (ФРГ);  
доктору биологических наук Леониду Павловичу Незлину;  
кандидату биологических наук Александр Сергеевичу Розанову;  
кандидату биологических наук Марине Николаевне Семёновой;  
кандидату биологических наук Юрию Николаевичу Сопову;  
доктору биологических наук Валерию Ивановичу Старостину;

Отдельно благодарю Ольгу Андреевну Топчий за неоценимую помощь, оказанную в поведении исследований и сборе экспериментального материала.

Также я признателен всем, кто, так или иначе, оказал содействие в выполнении данной работы:

Михаилу Павловичу Белоусову;  
Александру Михайловичу Белоусову;  
Тамаре Николаевне Белоусовой;  
Татьяне Михайловне Белоусовой;  
Майе Викторовне Воробьёвой;  
доктору биологических наук Елене Евгеньевне Воронежской  
кандидату биологических наук Варваре Евгеньевне Дьяконовой;  
Марии Юрьевне Зотиной;  
Елизавете Михайловне Костычевой;  
Наталии Германовне Кряжевой;  
Петру Орестовичу Саморукову;  
Дмитрию Викторовичу Щепоткину.

Работа осуществлялась при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (гранты № 96-04-48396; № 99-04-48501; № 99-04-62057; № 99-04-63037; № 00-04-63071) и Президиума РАН (программа "Биоразнообразие и динамика генофондов").

## II. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 2.1. Общие закономерности изменения энергетического обмена в онтогенезе

Энергетический обмен является одним из наиболее интегральных показателей, характеризующих физиологическое состояние организма. Поэтому изучение уровня потребления кислорода и теплопродукции издавна привлекает к себе внимание исследователей. Имеется большое число работ, посвященных энергетическому обмену в течение развития и роста различных животных и человека (Brody, 1945; Винберг, 1956; Altman, Dittmer, 1964; Romanoff, 1967; Сущеня, 1972; Зотин, 1974, 1988; Шатуновский, 1980; Радзинская, Никольская, 1982; Озернюк, 1985, 2000а, б; Зотин, Зотина, 1993; Koosjman, 2000; Darveau *et al.*, 2002; Вокма, 2004; Glazier, 2005, 2006; Katsanevakis *et al.*, 2007а, b; Moran, Wells, 2007 и др.).

Энергетический метаболизм (дыхание и гликолиз) является основным поставщиком энергии для всех процессов и реакций, протекающих в живых системах. Он может, поэтому, служить эквивалентом всех тех тысяч и десятков тысяч химических реакций и физических процессов, которые протекают в организме. Энергетика организмов характеризуется не только большим числом химических реакций, но и сложным их переплетением и сопряжением (Дэгли, Никольсон, 1973; Ньюсхолм, Старт, 1977). Эта сложная сеть реакций, катализируемая тысячами ферментов, с трудом поддается анализу. Измерение таких показателей, как скорость потребления кислорода или теплопродукции помогает избежать этих трудностей и судить об общем состоянии энергетического обмена, не обращая внимания на многочисленные химические и физические процессы, протекающие в организме.

По энергетическому метаболизму можно судить о потенциальных возможностях живой системы диссипировать энергию, так как дыхание и гликолиз соответствуют подводимой к системе мощности, а теплопродукция - реальной диссипации энергии в системе.

Следует отметить, что в аэробных условиях у большинства организмов энергетический обмен, связанный с гликолизом, пренебрежимо мал по сравнению с обменом, для осуществления которого необходим кислород. Поэтому, в большинстве случаев гликолитическими процессами можно пренебречь и судить об энергетическом обмене только по скорости потребления кислорода (см. Зотин, 1974; Зотин, Зотина, 1993).

Устойчивое состояние организмов (гомеостаз) даже в период покоя требует больших затрат энергии и сопровождается протеканием ряда физиологических процессов. Эта энергия идет на поддержание неравновесного состояния живых систем и на работу различных систем управления и регуляции (Иванов, 1972; Хаскин, 1984).

Для характеристики энергетического метаболизма в устойчивом состоянии организмов используют понятие основного и стандартного обмена (см. Зотин, 1988). Под основным обменом имеют в виду интенсивность потребления кислорода животными, находящимися в состоянии полного покоя, через сутки после кормления. Он соответствует минимальной интенсивности энергетического метаболизма, так как для большинства животных аэробным гликолизом можно пренебречь. В реальных экспериментах достигнуть полного покоя животного (кроме человека) практически не удастся, поэтому обычно измеряют не основной, а стандартный обмен, который соответствует интенсивности потребления кислорода животными в малоподвижном состоянии. И основной, и стандартный обмен сильно зависят от температуры среды. Поэтому их измеряют при сходных температурных условиях: обычно при 20°C у пойкилотермных животных, в термонеutralной зоне - у гомойотермных.

Очевидна условность и неточность указанных определений основного и стандартного обмена. Многие мелкие животные (простейшие, ракообразные, насекомые) не могут находиться в малоподвижном состоянии. Другие животные (некоторые насекомые, рептилии), наоборот, способны долгое время

сохранять такое состояние. Это сильно осложняет возможность сопоставления стандартного обмена у разных групп животных, хотя для каждого конкретного вида животных это понятие более определено. Не лучше обстоит дело с основным обменом. Помимо того, что полного покоя животных даже в экспериментальных условиях достигнуть не удастся, при голодании обычно происходит снижение скорости потребления кислорода в разной степени у разных видов. У некоторых животных, наоборот, голодание вызывает активный поиск пищи и связанное с этим повышение интенсивности дыхания. Неопределенность, связанная с измерением основного обмена, настолько велика, что в последние десятилетия, как правило, определяют только стандартный обмен, хотя в начале и до 40-х годов XX века предпочитали в той или иной форме измерять основной обмен.

В настоящее время создалась такая ситуация, что наиболее обследованными в отношении энергетического обмена оказались млекопитающие, птицы, рыбы, ракообразные и насекомые. Значительно меньше работ выполнено на моллюсках.

### **2.1.1. Зародышевый, личиночный и ранний постличиночный периоды развития**

Наиболее полные данные по изменению энергетического обмена в эмбриогенезе животных приведены в обзорах (Зотин, 1974, 1988; Зотин, Зотина, 1993; Радзинская, Никольская, 1982; Озернюк, 1985, 2000а, б).

Работ, посвященных энергетическому обмену в зародышевом развитии животных относительно немного. В основном - это работы по измерению скорости потребления кислорода, измеренной на целых развивающихся яйцах. Исследования показали, что в расчете на массу всего яйца происходит значительное увеличение потребления кислорода в зародышевом развитии животных разных таксонов (Needham, 1931; Giudice, 1973; Hoyt, Rahn, 1980; Seymour, 1984; Озернюк, 1985; Vleck, Vleck, 1987 и др.).

По мнению А.И. Зотина (Зотин, 1966, 1974, 1988; Зотин, Зотина, 1993), при

расчете интенсивности энергетического обмена следует использовать не массу всего яйца, а только массу зародышей, поскольку в яйцах (особенно птиц, рептилий, рыб, амфибий, насекомых и др.) содержится большое количество запасных питательных веществ в виде желточных и белковых включений. Эти включения являются пассивными образованиями и не участвуют в дыхании и теплопродукции зародыша. Поэтому их массу следует отбрасывать при вычислении интенсивности потребления кислорода или теплопродукции зародышей.

Изменение интенсивности потребления кислорода в расчете на массу зародыша (в отличие от расчета на массу всего яйца) у разных таксономических групп животных имеет различный характер.

#### Беспозвоночные животные

Все литературные данные свидетельствуют об увеличении скорости потребления кислорода в период зародышевого развития животных разных систематических групп: морских ежей и звезд (Giudice, 1973), многих видов насекомых (Радзинская, Никольская, 1972, 1986; Madhavan, 1975; Никольская, Радзинская, 1979, 1983; Грудницкий, 1983; Алексеева, 1985), пауков (Riddle, Markerich, 1981) и других беспозвоночных (Needham, 1931). Данные по изменению интенсивности потребления кислорода в раннем онтогенезе беспозвоночных немногочисленны и касаются, в основном, насекомых.

Онтогенез насекомых с полным превращением включает в себя четыре периода: зародышевый, личиночный, куколочный и имаго.

Наиболее наглядно изменение интенсивности энергетического обмена на различных стадиях развития можно проследить на примере тутового шелкопряда *Bombix mori* (Радзинская, Никольская, 1986) (рис. 2.1).

Как видно из рис. 2.1 в зародышевый период развития тутового шелкопряда, начиная с первого дня развития, интенсивность потребления кислорода постоянно нарастает.

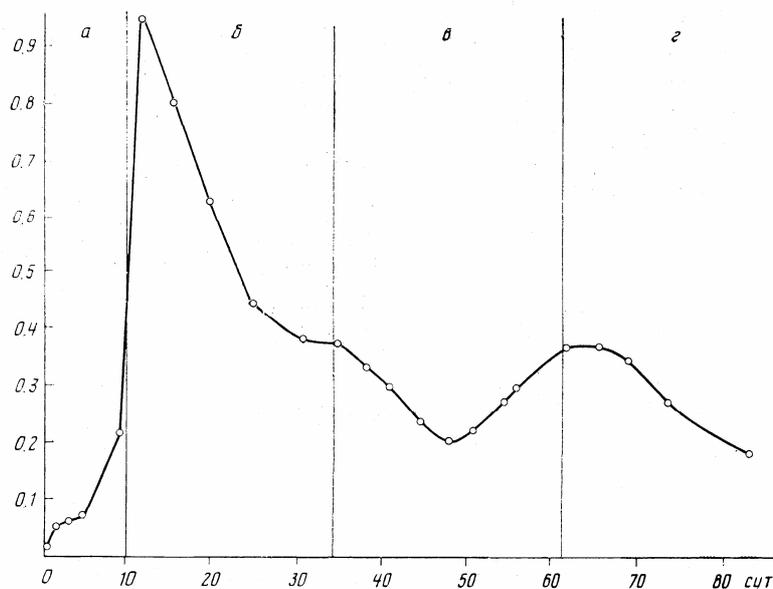


Рисунок 2.1. Интенсивность дыхания в онтогенезе тутового шелкопряда (Радзинская, Никольская, 1986, с изменениями). По оси абсцисс - возраст. По оси ординат - интенсивность потребления кислорода, мл O<sub>2</sub>/(ч·г). а - зародыши; б - личинки; в - куколки; г - бабочки

В личиночный период - после первоначального кратковременного увеличения происходит постепенное снижение уровня интенсивности дыхания, продолжающееся до приблизительно середины стадии куколки. Затем вновь наблюдается увеличение этого параметра вплоть до ранних этапов постличиночного онтогенеза, снова сменяющееся периодом снижения вплоть до гибели взрослой бабочки.

Аналогичная картина изменения интенсивности потребления кислорода в онтогенезе показана также для других насекомых с полным превращением: плодовой мушки *Drosophila melanogaster* (Алексеева, 1985, 1987), комара *Culex pipiens* (Алексеева и др., 1991), колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Радзинская и др., 2003), американской белой бабочки *Huphantria cunea* (Иванчик, 1969), китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* (Золотарев и др., 1940; Петрова, 1969), мучного хрущака *Tenebrio molitor* (Janda, Kocian, 1933), восковой огневки *Galleria mellonella* (Crescitelli, 1935), медведки *Gryllotalpa gryllotalpxi* (Тилавов, 1979), египетской хлопковой совки *Spodoptera littoralis* (Aboul-Nasr et al., 1976) и других.

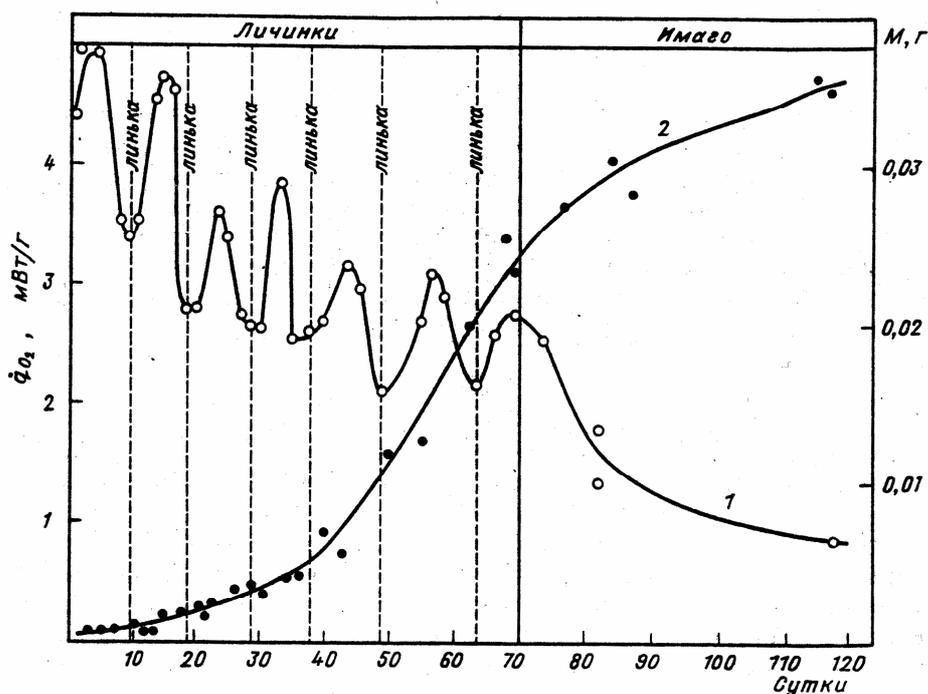


Рисунок 2.2. Интенсивность дыхания (1) и рост (2) в онтогенезе красноклопа обыкновенного *Pyrrhocoris apterus* (Радзинская, Никольская, 1982). По оси абсцисс - возраст. По оси ординат - интенсивность потребления кислорода (слева, белые кружки) и масса (справа, черные кружки)

У насекомых с неполным превращением интенсивность дыхания имеет общую тенденцию к снижению в личиночный период.

На фоне этого снижения происходят постоянные колебания ее величины, связанные с прохождением личиночных линек. В процессе формирования имаго наблюдается некоторый "всплеск" уровня интенсивности метаболизма. Однако в целом изменение интенсивности потребления кислорода у взрослых насекомых продолжает кривую снижения, наблюдаемую в личиночный период (рис. 2.2).

Такая кинетика изменения интенсивности метаболизма была показана, в частности, для красноклопа обыкновенного *Pyrrhocoris apterus* (Радзинская, Никольская, 1982), домашнего сверчка *Acheta domesticus* (Никольская и др., 1986; Клеймёнов, 1996, 1997), перелетной саранчи *Locusta migratoria* (Roussel, 1963), термобии домашней *Thermobia domestica* (Rohdendorf, Slama, 1966), мраморного таракана *Nauphoeta cinerea* (Тихонравова, 1977).

Для зародышевого развития брюхоногих моллюсков нам известна только

одна работа по энергетическому обмену, выполненная на пресноводном живородящем моллюске *Viviparus viviparus* (Радзинская и др., 2003). В данной работе было показано, что на последних этапах зародышевого развития интенсивность потребления кислорода остается постоянной. Однако неизвестно, какова была кинетика этого параметра на ранних этапах онтогенеза.

Интенсивность метаболизма у личинок брюхоногого моллюска *Pyanassa obsoleta* сначала снижается, достигая минимума на 4-й день после формирования велигера, а затем резко возрастает вплоть до метаморфоза в ювенильных моллюсков на 7-й день (Richmond, Woodin, 1999).

У двустворчатых моллюсков в онтогенетическом плане наиболее подробно изучены зародышевый и личиночный периоды развития обыкновенной мидии *Mytilus edulis*. В раннем онтогенезе мидии проходят следующие этапы развития. После оплодотворения яиц в течение нескольких часов формируется 1-й тип личинок - трохофора, которая вылупляется из яйца, переходит к свободному образу жизни, и метаморфозирует во 2-й тип личинок - великонху, имеющую D-образную раковину размером от 100 до 120 мкм. Великонха переходит к активному внешнему питанию и быстро растет. Достигнув размера 300 мкм, она проходит метаморфоз в ювенильного моллюска и оседает на дно (Sprung, Widdows, 1986).

Было показано (Davenport, 1976; Riisgard *et al.*, 1981; Sprung, 1984; Sprung, Widdows, 1986), что скорость метаболизма постоянно увеличивается на протяжении всего периода эмбрионального и личиночного развития мидий. Интенсивность метаболизма также увеличивается, начиная с момента оплодотворения, достигает максимума при метаморфозе в великонху и затем постоянно снижается вплоть до образования ювенильного моллюска (рис. 2.3).

Зависимость интенсивности теплопродукции ( $q$ , мВт/г) от сухой массы великонхи ( $M$ , г) может быть выражена аллометрическим уравнением (2.25):  
 $q = 344 M^{-0.35} (t^{\circ} = 15^{\circ}\text{C})$  (Sprung, Widdows, 1986).

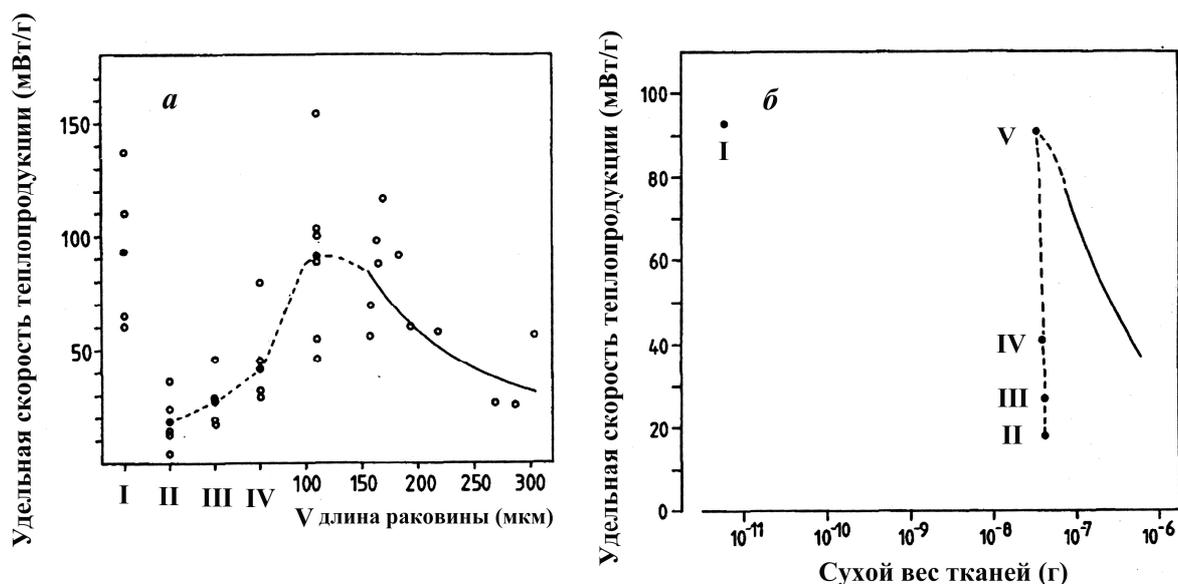


Рисунок 2.3. Удельная скорость теплопродукции зародышей и личинок мидий *Mytilus edulis* (из Sprung, Widdows, 1986). *a* - зависимость от стадии развития; *б* - зависимость от сухой массы тканей. Обозначения стадий развития: I - сперма; II - неоплодотворенная яйцеклетка; III - оплодотворенная яйцеклетка; IV - трохофора; V - великонха.

Наращение интенсивности теплопродукции в зародышевый период принято связывать с процессами дифференцировки, морфогенеза и метаморфозом, а на стадии свободноплавающей личинки (трохофоры) - с двигательной активностью (Fry, 1947; Zeuthen, 1947; Berg, Kutsky, 1951; Black, 1962; Sprung, Widdows, 1986).

Увеличение скорости метаболизма, начиная с момента оплодотворения, показано для других видов двустворчатых моллюсков - *Crassostrea* sp. и *Macra* sp. (Ballentine, 1940). Однако у *Ostrea edulis* повышения скорости потребления кислорода после оплодотворения не обнаружено. Подъем уровня метаболизма у этого вида выявлен, начиная со стадии дробления (Cleland, 1950).

Усиление скорости потребления кислорода в личиночном периоде показано для *Crassostrea virginica* (Black, 1962).

Зависимость интенсивности потребления кислорода от массы тела изучена для зародышевого развития беззубки *Anodonta piscinalis* (Радзинская и др., 2003). В данной работе было показано, что интенсивность обмена в

зависимости от массы сначала увеличивается, а затем постоянно уменьшается. Учитывая, что у данного вида моллюсков зародыш постоянно растет, можно сделать вывод о том, что в процессе формирования личинки (глохидия) интенсивность метаболизма возрастает в раннем эмбриогенезе, достигая максимума приблизительно на стадии гастролы, а затем уменьшается вплоть до формирования готового к вымету глохидия.

### Рыбы и амфибии

Вопрос о том, как изменяется интенсивность дыхания в зародышевом развитии рыб и амфибий еще не выяснен. В подавляющем большинстве исследований авторы определяют скорость дыхания - потребление кислорода одним или несколькими целыми яйцами. Дело в том, что определение интенсивности дыхания зародышей этих животных сопряжено с большими методическими трудностями, связанными с тем, что сложно, а иногда и невозможно определить вес собственно зародыша (без желтка, оболочек и других образований).

Многочисленные данные о дыхании зародышей амфибий (Needham, 1931; Wills, 1936; Hopkins, Handford, 1943; Deuchar, 1966; Seymour, 1984) и осетровых рыб (Коржуев, 1941; Коржуев и др., 1960; Хакимуллин, Молодых, 1985) поэтому относятся в основном к изучению скорости, а не интенсивности потребления кислорода. Во всех случаях показано, что скорость потребления кислорода увеличивается в ходе зародышевого развития. В зародышевом развитии амфибий интенсивность потребления кислорода по имеющимся данным постоянно возрастает. Это было показано для шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Озернюк, Лелянова, 1985; Владимирова и др., 2000), зеленой жабы *Bufo viridis* (Владимирова и др., 2000); калифорнийского тритона *Taricha torosa* (Wills, 1936), испанского тритона *Pleurodeles waltl* (Владимирова и др., 2000; Владимирова, Алексеева, Клеймёнов, неопубликованные данные).

Во время зародышевого развития костистых рыб, так же как и у всех остальных животных, происходит значительное увеличение скорости

потребления кислорода (Needham, 1931; Никольская, 1965; Kamler, 1976; Davenport, Lonning, 1980; Озернюк, 1985; Озернюк, Лелянова, 1985; Rombough, 1988).

Данные по изменению интенсивности потребления кислорода в эмбриогенезе рыб довольно противоречивы. В ряде работ показано, что после первоначального повышения уровня интенсивности метаболизма в дальнейшем происходит его постоянное снижение вплоть до вылупления. Подобное развитие событий показано для зародышей ручьевой форели *Salmo trutta* (Wood, 1932), радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Smith, 1947, 1958; Баравік, 1963) рыбы-свиньи *Congiopodus leucopaecilus* (Robertson, 1974); невского лосося *Salmo salar* (Привольнев, 1938; Озернюк, Зотин, 1983).

Совершенно иные данные получены для зародышей форели *Oncorhynchus mykiss* Н.Д. Озернюком и В.Г. Леляновой (1987). По их данным ходе развития зародышей от стадии бластулы до вылупления происходит непрерывное увеличение интенсивности потребления кислорода. Постоянное увеличение интенсивности дыхания было показано также для зародышей вьюна *Misgurnus fossilis* (Донцова, Грудницкий, 1977), трески *Gadus morhua* (Davenport, Lonning, 1980), щуки *Esox lucius* (Привольнев, 1938).

Объяснить расхождение результатов, полученных разными авторами, в настоящее время не представляется возможным.

Более четкие данные получены для интенсивности метаболизма у рыб и амфибий в постэмбриональном периоде развития.

У амфибий после вылупления из оболочек происходит дальнейшее увеличение интенсивности дыхания вплоть до стадии перехода личинок на внешнее питание. Затем интенсивность потребления кислорода начинает снижаться, в период метаморфоза вновь возрастает, и с окончанием метаморфоза опять снижается.

Подобная картина для постэмбрионального периода жабы *Bufo vulgaris* описана еще в работе Т. Гайда (Gayda, 1921), а затем подтверждена многими

другими авторами на разных видах амфибий: лягушках (Fletcher, Myant, 1978; Guyetant *et al.*, 1981; Озернюк, Лелянова, 1985), жабах (Silvula *et al.*, 1972; Bradford, Seymour, 1985; Владимирова и др., 2000), жерлянках (Ковальчук, 1976), амбистомах (Hopkins, Handford, 1943; Грудницкий, Никольская, 1976, 1977; Kaplan, 1980; Владимирова и др., 1993, 2000, 2003а), тритонах (Helff, 1926; Wills, 1936; Владимирова и др., 2000; Владимирова, Алексеева, Клеймёнов, неопубликованные данные) и других (Burggren, 1984).

Увеличение интенсивности потребления кислорода в период метаморфоза амфибий все же не является общим правилом. В некоторых работах показано, что в процессе метаморфоза лягушек интенсивность потребления кислорода в расчете на сырую массу не меняется (Etkin, 1934; Fletcher, Myant, 1978), а у тропической лягушки *Phyllodates subpunktatus* даже падает (Funkhouser, Mills, 1969).

Сходные наблюдения сделаны и на личинках рыб. После вылупления из оболочек отмечено значительное увеличение интенсивности метаболизма у зародышей форели и личинок осетровых рыб (Коржуев, 1941; Хакимуллин, 1984), лососевых рыб (Привольнев, 1938; Lindroth, 1942; Озернюк, Лелянова, 1987); щуки (Lindroth, 1942; Шамардина, 1954) и многих других рыб (Holliday *et al.*, 1964; Kamler, 1976; Kaushik *et al.*, 1982; Davenport, 1983; Озернюк, 1985, 1988, 2000а, б).

Как и в случае метаморфоза амфибий, для рыб также описаны исключения из общего правила подъема интенсивности обмена в личиночный период.

Оказалось, например, что при расчете потребления кислорода на сухую массу личинок верховки *Leucaspis delineatus* интенсивность дыхания падала на всех стадиях развития после вылупления, включая стадию резорбции желтка (Безлер, 1939). То же самое относится к личинкам некоторых других рыб (Laurence, 1975, 1978; Forstner *et al.*, 1983; De Silva *et al.*, 1986; Wieser, Forstner, 1986). Например, на всех стадиях развития *Oreochromis niloticus* после вылупления зародышей из оболочек происходит падение интенсивности

потребления кислорода в расчете на сухую массу (De Silva *et al.*, 1986).

Рептилии, млекопитающие и птицы

В отличие от других таксонов, данные, полученные для изменения скорости и интенсивности обмена в зародышевом и раннем постзародышевом периодах развития рептилий, млекопитающих и птиц, более или менее однородны.

Для рептилий описан кратковременный подъем уровня интенсивности обмена в период, близкий к вылуплению из яйца. Однако у разных видов максимум интенсивности потребления кислорода приходится на разные периоды: у зеленой черепахи *Chelonia mydas* (Ackerman, 1981) - непосредственно перед выклевом, у прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Клеймёнов, 1991) - в момент выклева, у болотной черепахи *Emys orbicularis* (Владимирова и др., 2005) - примерно на 75 сут. после выклева.

Постоянное снижение интенсивности потребления кислорода в эмбриогенезе показано для всех исследованных рептилий: черного полоза *Columber constrictor* (Clark, 1953), обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Bohr, 1904), водяного ужа *N. tessellata*, эфы *Echis colorata*, диадемового полоза *Spalerosophis diadema*, малоазиатской гадюки *Vipera xanthina*, рогатой гадюки *Cerastes cerastes* (Dmi'el, 1970), прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Клеймёнов, 1991, 1996), головастой черепахи *Caretta caretta*, зеленой черепахи *Chelonia mydas* (Ackerman, 1981) болотной черепахи *Emys orbicularis* (Владимирова и др., 2005).

У подавляющего большинства изученных млекопитающих наблюдается снижение интенсивности дыхания, начиная с ранних стадий эмбриогенеза (Boell, Nicholas, 1939; Brody, 1945; Fridhandler *et al.*, 1957; Dawes, Mott, 1959; Нагорный и др., 1963; Zotin, 1972), хотя имеются сведения об увеличении интенсивности потребления кислорода у млекопитающих в зародышевом развитии, в частности, у мышей (Mills, Brinster, 1967).

В раннем постнатальном периоде млекопитающих происходит устойчивое

усиление интенсивности метаболизма, которое продолжается разное время у разных видов (Du Bois, 1916; Talbot, 1925; Dobler, 1976; Donhoffer, 1986 и др.).

Еще с большим основанием вывод о том, что в период зародышевого развития происходит уменьшение интенсивности метаболизма, можно сделать, опираясь на экспериментальные данные, полученные для птиц.

Наблюдения о снижении интенсивности обмена во время зародышевого развития кур получены еще в начале прошлого века (Bohr, Hasselbloch, 1900). Эти данные были впоследствии подтверждены многими другими авторами не только на курах (Needham, 1931; Romanoff, 1967; Клеймёнов, 1996), но и на многих других видах птиц: утках (Шевцова, 1965; Махинько, Шевцова, 1969), голубях (Махинько, Шевченко, 1954), буреви́стниках (Ackerman *et al.*, 1980), попугаях (Bucher, 1983), пеликанах (Bartholomew, Goldstein, 1984), и других (Bucher, Bartholomew, 1984), - и в настоящее время сомнений не вызывают.

У птиц подъем интенсивности дыхания происходит перед выклевом и продолжается в первые дни после выклева (Needham, 1942; Brody, 1945; Barrot, Pringle, 1946; Romanoff, 1967; Blem, 1978; Bucher, 1983).

### **2.1.2. Поздний постларвальный (постнатальный) онтогенез**

Если периоды эмбрионального и раннего постэмбрионального развития животных представляют большие трудности для описания изменения скорости и интенсивности метаболизма, то поздний постэмбриональный онтогенез явился той экспериментальной базой, на которой с самого начала были показаны общие для всех животных закономерности энергетического обмена.

Непосредственное измерение основного обмена у млекопитающих и птиц показало, что интенсивность потребления кислорода постоянно снижается с возрастом животного.

Справедливость этой зависимости установлена для всех групп животных от простейших до млекопитающих (Brody, 1945; Kleiber, 1947, 1961; Ивлев, 1954; Винберг, 1956; Сущеня, 1972; Bennett, Dawson, 1976; Золотарев, Рябушко, 1977; Alimov, 1978; Алимов, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987; Hofman, 1983;

Владимирова, Зотин, 1985; Зотин, 1988; Jørgensen, 1990; Владимирова, 2001; Владимирова и др., 2003б; Бызова 2007).

Ряд авторов полагает, что рассмотрение вопроса об изменении интенсивности обмена в зависимости от возраста неправомерно. У некоторых животных (например, у рыб или водных ракообразных) рост массы тела продолжается всю жизнь. У таких животных трудно разграничить вклад в изменение интенсивности дыхания процессов, связанных с изменением массы тела, и вклад, связанный с возрастными изменениями животных. Это дало основание высказать предположение, согласно которому у рыб "не обнаруживается никакого влияния возраста на интенсивность обмена" (Винберг, 1956; с. 144). Сходный вывод сделан в отношении ракообразных (Суцня, 1972; с.68): "В настоящее время нет убедительных данных, говорящих об определенном влиянии возраста на интенсивность обмена у ракообразных".

Г.Г. Винберг (1977) считает, что этот вывод можно распространить на всех пойкилотермных животных, а К. Шмидт-Ниельсен (1982, 1987) считает его справедливым для всех животных (в том числе и гомойотермных).

Это утверждение, по-видимому, неверно. Во всяком случае, у таких пойкилотермных животных, как насекомые, масса взрослых форм которых не возрастает в процессе жизни, снижение интенсивности потребления кислорода во время старения можно объяснить только возрастными изменениями организма. Например, у *Drosophila melanogaster* интенсивность дыхания имаго заметно снижается в процессе старения (Алексеева, 1985), а масса тела практически не изменяется. Еще более показательны данные, полученные для сверчков *Acheta domestica* (Никольская и др., 1986), у которых в процессе старения снижается не только интенсивность потребления кислорода, но и масса взрослых насекомых (рис. 5.1; см. раздел V Обсуждение). Снижение интенсивности дыхания при старении насекомых происходит непрерывно до самой смерти, причем у аллатектомированных сверчков, которые живут дольше, чем контрольные насекомые, дольше продолжается и процесс

снижения интенсивности потребления кислорода (Радзинская и др., 1987).

У млекопитающих и птиц рост продолжается только первую треть или половину жизни, а затем масса животных не меняется или даже снижается. На этих животных также можно решать вопрос о роли возрастных изменений, не связанных с изменением массы тела, в процессе снижения интенсивности стандартного обмена. Наиболее полные данные получены на людях. Эти данные показали, что не только рост, но и последующие возрастные изменения сопровождаются уменьшением интенсивности потребления кислорода: рост людей прекращается примерно к 20-25 годам, но и после этого продолжается заметное снижение интенсивности дыхания. Начиная с 25-летнего возраста, это снижение составляет на каждые 10 лет 1%, 0%-7%, 5% соответственно (Kise, Ochi, 1934; Беркович, 1964; Key *et al.*, 1973).

### 2.1.3. Ритмы энергетического обмена

Данные о ритмах энергетического обмена суммированы в монографии А.И. Зотина (1988). Циркадные и сезонные колебания основного и стандартного обмена обнаружены для многих видов животных: насекомых (Chiba *et al.*, 1973), двустворчатых моллюсков (Newell, Bayne, 1980; Way, Wissing, 1984; Ляшенко, Харченко, 1989; Kim *et al.*, 1999, 2001, 2003), рыб (Строганов, 1962; Brett, 1972; Palmer, 1974), рептилий (Dmi'el, 1969; Bennett, Dawson, 1976), млекопитающих (Слоним, 1945; Brody, 1945; Chew *et al.*, 1965; Arnold, Shield, 1970; Kinnear, Shield, 1975; McCormick, 1981; Пантелеев, 1983), человека (Беркович, 1964); птиц (Dawson, Hudson, 1970; Гаврилов 1979, 1981); и др. (Браун, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Шилов, 1985).

Следует отметить, что такие ритмы вызваны не только изменениями факторов среды, но и особенностями жизненного цикла, в частности степенью физиологической или репродуктивной активности животных, биохимическими изменениями и т.п. (Newell, Bayne, 1980; Way, Wissing, 1984; Ляшенко, Харченко, 1989; Kim *et al.*, 1999, 2001, 2003 и др.).

В серии работ Ким и соавторов (Kim *et al.*, 1999, 2001, 2003) показано

наличие 2-х видов ритмов скорости потребления кислорода у литоральных двустворчатых моллюсков *Saxidromus purpuratus* и *Ruditapes philippinarum*, имеющих полусуточные и суточные периоды.

Полусуточные колебания, связанные, по мнению авторов, с приливно-отливными явлениями, экзогенной природы, поскольку через 7-9 суток культивирования моллюсков в условиях постоянной внешней среды они исчезают. Суточные колебания продолжаются и в условиях постоянной среды, из чего авторы делают вывод об их эндогенном (генетически закрепленном) характере. Оба вида ритмов исчезают в неблагоприятных условиях, в частности, при понижении солености воды ниже 15‰.

Циркадный или сезонный ритмы интенсивности потребления кислорода, скорее всего, определяются внешними причинами и приспособлением организмов к специфическим условиям существования жизни на Земле.

Животные, однако, имеют и чисто эндогенные ритмы дыхания. Подобные ритмы потребления кислорода протяженностью 0.5-3.0 ч были установлены у ряда живых объектов. Например, у дробящихся яйцеклеток (Zeuthen, 1960; Зотин, 1966), в делящихся синхронизированных культурах амёб (Edwards, Lloyd, 1978), у взрослых ракообразных (Brown *et al.*, 1954; Palmer, 1974), млекопитающих (Bramante, 1961; Kayser, Hildwein, 1974; Stupfel *et al.*, 1979) и человека (Horne, Whitehead, 1976).

#### **2.1.4. Энергетический обмен с точки зрения термодинамики необратимых процессов**

Попытки использования термодинамики для описания процессов, происходящих в живых организмах, имеют длительную историю. Прежде всего, они касаются вопросов энергетического обмена и роста. Это не удивительно, поскольку именно описание потоков массы и энергии в различных системах является основной целью термодинамики.

Подробно историю таких попыток можно проследить по монографиям (Ауэрбахъ, 1911; Bauer, 1920; Байэр, 1930, 1935; Prigogine, Wiame, 1946; Salzer,

1957; Тринчер, 1965; Prigogine, Nicolis, 1971; Зотин, 1974, 1988; Рубин, 1984; Зотин, Зотина, 1993; Зотин, Зотин, 1999 и др.).

Мы в своей работе будем опираться на феноменологическую теорию онтогенеза, предложенную А.И. Зотиным (Зотин, 1974; Зотин, Зотина, 1993), и тесно связанную с ней теорию Пригожина-Виам (Prigogine, Wiame, 1946).

Эти теории основаны на том, что используемое в термодинамике понятие диссипативной функции эквивалентно биологическому понятию основного энергетического обмена. Таким образом, приблизительная оценка диссипативной функции в живых организмах может быть получена путем измерения скорости потребления кислорода или теплопродукции, а оценка удельной диссипативной функции - при измерении их интенсивности. Соответственно, формулы термодинамики, касающиеся диссипативной функции, должны быть применимы и к энергетическому обмену животных.

Основными формулами, используемыми в феноменологической теории онтогенеза, по существу, являются формулы феноменологической термодинамики необратимых процессов Пригожина-Виам (Prigogine, Wiame, 1946; Prigogine, 1947; Пригожин, 1960; Prigogine, Nicolis, 1971).

В их основе лежат следующие положения (Prigogine, 1947; Денбиг, 1954; де Гроот, 1956; де Гроот, Мазур, 1964; Хаазе, 1967; Гуров, 1978; Leuschner, 1979, 1989; Зотин, 1976, 1982, 1988).

### 1. Феноменологические уравнения, согласно которым

$$J_i = \sum_{j=1}^n L_{ij} X_j \quad (i = 1, \dots, n), \quad (2.1)$$

где  $J_i$  - удельные термодинамические потоки;  $X_j$  - термодинамические силы;  $L_{ij}$  - феноменологические коэффициенты.

### 2. Соотношение взаимности Онзагера

$$L_{ij} = L_{ji}.$$

### 3. Разбиение скорости изменения энтропии на два члена

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt},$$

где  $d_e S/dt$  - поток энтропии, а  $d_i S/dt$  - продукция энтропии.

4. Второе начало термодинамики в виде

$$\frac{d_i S}{dt} \geq 0.$$

5. Конститутивное уравнение

$$\psi = \frac{T}{V} \frac{d_i S}{dt} = \sum_{j=1}^n J_j X_j \geq 0, \quad (2.2)$$

где  $\psi$  - удельная диссипативная функция системы.

6. Сопряженные процессы

$$\psi_N = \frac{T}{V} \frac{d_i S_N}{dt} = \sum_{k=1}^m J_k X_k < 0,$$

которые осуществляются только при обязательном выполнении неравенства в пункте 4 и при условии  $m < n$ .

7. Принцип минимальной скорости продукции энтропии в стационарном состоянии (теорема Пригожина):

$$\psi = \min,$$

из которого следует критерий эволюции:

$$\frac{d\psi}{dt} \leq 0.$$

И. Пригожин и Дж.М. Виам (Prigogine, Wiame, 1946) предположили, что соотношения термодинамики линейных необратимых процессов и критерий эволюции применимы для описания процессов развития и роста организмов.

В критерий эволюции входит изменение диссипативной функции, связанной с термодинамическими потоками и силами. В живых системах протекают десятки тысяч различных химических реакций и физических процессов, т.е. действуют десятки тысяч термодинамических сил и протекает столько же термодинамических потоков. Поэтому определить, как меняется во время развития организмов диссипативная функция, не представляется возможным. Однако известно, что поставщиком энергии для всех реакций и процессов, протекающих в живых системах, является энергетический метаболизм, состоящий из окислительных процессов и гликолиза. По

энергетическому метаболизму можно судить о потенциальных возможностях живой системы диссипировать энергию, и в этом отношении он является эквивалентом тех многочисленных процессов, которые протекают в организме, т.е.  $\psi = q_{O_2} + q_{gl}$ , где  $q_{O_2}$  - интенсивность потребления кислорода (скорость потребления кислорода единицей массы организма);  $q_{gl}$  - интенсивность гликолиза. В аэробных условиях для большинства организмов величина  $q_{gl}$  пренебрежимо мала и можно считать, что  $\psi = q_{O_2}$ .

Тогда критерий эволюции для живых систем принимает вид

$$dq_{O_2}/dt \leq 0$$

Согласно теории Пригожина-Виам, развитие, рост и старение организмов сопровождаются непрерывным уменьшением диссипативной функции или, в соответствии с критерием эволюции для живых систем, непрерывным снижением интенсивности потребления кислорода. Очевидно, что эти представления близки взглядам Э.С. Бауэра (1935), согласно которым в процессе онтогенеза происходит уменьшение удельной свободной энергии организмов.

Особенность, выгодно отличающая теорию Пригожина-Виам, заключается в том, что в ней речь идет о критерии эволюции открытых систем, изменение которых следует характеризовать изменением диссипативной функции, а не энтропии или свободной энергии.

В ряде работ высказано много различных критических замечаний в адрес теории Пригожина-Виам (Spanner, 1953; Быховский, 1965; Хаазе, 1967). Выдвинуто два основных возражения: 1) теория Пригожина-Виам не подтверждается экспериментальными данными, полученными при изучении интенсивности дыхания и теплопродукции на ранних стадиях развития животных и при росте культур микроорганизмов; 2) ограничения, накладываемые на системы термодинамикой линейных необратимых процессов, не выполняются во время развития и роста животных.

Теоретические возражения против теории Пригожина-Виам связаны

главным образом с обсуждением вопроса о границах применимости термодинамики линейных необратимых процессов и теоремы Пригожина. Эти возражения основаны на том, что термодинамика линейных необратимых процессов применима только к системам, близким к равновесию или стационарному состоянию, для которых справедливы линейные законы и принцип наименьшей продукции энтропии в стационарном состоянии. В соответствии с этим некоторые авторы считают, что требование линейности между потоками и силами не выполняется во время развития и роста животных (Быховский, 1965; Katchalsky, Curran, 1965).

Таким образом, теория Пригожина-Виам как в теоретическом, так и в экспериментальном плане подверглась существенной критике и требует значительной модернизации.

### **2.1.5. Уравнения изменения энергетического обмена в онтогенезе**

Сравнительно немного работ посвящено математическому описанию кинетики интенсивности потребления кислорода в онтогенезе животных.

Еще в начале XX века М. Рубнером было высказано предположение, что потребленное за всю жизнь организма количество кислорода на единицу массы животного постоянно (Rubner, 1908), т.е.:

$$Ru = \int_0^T q(t) dt = const, \quad (2.3)$$

где  $Ru$  - константа Рубнера;  $q$  - интенсивность потребления кислорода;  $T$  - максимальная продолжительность жизни организма.

Казалось бы, такое утверждение должно было стимулировать поиск в направлении определения характера зависимости  $q(t)$ . Такие поиски действительно предпринимались в начале прошлого века, в результате чего С. Броди (Brody, 1945) было предложено эмпирическое уравнение вида:

$$q = A(1 + B \exp(-at)), \quad (2.4)$$

где  $q$  - интенсивность потребления кислорода;  $t$  - возраст;  $A$ ,  $B$ ,  $a$  - коэффициенты.

Это же уравнение было получено А.И. Зотиным и соавторами (Зотина и др., 1982; Зотин, 1988; Зотин, Зотина, 1993) на основании связи диссипативной функции с вероятностью состояния системы.

Уравнение Броди (2.4) достаточно хорошо аппроксимирует экспериментальные данные для постличиночного (постнатального) периодов развития. Недостатком уравнения Броди является его плохая сочетаемость с аллометрической зависимостью скорости энергетического обмена от массы тела (2.25) и, вероятно, поэтому оно не получило широкого распространения.

Исходя из аллометрической зависимости (2.25) в сочетании с уравнением роста Берталанфи (2.15), можно вывести следующее уравнение:

$$q = a M_{\infty} / (1 - \exp(-k_g(t+t_0))), \quad (2.5)$$

где  $q$  - интенсивность потребления кислорода;  $t$  - возраст;  $a$ ,  $M_{\infty}$ ,  $k_g$ ,  $t_0$ , - коэффициенты уравнений (2.15) и (2.25).

Однако, насколько нам известно, такое уравнение никогда не использовали.

Скорее всего, это связано с упоминавшейся выше устоявшейся точкой зрения, что интенсивность метаболизма связана исключительно с массой тела, и "не обнаруживается никакого влияния возраста на интенсивность обмена" (Винберг, 1956, с. 144). Поэтому представление полученных данных в координатах "скорость энергетического обмена - возраст" проводили крайне редко, и необходимости применять какое-либо уравнение не возникало.

Кроме того, было показано, что константа Рубнера (2.3), строго говоря, не является постоянной, а изменяется в зависимости от условий среды по определенному закону (Зотин, Алексеева, 1984; Зотин, 1993), что, конечно, охладило интерес к поискам зависимости  $q(t)$ .

Однако такие поиски все же продолжались. Так, В.Н. Золотарев и В.И. Рябушко (1977) при исследовании зависимости скорости потребления кислорода от возраста у мидии Грайяна *Crenomytilus grayanus* предложил следующее уравнение, основанное на сочетании аллометрической зависимости

и уравнения роста Бергаланфи:

$$Q = 0.0288 W_d^{1.096} (1 - e^{-0.05 t})^{-0.609},$$

где  $Q$  - скорость потребления кислорода;  $W_d$  - сухой вес моллюска;  $t$  - возраст.

Как видно из этого уравнения, если бы автор заменил скорость потребления кислорода на интенсивность, то, с учетом того, что степенной коэффициент при массе тела близок к 1, он пришел бы к уравнению, близкому по виду к (2.5).

Еще одно уравнение было предложено Р.С. Зотиной и А.И. Зотиным (Зотина, Зотин, 1980; Зотина и др., 1982; Зотин, Зотина, 1993) на основании формул термодинамики необратимых процессов. Авторы попытались вычислить интенсивность потребления кислорода (удельную диссипативную функцию) непосредственно из формулы (2.2), ограничив число потоков и сил тремя видами: поток массы, поток дифференцировки и поток формообразования. В результате получилось следующее уравнение:

$$q = \left( \frac{M_m^b}{M^b} - 1 \right) \left[ L_{gg} \left( \frac{M_m^b}{M^b} - 1 \right) + L_{gd} (t_m - t) + L_{gf} (M_m^b - M^b) \right] \times \\ \times (t_m - t) \left[ L_{dg} \left( \frac{M_m^b}{M^b} - 1 \right) + L_{dd} (t_m - t) + L_{df} (M_m^b - M^b) \right] \times \\ \times (M_m^b - M^b) \left[ L_{fg} \left( \frac{M_m^b}{M^b} - 1 \right) + L_{fd} (t_m - t) + L_{ff} (M_m^b - M^b) \right],$$

где  $q$  - интенсивность потребления кислорода;  $t$  - возраст;  $M$  - масса тела;  $M_m$  - максимальная масса;  $t_m$  - возраст достижения максимальной массы;  $b$  - степенной коэффициент  $L$  - феноменологические коэффициенты.

Заметим, что уже использование таких величин, как максимальная масса и возраст ее достижения ограничивает круг применения этого уравнения только животными с конечным типом роста, а большое количество коэффициентов вообще сводит на нет возможность его использования для аппроксимации экспериментальных данных.

Сами авторы предпочитали использовать уравнение Броди (2.4) (Тимонин, Зотина, 1980; Зотин, Зотина, 1993).

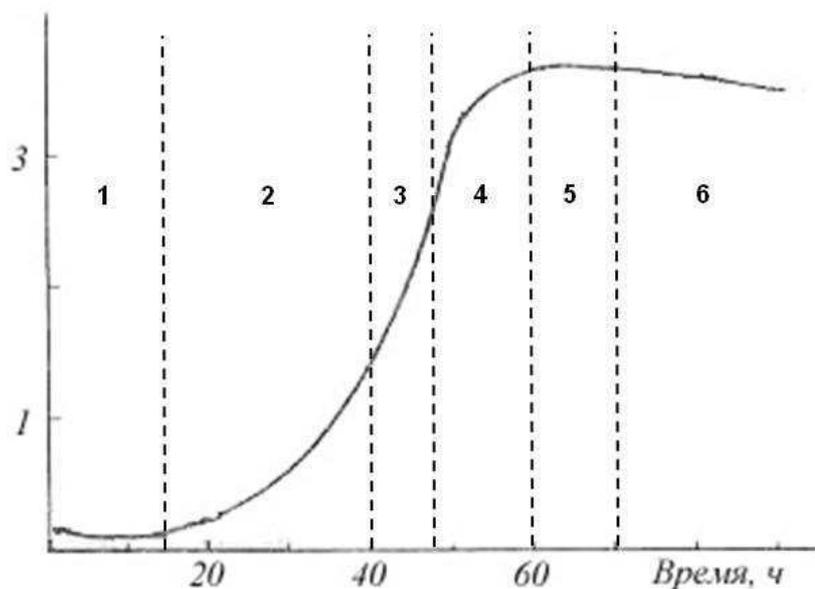


Рисунок 2.4. Динамика роста бактерий *Brevibacterium methylicum* в культуре. По оси абсцисс - время культивирования; по оси ординат - количество бактерий (млн/мл) (из Мосин, 1996 с дополнениями). Фазы роста: 1 - lag-фаза; 2 - log-фаза; 3 - линейный рост; 4 - фаза замедления (параболический рост); 5 - стационарная фаза; 6 - фаза деградации (старения)

## 2.2. Общие закономерности роста

### 2.2.1. Виды кривых роста на разных стадиях онтогенеза

Исследование роста сводится к анализу изменений во времени весовых и линейных характеристик особи, а также изменений соотношений этих характеристик. Удобным способом представления данных такого рода служит построение кривой роста в системе координат, где по оси абсцисс - время, а по оси ординат - значение рассматриваемой характеристики. Обычно в качестве характеристик роста рассматривают массу или линейные размеры организма.

Если отвлечься от ритмических процессов, наблюдаемых во время роста, которые будут рассмотрены позднее, а также от изменения параметров роста при недостатке пищевых ресурсов и изменения факторов внешней среды, то окажется, что существует не так уж много кривых, способных описать рост животных. Причем все эти кривые могут быть проиллюстрированы одним графиком, который обычно получают при исследовании роста культур одноклеточных организмов или культур тканей (рис. 2.4) (Мосин, 1996).

Суммарную кривую, представленную на рис. 2.4, можно разбить на ряд фаз таким образом, что каждая из этих фаз реально наблюдается на той или иной стадии развития организмов. Часто за время прохождения определенной стадии развития последовательно сменяется несколько фаз роста. Причем, в подавляющем большинстве случаев фазы сменяются в той последовательности, которая показана на рис. 2.4. Часто выделяют два типа роста животных: бесконечный, когда на протяжении всего периода жизни животного (или отдельной стадии онтогенеза) значение параметра роста все время увеличивается, и конечный, когда после достижения максимума значение параметра роста стабилизируется или начинает уменьшаться (Гофман-Кадошников, 1975; Зотин, Зотина, 1976; Мина, Клевезаль, 1976).

Следует отметить, что поскольку большинство исследователей под понятием "рост" понимает только увеличение массы или линейных размеров (Rössle, 1923; Шмальгаузен, 1935а, б; Bertalanffy, 1957; Клевезаль, 1975), периоды стабилизации или снижения величин этих параметров в рассмотрение обычно не принимаются.

С нашей точки зрения, если рассматривать рост как баланс между синтезом массы и ее распадом, то считать, что рост - это только увеличение массы не вполне правомерно, так как принципиальной разницы между положительным, нулевым или отрицательным балансом нет. Конечно, сам термин "рост" подразумевает, что какой-то параметр увеличивается. Однако чтобы не вводить новые термины, мы все же будем называть ростом любой вид зависимости массы или линейных размеров животных от их возраста.

Классификация кривых бесконечного типа роста была предложена Г.Г. Винбергом (1975). Он выделил 3 вида роста: экспоненциальный (вогнутая кривая), параболический (выпуклая кривая) и S-образный (кривая с 1-м перегибом, вогнутая в левой части и выпуклая в правой части).

Каждый из этих типов роста, так или иначе, представлен на рис. 2.4 в виде отдельной фазы или их сочетания.

Таблица 2.1. Типы и фазы роста животных

№ типа роста	Тип роста	№ фазы	Наименование фазы
I	Отсутствие	1	lag-фаза
II	Экспоненциальный	2	log-фаза
III	Линейный	3	-
IV	Параболический бесконечный	4	Фаза замедления
V	Стационарный	5	Стационарная фаза
VI	Деградирующий	6	Фаза деградации
VII	S-образный бесконечный	2-4	-
VIII	Параболический конечный	4-6	-
IX	S-образный конечный	2-6	-

Экспоненциальный рост соответствует log-фазе, параболический - фазе замедления, а S-образный - сочетанию log-фазы, линейной фазы и фазы замедления. В табл. 2.1 показано соответствие типов роста фазам кривой на рис. 2.4. Поскольку периоды стабильных или уменьшающихся размеров Винбергом не рассматривались, мы ввели еще несколько типов роста, включающих подобные периоды и встречающиеся в индивидуальном развитии организмов. Следует отметить, что, хотя название того или иного типа роста подразумевает, что он описывается уравнением определенного вида, на самом деле уравнение зависимости массы (длины) от возраста может быть совсем другим. Так, экспоненциальный рост может описываться не только экспонентой вида  $M = Ae^{kt} + C$ , но и любой другой формулой, график которой на какой-либо области определения имеет вид вогнутой, монотонно возрастающей кривой (например, формулой параболы  $M = At^2 + Bt + C$  при  $A > 0$ ,  $t > -B/2A$ ; или степенной функцией  $M = At^k$ , при  $k > 1$ ). То же замечание касается и других типов роста.

Рассмотрим приведенную в табл. 2.1 классификацию типов роста подробнее.

Отсутствие роста. Соответствует lag-фазе кривой роста клеточной культуры (рис. 2.4). В отличие от стационарной фазы, рост не происходит из-за того, что отсутствуют или присутствуют в слабой степени процессы биосинтеза, направленные на построение тела животного. Такой тип роста

характерен для начальных стадий дробления в эмбриогенезе, когда вся имеющаяся энергия используется для пролиферации клеток и связанных с ней процессов. Наблюдается у животных практически всех таксонов, за исключением тех, у которых размножение не связано с формированием бластулы. К этому типу, по-видимому, следует отнести также отсутствие роста у не питающихся (лецитотрофных) личинок брюхоногих и двустворчатых моллюсков (Gustafson, Reid, 1986; Page, 2000)

Экспоненциальный рост. Соответствует log-фазе (рис. 2.4). Рост бесконечного типа. Обычно описывается формулой экспоненты  $M = M_0 e^{kt}$  (Винберг, 1975). Часто наблюдается в зародышевом и личиночном развитии беспозвоночных, амфибий и рыб.

Линейный рост. Для клеточных культур соответствующая этому типу фаза роста не выделяется. На кривой роста (рис. 2.4) для линейного типа выделена область точки перегиба, в области которой экспериментальные данные вполне могут быть аппроксимированы прямой линией  $M = At + B$ . Однако выделение этой области в достаточной степени условно. В принципе для любой части кривой роста можно подобрать такой отрезок времени, на котором график будет удовлетворительно описываться уравнением прямой линии. Линейный (или близкий к линейному) тип роста описан для увеличения линейных размеров личинок, ювенильных и взрослых моллюсков некоторых видов гастропод (Moriarty, 1978; Katoh, 1989; Richmond, Woodin, 1999; Соколова, 2000; Broekhuizen *et al.*, 2001), на начальных стадиях роста культивируемых мидий *Mytilus edulis* (Кулаковский, Сухотин, 1986), у зародышей 5-и видов змей (Dmi'el, 1970) и 2-х видов китов (Laws, 1959), у зародышей и в постнатальном онтогенезе (от 4 до 16 лет) людей, на ранних этапах постнатального онтогенеза коров (Brody, 1945). Для весового роста линейный тип описан у самцов меченосцев *Xiphophorus helleri* (Грудницкий, 1975) и личинок камбалы *Pleuronectes platessa* (Blaxter, 1969).

Параболический бесконечный рост. Соответствует фазе замедления на

кривой роста клеточной культуры (рис. 2.4). Обычно описывается степенной формулой  $M = M_1 t^k$  ( $k < 1$ ) (Винберг, 1975). Иногда используется асимптотическая функция  $M = A - De^{-kt}$  (Плохинский, 1961). Наблюдается в личиночном развитии насекомых, ракообразных, в зародышевом развитии птиц. В исследованиях линейного роста описан практически у всех таксонов животных в постличиночном (постнатальном) периоде онтогенеза.

Стационарный рост. Соответствует стационарной фазе на кривой роста клеточной культуры (рис. 2.4). При таком типе роста изменения массы (линейных размеров) не наблюдается. Обычно трактуется как отсутствие роста, но это не совсем так. Биосинтез массы в этот период происходит так же, как и при бесконечных типах роста, однако результат компенсируется процессами распада. Наблюдается у многих пойкилотермных животных в зимний период, в зародышевом или личиночном развитии некоторых двустворчатых моллюсков, в постнатальном (постэмбриональном) периоде развития млекопитающих и птиц (после достижения ими максимальных размеров).

"Деградирующий" рост. Соответствует фазе деградации на кривой роста клеточной культуры (рис. 2.4). Как правило, не рассматривается как "рост". Однако отличается от "истинного" роста лишь тем, что количество распадающейся массы, превышает количество массы, образующейся в результате процессов биосинтеза. Наблюдается у всех животных с конечным типом роста, начиная с момента достижения максимальных размеров. Характерен для стадий куколок и имаго насекомых с полным превращением.

S-образный бесконечный рост. Охватывает 3 фазы на кривой роста клеточной культуры (рис. 2.4): от log-фазы до фазы замедления. Чаще всего описывается уравнением роста Берталанфи  $M = M_\infty(1 - Ae^{-kt})^u$  (Винберг, 1975). Часто (особенно для птиц) используется логистическая функция  $M = M_\infty / (1 + Ae^{-kt})$  (Плохинский, 1961). Наиболее распространенный тип бесконечного роста. Наблюдается у представителей практически всех таксонов на разных этапах развития.

Параболический конечный рост. Охватывает 3 фазы на кривой роста клеточной культуры (рис. 2.4): от фазы замедления до фазы деградации. Наблюдается в онтогенезе некоторых насекомых, постнатальном онтогенезе ряда млекопитающих. Для линейных размеров характерен практически для всех животных с конечным типом роста.

S-образный конечный рост. Охватывает 5 фаз на кривой роста клеточной культуры (рис. 2.4): от log-фазы до фазы деградации. Наблюдается в онтогенезе большого числа животных с конечным типом роста: насекомых, рептилий, птиц, млекопитающих.

Теперь рассмотрим, как происходит рост в онтогенезе различных животных.

#### Зародышевый период

В подавляющем большинстве случаев в эмбриональном периоде животных происходит постоянное увеличение массы и длины тела зародышей по вогнутой кривой. Т.е. можно считать, что зародыши животных растут по экспоненциальному типу. Такой рост был показан для эмбрионов насекомых (Радзинская, Никольская, 1972, 1986; Прокофьев, 1983; Радзинская и др., 2003), головоногих моллюсков (Hatfield *et al.*, 2001; Leporati *et al.*, 2007), брюхоногих моллюсков (Dehnel, 1955), рыб (Винберг, 1975; Озернюк, 1985), амфибий (Владимирова и др., 2000, 2003а), змей (Dmi'el, 1970), птиц (Romanoff, 1967), млекопитающих (Мина, Клевезаль, 1976).

Исключение составляет весовой рост черепах и ящериц (Lynn, Brand, 1945; Askerman, 1981; Клеймёнов, 1996; Владимирова и др., 2005) и линейный рост брюхоногого моллюска *Lymnaea stagnalis* (Мещеряков, 1975). В этих случаях наблюдается S-образная кривая эмбрионального роста. Рост зародышей *Lymnaea stagnalis* начинается со стадии поздней гаструлы и наблюдается вплоть до вылупления полностью сформированных улиток. Точка перегиба приходится приблизительно на момент метаморфоза велигера в великонху (Мещеряков, 1975).

Кроме того, рост не экспоненциального типа обнаружен у некоторых видов других таксонов: эмбрионы двустворчатых моллюсков семейства Margaritiferidae демонстрируют отсутствие роста (Bauer, 1989), длина зародышей некоторых видов змей (Dmi'el, 1970), китов (Laws, 1959) и человека (Brody, 1945) увеличивается по линейному типу.

Исследователи разных групп животных, предпочитают использовать разные уравнения для описания роста в зародышевом развитии: экспоненциальное (Dehnel, 1955; O'Farrell, Studier, 1973; Винберг, 1975; Forsythe, Hanlon, 1988), степенное (MacDowell *et al.*, 1927; Шмальгаузен, 1935а, б), уравнение Гомпертца (Laird, 1966а), логистическое уравнение (Sikov, Tomas, 1970) и т.д. Это не связано с какими-то субъективными предпочтениями разных авторов, а отражает реальные различия в ходе кривой роста зародышей разных видов.

Некоторая однородность роста показана, пожалуй, только для зародышей птиц. А.Л. Романов (Romanoff, 1967) показал, что если использовать относительные координаты (масса в % от максимальной массы, достигаемой перед вылуплением; возраст в % от длительности эмбрионального периода), то для большого количества видов птиц рост будет выражаться одной и той же кривой. Все же, хотя птицы и считаются "классическим" примером животных, у которых рост в зародышевый период развития имеет экспоненциальный тип, следует отметить, что на поздних этапах зародышевого развития птиц, непосредственно перед вылуплением, наблюдается перелом в ходе кривой роста (Romanoff, 1967).

Анализ М.И. Терсковой (1975) показал, что и у зародышей птиц наблюдаются исключения из обобщенной кривой. Она указывает на невозможность подбора уравнения, которое бы хорошо описывало рост на протяжении всего эмбрионального развития, в связи с постоянной сменой периодов резкого ускорения роста и периодов быстрого падения темпов роста. В результате, приходится разбивать эмбриогенез на несколько этапов,

характеризующихся разной скоростью роста.

Все это свидетельствует в пользу отсутствия общих для всех видов закономерностей зародышевого роста. То же можно сказать и о периодах личиночного и раннего постличиночного (постнатального) онтогенеза.

#### Личиночный и ранний постличиночный (постнатальный) периоды

Личинки насекомых, как правило, демонстрируют S-образный тип роста, т.е. на начальном этапе увеличение массы происходит по тому же экспоненциальному типу, как и у зародышей, переходя затем в рост параболического типа. Вес тела у насекомых с полным превращением достигает максимума к моменту окукливания; у насекомых с неполным превращением - к началу стадии имаго. На стадии куколки масса начинает постоянно уменьшаться. Такая картина роста была показана для тутового шелкопряда *Bombix mori* (Прокофьев, 1983; Радзинская, Никольская, 1986; Радзинская и др., 2003), колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Радзинская и др., 2003), красноклопа обыкновенного *Pyrrhocoris apterus* (Радзинская, Никольская, 1982), домашнего сверчка *Acheta domesticus* (Никольская и др., 1986; Клеймёнов, 1996, 1997), перелетной саранчи *Locusta migratoria* (Roussel, 1963), термобии домашней *Thermobia domestica* (Rohdendorf, Slama, 1966), мраморного таракана *Nauphoeta cinerea* (Тихонравова, 1977). S-образный тип роста наблюдается также у личинок медуз-коробочек *Chiropsalmus* sp. (Gordon *et al.*, 2004).

Экспоненциальный тип весового роста описан для раннего постличиночного развития бокоплавов *Caprella mutica* (Cook *et al.*, 2007).

Параболический тип - для личинок сцифоидных медуз *Rhizostoma octopus* (Holst *et al.*, 2007); морских ежей *Lytechinus variegatus* (Buitrago *et al.*, 2005), *Echinocardium cordatum* (Amaral *et al.*, 2007), 7-и видов морских звезд рода *Macrophiothrix* (Allen, Podolsky, 2007).

Линейная зависимость длины личинки от возраста показана для брюхоногого моллюска *Ilyanassa obsoleta* (Richmond, Woodin, 1999).

Рост и развитие личинок брюхоногих моллюсков часто сопровождается остановками, связанными с переживанием периодов неблагоприятных условий среды (Miller, Hadfield, 1990).

Длина раковины *Dendronotus frondosus* у личинки 1-го вида (велигер) нарастает по параболическому типу. Затем, после метаморфоза в личинку 2-го вида (протоконх), характерную только для голожаберных моллюсков, раковина перестает расти, но рост тела продолжается (Sisson, 2005).

Линейный рост *Cryptonatica janthostoma* наблюдается только в течение первых 2-х нед зародышевого развития и затем прекращался после метаморфоза в велигера лецитотрофного типа. После вылупления личинка трансформируется в велигер планктотрофного типа, и рост возобновляется (Куликова и др., 2007).

Наиболее подробно исследован рост личинок двустворчатых моллюсков (Малахов, Медведева, 1991; Veiras, His, 1994; Hoare *et al.*, 1995; Ярославцева, Сергеева, 2005 и др.). Анализ данных, полученных для этого класса животных, затруднен в связи с большим разнообразием наблюдаемых типов развития (Sastry, 1979; Jablonski, Lutz, 1980; Gustafson, Reid, 1986).

Общими для разных видов эмбриогенеза *Bivalvia* являются только стадии дробления, бластулы и гастролы. На этих стадиях роста зародышей не происходит (Chanley, Castagna, 1971; Lough, Gonor, 1971; Gustafson, Reid, 1986; His *et al.*, 1989; Brink, 2001; Ярославцева, Сергеева, 2005). Дальнейший эмбриогенез зависит от таксономической принадлежности моллюска.

Все многообразие зародышевого и личиночного развития двустворчатых моллюсков можно разделить на 4 типа.

1. Характерен для моллюсков подкласса Protobranchia. (Gustafson, Reid, 1986; Brink, 2001). До стадии гастролы зародыши не растут. Из гастролы формируется личинка - перикалимма. В процессе формирования личинки наблюдается быстрый рост, завершающийся, в частности, для *Solemya reidi* (Solemyidae) в течение часа. У этого вида вылупление из яичевых оболочек

происходит еще до окончания гастрюляции (Gustafson, Reid, 1986). Перикалимма - свободноплавающая личинка лецитотрофного типа. Личинки оседают на грунт и метаморфизируют в ювенильных моллюсков. В процессе метаморфоза начинается второй период роста, который продолжается и в постларвальный период.

2. Наблюдается у подавляющего большинства морских моллюсков и пресноводных моллюсков семейства Dreissenidae (Lough, Gonor, 1971; His *et al.*, 1989; Brink, 2001; Ярославцева, Сергеева, 2005). Последовательно формируются два типа личинок: трохофора и велигер. Выход из яичевых оболочек обычно происходит на стадии трохофоры (Brink, 2001), но может происходить и на стадии велигера. Велигер в зависимости от вида покидает организм матери в разной степени зрелости. Например, у *Kellia suborbicularis* велигер выходит из мантийной полости на самых ранних стадиях (при размере около 72 мкм) (Strathmann, 1987), а у *Corbicula fluminea* - на стадии почти сформированного ювенильного моллюска (Brink, 2001). Велигер - свободноплавающая, в большинстве случаев, планктотрофная (питающаяся) личинка. Через некоторый период времени (от нескольких дней до нескольких месяцев в зависимости от вида) у него формируется нога, происходит трансформация в педивелигер, который оседает на дно, проходит метаморфоз и превращается в ювенильного моллюска.

В эмбриональный период рост, как правило, не происходит. Начало роста чаще всего сопряжено с началом формирования велигера. При этом характер кривой роста может быть самым разнообразным.

Так, в личиночном развитии дальневосточных мидий *Mytilus trossulus* (Mytilidae) наблюдается линейный тип роста от стадии трохофоры до велигера. Затем рост прекращается вплоть до образования педивелигера и возобновляется после оседания на грунт в процессе окончательного метаморфоза в ювенильных моллюсков (рис. 2.5) (Ярославцева, Сергеева, 2005).

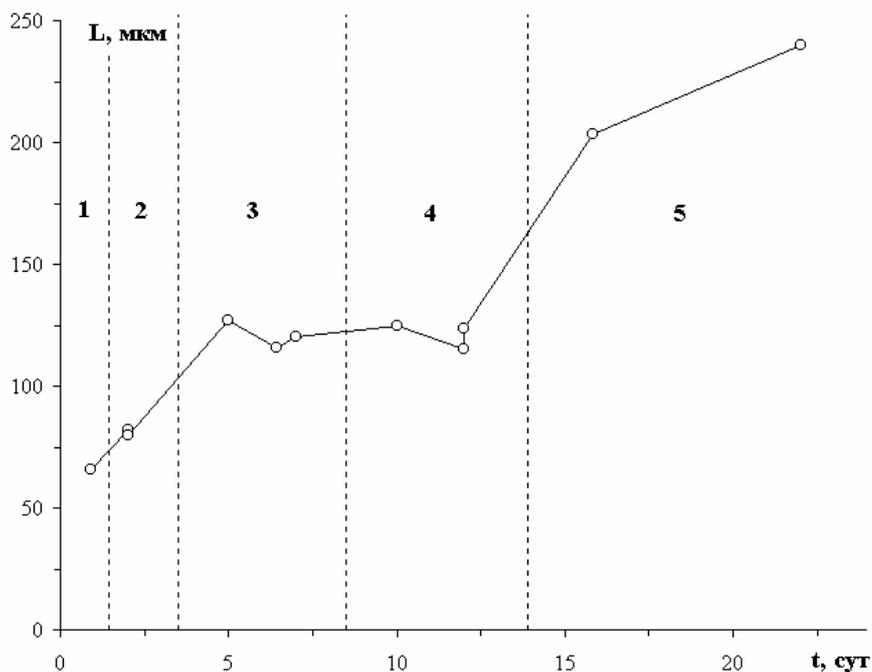


Рисунок 2.5. Линейный рост зародышей и личинок *Mytilus trossulus* (по данным Л.М. Ярославцевой и Э.П. Сергеевой (2005)). По оси абсцисс - возраст после оплодотворения. По оси ординат - длина личинок. Вертикальные пунктирные линии - границы стадий развития: 1 - трохофора; 2 - ранний велигер; 3- велигер; 4 - великонха; 5 - педивелигер

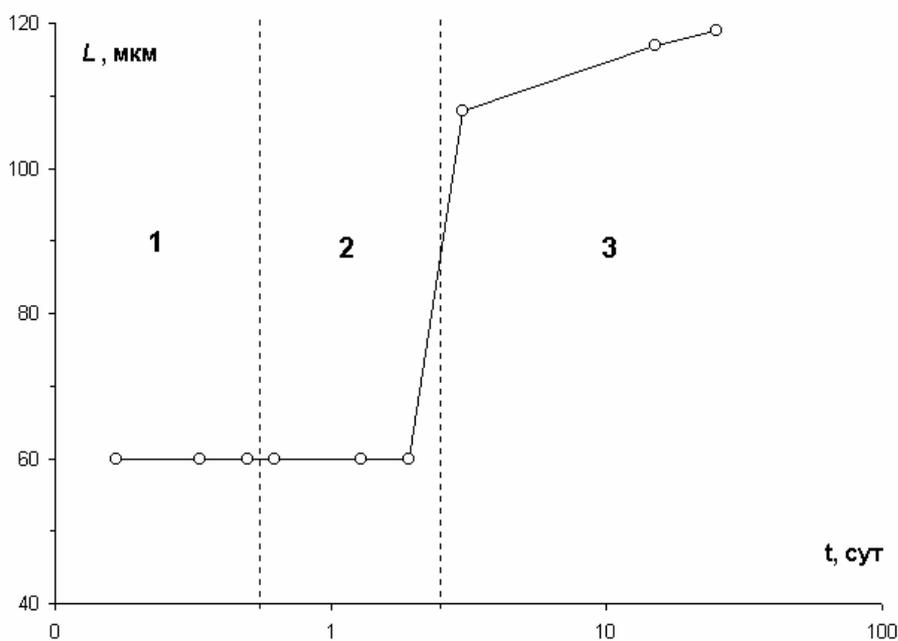


Рисунок 2.6. Линейный рост зародышей и личинок *Adula californiensis* (по данным Lough, Gonor, 1971). По оси абсцисс - возраст после оплодотворения. По оси ординат - длина личинок. Вертикальные пунктирные линии - границы стадий развития: 1 - дробление; 2 - трохофора; 3- велигер

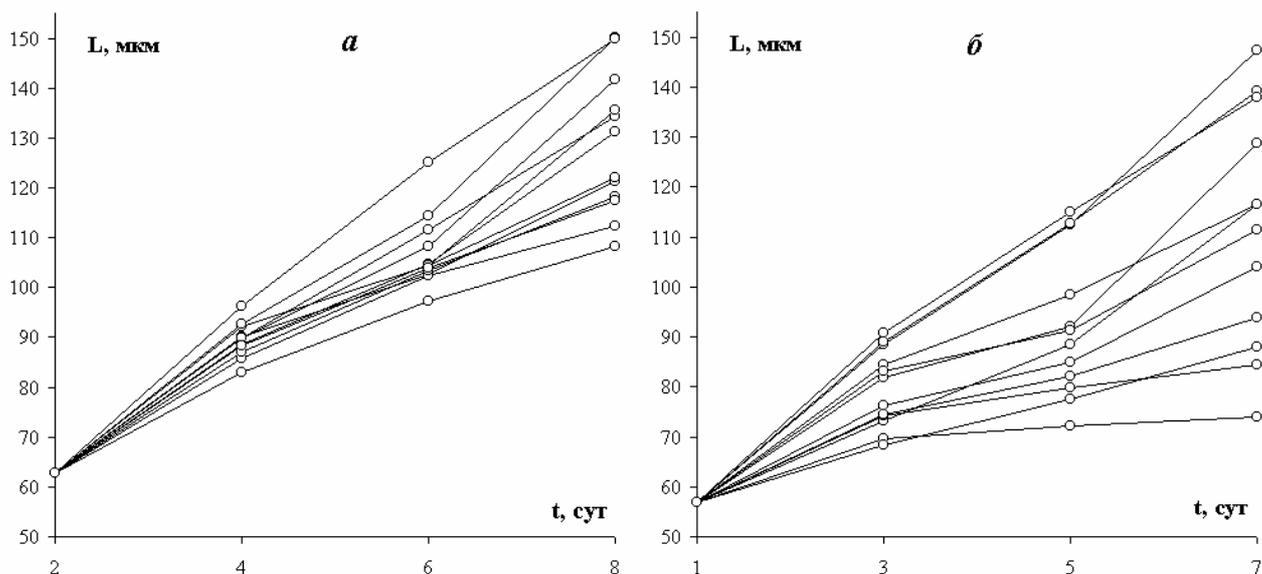


Рисунок 2.8. Линейный рост личинок *Mytilus galloprovincialis* (а) и *Crassostrea gigas* (б) для разных сочетаний температуры и солености воды (по данным His *et al.*, 1989). По оси абсцисс - возраст после оплодотворения. По оси ординат - длина личинок

У *Adula californensis* рост начинается в процессе метаморфоза трохофоры в велигер. Увеличение линейных размеров велигера идет по параболическому типу (рис. 2.6) (Lough, Gonor, 1971).

Для *Mytilus galloprovincialis* (Mytilidae) и *Crassostrea gigas* (Ostreidae) показано, что в зависимости от температурного и соленосного режима наблюдается либо линейный, либо слегка нелинейный рост длины личинок (велигеров). В целом же, создается впечатление роста параболического типа (рис. 2.7) (His *et al.*, 1989).

Равномерный рост линейных размеров личинок описан для *Mytilus edulis* (сем. Mytilidae) (Granmo, 1972; Innes, Haley, 1977), *Donax variabilis* (сем. Donacidae) (Chanley, 1969), *Tagelus plebeus* (сем. Solecurtidae) (Chanley, Castagna, 1971). Причем в последнем случае на протяжении всего личиночного периода ширина личинки меньше длины на 19 мкм, а высота - на 43 мкм. В ходе метаморфоза осевших личинок при формировании ювенильных моллюсков *Ostrea edulis* наблюдается линейный тип роста, как для линейных, так и для весовых параметров (Rodriguez *et al.*, 1990).

3. В течение зародышевого развития пресноводных моллюсков отряда Unionida развивается своеобразная форма личинки - глохидий, для метаморфоза которой необходимо пройти паразитирование в тканях рыб (Lefevre, Curtis, 1912; Жадин, 1938; Young, Williams, 1984a b; Bauer, 1989; Зюганов и др., 1993). Рост зародышей и глохидиев у моллюсков семейств Margaritiferidae и Unionidae происходит по разному. Зародыши Margaritiferidae не растут, в результате чего созревший глохидий имеет те же размеры, что и яйцеклетки - около 50-80 мкм. В паразитический период, однако, происходит постоянное увеличение личинки, и ювенильные моллюски имеют уже размеры почти в 10 раз больше - около 500 мкм (Karna, Millemann, 1978; Bauer, 1989; Зюганов и др., 1993). Виды семейства Unionidae, наоборот, растут в эмбриональный период и формируют значительно более крупных глохидиев размером от 140 до 450 мкм. Однако в паразитический период рост глохидиев у этого семейства практически не наблюдается, и ювенильные моллюски по размерам сравнимы с глохидиями (Lefevre, Curtis, 1912; Surber, 1912; Жадин, 1938; Bauer, 1989).

4. Для пресноводных моллюсков семейства Sphaeriidae характерно "живорождение", т.е. личиночный период развития и окончательный метаморфоз происходят в течение эмбриогенеза (Алимов, 1967; 1981). Мы не нашли сведений о характере кривой роста зародышей этого семейства.

Личинки рыб после вылупления по данным Дж.Х.С. Блакстера (Blaxter, 1969) растут в зависимости от вида по экспоненциальному или линейному (*Pleuronectes platessa*) типу. В момент перехода личинок на внешнее питание у некоторых видов рыб происходит перелом в скорости роста (Blaxter, 1969).

Н.Д. Озернюк (1985) для личинок данио описал последовательную смену параболического и экспоненциального типов роста на ранних стадиях с последующим резким ускорением увеличения массы тела после перехода на внешнее питание по кривой параболического типа.

Показано, что увеличение массы личинок рыб вскоре после вылупления, по крайней мере, для некоторых видов (осетровые рыбы, стальноголовый

лосось, балтийская сельдь, сайка, навага, треска) связано с их обводнением. На самом деле сухая масса личинок этих видов рыб уменьшается (вероятно, вследствие голодания из-за нехватки питательных веществ в остатках желтка). Лишь при переходе личинок на внешнее питание масса личинок вновь увеличивается (Кривобок, Сторожук, 1970; Кривобок, Тарковская, 1970; Шатуновский, 1970, 1978, 1980; Аронович, Шатуновский, 1975).

Для личинок амфибий описан S-образный конечный тип роста (Girish, Saidapur, 1999; Владимирова и др., 2003а).

#### Поздний постларвальный (постнатальный) онтогенез

Этот период онтогенеза как раз и является тем периодом, для которого выявлены общие закономерности роста, описываемые общераспространенными уравнениями. Как правило, наземные животные демонстрируют конечный тип роста, а водные - бесконечный. При этом линейный рост чаще всего имеет параболический тип, а весовой рост - S-образный тип. Нет необходимости подробно описывать динамику роста различных групп животных. Это уже сделано в целом ряде монографий (Шмальгаузен, 1935а, б; Thompson D'Arcy, 1942; Brody, 1945; Винберг, 1956, 1966, 1975; Bertalanffy, 1960; Сипачев, 1970; Заика, 1972а; Хмелева, 1973; Зотин, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Зотин, Зотина, 1993; Cailliet *et al.*, 2006; Karlson, Goldman, 2007 и др.).

Остановимся лишь на некоторых данных по росту беспозвоночных.

У насекомых с полным превращением уменьшение размеров тела начинается еще на стадии куколки. Сразу после выхода имаго из куколки вес животных резко падает и продолжает уменьшаться (хотя и не так быстро) вплоть до гибели животного (Knight *et al.*, 1976; Прокофьев, 1983; Радзинская, Никольская, 1986; Алексеева и др., 1991; Радзинская и др., 2003).

Насекомые с неполным превращением демонстрируют конечный тип роста. Масса тела достигает максимума на стадии имаго после прохождения последней линьки и затем постепенно уменьшается (Радзинская, Никольская, 1982; Никольская и др., 1986; Радзинская и др., 1987; Клеймёнов, 1996, 1997).

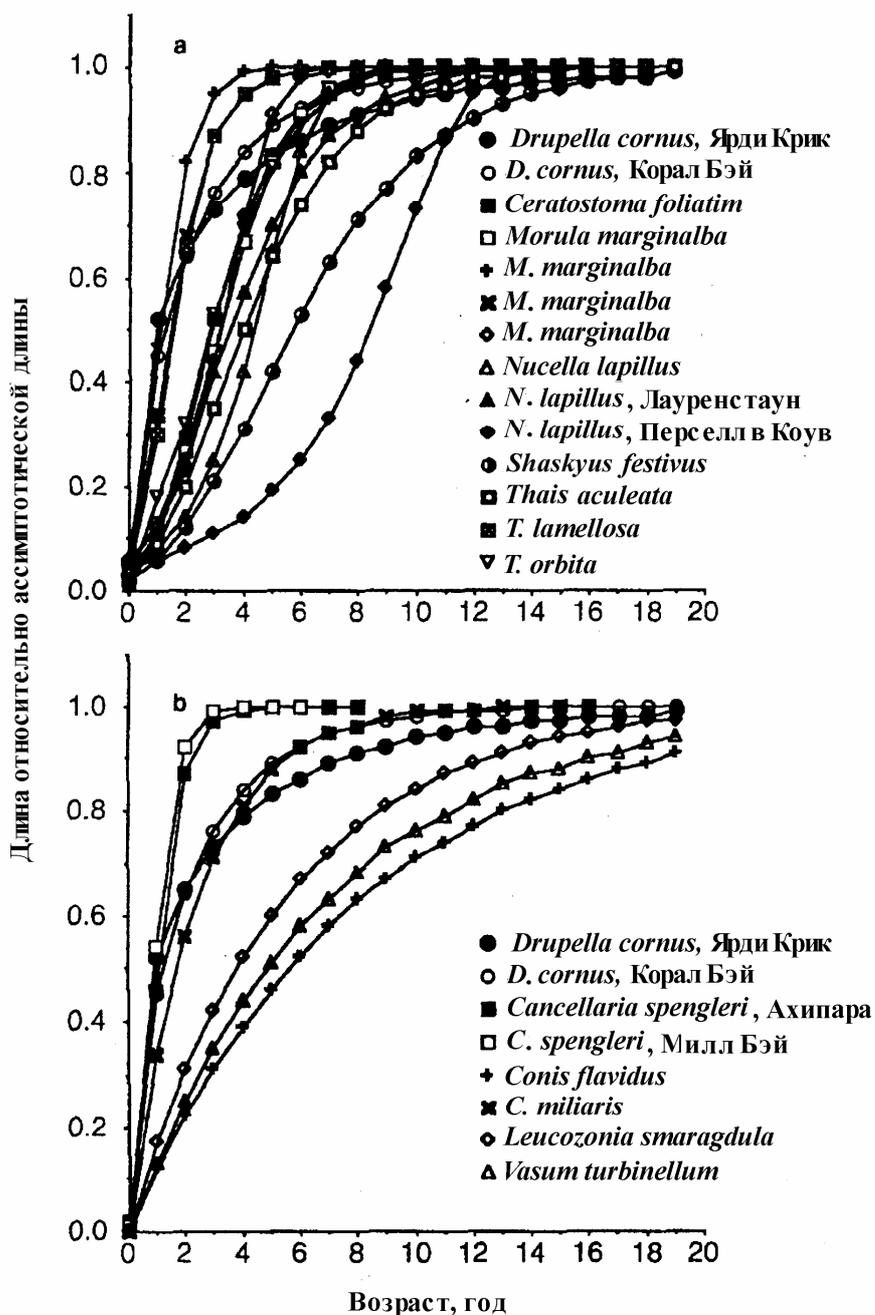


Рисунок 2.8. Линейный рост разных видов брюхоногих моллюсков по сравнению с *D. cornus* (из Black, Johnson, 1994). *a* - моллюски семейства Muricidae; *b* - моллюски других семейств. По оси абсцисс - возраст; по оси ординат отношение длины раковины в данном возрасте к асимптотической длине (по уравнению Берталанфи (2.15))

Конечный тип роста описан и для других наземных беспозвоночных. В частности, для горшечного червя *Enchytraeus albidus* (Ивлева, 1953).

Для водных беспозвоночных, как правило, характерен бесконечный рост различных типов.

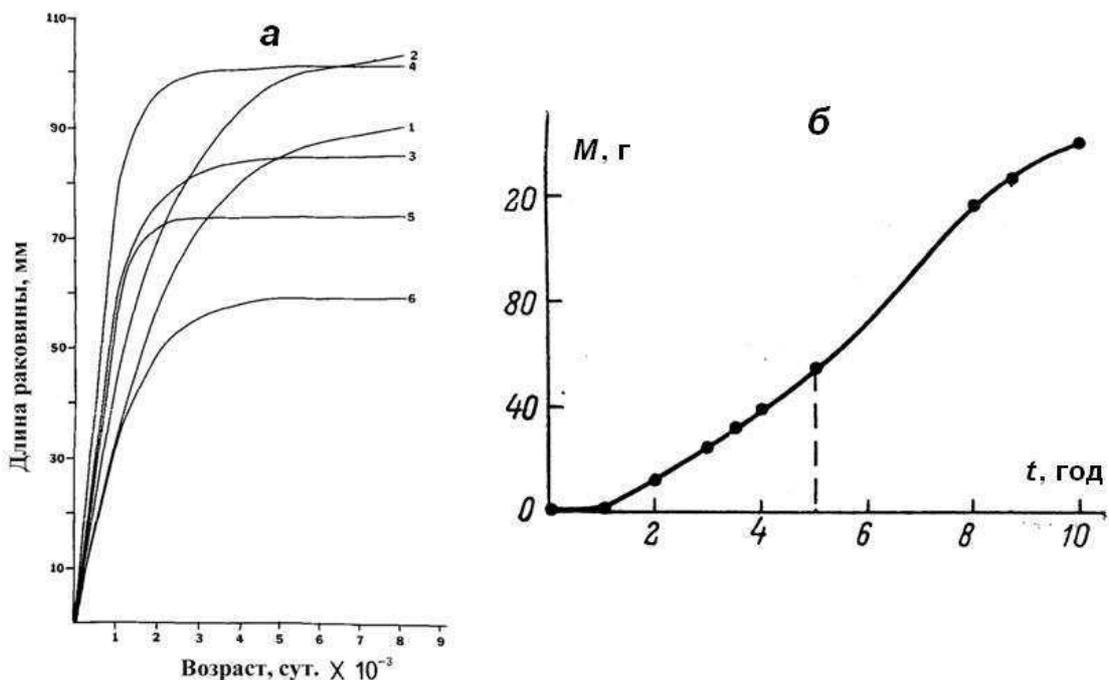


Рисунок 2.9. Характерные кривые роста двустворчатых моллюсков. а - линейный рост *Mya arenaria* из разных популяций: 1 - залив Фунди, Канада (по данным Newcombe, 1935); 2 - Джорджтаун, США (по данным Spear, Glude, 1957); 3 - Глочестер, США (по данным Brousseau, 1979); 4 - Моной Пойнт, США (по данным Belding, 1930); 5 - остров Сан-Хуан, США (по данным Swan, 1952); 6 - фиорд Роскилд, Дания (по данным Munch-Petersen, 1973). Рисунок из Brousseau, 1979. б - весовой рост *Unio tumidus*. Пунктирной линией отмечена точка перегиба. Рисунок из монографии А.Ф. Алимова (1981)

Экспоненциальный тип - линейный рост гребневика *Bolinopsis infundibulum*, 3-х видов медуз (Заика, 1972б), линейный и весовой рост 20-и видов веслоногих ракообразных (Иванова, 1973), весовой рост крылоруких кальмаров *Sthenoteuthis pteropus* (Прокофьев, 1983).

Параболический тип - линейный рост кораллов *Balanophyllia europaea* (Goffredo *et al.*, 2008), ряда видов брюхоногих моллюсков (рис. 2.8) (Black, Johnson, 1994; Roach, Lim, 2000; Shigemiya, Kato, 2001; Боруля, Брегман, 2002; Селин, 2003; Kritsanaruntu *et al.*, 2006) и большинства видов двустворчатых моллюсков (рис. 2.9) (Rubbel, 1913; Митропольский, 1965; Brousseau, 1979; Алимов, 1981; Кулаковский, Сухотин, 1986; Lomovasky, 2003; Finn *et al.*, 2005; Barry *et al.*, 2007; Селин, 2007).

S-образный тип - линейный рост гребневиков *Beroe gracilis* и *Pleurobrachia pileus* (Заика, 1972б), некоторых видов гастропод (рис. 2.8) (Phillips, 1981; Katoh, 1989; Black, Johnson, 1994; Козминский, 2003; Cledón *et al.*, 2005; Richardson *et al.*, 2005), весовой рост морских карандашей *Halipteris willemoesi* (Wilson *et al.*, 2002), голотурий *Stichopus japonicus* (Брегман, 1971), подавляющего большинства видов брюхоногих (Hunter, 1968; Аракелова, Алимов, 1981; Боруля, Брегман, 2002; Аракелова, 2006; Kritsanapuntu *et al.*, 2006; Максимова и др., 2007; Bigatti *et al.*, 2007) и двустворчатых (Алимов, 1981; Кулаковский, Сухотин, 1986) моллюсков.

Брюхоногие моллюски, - по-видимому, единственная группа животных, у которых конечный тип роста описан не только для наземных (Abeloos, 1944; Hunter, 1968; Дмитриева 1969; Лихарев, Виктор, 1980; South, 1982; Duval, Banville, 1989; Barker, 1991), но и для водных и амфибиальных животных (Frank, 1969; Phillips, 1969; Laxton, 1970; Hughes, 1972; Spight, 1974; Spight *et al.*, 1974; Takada, 1992, 1995; 2003; Black, Johnson, 1994; Reid, 1996) (рис. 2.8).

Конечный тип роста морских гастропод выявлен при изучении линейного роста. При достижении моллюсками максимальных линейных размеров плавное движение кривой роста в соответствии с уравнением Берталанфи (2.15) нарушается и наступает стационарная фаза, в которой рост размеров либо совсем прекращается, либо наблюдается медленное нарастание длины раковины по линейному типу (Frank, 1969).

Линейный тип роста наблюдается у ювенильных *Maackia herderiana* (весовой рост) (Максимова и др., 2007), *Cypraea annulus* (Katoh, 1989) и *Littorina saxatilis* (линейный рост) (Соколова, 2000), а также у взрослых *Planorbarus corneus* и *Potamopyrgus antipodarum* (линейный рост) (Moriarty, 1978; Broekhuizen *et al.*, 2001). В последнем случае в зависимости от условий среды рост может иметь также слегка экспоненциальный характер.

Для *Nucella heyseana* описан экспоненциальный тип весового роста. В то же время линейный рост этого вида гастропод идет по стандартной выпуклой

кривой (параболический тип роста) (Селин, 2003). Экспоненциальный тип роста обнаружен также у пресноводных моллюсков *Planorbis contortus* (весовой рост) (Calow, 1973) и *Maackia herderiana* (линейный рост) (Максимова и др., 2007). Следует отметить, что линейный рост *M. herderiana* имеет прерывистый характер: увеличение размеров по экспоненциальному типу наблюдается обычно 2-3 раза в год, прерываясь периодами отсутствия роста.

Для математического описания кривой роста брюхоногих моллюсков обычно используют уравнение Берталанфи (2.15) (Kolipinski, 1964; Phillips, 1981; Аракелова, Алимов, 1981; Drake, Agias, 1995; Rabi, Maravi, 1997; Аракелова, 1999, 2006; Боруля, Брегман, 2002; Аракелова и др., 2003 и др.). Однако некоторые авторы предпочитают другие уравнения: Ричардса (2.16) (Black, Johnson, 1994), Гомперца (2.21) (Bigatti *et al.*, 2007), логистическое (2.12) (Yamaguchi, 1975, 1977; Cledón *et al.*, 2005), Шмальгаузена (2.18) (Frank, 1969), логарифмическое уравнение вида  $L = a \ln(t) + b$  (Shigemiyu, Kato, 2001; Takada, 2003).

Оригинальное уравнение было предложено Н.В. Максимовой и соавторами (2007) для описания S-образной кривой весового роста у *Maackia herderiana*:

$$\frac{dM}{Mdt} = \alpha(t), \quad \alpha(t) = A_1 + A_2t + A_3t^2 + A_4t^3, \quad A_i - \text{коэффициенты.}$$

Для периодов, когда наблюдается линейный или слегка нелинейный типы роста, используют уравнение прямой или параболы 2-го порядка соответственно (Moriarty, 1978; Соколова, 2000).

Аппроксимацию данных как линейного, так и весового роста двустворчатых моллюсков большинство авторов проводят с помощью уравнения Берталанфи (2.15). Возможность использования этого уравнения хорошо обоснована экспериментальными данными и в настоящее время не вызывает сомнений (Ursin, 1963; Richardson *et al.*, 1980; Алимов, 1981; Кулаковский, Сухотин, 1986; Болтачева, Мазлумян, 2001; Боруля, Брегман, 2002; Lomovasky, 2003; Finn *et al.*, 2005; Селин, Латыпов, 2006; Селин, 2007; Barry *et al.*, 2007 и др.). Более того, значения коэффициентов уравнения

Берталанфи принято использовать в качестве количественных характеристик роста при сравнительных межвидовых, межпопуляционных исследованиях, при изучении влияния факторов среды на рост и т.п. Единственное известное нам исключение из общего правила отмечено Е.Х. Финном и соавторами (Finn *et al.*, 2005). По их данным линейный рост *Barnea parva* описывается уравнением прямой линии, а не уравнением Берталанфи.

Расчеты коэффициентов уравнения Берталанфи (2.15) облегчаются тем, что для линейного роста двустворчатых моллюсков коэффициент  $u$  можно принять равным 1, а для весового роста - значение этого коэффициента совпадает со значением аллометрического коэффициента  $k$  из зависимости массы тела от длины раковины. Обычно  $k \approx 3$ .

### 2.2.2. Ритмы роста

Росту, как и большинству биологических процессов, присущи определенные ритмы. По мнению большого числа авторов (Needham, 1964; Гудвин, 1966; Мина, Клевезаль, 1976; Браун, 1977; Бродский, Нечаева, 1988; Зотин, 1988) колебания, наблюдаемые в ходе физиологических процессов, составляют основу жизнедеятельности организмов, являются скорее правилом, чем исключением, и, по-видимому, тесно связаны с механизмами регуляции этих процессов посредством изменения длительности периодов и амплитуды колебаний.

Ритмы роста известны достаточно давно и подробно описаны в ряде монографий (Thompson d'Arcy, 1942; Brody, 1945; Сипачев, 1970; Мина, Клевезаль, 1976).

Все периодические изменения, происходящие в организме животных, можно разделить на 2 типа.

1. Процессы, связанные с периодическими изменениями факторов внешней среды (экзогенные, непосредственно вызванные факторами среды, и эндогенные, период которых совпадает с периодом колебаний среды).

2. Эндогенные периодические процессы, не связанные с внешней средой.

К процессам первого типа относятся, в первую очередь, сезонные изменения, имеющие период около 1 года, и околосоточные (циркадные) колебания. Существует обширная литература, посвященная сезонным и циркадным колебательным процессам роста животных практически всех таксонов (Rörig, Knoche, 1916; Wasilewski, 1952; Савилов, 1953; Serafinski, 1955; Никольский, 1961, 1965; Breckenridge, Tesler, 1961; Snyder *et al.*, 1961; Swift, 1961; Dwyer, 1964; Wilbur, Owen, 1964; Стрельцов, 1966; Swan, 1966; Иванов, 1967; Ansell, 1968; Bustard, 1971; Cruce, 1971; Hedeem, 1971; Michael, 1972; Weatherley, 1972; Kracht, 1973; Pinel-Alloul, Magnin, 1973; Pitcher, MacDonald, 1973; Wilcox, Jeffries, 1973; Мина, Клевезаль, 1976).

Именно сезонная цикличность роста приводит к появлению годовых колец или линий на поверхности раковины моллюсков, чешуе рыбы и т.д., что позволяет определять возраст животных из природных популяций. Наряду с годовыми кольцами могут выявляться менее выраженные кольца, имеющие суточную, месячную или полусуточную цикличность. Последние наблюдаются, как правило, у животных, обитающих на литоральной зоне, и связаны с воздействием морских приливов и отливов.

Литература, посвященная эндогенным периодическим процессам, не обусловленным ритмами среды, относительно малочисленна. Наиболее известны ритмы роста и метаболизма, связанные с линьками у членистоногих и ряда других животных (Brooks, 1886; Dyar, 1890; Fowler, 1909; Przibram, Megusar, 1912; Przibram, 1929, 1930; Sharma, Kevan, 1963; Иванчик, 1969; Meixner, 1969; Petersen, 1971; Лёр и др., 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Клеймёнов, 1996; Бызова, 2007).

У млекопитающих были обнаружены ритмы роста с периодом около 2-х недель (Кореё, 1932, 1937; Федоров, 1947, 1973; Сипачев, 1970).

В.Н. Золотарев (1974а, б) описал у ряда долгоживущих двустворчатых моллюсков: *Glycymeris yessoensis*, *Macoma middendorffi*, *Venericardia crebricostata*, *Crenomytilus grayanus*, - периодические колебания скорости роста

с 11-летним периодом. Автор предположил, что выявленная периодичность роста обусловлена внешними факторами, а именно, 11-летним периодом солнечной активности.

Немногочисленность работ, в которых выявлены не зависящие от среды ритмы роста, по-видимому, объясняется тем, что, как правило, анализируются или кривые параметров роста и метаболизма или данные по приростам. В этих случаях амплитуда периодических изменений незначительна, и случайный разброс значений параметров чаще всего маскирует их закономерные колебания.

Сглаживание экспериментальных данных тем или иным методом позволяет выделить закономерные ритмические процессы из случайного "шума". Как раз сглаживание полученных данных по ежедневным приростам массы методом скользящей средней позволило С.Г. Сипачеву (1970) выявить 12-дневные ритмы. Колебания скорости роста с таким периодом были обнаружены автором у млекопитающих (коровы, лошади, свиньи, кролики, кошки, собаки, сурки, морские свинки, крысы), птиц (куры, утки), амфибий (головастики лягушек).

### **2.2.3. Рост с точки зрения термодинамики необратимых процессов**

Необходимые сведения по термодинамике линейных необратимых процессов уже были рассмотрены в разделе 2.1.4. В частности, было приведено уравнение (2.1), связывающее удельные термодинамические потоки и вызывающие их силы. Одним из таких потоков в термодинамических системах, в том числе, в живых системах, является поток массы. Соответственно, для удельного потока массы можно переписать уравнение (2.1) в виде:

$$\frac{dM}{Mdt} = \sum_{j=1}^n L_j X_j, \quad (2.6)$$

где  $M$  - масса;  $L_j$  - феноменологические коэффициенты;  $X_j$  - термодинамические силы.

Под термодинамическими силами понимаются различные градиенты, потенциалы, дивергенты, присутствующие в организме, ряд из которых

вызывает перемещение (поток) массы, остальные силы вызывают другие потоки (тепловые, химические, электрические и т.д.). Причем, в соответствии с теорией взаимности Онзагера, силы, которые непосредственно не вызывают поток массы, все же влияют на него, хотя и в меньшей степени, чем те силы, основным результатом действия которых является изменение массы.

Вообще говоря, вид таких сил неизвестен. Обычно, исследователи подходят к их выбору в достаточной мере субъективно, исходя из тех или иных соображений.

Так, А.И. Зотин и Р.С. Зотина (1993) предложили в качестве основной силы, вызывающей поток массы, использовать потенциал  $(M_m/M)^b - 1$  ( $M_m$  - максимальная масса тела,  $b$  - степенной аллометрический коэффициент из уравнения (2.24), связывающего интенсивность потребления кислорода с массой тела). В качестве дополнительных сил, способных оказать существенное влияние на поток массы эти авторы предложили потенциал возраста  $t_m - t$  ( $t$  - текущий возраст;  $t_m$  - возраст достижения максимальной массы) и потенциал вида  $M_m^b - M^b$ . По их мнению, эти потенциалы являются основными силами, вызывающими потоки дифференцировки и формообразования соответственно.

В результате уравнение (2.6) приняло следующий вид:

$$\frac{dM}{Mdt} = L_1 \left( \frac{M_m^b}{M^b} - 1 \right) + L_2 (t_m - t) + L_3 (M_m^b - M^b). \quad (2.7)$$

Уравнение (2.7) удовлетворительно описывает изменение массы у животных с конечным типом роста. Существенными его недостатками является большое количество коэффициентов, а также введенные в явном виде параметры максимальной массы (сама максимальная масса и возраст ее достижения). Это привело к невозможности использовать уравнение (2.7) для описания роста бесконечного типа, свойственного практически всем гидробионтам.

#### 2.2.4. Уравнения роста

Возможность количественного описания роста организмов и влияния различных факторов среды на этот процесс имеет большое значение не только в

теоретическом плане, но и для решения различных проблем животноводства, растениеводства и здравоохранения. Поэтому уже довольно давно делали попытки описания роста организмов с помощью различного рода эмпирических и полуэмпирических уравнений. К тридцатым годам нашего века были созданы теории и уравнения, многие из которых используются и в настоящее время (Needham, 1931; Teissier, 1937; Гофман, 1938; Medawar, 1945; Зотина, Зотин, 1967, 1973; Richards, 1969; Зотин, 1974, 1975; Zotina, Zotin, 1972; Krüger, 1973; Peil, 1974; Зотин и др., 1975; Вальтер, Лампрехт, 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Ricker, 1979; Majkowski, Uchmanski, 1980; Parks, 1982, Sandland, 1983, Заика, 1985; Zotin, 1985; Зотин, Зотина, 1993 и др.).

Группировку различных уравнений роста можно осуществить различными путями. В данной работе мы воспользуемся классификацией А.И. Зотина и Р.С. Зотиной (1993).

Будут приведены только уравнения, претендующие на описание как можно более широкого периода онтогенеза.

Еще в XVII веке Мальтус высказал идею об экспоненциальном росте популяций организмов (см. Вальтер, Лампрехт, 1976). Позднее экспоненциальная функция была применена и для изучения индивидуального роста животных и растений (Przibram, Megusar, 1912; Blackman, 1919; Brody, 1945; Janisch, 1927; Evans, 1972; Ricker, 1979; Заика, 1985). Экспоненциальный рост вытекает из предположения, что скорость изменения массы в процессе роста пропорциональна массе, т.е., что удельная скорость роста является постоянной величиной:

$$\frac{dM}{Mdt} = a \quad (2.8)$$

Интегрирование (2.8) дает экспоненциальную зависимость изменений массы организма от времени

$$M = M_0 \exp(at), \quad (2.9)$$

где  $M$  - масса тела в возрасте  $t$ ;  $M_0$  - масса тела в начальный момент времени;  $a$  - так называемая константа роста.

Хотя в некоторых случаях экспоненциальную функцию (2.9) можно использовать для описания роста зародышей (Needham, 1931; Brachet, 1950) и взрослых животных (Зайка, 1985), очевидно, что уравнение (2.9) не является достаточно общим уравнением роста. Типичная кривая роста у многих животных имеет S-образный характер и ускоренно-возрастающая функция (2.9) не может описать такую кривую. Так, на рис. 2.10 приведены экспериментальные данные по росту таракана *Blattella germanica* и сравнение этих данных с кривой, рассчитанной с помощью различных уравнений роста (Вальтер, Лампрехт, 1976). Как видно из рис. 2.10 *a*, только на начальных стадиях роста таракана уравнение (2.8) удовлетворительно соответствует экспериментальным данным.

Несмотря на сказанное, как будет показано ниже, уравнение (2.8) лежит в основе почти всех используемых в настоящее время уравнений роста, так как экспоненциальное увеличение массы является, по-видимому, основой любого роста организмов. Экспоненциальный рост является как бы первичным, и любое уравнение роста при некоторых условиях должно переходить в уравнение (2.8). В большинстве уравнений роста это достигается тем, что константу  $a$  считают или функцией массы организма  $a = a(M)$  или функцией возраста  $a = a(t)$ . В соответствии с этим имеются две группы детерминированных уравнений роста: уравнений, у которых константа роста зависит от массы, и уравнений, у которых, константа роста зависит от времени.

#### Константа роста - функция массы

Многие авторы пытались провести аналогию между химическими реакциями и процессом роста (Ostwald, 1908; Robertson, 1908, 1923; Teissier, 1937 и др.). Хотя эта аналогия является поверхностной и не может соответствовать сложным биологическим процессам, происходящим во время роста, она позволила Т.Б. Робертсону (Robertson, 1908) и У. Оствальду (Ostwald, 1908) получить уравнение, достаточно хорошо описывающее рост животных. Уравнение Робертсона-Оствальда имеет вид

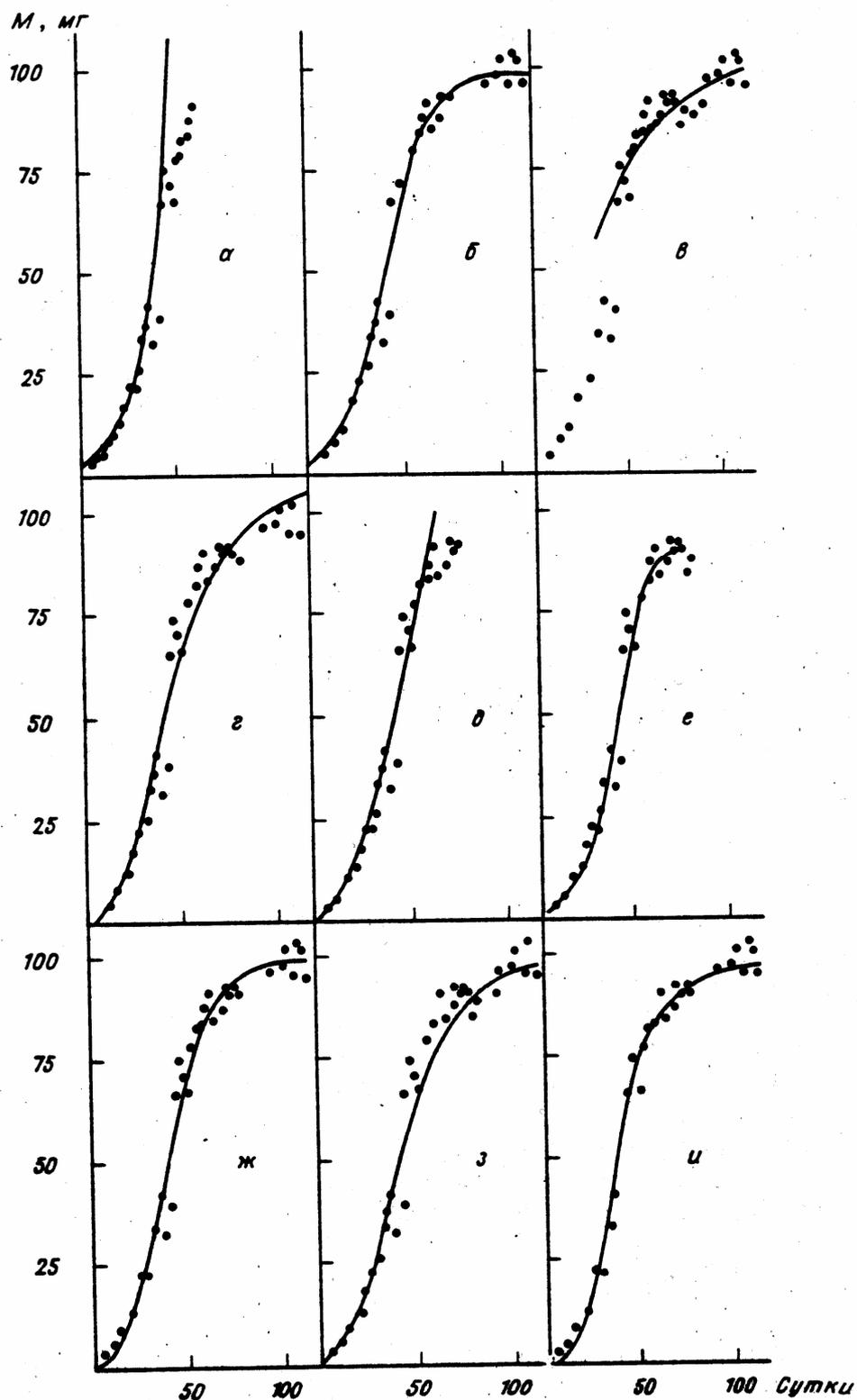


Рисунок 2.10 Сравнение экспериментальных данных по росту таракана *Blattella germanica* с кривыми, рассчитанными по различным уравнениям роста (из Вальтер, Лампрехт, 1976). Уравнения: *а* - Мальтуса (2.8); *б* - Ферхюльста-Пирля (2.12); *в* - Н.В. Найденова (1928); *г* - Лэйрд (2.22); *д* - Шмальгаузена (2.18); *е* - Зотиной-Зотина (2.19), *ж* - Яношека (2.23); *з* - Гомпертца (2.21); *и* - Берталанфи (2.15)

$$\frac{dM}{Mdt} = a(M_m - M), \quad (2.10)$$

где  $M_m$  - максимальная масса организма, которую он достигает в процессе роста.

На ранних стадиях роста  $(M_m - M) \approx M_m$  и уравнение (2.10) переходит в (2.8).

Значительно раньше сходное уравнение было предложено Ферхюльстом (см. Lotka, 1925). Это чисто эмпирическое уравнение можно записать в виде (Вальтер, Лампрехт, 1976; Sandland, 1983):

$$\frac{dM}{Mdt} = c - aM, \quad (2.11)$$

т.е. оно практически не отличается от уравнения Робертсона-Оствальда (2.10). Решение этого уравнения имеет вид так называемой логистической функции

$$M = cM_0 e^{ct} / (c + aM_0(e^{ct} - 1)), \quad (2.12)$$

Как видно из рис. 2.10 б, логистическая функция (2.12) хорошо аппроксимирует экспериментальные данные, полученные для тараканов.

Исходя из размерностных соображений, уравнению (2.10) можно придать вид (Гинес и др., 1974):

$$\frac{dM}{Mdt} = k_f (M_m^b - M^b) \quad (b \in R^+), \quad (2.13)$$

где  $k_f$  - константа роста;  $b$  - коэффициент, входящий в аллометрическое соотношение (2.24).

Уравнение (2.13) достаточно хорошо описывает кривую роста млекопитающих, связывает уравнение (2.10) с энергетическим метаболизмом животных и, тем самым, несколько расширяет возможности использования и толкования уравнения Робертсона-Оствальда.

Следующим уравнением роста, в котором константа роста является функцией массы организма, является наиболее распространенное в настоящее время уравнение Берталанфи, теоретической основой которого является закон

сохранения вещества. Уравнения такого типа иногда называют балансовыми уравнениями роста (Заика, 1975, 1985; Кузин, Дюльдин, 1975; Ursin, 1979; Majkowski, Uchmanski, 1980).

А. Пюттер (Pütter, 1920) предположил, что увеличение массы животных во время роста определяется двумя противоположно направленными процессами: синтезом и распадом живой массы организма. Полагая, во-первых, что скорость роста пропорциональна разности между ассимиляцией и диссимиляцией, во-вторых, что ассимиляция пропорциональна поверхности тела организма, а диссимиляция - объему, он получил уравнение следующего вида

$$\frac{dM}{dt} = NL^2 - k_g L^3,$$

где  $L$  - величина, характеризующая линейные размеры животного;  $N$  и  $k_g$  - константы.

Позднее к выводу, что скорость роста животных пропорциональна разности между поверхностью и объемом тела, пришел Л. фон Берталанфи (Bertalanffy, 1934, 1938). Он показал (Bertalanffy, 1949, 1957, 1960, 1964; также Fabens, 1965; Винберг, 1966; Krüger, 1973), что уравнение Пюттера удобнее записывать в виде

$$\frac{dM}{dt} = NM^{m/n} - k_g M.$$

Это уравнение идентично уравнению Пюттера, если принять, что поверхность тела пропорциональна двум третям объема (массы) организма:  $m/n = 2/3$ . Оказалось (Bertalanffy, 1949, 1957, 1960, 1964; Taylor, 1962; Винберг, 1966, 1975; Krüger, 1973; Needham, 1973), что константы  $m$  и  $n$  можно связать с константой  $b$  из аллометрического соотношения (2.24):  $b = 1 - m/n$ . Тогда уравнение Берталанфи можно записать:

$$\frac{dM}{Mdt} = NM^{-b} - k_g / b. \quad (2.14)$$

Интегрируя уравнение (2.14) (Bertalanffy, 1957, 1960; Винберг, 1966, 1975; Needham, 1973), получим, учитывая, что при  $t \rightarrow \infty$   $M \rightarrow M_\infty$  и  $N/k_g = M_\infty$ :

$$M = M_{\infty} (1 - e^{-bk_g t})^{1/b}. \quad (2.15)$$

Формула (2.15) во многих случаях хорошо подтверждается эмпирическими данными.

Теория Пюттера-Берталанфи получила дальнейшее развитие и применение в работах многих авторов (Taylor, 1962; Винберг, 1966, 1975; Richards, 1969; Заика, 1975, 1985; Мина, Клевезаль, 1976, Read, 1987 и др.).

Г.Г. Винберг (1966, 1975) сделал попытку вывести уравнение (2.15) более естественным путем, опираясь на данные по энергетическому метаболизму животных. Теория, развитая Винбергом, позволяет рассчитывать рост организмов по данным об интенсивности потребления кислорода, а также вычислять некоторые важные показатели энергетики роста такие, как траты энергии на рост, на обмен, на размножение и т.д. Это делает возможным создать имитационную модель роста, учитывающую многие показатели, сопутствующие росту (Klekowski, Uchmanski, 1980).

Заметим, что введенное Г.Г. Винбергом (1966, 1975) и получившее широкое распространение понятие трат массы на обмен, представляется нам крайне неудачным. В химических реакциях масса никогда не переходит в энергию и всегда остается постоянной. Поэтому масса не может быть истрачена на энергетический обмен. С другой стороны энергетический баланс химических реакций может быть самым разным: реакции могут идти как с выделением, так и с поглощением энергии. Поэтому лучше говорить о тратах энергии на обменные и другие процессы, происходящие в организме. При этом безвозвратно теряется (тратится) только диссипируемая тепловая энергия, связанная с изменением энтропии. В остальных случаях имеет место переход энергии из одной формы в другую в пределах организма (обычно - в энергию химических связей).

Как видно из уравнения (2.15), при  $b = 0$  уравнение Берталанфи принимает вид уравнения (2.8), т.е. и это уравнение связано с экспоненциальным ростом.

Для описания роста растений широкое распространение получила функция Ричардса (Richards, 1969), которая в дифференциальной форме имеет вид:

$$\frac{dM}{Mdt} = \frac{k}{1-m} \left[ \left( \frac{A}{M} \right)^{1-m} - 1 \right]. \quad (2.16)$$

Очевидно, что уравнение (2.16) эквивалентно уравнению Берталанфи (2.14).

#### Константа роста - функция времени

В некоторых теориях роста предполагается, что константа  $a$  в уравнении (2.8) является функцией не массы, а времени. Так, И.И. Шмальгаузен (1935а, б), опираясь на данные о росте зародышей кур и наблюдения многих авторов, в которых показано, что по мере роста животных происходит снижение удельной скорости увеличения массы, пришел к выводу, что удельная скорость роста обратно пропорциональна времени:

$$\frac{dM}{Mdt} = \frac{a}{t}. \quad (2.17)$$

Решение этого уравнения имеет вид

$$M = M_0 (t/t_0)^a \quad (2.18)$$

где  $M_0$  масса организма в начальный момент времени  $t_0$ .

Очевидно, что функция (2.18), так же как экспоненциальная (2.9), не может описать S-образный рост животных. Например, уравнение (2.18) неудовлетворительно описывает рост тараканов (рис. 2.10 д).

Другое уравнение роста, в котором константа роста является функцией времени, предложено Р.С. Зотиной и А.И. Зотиным (1967). Оно имеет следующий вид

$$\frac{dM}{Mdt} = k_d (t_m - t), \quad (2.19)$$

где  $t_m$  - время, начиная с которого увеличение массы организма прекращается;  $k_d$  - константа роста.

В уравнении (2.19) рост животных нормирован общим временем роста  $t_m$ . При  $t_m \gg t$  уравнение (2.19) переходит в (2.8), т.е. в его основе лежит

экспоненциальный рост. Решение уравнения (2.19)

$$M = M_m \exp\left[-\frac{k_d}{2}(t_m - t)^2\right] \quad (2.20)$$

имеет вид кривой, близкой к кривой нормального распределения. Очевидно, что его использование для описания роста животных ограничено конечным типом роста: при  $t > t_m$  масса начинает постоянно уменьшаться, стремясь к 0 при  $t \rightarrow \infty$ .

Наконец, еще одно направление в количественной теории роста, связано с использованием в качестве уравнения роста функции Гомперца, которая в дифференциальной форме имеет вид:

$$\frac{dM}{Mdt} = k \exp(-at). \quad (2.21)$$

Эта функция была введена Г. Гомпертцом (Gompertz, 1825) еще в начале XIX века для характеристики кривых смертности людей. Долгое время она использовалась лишь в статистике смертности.

Лишь позднее по инициативе Лэйрд и ее сотрудников началось широкое использование функции Гомпертца для описания эмбрионального роста (Laird, 1966a), роста животных и людей (Laird *et al.*, 1965; Laird, 1966b, 1967; Krüger, 1973, 1978).

Еще Дэвидсон (Davidson, 1928) отметил, что использование функции Гомпертца для описания роста животных можно связать с теорией экспоненциального роста. Дэвидсон (Davidson, 1928), а позднее Лэйрд и соавторы (Laird *et al.*, 1965), предположили, что константа  $a$ , входящая в экспоненциальное уравнение (2.8), меняется по мере роста с постоянной скоростью. Тогда, принимая, что при  $t = 0$ ,  $M = M_0$ , рост животного можно описать уравнением вида (Laird *et al.*, 1965):

$$M = M_0 \exp[a(1 - \exp(-bt))]. \quad (2.22)$$

Рассматривая зависимость удельной скорости роста морских свинок от времени, Лэйрд и соавторы (Laird *et al.*, 1965) установили, что в полулогарифмической шкале координат между этими величинами имеет место

линейная зависимость, соответствующая уравнению (2.22). Соотношение (2.22) удовлетворительно описывает и рост тараканов (рис. 2.10 з).

### Стохастические модели

Если система переменных становится очень сложной или изменение изучаемых параметров прослеживается недостаточно четко, то для конструирования математических моделей используют вероятностные допущения (Вальтер, Лампрехт, 1976). Однако стохастические модели роста могут быть построены и на другой теоретической основе, по которой рост является эндогенно стохастическим процессом (Тимонин, Зотина, 1980).

Р. Вальтер и И. Лампрехт (1976), опираясь на вероятностные допущения, получили уравнение экспоненциального роста (2.8) путем следующих рассуждений. Вероятность  $P$ , что число клеток  $N(t)$  увеличивается на одну клетку за интервал времени  $dt$ , пропорциональна  $N(t)$  и периоду клеточного цикла ( $\tau$ ). Для большого числа клеток  $N(t)$  и относительно короткого периода  $\tau$ , в общем случае можно принять:

$$\frac{dN}{dt} = aN(t).$$

т.е. получается уравнение экспоненциального роста.

Столь же обычный результат можно получить, опираясь на "теорию мишеней" и подсчитывая вероятность того, что клетки реагируют на субстрат, т.е. растут (Janoschek, 1957; Ноерре, 1959). Подсчет вероятностей приводит к получению "закона" Яношека (Вальтер, Лампрехт, 1976):

$$M = M_m[1 - \exp(-kt)^P], \quad (2.23)$$

который удовлетворительно описывает кривую роста насекомых (рис. 2.10 ж), рыб и млекопитающих (Janoschek, 1957).

### Идентификация некоторых теорий роста

При унификации различных теорий роста можно выделить три группы уравнений, несводимых друг к другу (Zotin, 1985; Зотин, Зотина, 1993).

*Первая группа уравнений*, которые иногда называют балансовыми уравнениями роста (Заика, 1975, 1985), включает в себя наиболее популярные в

настоящее время уравнение Берталанфи (2.15), функции Ричардса (2.16) и Гомпертца (2.21), (2.22).

К этой же группе относится уравнение роста Шмальгаузена (2.17). Действительно, при  $k_g = 0$  уравнение (2.14) имеет решение (Taylor, 1962; Винберг, 1966)  $M = (Nbt + M_0^b)^{1/b}$ , т.е. уравнение Берталанфи в этом случае описывает параболический рост.

Очевидно, что уравнение Ричардса (2.16) при  $b = 1 - m$  совпадает с уравнением Берталанфи.

Сложнее обстоит дело с идентификацией уравнения Берталанфи с функцией Гомпертца. Однако и в этом случае удалось такое сопоставление, как в отношении уравнения Берталанфи (Зотин, 1974; Zotin, 1985; Биргер, 1976), так и уравнения Ричардса (Sztencel, Lach, 1980). Подробное доказательство приведено в монографии А.И. Зотина и Р.С. Зотиной (1993).

*Вторая группа уравнений* может быть названа группой логистических уравнений роста (Зотин, Зотина, 1993), так как к этой группе относится уравнение Ферхюльста (2.11) и логистическая функция (2.12). К этой группе относятся также уравнение Робертсона-Оствальда (2.10).

Заметим, что принципиальной разницы между уравнениями первой и второй группы нет. Все эти уравнения описывают рост бесконечного типа. Причем, если в уравнении Берталанфи (2.14) принять, что  $k_g = -c$ ;  $N = -a$ ;  $b = -1$ , то мы получим уравнение Ферхюльста (2.11). Правда, в этом случае интерпретация биологического значения коэффициентов уравнения Берталанфи теряет смысл.

*Третья группа уравнений*, несводимая к балансовым, включает в себя уравнение Зотиной-Зотина (2.19), обобщенные эмпирические формулы В.В. Клименко (1975) и уравнение, разработанное В.В. Сухановым и О.Е. Лопатиным (1990). А.И. Зотин и Р.С. Зотина (1993) назвали эту группу уравнениями роста гауссовского типа, т.к. при соответствующем подборе коэффициентов решение этих уравнений представляет собой гауссовскую

кривую нормального распределения.

Однако если учесть, что все эти уравнения описывают рост, когда максимальная масса тела достигается в конечные сроки  $t_m$ , то в эту группу следует добавить уравнение Зотина-Зотиной (2.7) (см. раздел 2.2.3). Поэтому на наш взгляд лучше обозначить вторую группу уравнений как "уравнения конечного роста".

Уравнения конечного роста принципиально отличаются от балансовых тем, что в качестве фактора, ограничивающего рост, выступает не максимальная масса организма, а время достижения максимальной массы.

Поскольку время достижения максимальной массы имеет конечное значение, эта группа уравнений не пригодна для описания роста бесконечного типа. Кроме того, недостатком уравнений гауссовского типа является симметрия получаемых кривых роста относительно  $t = t_m$ , т. е. "закон" уменьшения массы тела после достижения максимума оказывается предопределен "законом" нарастания массы.

Если суммировать все вышесказанное, то можно считать, что наиболее общими среди предложенных уравнений, описывающими наибольшее количество фаз роста, являются: для бесконечного типа роста - уравнение Берталанфи (2.14), для конечного типа роста - уравнение Зотина-Зотиной (2.7). Остальные предложенные уравнения либо могут быть сведены к одному из этих двух, либо приближенно описывают отдельные фазы роста.

### **2.2.5. Аллометрический рост**

Под аллометрическим ростом обычно понимают относительный рост частей организма, как в линейном, так и в массовом выражении. Формулы аллометрического роста нашли широкое применение в тех случаях, когда требуется определить массу или линейные размеры утраченных органов или частей организма и обычны в палеонтологических исследованиях (Кэрролл, 1992, 1993а, б; Zollikofer, De León, 2006)

Подробно аллометрический рост рассмотрен в ряде монографий и обзоров

(Мина, 1975; Мина, Клевезаль, 1976; Calder, 1984; Шмидт-Ниельсен, 1987; Ji-Huan He, 2005; Cowin, 2006; Zollikofer, De León, 2006 и т.д.).

Сама по себе формула аллометрического роста (2.24) достаточно проста для применения. Ее справедливость показана на большом экспериментальном материале. Однако имеются некоторые особенности, которые следует учитывать в подобного рода исследованиях. Здесь мы приведем результаты анализа этих особенностей, проведенного М.В. Миной (1975).

Обычно для выявления аллометрической зависимости на графике по оси абсцисс откладывают размеры животного, а по оси ординат - соответствующие величины промеров, характеризующих исследуемый орган, исследуемую часть тела. Изменения размеров особи, на фоне которых рассматриваются изменения размеров какой-то части тела, могут иметь разный смысл. Это могут быть изменения, происходящие в процессе роста данной особи (онтогенетическая аллометрия). У экологов и морфологов, занимающихся проблемами эволюции, принято откладывать на оси абсцисс размеры взрослых животных разных видов (эволюционная аллометрия). Наконец, на оси абсцисс можно откладывать размеры особей разных видов. В этом случае говорят об интерспецифической аллометрии. При этом если речь идет об ископаемых и ныне живущих представителях одного филогенетического ряда, то можно говорить о филогенетической аллометрии.

Эти разнообразные подходы, преследующие, в общем-то, разные цели, объединяет сходство в описании исследуемого явления: изменение размеров части тела (органа) рассматривается в зависимости от изменений общих размеров тела. В связи с этим, используется одно и то же, достаточно простое уравнение, связывающее размеры органа ( $y$ ) с размерами тела ( $x$ ):

$$y = ax^k \quad (2.24)$$

где  $a$  и  $k$  - константы.

Эту зависимость обычно графически представляют в логарифмической системе координат. Если  $k > 1$ , т.е. орган увеличивается в размерах быстрее,

чем тело в целом, то говорят, что аллометрия положительна, если  $k < 1$  - аллометрия отрицательна, если  $k = 1$  - имеет место изометрия. Показатель степени  $k$  обычно называют либо константой роста, либо показателем роста, либо актуальной константой равновесия, а множитель  $a$  называют обычно интеграционной константой. В самом широком толковании им придают такое значение: считают, что  $k$  детерминирована генетически, а  $a$  отражает влияние факторов среды, воздействующих на  $y$  помимо  $x$ .

Естественно, что биологический смысл констант  $k$  и  $a$  будет различен в зависимости от того, идет ли речь об онтогенетической, интра- или интерспецифической аллометрии.

Мы остановимся только на онтогенетической аллометрии, т.е. на явлении, которое в прямом смысле можно назвать аллометрическим ростом. Онтогенетическую аллометрию можно изучать двумя способами. В первом случае прослеживают изменения пропорций в течение жизни отдельных особей, во втором - форму зависимости между  $y$  и  $x$  определяют на основании анализа выборки из совокупности, включающей особей разного размера и возраста. Последний способ измерения аллометрии более распространен. В связи с этим следует подчеркнуть, что, только прослеживая изменения пропорций по мере роста отдельных особей, мы анализируем истинную, онтогенетическую аллометрию. Во втором случае мы имеем дело фактически с внутривидовой аллометрией. При аллометрическом анализе группы особей одной популяции неразличимы два разных явления: с одной стороны, онтогенетическая аллометрия, с другой - эффекты отбора, характер которого предсказать практически нельзя. Под отбором в данном случае подразумевается селективная элиминация некоторых особей (гибель или миграция) в зависимости от соотношения измеряемых параметров. В принципе связь между исследуемыми параметрами в результате действия отбора может иметь какую угодно форму.

Вероятно, в этих случаях требуется какое-то статистическое решение,

позволяющее разделить влияние отбора и влияние собственно онтогенетической аллометрии на характер эмпирической кривой.

Необходимой предпосылкой для исследования аллометрических изменений на основе анализа выборок из популяции представляется четкое разделение размерной и возрастной изменчивости. Дело в том, что у особей одного размера, но разного возраста размеры исследуемого органа могут быть различными. В таком случае характер кривой популяционной аллометрии определяется как формой зависимости внутри одновозрастных групп, так и соотношением этих групп в одноразмерных объединениях.

В дополнение к приведенному анализу М.В. Мины (1975) следует остановиться еще на нескольких моментах.

Если речь идет о взаимоотношении части и целого и каждая из частей изменяется в зависимости от целого по формуле простой аллометрии, то это может быть только в одном случае: когда  $k \equiv 1$ .

Действительно, пусть  $M_i$  - массы отдельных частей организма, в сумме составляющие весь организм, и каждая из частей связана с массой тела  $M$  соотношением (2.24). Тогда:

$$M = \sum M_i = \sum a_i M^{k_i} .$$

Однако такое равенство выполняется для произвольной массы  $M$  только в одном случае, когда  $k_1 = k_2 = \dots = k_i = 1$  и  $\sum a_i = 1$ .

Таким образом, при взаимоотношении части и целого отклонение коэффициента  $k$  от 1 может наблюдаться лишь в том случае, когда какая-то из частей не подчиняется зависимости (2.24).

Если все же в результате аппроксимации данных были получены значения  $k$ , достоверно отличающиеся от 1, то, скорее всего, была допущена систематическая ошибка в измерении одного из параметров.

Такой проблемы не существует, когда сравниваемые параметры не находятся во взаимоотношении часть-целое: например, длина и ширина, длина и масса и т.п.

Таблица 2.2. Параметры уравнений аллометрической зависимости (2.24) между общей массой (мг) и максимальным линейным размером (мм) у различных жизненных форм брюхоногих моллюсков (из Алимов, Голиков, 1974)

Обозначение жизненных форм (см. в тексте)	Минимальные и максимальные размеры, мм	$a$ , мг/мм <sup><math>k</math></sup>	$k$
1	2.2-56	0.14±0.02	3.08±0.18
2	1.0-18	0.12±0.03	2.90±0.29
3	1.6-43	0.45±0.11	2.94±0.20
4	1.2-11	0.65±0.12	2.30±0.32
5	2.1-69	0.26±0.02	2.96±0.12
6	1.0-240	0.36±0.09	2.30±0.32
7	5.0-180	0.13±0.02	3.04±0.12
8	4.5-65	0.25±0.03	2.94±0.14
9	1.8-65	0.20±0.02	3.00±0.24
10	1.5-35	0.60±0.03	2.80±0.12
11	1.8-38	0.23±0.02	2.80±0.10
12	4.5-40	0.24±0.02	2.79±0.20

Когда  $k \neq 1$  возникает проблема размерности коэффициентов  $a$ . Подробнее эта проблема будет рассмотрена в следующем разделе.

Данные по аллометрическому росту 52-х видов морских брюхоногих моллюсков суммированы и проанализированы А.Ф. Алимовым и А.И. Голиковым (1974). Согласно результатам проведенного анализа все гастроподы могут быть разделены на 12 групп (по терминологии авторов - жизненных форм), различающихся по форме раковины:

1. морские блюдца из родов *Collisella*, *Acmaea*, *Testudinalia*, *Problacmaea*, *Cryptobranchia*, *Lepeta*;
2. семейства Trochicidae и Turbinidae;
3. семейства Lacunidae (род *Lacuna*), Littorinidae, Naticidae, Polynicidae;
4. семейства Lacunidae (род *Epheria*), Rissoidae, Onobidae, Hydrobiidae, Pyramidellidae;
5. семейства Velutinidae, Calyptraeidae;
6. семейства Potamididae, Cerithiopsidae, Epitoniidae;

7. семейства Cymatiidae, Neptuneidae, Muricidae, Turridae {роды *Lora*, *Bela*};
8. семейство Buccinidae;
9. семейства Trichotropidae, Nassariidae; Anachidae, Thaididae, Sacellariidae, Turridae (род *Ophiodermella*);
10. семейство Viviparidae;
11. семейство Planorbidae;
12. семейство Lymnaeidae.

Оказалось, что в пределах каждой жизненной формы значения коэффициентов аллометрической зависимости (2.24) между общей массой тела и максимальным линейным размером раковины достоверно не различались. Средние значения этих коэффициентов приведены в табл. 2.2. Более того, одинаковые по размерам, но имеющие разное систематическое положение моллюски достоверно не отличаются по весу. Исключение из этого положения - моллюски, отнесенные к жизненной форме 6. Моллюски этой жизненной формы, высота раковины которых превышает 50 мм, имеют достоверные отличия по весу от моллюсков других жизненных форм, что, вероятно, связано с вытянутой в высоту раковиной этих животных.

Степенной коэффициент  $k$  варьирует незначительно и его значение близко к 3, т.е. можно считать, что зависимость массы тела от максимальных размеров раковины у брюхоногих моллюсков близка к отношению объемного подобия.

Исключением из общего правила являются байкальские эндемичные брюхоногие моллюски *Maackia herderiana*. Для этого вида показано, что аллометрическое соотношение (2.24) общей массы и высоты раковины не может быть использовано для описания всего постларвального онтогенеза. Оказалось, что если применять уравнение (2.24) к отдельным этапам развития, то коэффициент  $k$  для раннего постларвального периода равен приблизительно 0.413. По мере роста моллюска значение  $k$  увеличивается почти в 5 раз и

приближается к 2. Значения коэффициента  $a$  также изменяются от 0.740 до примерно  $1 \text{ мг/мм}^k$  соответственно (Максимова и др. 2007). Авторы связывают это с неравномерностью увеличения массы и высоты раковины в процессе роста и отмечают, что подобная особенность аллометрического роста (для соотношения ширины и высоты раковины) выявляется и у зародышей *M. herderiana* (Sitnikova *et al.*, 2001; Максимова и др. 2007).

Данные по аллометрическому росту 59-и видов двустворчатых моллюсков суммированы и проанализированы А.Ф. Алимовым и А.И. Голиковым (1974). Согласно результатам анализа все *Bivalvia* могут быть разделены на 12 групп (жизненных форм), различающихся по форме раковины):

1. семейство Nuculanidae (род *Nuculana*);
2. семейство Arcidae;
3. семейства Nuculanidae (род *Yoldia*), Hiatellidae, Pholadidae, Lyonsiidae;
4. семейства Glycymeridae, Thyasiridae, Cardiidae (род *Serripes*), Cyprinidae, Veneridae, Mactridae, Tellinidae (род *Peronidia*);
5. семейство Mytilidae;
6. семейство Pectinidae;
7. семейства Cardiidae (род *Clinocardium*), Veneridae (роды *Prothaca*, *Callithaca*, *Venerupis*, *Turtonia*), Tellinidae (род *Cadella*), Montaculidae;
8. семейства Astartidae, Tellinidae {род *Macoma*);
9. семейство Myidae;
10. семейство Unionidae;
11. семейство Sphaeriidae;
12. семейство Dreissenidae.

Оказалось, что в пределах каждой жизненной формы значения коэффициентов аллометрической зависимости (2.24) между общей массой тела и максимальным линейным размером раковины достоверно не различались. Значения параметров уравнений зависимости общей массы от

максимальных линейных размеров раковины двустворчатых моллюсков приведены в табл. 2.3.

Таблица 2.3. Параметры уравнений аллометрической зависимости (2.24) между общей массой (мг) и максимальным линейным размером (мм) у различных жизненных форм двустворчатых моллюсков (из Алимов, Голиков, 1974)

Обозначение жизненных форм (см. в тексте)	Минимальные и максимальные размеры, мм	$a$ , мг/мм <sup><math>k</math></sup>	$k$
1	2.1-21.0	0.20±0.06	2.80±0.16
2	2.0-24.0	0.37±0.04	2.90±0.10
3	1.6-120.0	0.37±0.02	2.94±0.20
4	1.0-200.0	0.21±0.03	3.20±0.13
5	4.0-200.0	0.17±0.02	3.07±0.09
6	2.5-31.0	0.13±0.02	3.06±0.16
7	1.5-40.0	0.09±0.03	3.20±0.32
8	3.0-40.0	0.30±0.01	2.90±0.14
9	18.0-250.0	0.18±0.05	2.90±0.22
10	11.0-210.0	0.20±0.02	3.00±0.08
11	2.0-22.0	0.27±0.15	3.0±0.11
12	3.4-36	0.21±0.02	2.94±0.132

Степенной коэффициент  $k$  варьирует незначительно и его значение близко к 3, т.е. можно считать, что зависимость массы тела от максимальных размеров раковины у двустворчатых моллюсков близка к отношению объемного подобия.

### 2.3. Взаимосвязь энергетического обмена и массы тела

Аллометрическая (степенная) зависимость между скоростью потребления кислорода и массой тела подтверждена большим числом экспериментальных данных, ее применение описано в большом числе работ, данные по которым суммированы в ряде монографий и обзоров (Kleiber, 1947; Алимов, Голиков, 1974; Алимов, 1975, 1981; Винберг, 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Дольник, 1978, 1982; Зотин, 1984; Шмидт-Ниельсен, 1987; Brown *et al.*, 1997; Зотин, Зотин, 1999; Владимирова, 2001; Glazier, 2005, 2006; и др.).

Тем не менее, эта зависимость остается эмпирической, не имеющей под собой теоретического обоснования, несмотря на многочисленные попытки это сделать (Rubner, 1883; Huxley, 1932; Аршавский, 1975; Грудницкий, 1975; Ломов, 1975; Дольник, 1978, 1982; Кофман, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1987; Glazier, 2005, 2006; Hunt von Herbing, 2005; White *et al.*, 2006; Katsanevakis *et al.*, 2007a, b; Moran, Wells, 2007; Seibel, 2007).

Аллометрическое уравнение может быть записано несколькими способами:

$$\begin{aligned} Q &= a M^k; \\ q &= a M^b; \\ \frac{dQ}{Q} &= \frac{k}{k-1} \frac{dq}{q} = k \frac{dM}{M}, \end{aligned} \quad (2.25)$$

где  $Q$  - скорость потребления кислорода,  $q$  - интенсивность потребления кислорода,  $M$  - масса тела,  $a$ ,  $k$ ,  $b$  - коэффициенты,  $k = 1-b$ .

То, что подобная зависимость пригодна для описания только постличиночного (постнатального) онтогенеза известно достаточно давно (см. Зотин, 1966; Винберг, 1975). Зародышевый и личиночный периоды развития в подавляющем большинстве случаев не описываются единой аллометрической зависимостью, и авторы вынуждены разбивать эти периоды на этапы, на протяжении которых ее можно все-таки использовать (рис. 2.11) (Винберг, 1975; Терскова, 1975; Грудницкий, Никольская, 1976; Владимирова и др., 1993, 2003а, б, 2005; Parra, Yúfera, 2001; Радзинская и др., 2003; Darveau *et al.*, 2002; Nechaeva *et al.*, 2007).

Накопленные к настоящему времени данные показывают, что и для постличиночного периода применение аллометрического уравнения имеет определенные ограничения (Грудницкий, 1975; Зотин и др., 1982; Heusner, 1982; Зотин, Зотина, 1993; Koosijman, 2000; Darveau *et al.*, 2002; Вокма, 2004; Glazier, 2005, 2006).

Критика соотношения (2.25) идет по нескольким направлениям.

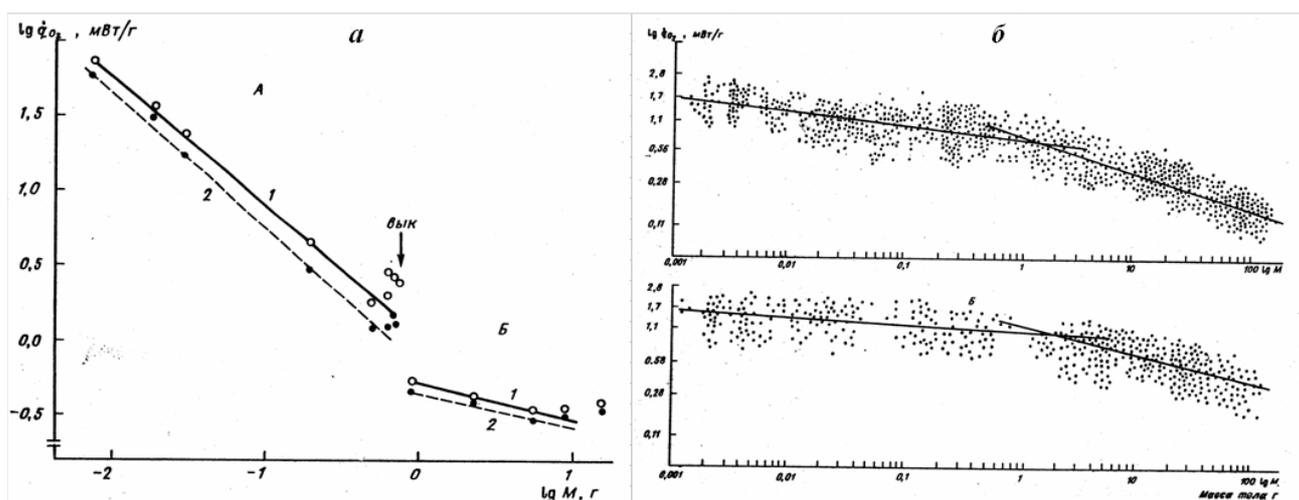


Рисунок 2.14. Изменение степенных коэффициентов  $k$  зависимости интенсивности обмена от массы тела (2.25) в онтогенезе животных. *a* - прыткая ящерица *Lacerta agilis* (из Клеймёнов, 1991). По оси абсцисс - логарифм массы тела, по оси ординат - логарифм интенсивности метаболизма: 1 - по потреблению кислорода (белые кружки, сплошная линия); 2 - по теплопродукции (черные кружки, пунктирная линия). А - зародышевый период. Б - постэмбриональный период. *б* - верхний график: аксолотль *Ambystoma mexicanum*; нижний график: вьюн *Misgurnus fossilis* (из Радзинская, Никольская, 1982). По оси абсцисс - масса тела, по оси ординат - интенсивность потребления кислорода. Шкала логарифмическая.

Наименее убедительное из них связано с размерностью коэффициента  $a$ . Исходя из степенной формулы, размерность этого коэффициента на первый взгляд должна быть  $[Q]/[M]^k$ .

С математической точки зрения такая размерность неправомерна, так как содержит степенной коэффициент  $k$ , вообще говоря, не являющийся рациональным числом. Отсюда некоторые авторы (см. Кооїман, 2000) делают вывод о неправомерности применения степенной формулы (2.25).

Однако такой вывод преждевременен. Дело в том, что коэффициент  $a$  на самом деле - безразмерная величина.

Действительно, дифференциальная форма аллометрического уравнения (2.25) не имеет конфликта по размерности входящих в нее параметров. Интегрирование этого дифференциального уравнения приводит к образованию двух логарифмов. Поскольку логарифмировать величины, имеющие размерность, запрещено, обычно выходят из положения таким образом, что для

каждого размерного параметра, попадающего под логарифм, вводят единичный коэффициент размерности, т.е.:

$$\ln(Q/Q_1) = \ln a + k \ln(M/M_1), \quad (2.26)$$

где  $Q_1 = 1 [Q]$ ,  $M_1 = 1 [M]$  - единичные коэффициенты размерности.

Из формулы (2.26) видно, что коэффициент  $a$  не имеет размерности. Вообще говоря, переходя к степенному виду аллометрического уравнения (2.25), следует использовать следующую запись:

$$Q = aQ_1(M/M_1)^k.$$

Однако на наш взгляд вполне достаточно указать размерности скорости потребления кислорода и массы при расчете коэффициента  $a$  или использовать запись размерности в виде  $[Q]/[M]^k$ , при этом имея в виду не столько размерность, сколько способ перерасчета безразмерного коэффициента  $a$  при изменении размерностей скорости потребления кислорода и/или массы.

Второе направление, по которому идет критика аллометрической зависимости (2.25) более обосновано. Оно связано с тем, что существует достаточно много исключений применимости этой зависимости для описания онтогенеза животных. Так, А.И. Зотиным и сотрудниками (Грудницкий, 1975; Зотин и др., 1982; Зотин, Зотина, 1993) показано, что если зафиксировать значение коэффициента  $k$ , то расчетная величина коэффициента  $a$  будет изменяться в индивидуальном развитии организмов: после первоначального подъема и достижения максимума (обычно, в эмбриональном периоде) значение  $a$  начинает асимптотически уменьшаться, стремясь к положительной константе  $a_\infty$ .

Изменение значений коэффициента  $k$  показано в достаточно большом числе работ (см. Darveau *et al.*, 2002; Вокма, 2004). В качестве примера на рис. 2.11 приведено изменение аллометрической прямой (в логарифмическом масштабе) в онтогенезе прыткой ящерицы, аксолотля и вьюна.

У животных с конечным типом роста при достижении максимальных размеров степенной коэффициент  $k$  обязан измениться. Действительно, масса

тела в этот период либо стабилизируется, либо начинает уменьшаться, в то время как снижение интенсивности потребления кислорода происходит непрерывно до самых поздних стадий старения (Aub, Du Bois, 1917; Brody, 1945; Kleiber, 1961; Consolazio, Johnson, 1971, Calloway, 1974; Аринчин, Ярошевич, 1975; Зотин, Зотина, 1993 и др.). Таким образом, степенной коэффициент  $k$  должен изменяться, достигая сначала 0, а затем принимая отрицательное значение.

Именно изменением степенных коэффициентов в онтогенезе можно объяснить наблюдаемые в литературе противоречия в оценке значений этих коэффициентов. В ранних исследованиях (Liebsch, 1929; Kienle, Ludwig, 1956; Rising, Armitage, 1969), проведенных в основном на взрослых животных, было отмечено отсутствие зависимости интенсивности потребления кислорода от массы у наземных брюхоногих моллюсков, то есть степенные коэффициенты  $k$  имели величину, близкую к 1. В дальнейшем, однако, было показано, что это не так (Винберг, Беляцкая, 1958; Roy, 1969; Jensen, 1975; Opaliński, 1981; Мешкова и др., 1982):  $k$  принимали значения достоверно меньше 1 и варьировали в диапазоне 0.62-0.85. Ю.Б. Бызова (2007) считает, что это противоречие связано с различным диапазоном масс в работах разных авторов. Однако в случае справедливости аллометрического уравнения при изменении диапазона масс должна изменяться точность оценки, а не значения  $k$ . Следовательно, в общем виде, по крайней мере, для животных с конечным типом роста, аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода от массы не может быть применена ко всему онтогенезу, так как значения степенных коэффициентов изменяются с возрастом, достигая 1 у взрослых животных.

Наконец, еще одно направление критики, вызывающее бурные дискуссии, связано не столько с самой зависимостью (2.25), сколько с величиной степенного коэффициента  $k$  (см. Glazier, 2005, 2006).

В ранних исследованиях М. Рубнер (Rubner, 1883) предположил, что скорость метаболизма пропорциональна поверхности тела, тогда как масса - его

объему. В этом случае значение  $k$  должно быть близко к  $2/3$ . Аллометрическая формула с такой величиной коэффициента  $k \approx 0.67$  в дальнейшем получила название "правило поверхности Рубнера" (см. Шмидт-Ниельсен, 1987).

Однако дальнейшие исследования не подтвердили предположение Рубнера. Чаще всего  $k$  принимает значение близкое к  $3/4$ . Первым на это обратил внимание А.Х. Хемингсен (Hemmingsen, 1960), в результате чего величина  $k = 3/4$  получила название "константа Хемингсена".

К настоящему моменту времени накоплено большое количество экспериментальных данных для животных практически всех таксонов, позволяющих рассчитывать коэффициенты зависимости (2.25) с достаточной точностью. Оказалось, что в онтогенезе животных коэффициенты  $k$  широко варьируют как у разных видов, так и у разных популяций одного вида и даже в пределах одной популяции в разных условиях среды (Алимов, Голиков, 1974; Кулаковский, Сухотин, 1986; Кулаковский, 2000; Glazier, 2005, 2006; Бызова, 2007). Отчасти такую вариацию можно объяснить влиянием некоторых сопутствующих факторов: активностью животных, их вступлением в репродуктивный период и т.д. (Максимович, 1978; Кулаковский, Кунин, 1983; Glazier, 2005, 2006; Бызова, 2007).

В табл. 2.4 приведены характеристики зависимости скорости потребления кислорода от массы у некоторых видов слизней. Трудно усмотреть какую-либо закономерность в приведенных данных. Эти данные характеризуют разное физиологическое состояние моллюсков: либо метаболизм "отдыхающих" в дневное время особей, либо среднесуточный показатель (Rising, Armitage, 1969).

В табл. 2.5 на примере мидии *Mytilus edulis* показано, что значения коэффициентов  $k$  сильно варьируют в пределах одного вида.

В целом, по данным, полученным для большого числа видов разных таксонов, изменчивость коэффициента  $k$  составляет от 0.4 до 1.0, а средние значения лежат в районе 0.75 (константа Хемингсена). В подавляющем большинстве случаев  $k < 1$ .

Таблица 2.4. Коэффициенты зависимости (2.25) скорости потребления кислорода ( $\text{мм}^3 \text{O}_2/\text{ч}$ ) от массы тела слизней (г) (из Бызовой, 2007 с изменениями).

Вид	$t^\circ\text{C}$	$a$	$k$	$n$	Автор
<i>Limax maximus</i>	20		1.0		Rising, Armitage, 1969
<i>L. sp.</i>	20	980	$0.74 \pm 0.02$	35	Opaliński, 1981
<i>Philomycus carolinianus</i>	20		1.0		Rising, Armitage, 1969
<i>Deroceras reticulatum</i>	18.5	333	0.85	587	Мешкова и др., 1982
<i>Arion circumscriptus</i>	12.5	261.8	$0.75 \pm 0.16$	16	Roy, 1969
	20	1069	$0.60 \pm 0.05$	14	Roy, 1969
<i>A. ater</i>	5	510*	0.75	12	Jensen, 1975
	10	690*	0.75	12	Jensen, 1975
	15	890*	0.64	12	Jensen, 1975
	20	1440*	0.79	14	Jensen, 1975
	25	1400*	0.62	11	Jensen, 1975
	23.3	834	$0.77 \pm 0.34$		Kienle, Ludwig, 1956

Примечания: \* - расчет на 1 г сухой массы (в остальных случаях - на 1 г сырой массы);  $n$  - число измерений.

Таблица 2.5 Значения коэффициентов  $k$  зависимости скорости дыхания от массы (2.25) *M. edulis* по данным разных авторов

Место обитания	$k$	Ссылка
Баренцево море	0.72-0.81	Гудимов, 1989
Белое море	0.66-1.00	Сухотин, 1988
Балтийское море	0.59	Зотин и др., 1987
	0.75	Vahl, 1973
	0.87	Famme, 1980
	0.75	Riisgard, Randløv, 1981
	0.66-0.89	Hamburger <i>et al.</i> , 1983
Северное море	0.70-0.93	Krüger, 1961
	0.62	Thompson, Bayne, 1972
	0.67	Bayne <i>et al.</i> , 1973
	0.67-0.72	Bayne <i>et al.</i> , 1976
	0.28-0.84	Bayne <i>et al.</i> , 1978
Атлантический океан (побережье США)	0.60-0.64	Read, 1962
Японское море	0.74	Солдатова, Эпштейн, 1981
Тихий океан (побережье Канады)	0.79	Bernard, 1983

### III. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

#### 3.1. Объекты

Макросистематика брюхоногих моллюсков дана по Б.В. Властову и П.В. Матекину (1968), двустворчатых моллюсков - по Л.А. Бринк (Brink, 2001).

Для определения видовой принадлежности животных использовали определители: (Жадин, 1952; Лихарев, 1962; Старобогатов, 1977а, б; Шилейко, 1978; Лихарев, Виктор, 1980; Голиков, 1987; Затравкин, Богатов, 1987; Наумов и др., 1987).

Исследовали следующие виды животных:

Обыкновенный прудовик *Lymnaea stagnalis* L. (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Basommatophora*, семейство *Lymnaeidae*)

Моллюсков получали путем разведения в лабораторных условиях. Четыре половозрелые (родительские) особи *L. stagnalis* были получены из аквакультуры лаборатории сравнительной физиологии ИБР РАН. Родительских особей содержали в отстоянной (не менее 2 сут.) водопроводной воде при комнатной температуре и кормили свежим листом одуванчика *Taraxacum officinale* Web. Кладки собирали в сентябре-октябре 2004 г. Всего исследовано 14 кладок (от 45 до 143 зародышей на кладку). Измерения проводили на всех этапах онтогенеза, начиная с раннего зародышевого развития вплоть до естественной гибели животных.

Всего было изучено 1425 особей (в том числе 1014 - в зародышевый период, 397 - на ранних, 14 - на поздних этапах постличиночного онтогенеза)

Ушковый прудовик *Lymnaea auricularia* L. (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Basommatophora*, семейство *Lymnaeidae*).

Животных размером от 0.02 до 0.72 г собирали из 3 популяций:

- Безымянный ручей в окрестностях г. Апрелевка (зона смешанных лесов, Нарофоминский р-н, Московская обл.) - 29 экземпляров. Сбор проводили в сентябре 2002 г.

- Ручей Торма (таежная зона, окрестности пос. Умба, Терский р-н, Мурманская обл.) - 71 экземпляр. Сбор проводили в августе 2003 г.

- Река Чапома (лесотундра, окрестности пос. Чапома, Терский р-н, Мурманская обл.) - 14 экземпляров. Сбор проводили в августе 2002 г.

Всего было изучено 114 особей.

Сетчатый слизень *Deroceras reticulatum* Muller (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Agriolimacidae*).

Животных размером от 0.01 до 0.92 г собирали в июне 2000, июне 2001 г. и июле 2004 г. в окрестностях г. Икша (Дмитровский р-н, Московская обл.) на огородном участке на листьях растений.

Всего было изучено 99 особей.

Полевой слизень *Deroceras agreste* L. (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Agriolimacidae*).

Животных размером от 0.01 до 0.31 г собирали из 2 популяций:

- в окрестностях г. Икша (зона смешанных лесов, Дмитровский р-н, Московская обл.) в лиственном лесу на стволах деревьев - 62 экземпляра. Сбор проводили в июне 2001 г.

- в окрестностях пос. Умба (зона таежных лесов, Терский р-н, Мурманская обл.) на прибрежной зоне Белого моря под полусгнившими досками - 97 экземпляров. Сбор проводили в августе 2001 г. и августе 2004 г.

Всего было изучено 159 особей.

Арион бурый *Arion subfuscus* Draparnaud (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Arionidae*).

Животных размером от 0.005 до 2.75 г собирали из 2 популяций:

- Зона смешанных лесов в окрестностях г. Икша (Дмитровский р-н, Московская обл.) на стволах деревьев и под полусгнившими листьями - 83 экземпляра. Сбор проводили в июне 1999-2000 гг.

- Таежная зона в окрестностях пос. Умба (Терский р-н, Мурманская обл.) на плодовых телах высших грибов - 152 экземпляра. Сбор проводили в августе

1999-2000 гг.

Всего было изучено 235 особей.

Арион полосатый *Arion fasciatus* Nilsson (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Arionidae*).

Животных размером от 0.05 до 1.36 г собирали из 2 популяций:

- в окрестностях г. Икша (зона смешанных лесов, Дмитровский р-н, Московская обл.) под полусгнившими листьями - 43 экземпляров. Сбор проводили в июне 1999-2000 гг.

- в окрестностях пос. Умба (таежная зона, Терский р-н, Мурманская обл.) на плодовых телах высших грибов - 13 экземпляров. Сбор проводили в августе 1999-2000 гг.

Всего было изучено 56 особей.

Щетинистая улитка *Trichia hispida* L. (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Hygromiidae*).

Животных размером от 34 до 60 мг собирали в июне 2004 г. в окрестностях г. Икша (Дмитровский р-н, Московская обл.) на огородном участке на листьях растений.

Всего было изучено 5 особей.

*Trichia concinna* Jeffreys (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Hygromiidae*).

Животных размером от 2 до 43 мг собирали в окрестностях пос. Умба (Терский р-н, Мурманская обл.) в прибрежной зоне Белого моря под полусгнившими досками и в лесу в гниющих стволах деревьев. Сбор проводили в августе 2004 г.

Всего было изучено 24 особи.

Кустарниковая улитка *Bradybaena fruticum* Muller (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Bradybaenidae*).

Животных размером от 12 до 107 мг собирали в окрестностях г. Икша (Дмитровский р-н, Московская обл.) в лиственном лесу на листьях трав,

кустарников и деревьев. Сбор проводили в июне 2004 г.

Всего было изучено 32 особи.

*Bradybaena schrencki* Middendorff (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Bradybaenidae*).

Животных размером от 22 мг до 1240 мг собирали в парковой зоне в г. Петрозаводске (Карелия) на пнях спиленных деревьев под опавшими листьями.

Всего было изучено 7 особей. Сбор проводили в октябре 2004 г.

*Cochlodina laminata* Montagu (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Clausiliidae*).

Животных размером от 10 до 156 мг собирали в окрестностях г. Икша (Дмитровский р-н, Московская обл.) в лесу на стволах и сучьях деревьев. Сбор проводили в июне 2004 г.

Всего было изучено 28 особей.

*Macrogastra ventricosa* Draparnaud (Класс *Gastropoda*, подкласс *Pulmonata*, отряд *Stylommatophora*, семейство *Clausiliidae*).

Животных размером от 3 до 162 мг собирали в окрестностях г. Икша (Дмитровский р-н, Московская обл.) на стволах и сучьях деревьев. Сбор проводили в июне 2004 г.

Всего было изучено 23 особи.

Обыкновенная береговая улитка *Littorina littorea* L. (Класс *Gastropoda*, подкласс *Prosobranchia*, отряд *Mesogastropoda*, семейство *Littorinidae*).

Животных размером от 0.66 до 4.77 г собирали на нижней литоральной зоне губы Малая Пирья Кандалакшского залива Белого моря (пос. Умба, Терский р-н, Мурманская обл.). Сбор проводили в августе 2006 г.

Всего было изучено 50 особей.

*Littorina saxatilis* Olivi (Класс *Gastropoda*, подкласс *Prosobranchia*, отряд *Mesogastropoda*, семейство *Littorinidae*).

Животных размером от 28 до 680 мг собирали на верхней литоральной зоне губы Малая Пирья Кандалакшского залива Белого моря (пос. Умба,

Терский р-н, Мурманская обл.). Сбор проводили в августе 2006 г.

Всего было изучено 67 особей.

Утиная беззубка *Anodonta anatina* L. (Класс *Bivalvia*, подкласс *Palaeoheterodonta*, отряд *Unionida*, семейство *Unionidae*).

Животных с длиной раковины от 30 до 120 мм собирали из 2 популяций:

- р. Ока в окрестностях биостанции Кропотово (Каширский р-н, Московская обл.) - 55 экземпляров. Сбор проводили в июне 1992 г.

- р. Виляя (Вилейское водохранилище) в районе пос. Сосновка (Вилейский р-н, Минская обл., Белоруссия) - 47 экземпляров. Сбор проводили в июле-августе 1991 г.

Всего было изучено 102 особи.

Перловица обыкновенная *Unio pictorum* L. (Класс *Bivalvia*, подкласс *Palaeoheterodonta*, отряд *Unionida*, семейство *Unionidae*).

Животных с длиной раковины от 19 до 92 мм собирали из 2 популяций:

- р. Ока в окрестностях биостанции Кропотово (Каширский р-н, Московская обл.) - 64 экземпляра. Сбор проводили в июне 1992 г.

- р. Виляя (Вилейское водохранилище) в районе пос. Сосновка (Вилейский р-н, Минская обл., Белоруссия) - 134 экземпляра. Сбор проводили в июле-августе 1991 г.

Всего было изучено 198 особей.

Перловица вздутая *Unio tumidus* Pfill et Retz (Класс *Bivalvia*, подкласс *Palaeoheterodonta*, отряд *Unionida*, семейство *Unionidae*).

Животных с длиной раковины от 19 до 81 мм собирали из 2 популяций:

- р. Ока в окрестностях биостанции Кропотово (Каширский р-н, Московская обл.) - 54 экземпляра. Сбор проводили в июне 1992 г.

- р. Виляя (Вилейское водохранилище) в районе пос. Сосновка (Вилейский р-н, Минская обл., Белоруссия) - 53 экземпляра. Сбор проводили в июле-августе 1991 г.

Всего было изучено 109 особей.

Обыкновенная жемчужница *Margaritifera margaritifera* L. (Класс *Bivalvia*, подкласс *Palaeoheterodonta*, отряд *Unionida*, семейство *Margaritiferidae*).

Животных с длиной раковины от 5 до 162 мм собирали из 2 популяций:

- Река Варзуга (Терский р-н, Мурманская обл.) - 269 экземпляра. Сбор проводили летом 1987-1990 гг.

- Река Кереть (Лоухский р-н, Карелия) - 261 экземпляр. Сбор проводили летом 1989 г.

Всего было изучено 530 взрослых особей.

Личинок жемчужниц (глохидиев) получали от зрелых самок в начале сентября 1989 г.

Для получения глохидиев использовали разработанный нами метод (Зюганов и др., 1990). Моллюсков с созревшими личинками клали на бок в широкодонную емкость и заливали речной водой таким образом, чтобы уровень воды был на 1-2 см выше верхней створки раковины. Емкость с моллюсками резко встряхивали 3-4 раза. Через 5-15 мин. самки жемчужниц выметывали взвесь глохидиев, которую собирали пипеткой в пробирку и пипетировали несколько раз до получения взвеси. От одной самки можно получить от 1 до 3 млн личинок.

В отличие от общепринятого способа извлечения глохидиев непосредственно из жабр моллюсков, использованный метод обладает рядом преимуществ:

- родительские особи остаются живыми;
- взвесь глохидиев не содержит примесей тканей родителей;
- все глохидии - полностью зрелые и способны к инвазии рыб-хозяев.

Развитие глохидиев отслеживали после их инвазии в рыб-хозяев (см. раздел 3.3.).

Всего было изучено 50 глохидиев.

Гладкая жемчужница *Margaritifera laevis* Haas (Класс *Bivalvia*, подкласс *Palaeoheterodonta*, отряд *Unionida*, семейство *Margaritiferidae*).

Животных с длиной раковины от 54 до 124 мм собирали в июле 1991 г. в реке Брянка (о-в Сахалин, Холмский р-н, Сахалинская обл.).

Всего было изучено 84 особи.

Курильская жемчужница *Margaritifera kurilensis* Zatravkin et Starobogatov (Класс *Bivalvia*, подкласс *Palaeoheterodonta*, отряд *Unionida*, семейство *Margaritiferidae*).

Животных с длиной раковины от 5 до 136 мм собирали в июне 1991 г. из 4 популяций:

- Река Сенная в окрестностях пос. Южно-Курильск (о-в Кунашир, Сахалинская обл.) - 41 экземпляр.

- Ручей Серебрянка в окрестностях пос. Головино (о-в Кунашир, Сахалинская обл.) - 14 экземпляров.

- Ручей Головина в окрестностях пос. Головино (о-в Кунашир, Сахалинская обл.) - 33 экземпляра.

- Ручей Рикардо в окрестностях пос. Головино (о-в Кунашир, Сахалинская обл.) - 28 экземпляров.

Всего было изучено 116 особей.

Обыкновенная мидия *Mytilus edulis* L. (Класс *Bivalvia*, Подкласс *Pteriomorphia* Отряд *Mytiloida*, семейство *Mytilidae*).

Животных с длиной раковины от 1 до 87 мм собирали в августе 2003-2006 гг. из 9 популяций.

Район пос. Умба (Терский р-н, Мурманская обл.):

- Открытое побережье вблизи мыса Турий (верхняя литораль - 129 экземпляров);

- Малая Пирья Губа (верхняя литораль - 835 экз., нижняя литораль - 292 экз.);

- Большая Пирья Губа (верхняя литораль - 120 экз., нижняя литораль - 189

экз.).

Район ББС МГУ (Мурманская обл.):

- Бухта Биофильтров (верхняя литораль - 21 экз.);

- Половые о-ва, Ругозерская губа, пролив Великая Салма (верхняя литораль - 111 экз., сублитораль на глубине 5-7 м от уровня максимального отлива - 110 экз.);

- Коллекторы в районе о-ва Кастьян (пелагиаль - 368 экз.).

Район Беломорской биостанции ЗИН РАН "Картеш" (Карелия):

- Мыс Левин Наволок, губа Чупа (верхняя литораль - 111 экз.);

- Коллекторы в районе о-ва Соностров (пелагиаль - 60 экз.); -

- Коллекторы в бухте Круглая (пелагиаль - 41 экз.).

Всего было изучено 2387 особей.

---

Итого изучен 21 вид, в том числе 14 видов брюхоногих и 7 видов двустворчатых моллюсков. Общее количество исследованных животных составило 5996 особей.

Моллюсков, оставшихся живыми, после проведения экспериментов выпускали в естественную среду обитания.

### **3.2. Исследование зародышевого развития *Lymnaea stagnalis***

Каждую кладку *L. stagnalis* содержали отдельно в чашке Петри в 50 мл водопроводной воды при постоянной температуре 18°C. Воду предварительно отстаивали в течение 2-4 сут и аэрировали в течение 1 ч.

Измерение потребления кислорода проводили для каждой кладки отдельно при 18°C ежедневно (кроме субботы и воскресенья) с помощью полярографического газоанализатора ОР-215 ("RADELKIS", Венгрия) в течение 5-6 ч. После каждого измерения воду, в которой содержались кладки, полностью заменяли.

Размеры зародышей определяли с помощью окуляр-микрометра.

Приблизительный объем зародышей вычисляли по формуле объема

эллипсоида:  $V = \pi dh^2/6$ , где  $V$  - объем зародыша,  $l$ ,  $d$ ,  $h$  - длина, высота и ширина зародыша соответственно.

Рассчитывали также скорость потребления кислорода ( $Q$  - количество потребленного кислорода за единицу времени на 1 зародыш) и интенсивность потребления кислорода  $q = Q/V$ .

Стадии развития зародышей определяли по таблицам, приведенным В.Н. Мещеряковым (1975).

Для сопоставления полученных данных с данными других авторов использовали единицы биологического времени  $\tau_0$ , предложенные Т.А. Детлаф (Детлаф, Детлаф, 1982; Детлаф, 2001). Расчет биологического времени проводили по формуле:  $\tau = t/\tau_0$ , где  $\tau$  - биологическое время (Детлаф);  $t$  - время развития при  $18^\circ\text{C}$  (ч);  $\tau_0$  - промежуток времени между метафазами последовательных делений дробления при  $18^\circ\text{C}$  (ч/Детлаф).

В соответствии с калибровочной прямой (Мещеряков, 1975)  $\tau_0$  может быть рассчитан по формуле:  $\tau_0 \approx -0.360 t^\circ + 12.8$ , где  $t^\circ$  - температура ( $^\circ\text{C}$ ).

### **3.3. Исследование личиночного развития *Margaritifera margaritifera***

Получение взвеси глохидиев описано в разделе 3.1.

В качестве рыб-хозяев служили мальки атлантического лосося *Salmo salar* L. возраста 2+, любезно предоставленных Умбским рыбноводным заводом.

Инвазию глохидиями проводили в сентябре 1989 г. Мальков (по 10-20 экземпляров) помещали в 10 л взвеси глохидиев в воде из реки Умба, в концентрации 600 000 личинок на 1 л воды на 10 мин при постоянной аэрации и температуре приблизительно  $10^\circ\text{C}$ . Всего было инвазировано 200 мальков.

Зараженных мальков содержали в проточной речной воде на Умбском рыбноводном заводе. В конце октября 20 экземпляров было перевезено в Москву, где они содержались в деионизированной воде, в которую были добавлены соли  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  и  $\text{Ca}^{2+}$  в концентрации, соответствующей их концентрации в реках Кольского п-ова (50 мг/л).

Таблица 3.1. Стадии развития глехидиев *M. margaritifera* (на основании работы Karna, Millemann, 1978)

№ стадии	Описание стадии
0	Свободный глехидий
1	Глехидий, внедрившийся в жабры рыбы-хозяина (от начала внедрения до окончания формирования капсулы вокруг глехидия)
2	Рассасывание личиночного аддуктора, формирование лигамента и дефинитивной мантии
3	Различные этапы метаморфоза
4	Паразитирующая личинка, прошедшая полный метаморфоз
5	Ювенильный моллюск

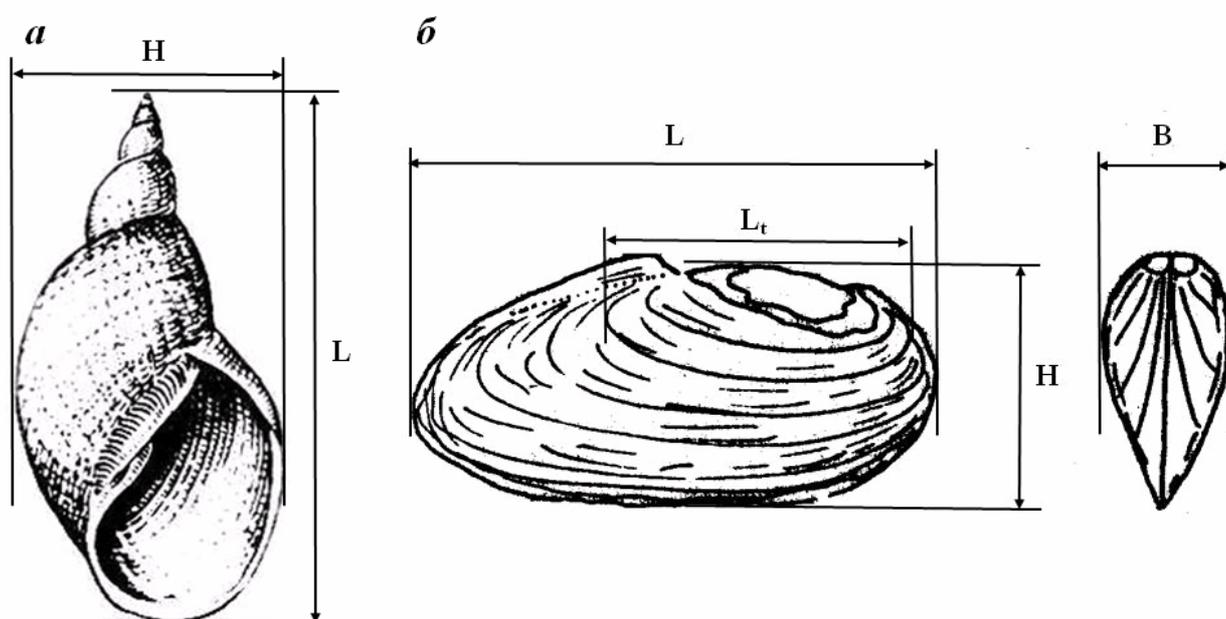


Рисунок 3.1. Схема стандартных промеров раковины брюхоногих (а) и двустворчатых (б) моллюсков. Для брюхоногих моллюсков:  $L$  - высота раковины;  $H$  - диаметр раковины. Для двустворчатых моллюсков:  $L$  - длина раковины;  $H$  - ширина раковины;  $B$  - выпуклость;  $L_t$  - длина годового кольца возраста  $t$

Измерения размеров глехидиев проводили в следующие сроки: при содержании на Умбском рыбноводном заводе - через 2 нед. (конец сентября 1989 г.), 3 мес. (декабрь 1989 г.), 8 мес. (май 1990 г.), 9 мес. (июнь 1990 г.) и 10 мес. (июль 1990 г.) после инвазии; при содержании в Москве - через 2 мес. (ноябрь 1989) и 3 мес. (декабрь 1989 г.) после инвазии.

Линейные промеры проводили по схеме, принятой для взрослых

моллюсков (рис. 3.1б). Использовали те же обозначения:  $L$  - длина (расстояние между краями створок);  $H$  - ширина (максимальное расстояние от лигамента до края створки раковины);  $B$  - выпуклость (максимальное расстояние между створками глотидия с закрытой раковиной). Приблизительный объем зародышей ( $V$ ) вычисляли по формуле объема эллипсоида:  $V = \pi LHB/6$ .

Размеры определяли с помощью окуляр-микрометра при увеличении  $100^{\times}$  на препаратах взвеси глотидиев в воде (для свободных личинок) и на тотальных препаратах жаберных лепестков инвазированных рыб после осветления глицерином (для паразитирующих личинок).

Определение стадии развития глотидиев проводили на гистологических срезах лепестков жабр после окраски гематоксилином и эозином. В связи с недостаточной изученностью развития личинок жемчужницы мы составили собственную (довольно приблизительную) таблицу стадий развития, основанную на работе Д.У. Карна и Р.Е. Миллемана (Karna, Millemann, 1978), в которой исследовано развитие глотидиев *M. margaritifera* в жабрах чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (табл. 3.1.).

#### **3.4. Исследование постличиночного онтогенеза *Lymnaea stagnalis***

На ранних этапах постличиночного развития моллюсков содержали в пластиковых стаканчиках объемом 100 мл в предварительно отстоянной (3-4 сут.) водопроводной воде при постоянной температуре  $18^{\circ}\text{C}$ . Животных содержали в группах (до 20 экземпляров), составленных из моллюсков приблизительно одного размера. Для предотвращения выползания моллюсков из стаканчиков их накрывали капроновой сеткой с ячейей 1 мм.

По достижению моллюсками возраста 10 нед. их содержали поодиночке в пластиковых стаканчиках объемом 500 мл.

Воду и корм меняли 2 раза в неделю. Кормом служила белокочанная капуста *Brassica oleracea* L.

В ранний постличиночный период (до 10 нед.) измерение размеров (высоту  $L$  и диаметр  $H$  раковины, рис. 3.1а), массы и скорости потребления

кислорода проводили через каждые 3-4 дня. Для животных старше 10 нед. измерения проводили 1 раз в 1-2 нед. Диаметр раковины ( $H$ ) для этих моллюсков не измеряли.

Размеры животных (высоту  $L$  и диаметр  $H$  раковины, рис. 3.1а) измеряли под бинокулярной лупой с помощью окуляр-микрометра, если высота раковины не превышала 5 мм, в противном случае - с помощью штангенциркуля с точностью 0.1 мм.

Если масса животных не превышала 5 мг, то для ее вычисления использовали формулу:  $M = \pi K L H^2 / 6$ , где  $K$  - коэффициент, среднее значение которого определили, исходя из значений параметров  $M$ ,  $L$  и  $H$  у 20 моллюсков с массой более 5 мг:  $K \approx 0.86 \pm 0.04$ . У животных с массой от 5 до 250 мг массу измеряли на торсионных весах с точностью 1 мг. У животных большего размера - на технических весах с точностью 10 мг.

Скорость потребления кислорода определяли методом Варбурга (см. раздел 3.8). Скорость роста определяли с использованием сглаживающих кубических сплайнов (см. раздел 3.9.1).

### **3.5. Культивирование и определение параметров роста наземных гастропод отряда *Stylommatophora***

Наземных гастропод разных видов собирали в различных биотопах (см. раздел 3.1) и культивировали в лабораторных условиях индивидуально в пластиковых стаканчиках объемом 100 мл при комнатной температуре и влажности 80-100%. Кормом служила белокочанная капуста *Brassica oleracea* L., остатки которой меняли 1-2 раза в неделю.

Измерения проводили 1 раз в неделю для слизней рода *Deroceras* и 1 раз в 2 недели - для остальных видов улиток. Измеряли общую массу моллюсков с точностью 1 мг для животных, масса которых не превышала 250 мг, и с точностью 10 мг для животных большего размера.

Скорость роста определяли с использованием сглаживающих кубических сплайнов (см. раздел 3.9.1). Измерения проводили вплоть до гибели моллюска.

### 3.6. Определение возраста двустворчатых моллюсков

Рост двустворчатых моллюсков идет в течение года неравномерно и четко связан с температурой среды. В зимний период наблюдается почти полная остановка роста, в результате чего на поверхности раковины формируются концентрические годовые кольца. На подсчете таких колец основаны все методы определения возраста двустворчатых моллюсков (Ekman, 1905).

Сложность заключается в том, что кроме годовых колец, могут образовываться дополнительные кольца (так называемые "ложные" годовые кольца). Появление "ложных" колец может быть связано с разными причинами: особенностями условий обитания; резкими, кратковременными изменениями условий среды; наступлением половой зрелости и т.п. (см. Алимов, 1974). Тем не менее, А. Раббел (Rubbel, 1913) путем исследования меченых моллюсков показал, что большинство колец на поверхности раковины являются годовыми кольцами, и при возрасте моллюсков, не превышающем 30-40 лет, метод подсчета колец дает достаточно точные результаты. У разных видов имеются особенности определения возраста (Hendelberg, 1961).

Годовые кольца на поверхности раковины моллюсков семейства Unionidae выражены отчетливо и их подсчет не составляет труда.

У мидий *M. edulis* наблюдается особенно много "ложных" годовых колец. Для этого вида появление дополнительных колец обусловлено, по-видимому, влиянием на рост приливно-отливных явлений (Barker, 1964; Pannella, MacClintock, 1968). Для различения годовых и дополнительных колец следует иметь в виду, что, во-первых, годовые кольца всегда более выражены, чем дополнительные, во-вторых, расстояние между годовыми кольцами имеет тенденцию к равномерному уменьшению с возрастом, в-третьих, годовые кольца, как правило, определяются на раковинах всех особей популяции, тогда как наличие дополнительных колец широко варьирует.

Наиболее сложным представляется определение возраста у моллюсков семейства Margaritiferidae. Годовые линии у представителей этого семейства

отчетливо видны только у молодых моллюсков. Темный цвет и толстый периостракум, обрастание поверхности раковины водорослями маскирует годовые кольца и затрудняет определение их количества. Поэтому обычно при определении возраста жемчужниц по кольцам верхний конхиолиновый слой раковины удаляют путем обработки 1 М растворами щелочи при температуре 50-100°C (Ekman, 1905; Bauer, 1992). При этом становятся отчетливо видны годовые кольца, сформированные на среднем, призматическом слое.

Тем не менее, подсчет колец после обработки щелочью часто оказывается затруднен в связи с тем, что, во-первых, как правило, примакушечная часть раковины сильно корродирована и годовые кольца в этой зоне не могут быть подсчитаны, во-вторых, у старых животных годовые кольца последних лет находятся настолько близко друг к другу, что становится невозможным их точный подсчет. Выход из положения в таком случае заключается в использовании калибровочной кривой зависимости длины раковины от возраста, построенной на основании данных, полученных на других моллюсках исследуемой популяции. Практика показывает, что ошибка определения возраста в этом случае не превышает 15% (Зюганов и др., 1993).

Возможно также применение уравнения Бергаланфи в сочетании с уравнением Форда-Волфорда (см. раздел 3.9) для определения возраста моллюсков.

В этом случае измеряют длины как можно большего числа последовательных годовых колец на поверхности раковины. Затем полученные данные аппроксимируют уравнением Форда-Волфорда и определяют параметры этого уравнения ( $k_g$  и  $L_\infty$ ). Возраст моллюска ( $t$ ) рассчитывают, исходя из значения длины раковины ( $L$ ), по формуле:  $t = -1/k_g \cdot \ln(1-L/L_\infty)$ .

Такой способ определения возраста имеет ошибку не более 20% (Зюганов и др., 1993). Он был использован в данной работе для определения возраста особенно старых моллюсков (более 40 лет) с сильно корродированной примакушечной частью раковины.

### 3.7. Измерение размеров двустворчатых моллюсков

Определяли следующие параметры, характеризующие рост двустворчатых моллюсков. Промеры массы: общая масса моллюска; масса мягких тканей; масса раковины. При определении массы мягких тканей перед взвешиванием тело моллюска извлекали из раковины и удаляли мантийную жидкость с помощью фильтровальной бумаги. Точность измерения составляла 1 мг, если значение массы не превышало 250 мг, и 10 мг - в противном случае.

Стандартные линейные промеры раковины (рис. 3.1б.): длина раковины ( $L$ ) - максимальное расстояние между передним и задним краями; ширина раковины ( $H$ ) - максимальное расстояние между спинным и брюшным краями; выпуклость ( $B$ ) - максимальное расстояние между створками. При исследовании индивидуального линейного роста двустворчатых моллюсков проводили измерение длин последовательных годовых колец ( $L_i$ ) (рис. 3.1б). Линейные размеры измеряли с помощью штангенциркуля с точностью 0.1 мм

### 3.8. Определение скорости потребления кислорода (метод Варбурга)

Метод Варбурга относится к манометрическим методам определения скорости потребления кислорода (Умбрейт и др., 1951; Семихатова, Чулановская, 1965). Этот метод основан на связывании щелочью выделяющейся в процессе дыхания углекислоты, в результате чего давление в системе падает, что и определяется с помощью манометра.

Перед измерением скорости потребления кислорода проводили предварительную акклимацию животных к условиям эксперимента. Условия акклимации зависят от вида моллюсков (табл. 3.2). Как правило, они совпадают с условиями, при которых проводится измерение скорости потребления кислорода. Исключение составляют брюхоногие моллюски семейств *Lymnaeidae* и *Littorinidae*.

Представители семейства *Lymnaeidae* относятся к легочным моллюскам и дышат атмосферным воздухом. Всплывая к поверхности, они запасают воздух под раковиной и используют его для дыхания под водой. В связи с этим

измерение скорости потребления кислорода для этих моллюсков проводили в воздушной среде при 100% влажности.

Виды семейства Littorinidae, хотя и относятся к переднежаберным брюхоногим моллюскам, способны потреблять кислород, как из воздушной, так и из водной среды. При этом в течение акклимации они постоянно перемещаются из воды на воздух и обратно. Поэтому измерение скорости потребления кислорода у представителей этого семейства проводили в различных условиях: в воздушной среде и в аэрированной морской воде.

Измерения проводили последовательно в водной и воздушной среде для одних и тех же моллюсков с интервалом 1-2 ч между измерениями.

У половины животных каждого вида последовательность измерений была противоположной: сначала - в воздушной, а затем - в водной среде. При измерении в водной среде использовали предварительно аэрированную морскую воду. Для предотвращения выползания улиток в воздушную среду их зашивали в два слоя марли. При измерении в воздушной среде влажность воздуха поддерживали на уровне 80-100% путем помещения в сосуд намоченной в морской воде фильтровальной бумаги. Измеряли также общую массу, высоту раковины (максимальное расстояние от базального края устья до верхушки раковины) и диаметр раковины (максимальный диаметр последнего завитка раковины) (рис. 3.1а).

Во всех случаях в качестве контроля проводили измерения в системах, отличающихся от экспериментальных только отсутствием животного (так называемые, термобарометры). Как правило, на серию одновременных экспериментальных измерений ставили 2 термобарометра.

Время, в течение которого проводили измерение потребления кислорода, зависело от соотношения объема системы и скорости потребления кислорода животными. Как правило, его величина составляла от 1 до 18 ч. Измерения заканчивали, когда показания манометров (с учетом данных термобарометров) составляли не менее 20 мм водяного столба.

Таблица 3.2. Условия среды в течение предварительной акклимации и измерения потребления кислорода разными видами моллюсков.

Вид	Температура (°C)	Время акклимации	Условия акклимации
<i>L. stagnalis</i>	18	С момента вылупления	Отстоянная водопроводная вода*
<i>L. auricularia</i>	20	2-3 сут.	Речная вода*
Виды отряда Stylommatophora	20	2-3 сут.	Воздушная среда, 100% влажность
Виды семейства Littorinidae	20	2-3 сут.	Аэрированная морская вода*
Виды семейства Margaritiferidae	14	1-2 мес.	Деионизированная вода с добавлением солей до концентрации 50 мг/л
<i>M. edulis</i>	20	2-3 сут.	Аэрированная морская вода

Примечание: \* - условия измерения скорости потребления кислорода отличаются от условий акклимации (см. в тексте)

Скорость потребления кислорода ( $Q$ ) рассчитывали по формуле (Семихатова, Чулановская, 1965):

$$Q = \frac{0.1 \cdot H}{t} \left[ \frac{273 \cdot (V_c - V_o)}{T} + 0.031 \cdot V_o \right],$$

где  $H$  - показания манометра, скорректированные по термобарометрам;  $V_c$  - объем системы сосуд-манометр;  $V_o$  - суммарный объем животного, щелочи и воды в системе;  $T$  - температура (°K);  $t$  - время измерения.

При необходимости в целях сравнительного анализа полученных данных величину скорости потребления кислорода пересчитывали на температуру 20°C с помощью нормальной кривой Крога (см. Зотин, Зотин, 1999):  $Q_{20} = Q_t e^{0.085(t^0 - 20)}$ , где  $Q_{20}$  - скорость потребления кислорода при 20°C,  $Q_t$  - скорость потребления кислорода при температуре эксперимента.

### 3.9. Методы обработки и описания данных

Для описания полученных данных использовали ряд уравнений, как широко используемых при проведении подобных исследований, так и выведенных нами на основе формул термодинамики линейных необратимых процессов.

Поскольку вывод уравнений конечного роста и зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста является существенной частью этой работы, подробное их описание приводится в главе IV. РЕЗУЛЬТАТЫ (разделы 4.4 и 4.5). В данном разделе представлены использованные методы оценки параметров уравнений и их сравнительной характеристики.

Для описания данных (особенно в тех случаях, когда вид уравнения, описывающего эти данные не известен) использовался также метод сглаживающих кубических сплайнов.

### **3.9.1. Метод сглаживающих кубических сплайнов**

При оценке тенденций изменения параметров часто бывает необходимо "избавиться" от случайных колебаний их величин. В случае если нет никаких предположений относительно вида функции, позволяющей описывать полученные данные, как правило, прибегают к какому-либо из методов сглаживания кривых. Для этой цели в последнее время все более в практику входит применение сглаживающих кубических сплайнов, имеющих ряд преимуществ перед другими подобными методами (Клеймёнов, Владимирова, 2006). В частности, сглаживающие кубические сплайны позволяют не только определить основные тенденции изменения параметров, но и оценить скорость этих процессов.

В данной работе мы применяли метод кубических сплайнов для описания роста, удельной скорости роста и изменения скорости метаболизма с помощью программы Matlab (версия 7.3.0.267), разработанной компанией The MathWorks, Inc (США).

Удельную скорость роста рассчитывали путем деления величин скорости роста на соответствующее значение массы, полученное в процессе обработки данных методом кубических сплайнов для того же аргумента.

Как будет показано в главе IV. Результаты, удельная скорость роста у брюхоногих моллюсков постоянно колеблется. Методика расчета значений

периодов колебаний требует дополнительных пояснений. Дело в том, что случайные колебания массы животных приводят к появлению дополнительных локальных экстремумов удельной скорости роста на фоне основного колебательного процесса. Естественно, эти экстремумы не должны приниматься во внимание при подсчете периода колебаний удельной скорости роста.

Для их обнаружения мы руководствовались следующими соображениями. Как правило, дополнительные пики имеют незначительную амплитуду, в результате чего основные пики либо перемежаются с пиками, имеющими меньшие размеры, либо имеют двухвершинный характер. Кроме того, дополнительные пики могут быть выявлены также по величине их периода. Этот период является минимально возможным для условий проведения исследований, то есть, примерно равен удвоенному интервалу между периодами получения данных (2-х нед. для *L. stagnalis*, моллюсков рода *Deroceras*, 4-х нед. - для остальных наземных брюхоногих моллюсков).

### 3.9.2. Оценка параметров уравнений, сводимых к линейным

Описание данных линейными (или сводимыми к линейным) уравнениями имеет ряд преимуществ, связанных с возможностью применения в этих случаях хорошо разработанных статистических методов регрессионного анализа. В частности, можно применить статистические критерии нелинейности, позволяющие оценить возможность использования подобных уравнений для аппроксимации экспериментальных данных.

Линейное уравнение записывается в виде:

$$y = cx + d. \quad (3.1)$$

В работе применялось 3 вида уравнений, которые могут быть сведены к линейному уравнению 3.1.

#### Аллометрическое (степенное) уравнение.

В общем виде аллометрическое уравнение записывается следующим образом:

$$Y = a X^k, \quad (3.2)$$

где  $Y$  и  $X$  - биологические параметры,  $a$  и  $k$  - коэффициенты.

Линейная форма уравнения получается после его логарифмирования:

$$\ln Y = \ln a + k \ln X.$$

Таким образом, коэффициенты уравнения (3.2) связаны с коэффициентами линейного уравнения (3.1) соотношениями:  $a = \exp(d)$ ;  $k = c$ .

Рекуррентная форма уравнения роста Бергаланфи (уравнение Форда-Волфорда)

Другое широко используемое при описании роста уравнение - уравнение роста Бергаланфи (3.11) (см. раздел 3.9.3.) - также имеет линейную форму, часто называемую уравнением Форда-Волфорда (Ford, 1933; Walford, 1946; Мина, Клевезаль, 1976):

$$M_{t+m}^{1/u} = c M_t^{1/u} + d, \quad (3.3)$$

где  $M_t$  - параметр роста в возрасте  $t$ ;  $M_{t+m}$  - параметр роста в возрасте  $t+m$ ;  $u$  - константа из уравнения Бергаланфи (3.11);  $m$  - промежуток времени между промерами.

Коэффициенты уравнения (3.3) связаны с коэффициентами уравнения Бергаланфи (3.11) соотношениями:  $c = \exp(-k_g m)$ ;  $d = M_\infty^{1/u}(1-c)$ .

Применение этого уравнения имеет некоторые ограничения. Во-первых, измерения должны проводиться через определенные, строго фиксированные промежутки времени  $m$ . Во-вторых, значение коэффициента  $u$  должно быть предварительно фиксировано, исходя из каких-либо предположений. В случае измерения массы обычно принимается, что  $u = 3$  (в соответствии с правилом поверхности Рубнера) или  $u = 4$ , считая, что  $u = 1/(1-k)$ ,  $k = 0.75$  - константа Хемингсена из аллометрического уравнения (2.25).

Наиболее часто уравнение (3.3) используется в исследованиях по линейному росту двустворчатых моллюсков при промере длин раковин или последовательных годовых колец (Алимов, 1981; Bauer, 1992). В этом случае  $u$  принимается равным 1:

$$L_{t+m} = c L_t + d, \quad (3.4)$$

где  $L$  - длина раковины соответствующего возраста или длина соответствующего годового кольца.

Рекуррентная форма уравнения зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста

Предложенное нами (Зотин, 2006) уравнение зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста (3.13) также имеет рекуррентную форму, имеющую вид линейного уравнения:

$$1/q_{t+m} = c 1/q_t + d, \quad (3.5)$$

где  $q_t$  - интенсивность потребления кислорода в возрасте  $t$ ;  $q_{t+m}$  - интенсивность потребления кислорода в возрасте  $t+m$ ;  $m$  - промежуток времени между промерами.

Коэффициенты уравнения (3.5) связаны с коэффициентами уравнения (3.13) соотношениями:  $c = \exp(-k_g m)$ ;  $d = (1-c)/q_{st}$ .

Далее будут даны формулы, необходимые при анализе линейного уравнения (3.1). Обоснование этих формул приводятся в работах А. Хальда (1956), В.Ю. Урбаха (1964), А.А. Умнова (1976).

Критерии нелинейности

В большинстве биологических работ, связанных с аппроксимацией экспериментальных данных теми или иными уравнениями, имеющими линейную форму (3.1), справедливость использования применяемых уравнений постулируется без надлежащего статистического анализа. Так, А.А. Умнов (1976) в работе, специально посвященной математическому анализу аллометрического уравнения, приводит формулы для вычисления аллометрических коэффициентов и их ошибок, но не рассматривает вопросы о пригодности этого уравнения для описания экспериментальных данных.

В принципе в зависимости от целей исследования можно применять один из двух критериев: критерий криволинейности (Плохинский, 1961) или критерий нелинейности связи (Хальд, 1956; Урбах, 1964). В обоих случаях суть

метода состоит в сравнении корреляционного отношения и коэффициента корреляции. При их совпадении гипотеза о линейности связи не отвергается. Для критерия криволинейности сравнение проводится с помощью статистики Стьюдента ( $t_k$ ), для критерия нелинейности - статистики Фишера ( $F$ ).

Если целью использования уравнения является лишь выяснение общих тенденций изменения параметров, вполне пригоден менее мощный критерий криволинейности. Более того, по мнению Н.А. Плохинского (1961) для практических целей в большинстве случаев отвергать гипотезу о линейности следует только при высокой степени достоверности ( $p < 0.001$ ). Если же коэффициентам уравнения придается какой-либо биологический смысл и на основании их значений делаются вполне определенные выводы, то, по-видимому, следует применять более мощный критерий нелинейности связи с высоким порогом уровня значимости ( $p < 0.05$ ).

Конкретные вычисления суммированы в нашей работе (Зотин, 2000).

#### Оценка коэффициентов линейного уравнения

Вычисляются суммы:

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i; \quad \bar{y} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n y_i; \quad S_{xx} = \sum_{i=1}^n x_i^2 - n\bar{x}^2; \quad S_{yy} = \sum_{i=1}^n y_i^2 - n\bar{y}^2; \quad S_{xy} = \sum_{i=1}^n (x_i y_i) - n\bar{x}\bar{y}. \quad (3.6)$$

Средние значения коэффициентов уравнения (3.1) определяются по формулам (Урбах, 1964; Умнов, 1976):

$$c = \frac{S_{xy}}{S_{xx}}; \quad d = \bar{y} - c\bar{x} \quad (3.7)$$

Стандартные ошибки коэффициентов ( $m_c$  и  $m_d$ ) равны:

$$m_c^2 = \frac{1}{n-2} \left( \frac{S_{yy}}{S_{xx}} - c^2 \right); \quad m_d^2 = m_c^2 \left( \bar{x}^2 + \frac{S_{xx}}{n} \right). \quad (3.8)$$

#### Сравнение коэффициентов нескольких линий регрессии

Если в результате предыдущего анализа получено несколько групп данных, удовлетворяющих критерию нелинейности, то можно провести сравнение коэффициентов линий регрессий этих групп с помощью

дисперсионного анализа (Хальд, 1956).

При этом предполагается, что дисперсии рассеяния вокруг каждой из линий регрессии одинаково. Это предположение можно проверить с помощью критерия Бартлета (см. Хальд, 1956).

Дисперсии  $s_i^2$  вокруг каждой линии регрессии вычисляются по формуле:

$$s^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{k}x_i - \bar{b})^2.$$

Кроме того, вычисляются следующие величины:

$$f = \sum_{i=1}^m (n_i - 2); \quad s^2 = \frac{1}{f} \sum_{i=1}^m ((n_i - 2) s_i^2); \quad \beta = 1 + \frac{1}{3(m-1)} \left( \sum_{i=1}^m \frac{1}{n_i - 2} - \frac{1}{f} \right); \quad (3.9)$$

где  $m$  – количество сравниваемых групп данных.

Для оценки равенства дисперсий используется критерий  $\chi^2$ :

$$\chi^2 \approx \frac{1}{\beta} \left( f \cdot \ln s^2 - \sum_{i=1}^m ((n_i - 2) \cdot \ln s_i^2) \right)$$

Если полученное значение  $\chi^2$  не превышает критических значений (таблицы см. Хальд, 1956; Плохинский, 1961; Урбах, 1964) для  $(m-1)$  степеней свободы, то гипотеза о равенстве дисперсий не отвергается и можно проводить сравнение коэффициентов линий регрессии.

Для сравнения коэффициентов  $c$  дополнительно вычисляются средний коэффициент  $\bar{c}$  и дисперсия  $s_2^2$ :

$$\bar{c} = \frac{\sum_{i=1}^m (S_{xxi} c_i)}{\sum_{i=1}^m S_{xxi}}; \quad s_2^2 = \frac{1}{m-1} \sum_{i=1}^m (S_{xxi} (c_i - \bar{c})^2), \quad (3.10)$$

где  $S_{xxi}$  вычисляются по формуле (3.6);  $c_i$  - по формуле (3.7).

Вычисляются критерий Фишера ( $F$ ) и уровни значимости ( $f_1$  и  $f_2$ ):

$$F = s_2^2 / s^2; \quad f_1 = m - 1; \quad f_2 = \sum_{i=1}^m (n_i - 2);$$

где  $s^2$  – дисперсия, вычисленная по формуле (3.9).

Полученное значение критерия  $F$  сравнивается с критическим значением  $F_\alpha(f_1, f_2)$  (таблицы см. Хальд, 1956; Плохинский, 1961 Урбах, 1964). Если вычисленное значение критерия  $F$  не превышает критическое, то гипотеза о равенстве коэффициентов  $c$  не отвергается, и, следовательно, данные можно описать параллельными прямыми с угловым коэффициентом  $\bar{c}$  (3.10). Ошибка коэффициента  $\bar{c}$  определяется по формуле:

$$m_{\bar{c}} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^m ((n_i - 2)S_{xxi}m_{ci}^2)}{\sum_{i=1}^m ((n_i - 2)S_{xxi})}};$$

где  $m_{ci}$  вычисляются по формуле (3.8)

Для сравнения коэффициентов  $c_1$  и  $c_2$  двух линейных уравнений можно использовать критерий Стьюдента (Урбах, 1964):

$$t = |c_1 - c_2| / \sqrt{m_{c1}^2 + m_{c2}^2},$$

где  $m_{c1}$ ,  $m_{c2}$  - ошибки коэффициентов  $c_1$  и  $c_2$  соответственно (3.8).

Полученное значение  $t$  сравнивается с критическим значением  $t_\alpha$  для  $n_1+n_2-4$  степеней свободы (Хальд, 1956; Плохинский, 1961 Урбах, 1964). Если значение  $t$  незначимо, то обе линии регрессии можно считать параллельными с общим коэффициентом  $\bar{c}$  и его ошибкой  $m_c$  (Урбах, 1964):

$$\bar{c} = \frac{S_{xx1}c_1 + S_{xx2}c_2}{S_{xx1} + S_{xx2}}; m_{\bar{c}} = \sqrt{\frac{(n_1 - 2)S_{xx1}m_{c1}^2 + (n_2 - 2)S_{xx2}m_{c2}^2}{(n_1 + n_2 - 4)(S_{xx1} + S_{xx2})}},$$

где  $S_{xx1}$  и  $S_{xx2}$  вычисляются по формуле (3.6),  $c_1$  и  $c_2$  - по формуле (3.7),  $m_{c1}$  и  $m_{c2}$  - по формуле (3.8) для ряда 1 и ряда 2 соответственно.

Сравнение коэффициентов  $d_j$  нескольких уравнений вида (3.1) возможно, только если коэффициенты  $c_j$  этих уравнений достоверно не отличаются. В противном случае коэффициенты  $d_j$  будут иметь разную размерность и не могут сравниваться.

В случае равенства коэффициентов  $c_j$ , равенство коэффициентов  $d_j$  может быть проверено с помощью дисперсионного анализа (см. Плохинский, 1961).

Для этого по каждой паре экспериментальных значений  $i$  из каждой

выборки  $j$  рассчитываются коэффициенты  $d_{ij} = y_{ij} - cx_{ij}$  (значение коэффициента  $c$  - общее для всех выборок). Для каждого вариационного ряда  $d_j$  проводится проверка на нормальность распределения по критерию  $\chi^2$ . Коэффициенты  $d$  сравниваются методом однофакторного дисперсионного анализа, считая отдельные выборки - градациями организованного фактора.

#### Вычисление коэффициентов исходных уравнений и их ошибок

Вычисление коэффициентов исходного уравнения сталкивается с некоторыми трудностями. Как правило, обратный пересчет дает значение медианы распределения, которая совпадает со средней величиной только в случае нормального распределения значений коэффициента.

Так, в случае аллометрического уравнения (3.2) в связи с тем, что коэффициент  $d = \ln a$  распределен нормально, распределение коэффициента  $a$  - логарифмически нормальное. Для такого распределения мода (наиболее вероятное значение), медиана, и средняя величина не совпадают и определяются формулами (Хальд, 1956; Умнов, 1976):

мода	$a = \exp(\bar{d} - nm_d^2)$
медиана	$a = \exp(\bar{d})$
среднее	$a = \exp(\bar{d} + nm_d^2 / 2)$

Тем не менее, в большинстве работ при обратном пересчете коэффициентов исходного уравнения из значений линейных коэффициентов, вычисляют именно медиану этих коэффициентов. В данной работе мы будем придерживаться этой традиции.

Для вычисления ошибок коэффициентов исходных уравнений мы использовали стандартные формулы теории ошибок (см. Гнеденко, 2005).

Формулы обратного расчета коэффициентов исходного уравнения и их ошибок из соответствующих коэффициентов линейного уравнения (3.1) приведены ниже.

Для аллометрического уравнения (3.2):  $a = \exp(d)$ ;  $m_a = d m_d$ ;  $k = c$ ;  $m_k = m_c$ .

Для уравнения роста Берталанфи (3.11):  $c' = c^{1/m}$ ; где  $c'$  - коэффициент  $c$  для единичного промежутка времени  $m = 1$ ;  $m_{c'} = \frac{m_c}{m} c^{1/m-1}$ ;  $k_g = -\ln c'$ ;  $m_{kg} = -\frac{m_{c'}}{c'}$ ;

$$M_\infty = \left(\frac{d}{1-c}\right)^u; \quad m_{M_\infty} = \left| u M_\infty \frac{1-c}{d} \left(\frac{m_d}{d} + \frac{m_c}{1-c}\right) \right|; \quad m - \text{промежуток времени между}$$

последовательными измерениями в уравнениях (3.3 или 3.4).

Для уравнения зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста (3.13):  $c' = c^{1/m}$ ;  $m_{c'} = \frac{m_c}{m} c^{1/m-1}$ ;  $k_g = -\ln c'$ ;  $m_{kg} = -\frac{m_{c'}}{c'}$ ;  $q_{st} = \frac{1-c}{d}$ ;

$$m_{q_{st}} = q_{st} \left(\frac{m_d}{d} + \frac{m_c}{1-c}\right); \quad m - \text{промежуток времени между последовательными}$$

измерениями в уравнении (3.5).

### 3.9.3. Оценка параметров уравнений, не сводимых к линейным

Для аппроксимации экспериментальных данных нелинейными уравнениями использовали программу Matlab (версия 7.3.0.267; The MathWorks, Inc, США).

В работе применялось 3 вида уравнений, которые в общем виде не могут быть сведены к линейному уравнению 3.1.

#### Уравнение роста Берталанфи.

Уравнение, предложенное Л. фон Берталанфи (Bertalanffy, 1960, 1964, 1965), относится к уравнениям, наиболее часто используемым при описании роста, и было подробно описано в разделе II. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.

В аналитическом виде оно записывается следующим образом:

$$M = M_\infty (1 - \exp(-k_g (t + t_0)))^u, \quad (3.11)$$

где  $M$  - параметр роста;  $t$  - возраст животного;  $M_\infty$ ,  $k_g$ ,  $t_0$ ,  $u$  - коэффициенты. Причем,  $M_\infty$  трактуется как предельная величина (асимптота) параметра  $M$  при  $t \rightarrow \infty$ ;  $k_g$ , иногда называемый константой роста, - как скорость достижения  $M_\infty$ ;  $t_0$  - условный возраст в момент времени  $t = 0$ , получаемый при экстраполяции кривой роста на значение параметра  $M = 0$ .

Следует отметить, что при аппроксимации параметр  $u$  широко варьирует и

часто имеет ошибку, близкую к 100%. Поскольку конкретное значение этого коэффициента не оказывает существенного влияния на значения других коэффициентов, при описании измерения массы мы считали  $u$  константой со значением  $u = 1/(1-k)$ , где  $k$  - степенной коэффициент из аллометрической зависимости (3.2) между скоростью потребления кислорода и массой тела животных. Обоснование выбора такого значения для  $u$  приведено в главе IV.

**РЕЗУЛЬТАТЫ.**

При исследовании линейных промеров, считали, что  $u = 1$ , как это принято в литературе (Алимов, 1981; Bauer, 1992). В этом случае уравнение Берталанфи принимает вид:

$$L = L_{\infty} (1 - \exp(-k_g (t + t_0))), \quad (3.12)$$

где  $L$  - промеры длины.

Уравнение зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста

Нами (Зотин, 2006) предложено уравнение, описывающее зависимость интенсивности потребления кислорода от возраста, выведенное на основании формул линейной термодинамики необратимых процессов. Это уравнение является существенной частью данной работы и подробно описано в главе IV.

**РЕЗУЛЬТАТЫ** (раздел 4.4). Уравнение имеет следующий вид:

$$q = \frac{q_{st}}{1 - \exp(-k_g (t + t_0))} \quad (3.13)$$

где  $q$  - интенсивность потребления кислорода;  $t$  - возраст;  $q_{st}$  - предельная интенсивность потребления кислорода (асимптота) при  $t \rightarrow \infty$ .  $k_g$  и  $t_0$  - коэффициенты, имеющие тот же смысл, что и соответствующие коэффициенты уравнения Берталанфи (3.11 и 3.12).

Уравнение конечного роста

Уравнение конечного роста, позволяющее описывать не только бесконечный рост, когда масса постоянно увеличивается, но и случаи, когда наблюдается стабилизация или уменьшение массы животных. Это уравнение, так же как и предыдущее уравнение, выведено нами на основании формул

линейной термодинамики необратимых процессов, является существенной частью данной работы и подробно описано в главе IV. РЕЗУЛЬТАТЫ (раздел 4.5). Уравнение имеет следующий вид:

$$M = B(1 - \exp(-k_g(t + t_0)))^u \exp(-vt), \quad (3.14)$$

где  $M$  - параметр роста;  $t$  - возраст животного;  $B$ ,  $k_g$ ,  $t_0$ ,  $u$ ,  $v$  - коэффициенты. Причем,  $k_g$  и  $t_0$  - имеют тот же смысл, что и соответствующие коэффициенты уравнения Бергаланфи (3.12).

При аппроксимации параметр  $u$  считали постоянным со значением  $u = 1/(1-k)$ , где  $k$  - степенной коэффициент из аллометрической зависимости (2.25) между скоростью потребления кислорода и массой тела животных. Обоснование выбора такого значения для  $u$  приведено в главе IV. РЕЗУЛЬТАТЫ.

#### Другие уравнения

Для описания роста зародышей *L. stagnalis* использовали также:

экспоненциальное уравнение  $Y = Ae^{kt} + B,$  (3.15)

степенное уравнение  $Y = At^k + B,$  (3.16)

линейное уравнение  $Y = At + B,$  (3.17)

логистическую функцию  $Y = A/(1 - B(1 - \exp(-kt))) - C$  (3.18)

функцию Гомперца  $Y = A \exp(B(1 - e^{k(t+t_0)})),$  (3.19)

уравнение Зотина-Зотиной  $Y = A \exp(-k(t_m - t)^2),$  (3.20)

где  $Y$  - параметр роста (масса или длина);  $t$  - возраст;  $A$ ,  $B$ ,  $C$ ,  $k$ ,  $t_0$ ,  $t_m$  - коэффициенты.

## IV. РЕЗУЛЬТАТЫ

### ГЛАВА 1. РОСТ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН МОЛЛЮСКОВ: ЭМПИРИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

#### 4.1. Рост и энергетический обмен у брюхоногих моллюсков

##### 4.1.1. Рост и энергетический обмен в эмбриогенезе *Lymnaea stagnalis*

Развитие зародышей *L. stagnalis* на ранних стадиях развития происходит синхронно. Синхронность наблюдается не только для зародышей, находящихся в одной кладке (капсуле), но и для разных кладок. В связи с этим время инкубации при фиксированной температуре соответствует определенной стадии развития (табл. 4.1). Синхронное развитие наблюдается вплоть до стадии позднего велигера (9 сут; 84 Детлаф). После метаморфоза велигера в ползающего зародыша синхронность развития в разных кладках нарушается. Причем, асинхронность может наблюдаться и для зародышей одной кладки, что было отмечено в 5-и из 14-и исследованных кладок. Процесс вылупления в "асинхронных" кладках затягивается и занимает 4-6 сут (в одном случае - 14 сут) в сроки от 18 до 24 сут инкубации. Результаты, полученные для таких кладок, в дальнейших расчетах не учитывали. Вылупление зародышей в кладках с "синхронным" развитием занимает 1-2 сут и происходит на 18-21 сут развития. Линейные размеры зародышей (табл. 4.1) на разных стадиях развития совпадают с таковыми, полученными другими авторами (Raven, 1952; Cumin, 1972; Мещеряков, 1975).

Вычисление объема зародышей по формуле эллипсоида, вместо его измерения дает, конечно, приблизительные результаты. Однако сопоставление прямых измерений с расчетными, проведенное нами на моллюсках после вылупления, показывает, что ошибка, получаемая при использовании формулы объема эллипсоида, не превышает 20%.

Если учесть, что форма зародышей ближе к эллипсоидной, чем форма вылупившихся моллюсков, различиями между полученными нами значениями и реальным объемом зародышей можно пренебречь.

Таблица 4.1. Линейные размеры ( $L$ , мм), объем зародыша ( $V$ , нл), скорость потребления кислорода ( $Q$ , нл  $O_2$ /ч) и интенсивность потребления кислорода ( $q$ , мл  $O_2$ /(ч·мл)) в эмбриогенезе *Lymnaea stagnalis*

$t$	Стадия развития	$\tau$	$L$	$V$	$Q$	$q$	N	n
0.5	1-9 дробление	4.6	0.14	1.4	2.0±0.4	1.43±0.28	4	452
1	10-15 бластула	9.3	0.14	1.4	2.9±0.5	2.04±0.33	7	759
2	16-17 гастрюла	18.6	0.14	1.4	4.2±0.6	2.98±0.41	7	713
3	18 поздняя гастрюла	27.9	0.17	2.4±0.1	5.3±1.0	2.18±0.41	10	1085
4	19 ранняя трохофора	37.2	0.22	5.4±0.4	6.8±0.9	1.28±0.15	10	1066
5	20 средняя трохофора	46.5	0.27	10.5±0.6	11.0±1.2	1.04±0.08	11	1009
6	21 поздняя трохофора	55.7	0.36×0.32	19.3±1.9	13.5±0.9	0.75±0.07	10	991
7	22 ранний велигер	65.0	0.47×0.34	28.8±3.9	18.1±1.1	0.73±0.11	10	1070
8	23, средний велигер	74.3	0.57×0.40	49.1±4.8	22.3±1.6	0.51±0.09	9	882
9	24, поздний велигер	83.6	0.62×0.42	57.7±4.5	22.2±1.5	0.41±0.05	8	782
10	25, великонха	92.9	0.70×0.47	82.4±3.3	24.4±0.9	0.30±0.02	10	1085
11	25-26, великонха	102	0.77×0.54	119±6	25.5±1.0	0.22±0.01	10	1010
12	26, зародыш	112	0.88×0.56	142±5	28.4±1.3	0.20±0.01	6	515
13	26-27, зародыш	121	0.91×0.57	157±11	27.0±2.2	0.17±0.01	6	521
14	то же	130	0.95×0.59	174±12	29.5±1.8	0.17±0.01	6	626
15	27-28, зародыш	139	1.04×0.64	224±20	28.7±2.6	0.14±0.02	6	615
16	28, зародыш	149	1.16×0.74	334±17	35.3±3.5	0.11±0.01	6	535
17	то же	158	1.18×0.75	354±39	30.7±2.5	0.09±0.02	5	445
18	28-29, вылупление	167	1.19×0.78	385±23	34.0±3.1	0.09±0.01	6	553
19	то же	177	1.23×0.81	423±20	32.9±4.0	0.08±0.01	6	471
20	29, вылупление	186	1.25×0.83	454	38.1	0.08	3	211
21	то же	195	1.25×0.83	454	35.9	0.08	2	161

Примечание:  $t$  - время развития при 18<sup>0</sup>С, сут;  $\tau$  - биологический возраст, Детлаф;  $N$  - число измерений,  $n$  - число зародышей.

### Рост

Рост зародыша начинается на стадии гастрюлы. В этот период удельная скорость роста быстро увеличивается, достигая максимума к моменту формирования трохофоры (3-4 сут.) (рис. 4.1б).

Начиная со стадии поздней гастрюлы и вплоть до формирования позднего велигера, происходит плавное увеличение объема зародышей (табл. 4.1; рис. 4.1а), однако дальнейший рост идет неравномерно.

Особенно наглядно это видно на графике зависимости удельной скорости роста от возраста зародышей (рис. 4.1б)

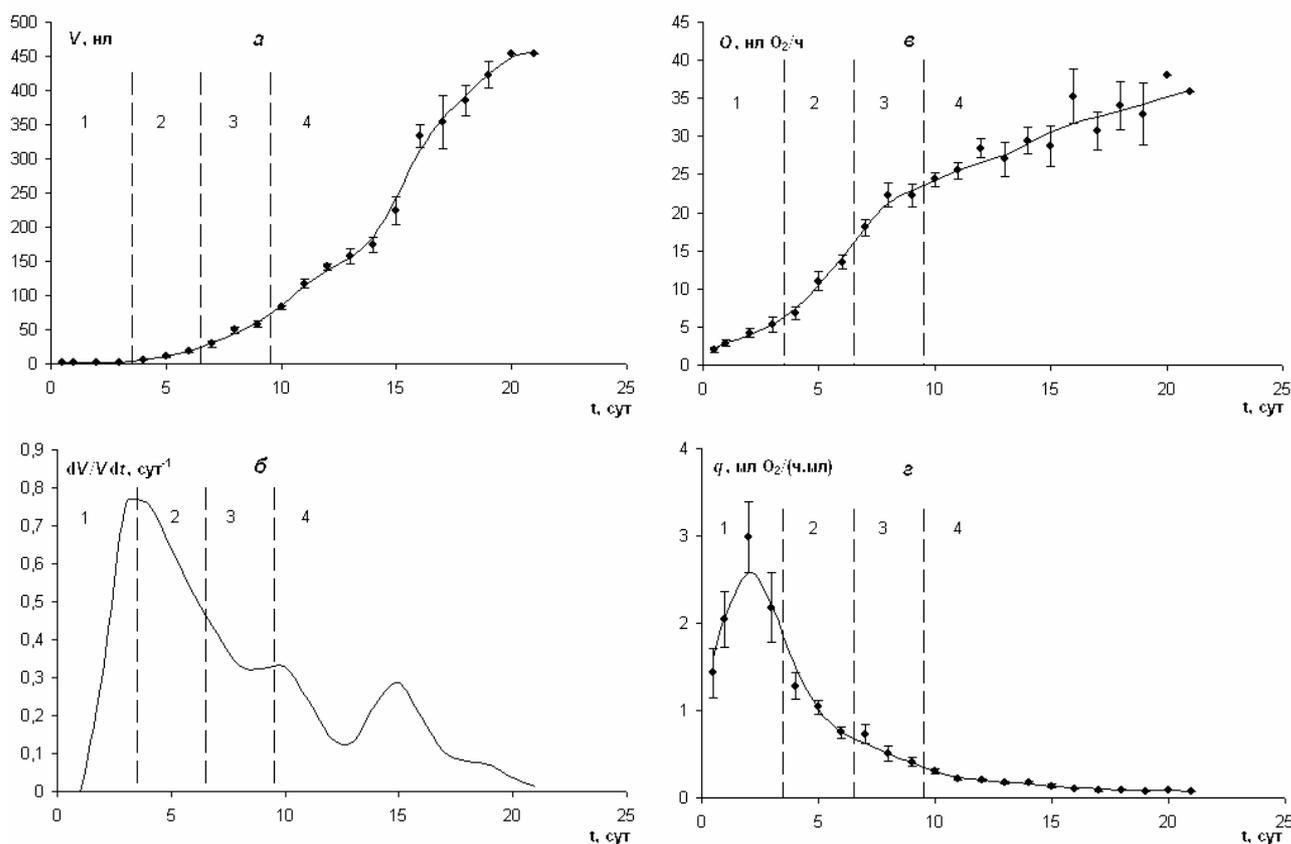


Рисунок 4.1. Кинетика изменения объема зародыша (а), скорости роста (б), скорости потребления кислорода (в) и интенсивности потребления кислорода (г) в зародышевом развитии *L. stagnalis*. По оси абсцисс - время развития, сут. Границы стадий развития (|): 1 - от начала дробления до поздней гастрюлы; 2 - трохофора; 3 - велигер; 4 - ползающий зародыш. Линии проведены с помощью сглаживающих кубических сплайнов.

Удельная скорость роста в этот период начинает колебаться, формируя 2 пика: на 10 и 15 сут. Неравномерность роста, по-видимому, не связана с рассинхронизацией развития в этот период, поскольку неравномерный рост наблюдается и в тех кладках, в которых все зародыши развиваются синхронно.

### Энергетический обмен

Скорость потребления кислорода зародышами экспоненциально возрастает, начиная с самых ранних стадий до стадии позднего велигера. На более поздних стадиях темп увеличения этого параметра замедляется (табл. 4.1; рис. 4.1в).

Интенсивность потребления кислорода увеличивается на ранних стадиях развития и достигает максимума на стадии гастрюлы. Затем, одновременно с

началом роста зародыша, наблюдается постепенное плавное уменьшение этого параметра вплоть до вылупления (табл. 4.1; рис. 4.1z).

#### Взаимозависимость массы и энергетического обмена

Взаимосвязь скорости потребления кислорода зародышами и их объема представлена на рис. 4.2. Для взрослых животных зависимость скорости потребления кислорода  $Q$  от объема (массы) тела  $M$  обычно описывается степенной (аллометрической) функцией (см.: Шмидт-Ниельсен, 1987):

$$Q = a M^k, \quad (4.1)$$

где  $a, k$  - константы.

Однако из рис. 4.2 видно, что степенная функция (4.1) не может быть применена для зародышей *L. stagnalis* как на всем протяжении зародышевого развития, так и на части его от поздней гаструлы до вылупления. Это подтверждается использованием критерия нелинейности с достоверностью  $p < 0.001$ .

На наш взгляд, в зародышевом развитии *L. stagnalis* можно выделить, по крайней мере, три периода, в течение которых степенная зависимость между скоростью потребления кислорода и объемом зародыша имеет различные значения коэффициентов. Первый период - раннее развитие вплоть до стадии гаструлы. В это время увеличения объема зародыша не происходит и, следовательно, скорость потребления кислорода не зависит от объема зародыша. Вторым периодом - личиночный (стадии трохофоры и велигера), на протяжении которого коэффициенты уравнения (4.1) имеют следующие значения:  $a = 3.13 \pm 0.14$  нл  $O_2/(ч \cdot г^k)$ ;  $k = 0.514 \pm 0.038$ . Третий период - постларвальный, в котором коэффициенты уравнения (4.1) принимают значения:  $a = 9.85 \pm 0.20$  нл  $O_2/(ч \cdot г^k)$ ;  $k = 0.206 \pm 0.035$ .

#### Аллометрический рост

Взаимосвязь между линейными размерами зародышей также не может быть описана аллометрической зависимостью (3.2) на всем протяжении зародышевого развития (рис. 4.3) с достоверностью  $p < 0.001$ .

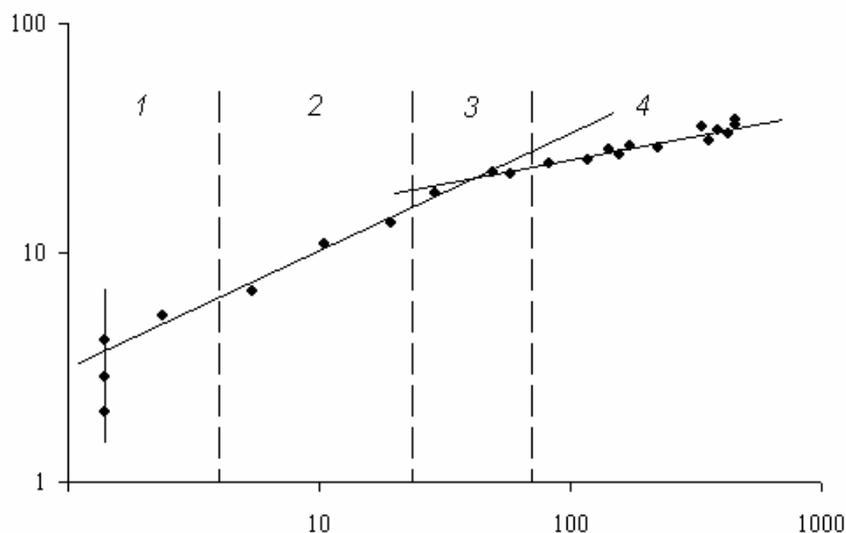


Рисунок 4.2. Зависимость скорости потребления кислорода от объема зародыша *L. stagnalis*. По оси абсцисс - объем зародыша  $V$ , нл; по оси ординат - скорость потребления кислорода  $Q$ , нл  $O_2$ /ч. Границы стадий развития (:): 1 - от начала дробления до поздней гаструлы; 2 - трохофора; 3 - велигер; 4 - ползающий зародыш. (—•—) - аппроксимация уравнением (4.1). Шкала логарифмическая

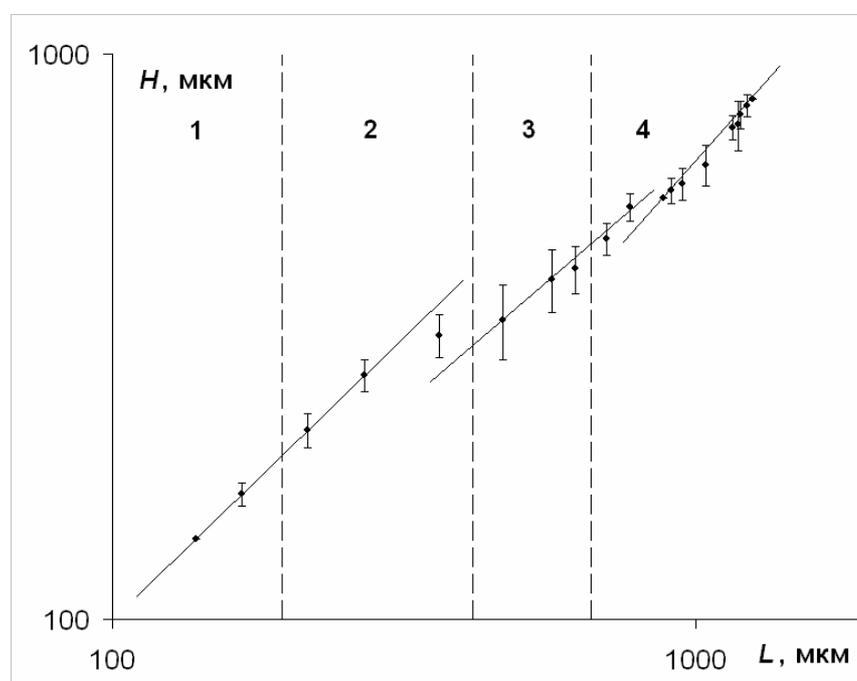


Рисунок 4.3. Зависимость ширины ( $H$ ) от длины ( $L$ ) зародышей *L. stagnalis*. Границы стадий развития (:): 1 - от начала дробления до поздней гаструлы; 2 - трохофора; 3 - велигер; 4 - ползающий зародыш. Сплошные линии - аппроксимация аллометрическим уравнением (3.2). Шкала логарифмическая

Расчеты показывают, что весь эмбриогенез можно разделить, по крайней мере, на три периода, в течение которых степенная зависимость между шириной ( $H$ ) и длиной ( $L$ ) зародыша имеет различные значения коэффициентов. Первый период - начиная с раннего развития вплоть до стадии трохофоры, когда зародыш имеет форму, близкую к шарообразной и, соответственно зависимость (3.2) изометрична:  $H = L$ . Вторым периодом - стадии велигера и великонхи, на протяжении которого зародыш имеет форму, близкую к эллипсоиду вращения, а зависимость  $H(L)$  описывается формулой отрицательной аллометрии с коэффициентами:  $a = 1.52 \pm 0.21 \text{ мм}^{1-k}$ ;  $k = 0.878 \pm 0.077$ . По окончании этого периода зародыш перестает вращаться и начинает ползать. Третьим периодом - стадия ползающего зародыша, в котором уравнение (3.2) имеет коэффициенты, соответствующие положительной аллометрической зависимости:  $a = 0.23 \pm 0.04 \text{ мм}^{1-k}$ ;  $k = 1.149 \pm 0.039$  (рис. 4.3).

#### **4.1.2. Рост и энергетический обмен в раннем постличином онтогенезе**

##### ***Lymnaea stagnalis***

Понятие "ранний постличиный период" весьма расплывчато и трактуется по-разному в зависимости от точки зрения авторов и изучаемого вида животных. Поэтому необходимо уточнить, что именно понимается под этим термином в рамках данной работы.

Выделение раннего постличиного периода как особого периода развития связано с тем, что после окончания метаморфоза и формирования "взрослого" животного, как правило, происходит резкая смена параметров окружающей среды и требуется определенное время для акклимации организма к новым условиям существования. Очевидно, что началом раннего постличиного периода можно считать момент перехода моллюсков к условиям существования взрослых организмов: вылупление, если предыдущее развитие проходило внутри кладок; выход животных из материнского организма в случае живорождения; окончание метаморфоза и переход к взрослому образу жизни для моллюсков, имеющих свободную или

паразитирующую личинку. Концом раннего постличиночного периода мы будем считать момент окончания акклимации к новым условиям среды, когда параметры организмов (масса и скорость метаболизма) начинают подчиняться закономерностям, характерным для взрослых животных (см. раздел 4.3).

Для *L. stagnalis* продолжительность раннего постличиночного периода варьирует и в среднем составляет приблизительно 10 нед. от момента вылупления (при 18°C).

В этот период наблюдается массовая гибель животных. Всего из более чем 1000 вылупившихся *L. stagnalis* до 2-месячного возраста дожило 20 экземпляров (около 2%), а до взрослого состояния - 14 экземпляров (около 1,5%).

Чувствительность использованных нами методов определения скорости потребления кислорода не позволила проводить измерения для отдельных особей непосредственно после вылупления. Поэтому наиболее молодых моллюсков (с массой, не превышающей 3 мг) мы культивировали в группах (до 20 особей на группу). В группы подбирали животных, имеющих приблизительно одинаковые размеры. Индивидуальные измерения скорости потребления кислорода начинали, как только это позволяла чувствительность метода.

Первоначально мы провели 5 измерений для *L. stagnalis* в возрасте от 1 до 7 дней в водной среде с помощью полярографического газоанализатора (см. раздел 3.2). Количество животных при каждом измерении составляло 20-40 особей. Оказалось, что молодые *L. stagnalis* не потребляют кислород, растворенный в воде. По-видимому, находясь под водой, они используют для дыхания кислород из воздуха, захваченного ими с поверхности и находящегося под поверхностью раковины. В связи с этим дальнейшие измерения скорости потребления кислорода мы проводили у животных, находящихся в воздушной среде. Полученные результаты представлены в табл. 4.2 и на рис. 4.4.

Таблица 4.2 Рост и энергетический обмен *L. stagnalis* в раннем постличином онтогенезе

<i>t</i> , нед.	Рост				Энергетический обмен			
	<i>N</i>	<i>n</i>	<i>M</i> , мг	<i>L</i> , мм	<i>N</i>	<i>n</i>	<i>Q</i> , мкл O <sub>2</sub> /ч	<i>q</i> , мл O <sub>2</sub> /(ч·г)
0*	17	843	0.38±0.01	1.25±0.01	17	843	0.035±0.001	0.093±0.002
0.5	12	224	0.43±0.03	1.35±0.03	12	224	0.136±0.017	0.314±0.033
1	13	246	0.53±0.04	1.55±0.03	13	246	0.147±0.010	0.285±0.019
1.5	14	231	0.76±0.04	1.73±0.03	14	231	0.152±0.013	0.201±0.015
2	21	332	0.61±0.05	1.51±0.05	21	332	0.160±0.014	0.271±0.021
2.5	18	177	0.84±0.05	1.80±0.04	17	175	0.171±0.034	0.203±0.029
3	19	219	0.69±0.06	1.68±0.05	19	219	0.139±0.023	0.207±0.022
3.5	8	35	1.05±0.12	1.98±0.09	7	32	0.261±0.079	0.218±0.044
4	13	74	0.86±0.15	1.80±0.08	11	69	0.384±0.081	0.444±0.058
5	8	38	1.23±0.21	2.08±0.17	7	37	0.349±0.074	0.285±0.033
6	18	38	1.34±0.15	2.17±0.09	15	33	0.351±0.058	0.327±0.046
7	11	25	1.70±0.18	2.42±0.10	1	1	0.450	0.366
8	18	25	1.95±0.26	2.53±0.13	18	25	0.599±0.114	0.317±0.046
9	6	6	2.91±0.56	3.02±0.30	5	5	0.542±0.141	0.367±0.208
10	9	9	3.28±0.56	3.14±0.32	6	6	0.687±0.071	0.328±0.055

Примечания: \* – приведены данные, полученные при изучении эмбриогенеза *L. stagnalis*; *t* – время от момента выхода из капсулы; *N* – количество измерений; *n* – число животных; *M* – масса; *L* – высота раковины; *Q* – скорость потребления кислорода; *q* = *Q*/*M* – интенсивность потребления кислорода.

### Рост

Интегральные параметры (масса и высота раковины) изменяются в раннем постличином онтогенезе, на первый взгляд, вполне равномерно и продолжают кривую роста зародышевого периода. Однако расчеты динамических параметров (удельной скорости роста,  $dM/Mdt$  и относительной скорости изменения высоты раковины,  $dL/Ldt$ ) показывают, что это не так: рост моллюсков идет с переменной скоростью. Причем, для обоих параметров наблюдаются синхронные колебания с периодом 1-2 нед. различной амплитуды (рис. 4.4а, б). В среднем, значения динамических параметров стабильны в течение всего раннего постличиного периода и совпадают с их значениями, полученными для конца зародышевого периода.

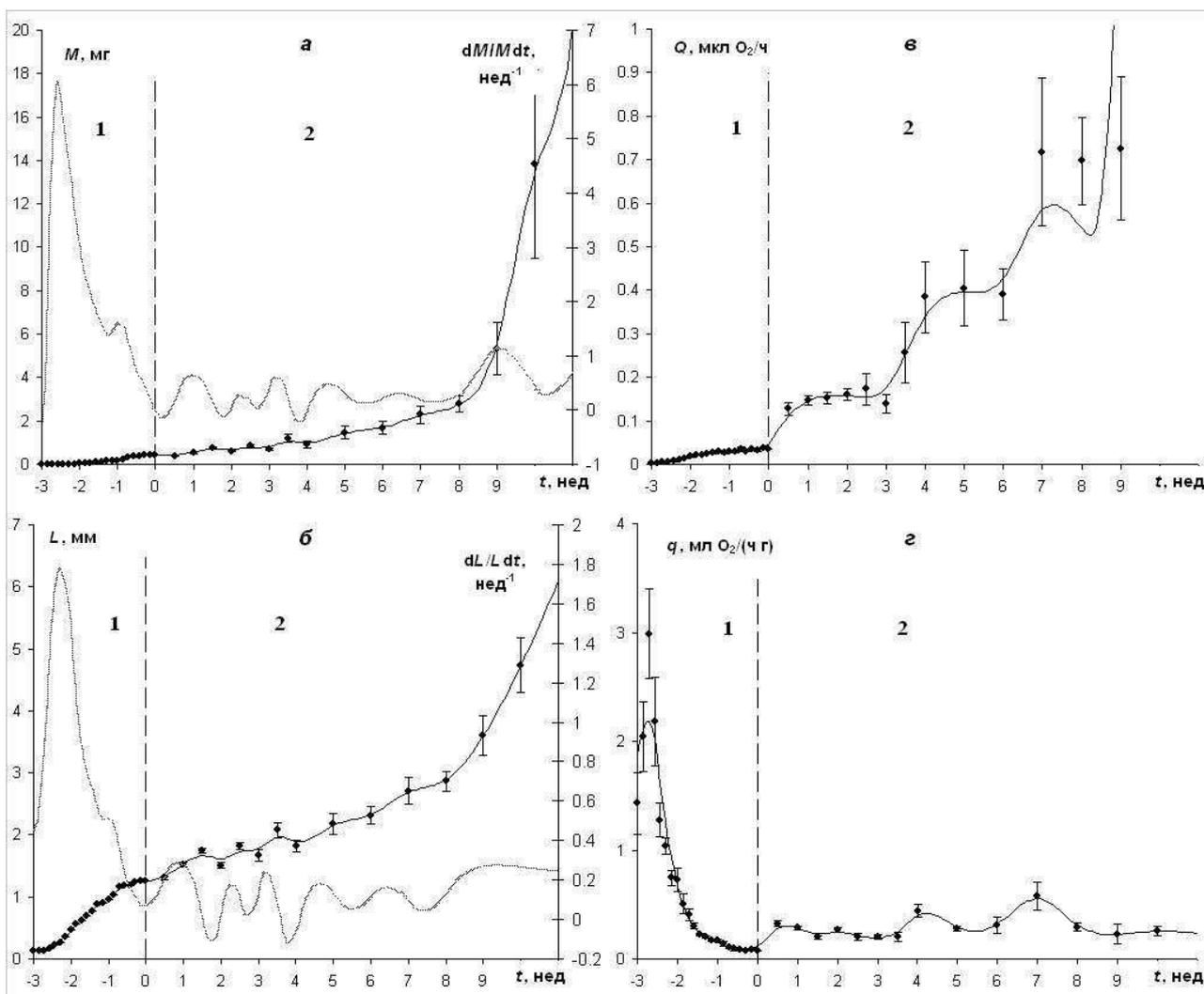


Рисунок 4.4. Кинетика изменения параметров *L. stagnalis* в зародышевом развитии (1) и раннем постличиночном онтогенезе (2). По оси абсцисс: возраст (начальный момент времени  $t = 0$  соответствует вылуплению). По оси ординат: *а* - масса (по левой оси; сплошная линия, черные кружки - экспериментальные данные) и удельная скорость роста (по правой оси; "размытая" линия); *б* - высота раковины (по левой оси; сплошная линия, черные кружки - экспериментальные данные) и относительная скорость изменения высоты раковины (по правой оси; "размытая" линия); *в* - скорость потребления кислорода (черные кружки - экспериментальные данные); *г* - интенсивность потребления кислорода. (черные кружки - экспериментальные данные). Кривые проведены с помощью сглаживающих кубических сплайнов. Вертикальная пунктирная линия - момент вылупления

### Энергетический обмен

Скорость потребления кислорода  $Q$  в раннем постличиночном периоде нарастает. Рост идет ступенчато: периоды увеличения значений  $Q$  в течение

1-ой нед. сменяются 2-х недельными периодами относительного постоянства этого параметра (рис. 4.4в).

Для интенсивности потребления кислорода ( $q$ ) наблюдаются значительные колебания (рис. 4.4г). Возраст, при котором эти колебания достигают локальных максимумов, и их период не совпадают с соответствующими значениями для  $dM/Mdt$  и  $dL/Ldt$ . Колебания интенсивности потребления кислорода осуществляются с различным, все возрастающим периодом от 1.5 до 3 нед. при общей тенденции к постоянству средних значений  $q$ .

#### Взаимозависимость массы и энергетического обмена

Несмотря на неравномерность изменения размеров моллюсков и метаболизма, взаимозависимость между этими параметрами хорошо аппроксимируется аллометрическим уравнением (4.1), что подтверждается критерием нелинейности. Аллометрические зависимости имеют следующие значения коэффициентов:

$$M = (0.202 \pm 0.004) L^{(2.29 \pm 0.02)}, (n = 228);$$

$$M = (0.8181 \pm 0.011) H^{(3.06 \pm 0.04)}, (n = 228);$$

$$H = (0.641 \pm 0.006) L^{(0.764 \pm 0.011)}, (n = 228);$$

$$Q = (0.257 \pm 0.012) M^{(0.758 \pm 0.043)}, (n = 203);$$

$$q = (0.257 \pm 0.012) M^{(-0.242 \pm 0.043)}, (n = 203);$$

где  $M$  - масса (мг);  $L$  - высота раковины (мм);  $H$  - ширина раковины (мм);  $Q$  - скорость потребления кислорода (мкл  $O_2$ /ч);  $q$  - интенсивность потребления кислорода (мл  $O_2$ /(ч·г));  $n$  - число измерений.

Следует отметить, что степенной коэффициент  $k$  аллометрической зависимости  $M(H)$  достоверно не отличается от 3, что свидетельствует о том, что ширина раковины связана с массой, так называемым, соотношением объемного подобия. В то же время соответствующий коэффициент зависимости  $M(L)$  достоверно меньше 3 ( $p < 0.001$ ). Таким образом, по мере роста раковина *L. stagnalis* вытягивается в высоту. Коэффициент  $k$  зависимости  $Q(M)$  имеет обычное значение (Hemmingsen, 1960), и достоверно не отличается от 0.75.

### 4.1.3. Рост и энергетический обмен в позднем постличином онтогенезе отдельных особей *Lymnaea stagnalis*

Данные по изменению массы, высоты раковины и скорости потребления кислорода отдельных особей *L. stagnalis* (14 экземпляров) в позднем постличином онтогенезе приведены в табл. 4.3 и на рис. 4.5-4.7.

Моллюски, успешно прошедшие акклимацию к условиям культивирования прожили от 55 до 95 нед. и достигли максимальной массы от 3.21-6.94 г и максимальной высоты раковины - 31.8 мм-40.9 мм. Кривые изменения всех параметров у разных особей *L. stagnalis* имеют сходный характер. Различия незначительны и носят, по-видимому, случайный характер.

#### Рост

Наращение массы происходит по характерной S-образной кривой с одним перегибом (рис. 4.5), тогда как увеличение линейных размеров происходит по выпуклой кривой без перегибов (рис. 4.6).

Масса всех особей в целом постоянно нарастает вплоть до гибели моллюсков. Однако для линейного роста наблюдается другая картина (рис. 4.6). Обращает на себя внимание резкий перелом кривой нарастания высоты раковины, происходящий примерно на 30 нед. развития для 3 особей (№ 1-1-1, 6-2-3, 6-2-1), на 35 нед. - для 2 особей (№ 12-0-3, 19-0-4), в районе 40 нед. - для 8 особей (№ 5-0-1, 12-0-6, 13-0-1, 19-0-1, 19-0-2, 19-0-8, 19-0-11, 19-0-12) и на 45 нед. - для 1 особи (№ 14-0-2). После перелома высота раковины либо продолжает постоянно нарастать (моллюски № 1-1-1, 5-0-1, 6-2-3, 13-0-1, 19-0-12), либо стабилизируется (моллюски № 6-3-1, 12-0-6, 14-0-2, 19-0-1, 19-0-2, 19-0-4, 19-0-8), а у некоторых особей после достижения максимума наблюдается даже тенденция к уменьшению высоты раковины (моллюски № 12-0-3, 19-0-11).

Динамические параметры роста: удельная скорость роста и относительная скорость изменения высоты раковины, - имеют общую тенденцию к уменьшению их значений. Все эти параметры постоянно колеблются.

Таблица 4.3 Размеры и скорость потребления кислорода у отдельных особей *L. stagnalis*

<i>t</i>	№ моллюска											
	19-0-11			6-2-3			13-0-1			19-0-4		
	<i>M</i>	<i>L</i>	<i>Q</i>	<i>M</i>	<i>L</i>	<i>Q</i>	<i>M</i>	<i>L</i>	<i>Q</i>	<i>M</i>	<i>L</i>	<i>Q</i>
8	-	-	-	1.2	2.1	0.777	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	6	4.6	1.86	26	7.5	5.52	-	-	-
12	-	-	-	106	13.6	25.2	86	11.2	15.3	137	14.6	27
14	109	12.2	14.6	360	16.2	29.8	218	15.4	36.9	320	17.5	32.5
16	246	15.1	29.5	570	19.4	61	340	16.5	34.5	480	20	42.7
18	350	16.5	8.6	1030	21.1	85.2	520	20	44.2	800	24.5	60.3
20	450	19.9	45.3	1020	26.1	125	840	24.8	87.1	860	25.3	75.7
22	590	21.1	48.1	1170	26.4	77.9	1030	25.4	87.1	1010	26.3	79.6
24	1240	26.9	122	1800	26.4	117	1580	27.8	135	1420	28.8	126
26	1460	27.7	192	2610	32	203	1730	28.7	172	1900	30.3	229
29	1920	29.9	179	3210	33.8	229	2400	31.6	197	2380	32.9	208
31	2250	31.6	159	3430	35.5	239	2520	32.7	215	2800	33.5	169
33	2560	33	-	3820	36.1	-	2840	32.8	-	3050	34.5	-
34	2890	33.4	-	4050	36.3	-	2740	33	-	3380	34.5	-
38	3750	35	-	4100	37	-	3170	35	-	3420	35	-
39	4110	36.4	217	4600	37.2	280	4100	35.4	328	3550	35.2	255
41	3730	36.4	311	4310	37.3	238	3780	35.4	229	3610	35.3	270
43	3690	36.4	275	4650	37.4	270	3960	35.4	229	3190	35.3	219
45	3670	36.4	216	4680	37.4	163	4150	35.4	299	3250	35.3	224
47	3960	36.4	300	4570	37.4	245	4000	35.7	233	3560	35.4	276
49	4090	36.6	233	4660	37.6	220	4320	36.1	245	3540	35.4	165
51	4070	36.6	143	4910	38.3	185	4510	36.3	216	3720	35.4	151
52	4140	36.6	-	5190	38.3	-	4640	36.5	-	3720	35.4	-
53	4160	36.6	292	5070	38.3	203	4560	36.6	326	3680	35.4	199
54	4130	36.8	-	5040	38.4	-	4700	36.6	-	3800	35.5	-
55	4060	36.8	233	5170	38.4	274	4810	36.6	299	3610	35.5	232
56	4240	36.9	-	5140	38.5	-	4720	36.9	-	3720	35.5	-
57	4140	37	215	5080	38.5	262	4820	37	293	3810	35.5	186
58	4190	36.9	-	5360	38.7	-	5200	37.2	-	3890	35.5	-
59	4290	36.8	233	5260	38.4	211	5200	37.2	274	3730	35.5	274
60	4210	36.8	-	5270	38.4	-	5170	37.2	-	3900	35.5	-

$t$	19-0-11			6-2-3			13-0-1			19-0-4		
	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$
61	4140	36.8	210	5140	38.5	197	5070	37.2	310	3680	35.6	220
63	4300	37.1	255	5160	38.7	246	5070	37.4	302	3810	35.7	264
65	4260	37.2	-	5340	38.7	-	5310	37.4	-	3830	35.7	-
66	4280	37.1	-	5440	38.4	-	5450	37.5	-	3970	35.7	-
68	4330	37.2	238	5250	38.7	215	5200	37.7	291	3860	35.8	167
69	4250	37.2	-	5350	38.6	-	5390	37.7	-	3970	36	-
70	4340	37	214	5600	38.5	231	5550	37.7	331	4100	36.2	227
71	4320	36.9	-	5670	38.7	-	5650	37.7	-	3930	36.2	-
72	4440	36.6	171	5250	38.8	303	5380	37.8	352	4080	36.2	210
73	4450	36.6	-	5650	38.8	-	6040	37.8	-	4150	36.2	-
74	4180	36.8	227	5400	38.8	269	5270	37.8	379	4140	36.2	258
75	4400	36.8	-	5230	38.7	-	6010	37.8	-	4390	36.2	-
76	4360	36.8	245	4940	38.4	239	5930	37.8	349	4200	36.2	258
77	4320	36.6	-	5620	38.4	-	6000	37.8	-	3900	36.3	-
78	4470	36.6	317	5620	38.8	269	5730	37.8	353	4130	36.3	192
79	4290	36.6	257	5610	38.8	323	5800	37.8	406	4260	36.3	250
80	4870	36.4	-	6150	39.4	-	6940	37.8	-	4010	36.4	-
81	4460	36.4	484	6040	38.9	375	6160	37.8	311			
82	4820	36.4	-	5660	39.2	223	6830	37.8	-			
83	4510	36.2	209	5570	39.4	-						
84	4200	36.4	-	6190	39.2	226						
85	4650	36.3	294	6100	39.4	-						
86	4610	36.5	-	6060	39.2	320						
87	4390	36.3	310									
91	4400	36.3	-									
92	4200	36.1	166									
93	4060	36.1	-									
94	4430	36.1	145									
95	4360	36	-									
$t$	14-0-2			19-0-8			19-0-1			12-0-6		
	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$
11	-	-	-	-	-	-	50	9.7	6.34	1.5	2.1	0.585
13	-	-	-	-	-	-	124	12.6	19.9	10	5.6	1.63

$t$	14-0-2			19-0-8			19-0-1			12-0-6		
	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$
15	7	3.6	0.796	198	12.6	14.4	187	16	16.8	56	9.2	4.23
17	60	9.2	9.66	221	13.6	20.8	380	17	54.7	89	11.2	9.77
19	114	12.6	22.5	320	17.4	34	640	24.3	53.1	108	12.6	9.98
21	370	16.2	38.4	450	18.9	51	740	24.4	58.9	177	14.3	15.4
23	590	18.6	65.5	510	20.5	37.5	920	26.3	87.1	183	14.5	12.9
25	590	19.5	16.9	770	23.3	75.7	1310	29	108	193	14.9	15.2
27	900	25	56.8	1130	25	165	1310	29.8	197	380	16.6	73.1
29	910	25.8	77.9	1280	26.4	93.8	1510	30.5	111	720	21.8	83.7
31	1580	27.9	117	1580	27.4	101	1780	32	106	1110	25.5	122
33	1610	28.3	163	1680	27.4	-	1760	32.2	-	1310	26.3	-
34	1990	30	177	1780	27.5	-	2190	33	-	1530	27.2	-
38	2220	31.3	108	2500	29	-	2900	35	-	2000	30	-
39	2500	31.3	-	2720	30.2	177	3060	36.3	214	2690	31.6	190
41	2560	31.9	-	2490	30.3	155	2920	36.3	238	2700	32	211
43	3240	34	-	2570	30.8	165	2990	36.3	280	2680	32.2	165
45	3300	34.5	209	2670	30.8	116	2930	36.3	191	2860	32.2	165
47	3460	34.5	229	2510	30.8	153	2950	36.4	175	2900	32.4	165
49	3450	34.7	205	2710	31	131	3190	36.6	246	3220	32.9	176
51	3570	34.7	211	2620	31.3	120	3100	36.6	182	3390	33.4	112
52	-	-	-	2840	31.3	-	3160	36.6	-	3320	33.6	-
53	3570	34.8	197	2790	31.3	152	3110	36.6	175	3410	33.6	179
54	-	-	-	2800	31.5	-	3240	36.8	-	3360	33.6	-
55	3520	34.8	165	2680	31.2	141	3090	37	255	3280	33.6	216
56	-	-	-	2920	31.3	-	3280	37	-	3380	33.8	-
57	3510	34.8	165	2780	31.3	155	3260	37	135	3250	33.8	178
58	3670	35	-	2940	31.4	-	3280	36.8	-	3330	33.8	-
59	3620	35	196	3000	31.5	131	3260	36.8	128	3360	33.8	177
60	3640	35	-	2900	31.4	-	3260	36.8	-	3460	33.8	-
61	3630	35	227	2880	31.4	128	3160	36.9	167	3380	33.8	159
62	3780	35.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
64	3670	34.9	-	-	-	-	-	-	-	3390	34	-
65	3710	35.2	173	3030	31.8	-	3440	37	-	3590	34	-
66	3760	35.1	-	2960	31.8	-	3440	37.3	-	3420	34	184

$t$	14-0-2			19-0-8			19-0-1			12-0-6		
	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$
68	3650	34.9	194	3080	32	129	3430	37.4	211	3470	34	-
69	4000	35.3	264	3290	32.1	-	3470	37.2	-	2750	34	196
70	4180	35.2	-	3010	31.9	117	3540	37.2	167			
71	-	-	-	3200	31.9	-	3420	37.2	-			
72	4320	35.5	-	3030	31.9	108	3340	37.2	153			
73	-	-	-	3070	31.9	-	3720	37.2	-			
74	4290	35.5	209	2940	31.8	120	3500	37.3	159			
75	4190	35.4	-	3440	31.6	-	3920	37.1	-			
76	4130	35.5	151									
77	4200	35.6	-									
78	4070	35.7	257									
79	4240	35.7	-									
80	4140	35.5	163									
81	4400	35.4	-									
$t$	1-1-1			19-0-12			6-3-1			12-0-3		
	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$
6	1	1.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	1.2	2.2	0.454	-	-	-	3.3	3.4	1.01	-	-	-
10	3.3	3.4	1.04	-	-	-	16	6.8	2.82	1	1.9	0.499
12	17	6.8	2.01	-	-	-	125	14.1	19.9	7	4.6	1.76
14	83	11.7	16.2	-	-	-	400	17.8	36.8	43	9.7	3.34
16	194	16.5	14.5	38	8.5	6.31	510	18.6	38.7	71	12.6	14.4
18	370	17.8	35.6	72	10.7	11	640	19.4	38.6	193	13.6	10.5
20	430	19.4	41.9	219	16.7	23.2	1030	25.4	84.7	370	19.6	36
22	560	23.5	52.4	239	17.9	24.4	1130	25.4	71	560	22.5	47.5
24	700	24.4	51.6	300	18.8	20.3	1770	29.2	183	1250	28.3	108
26	860	24.9	76.6	620	22.5	103	2700	31.9	232	1820	31.4	191
28	1690	28.8	191	1190	26.9	159	3400	34	236	2580	34.5	214
30	2560	33	266	1410	28.7	171	3540	35.3	294	3030	35.5	323
32	2770	34.4	214	1630	28.8	-	3920	35.7	-	3650	37.4	-
34	3380	34.7	-	1980	29.9	-	3740	35.9	-	3930	38.3	-
38	3200	35.2	-	2090	32	-	4480	36.5	-	4170	39.1	-
39	3290	35.5	-	2830	33.3	235	4400	36.7	269	4510	39.7	239
41	4020	36.1	287	2740	33.8	215	4360	36.7	220	4560	39.9	268

$t$	1-1-1			19-0-12			6-3-1			12-0-3		
	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$
43	3960	36.3	302	2950	34	257	4250	36.8	256	4250	40	286
45	3850	36.7	275	3030	34.2	226	4470	36.9	253	4550	40	233
47	4030	37.1	258	3030	34.3	261	4620	36.9	298	4330	40.4	252
49	4280	37.4	227	3500	34.9	221	4970	37.3	216	4700	40.6	263
51	5140	38	135	3690	35.2	178	4260	37.4	257	4440	40.6	87.6
52	4560	38.3	328	3700	35.2	-	5280	37.4	-	4780	40.8	-
53	4750	38.4	-	3690	34.9	215	4730	37.7	371	4520	40.9	135
54	4880	38.4	280	4100	34.9	-	5110	37.4	-	4630	40.5	-
55	4650	38.8	379	4100	35.2	317	4750	37.3	202	4190	40.5	131
56	4800	38.8	-	4520	35.2	-	5410	37.4	-	4430	40.5	-
57	5050	38.9	299	3890	35.2	220	4900	37.4	245	3910	40.4	127
58	5090	39	-	4240	35.2	-	5250	37.4	-	4520	40.4	-
59	4900	39.1	328	4140	35.2	317						
60	5110	39.2	-	4230	35.3	-						
61	5210	39.4	375	4150	35.5	335						
63	5070	39.7	360	4270	35.5	299						
65	5380	39.8	-	4210	35.6	-						
66	4670	40	-	4560	36	-						
$t$	19-0-2			5-0-1								
	$M$	L	$Q$	$M$	L	$Q$	$t$	$M$	L	$Q$		
11	89	11.7	19.7	-	-	-	57	3980	37.4	245		
13	290	16.5	35.4	-	-	-	59	4370	37.7	314		
15	490	18.6	48.3	8	4.9	2.27						
17	770	18.6	75.6	13	6.1	1.88						
19	860	22.4	80.6	51	10.7	9.27						
21	1030	23.8	77.8	200	14.6	25.1						
23	1130	24	82	370	17	32.5						
25	1540	26.9	139	520	17.8	40.6						
27	1780	27.8	209	600	22.5	71.6						
29	1980	29.1	140	510	22.9	65.3						
31	2120	29.3	151	650	23.2	54.4						
33	2300	29.4	-	1070	26.3	102						
34	2330	29.6	-	1330	28.4	224						
37	2940	31	-	1960	32.2	226						

$t$	19-0-2			5-0-1						
	$M$	$L$	$Q$	$M$	$L$	$Q$	$t$	$M$	$L$	$Q$
39	2970	31.3	185	2590	35	184				
41	2860	31.3	184	2840	35.3	-				
43	2880	31.6	175	2790	35.5	-				
45	2810	31.6	97.9	3460	36	-				
47	2770	31.6	157	3650	36.8	274				
49	2950	31.8	155	3610	37	256				
51	3000	31.6	143	3830	37	331				
52	3120	31.7	-	-	-	-				
53	3120	31.8	140	3950	37	250				
55	3210	31.8	-	3850	37.3	262				

Примечания:  $t$ , нед. - возраст после вылупления из кокона;  $M$ , мг - общая масса тела;  $L$ , мм - высота раковины;  $Q$ , мкл  $O_2$ /ч - скорость потребления кислорода на 1 особь. "-" - измерений не проводили; пустая клетка - моллюск к этому возрасту погиб

Таблица 4.4. Возраст достижения локальных максимумов и периоды колебаний динамических параметров роста и энергетического обмена у *L. stagnalis* в позднем постнатальном онтогенезе

$dM/Mdt$		$dL/Ldt$		$q$	
$t$ , нед.					
17.5±0.3	-	18.1±0.2	-	11.5±0.7	-
24.1±0.4	6.6	24.5±0.4	6.4	18.9±0.6	7.4
31.0±0.5	6.9	30.6±0.7	6.2	26.5±0.2	7.6
37.2±0.5	6.2	37.2±0.4	6.6	34.0±0.5	7.5
43.5±0.4	6.3	43.6±0.5	6.4	41.8±0.5	7.8
49.7±0.4	6.2	49.7±0.4	6.1	49.1±0.8	7.3
56.7±0.4	7.0	56.3±0.4	6.6	55.1±0.2	6
63.1±0.4	6.4	62.8±0.5	6.5	63.1±0.5	8
69.1±0.2	6.0	69.9±0.8	7.1	71.6±0.8	8.5
75.7±0.5	6.6	76.8±0.4	6.9	78.9±0.7	7.3
82.1±1.3	6.4	83.0±0.4	6.1	85.4±1.3	6.5
Среднее:	6.5±0.1	Среднее:	6.5±0.1	Среднее:	7.5±0.2

Примечания:  $dM/Mdt$  - удельная скорость роста;  $dL/Ldt$  - относительная скорость изменения высоты раковины;  $q$  - интенсивность потребления кислорода;  $t$  - средний возраст достижения локального максимума;  $T$  - период колебаний (промежуток времени между последовательными максимумами)

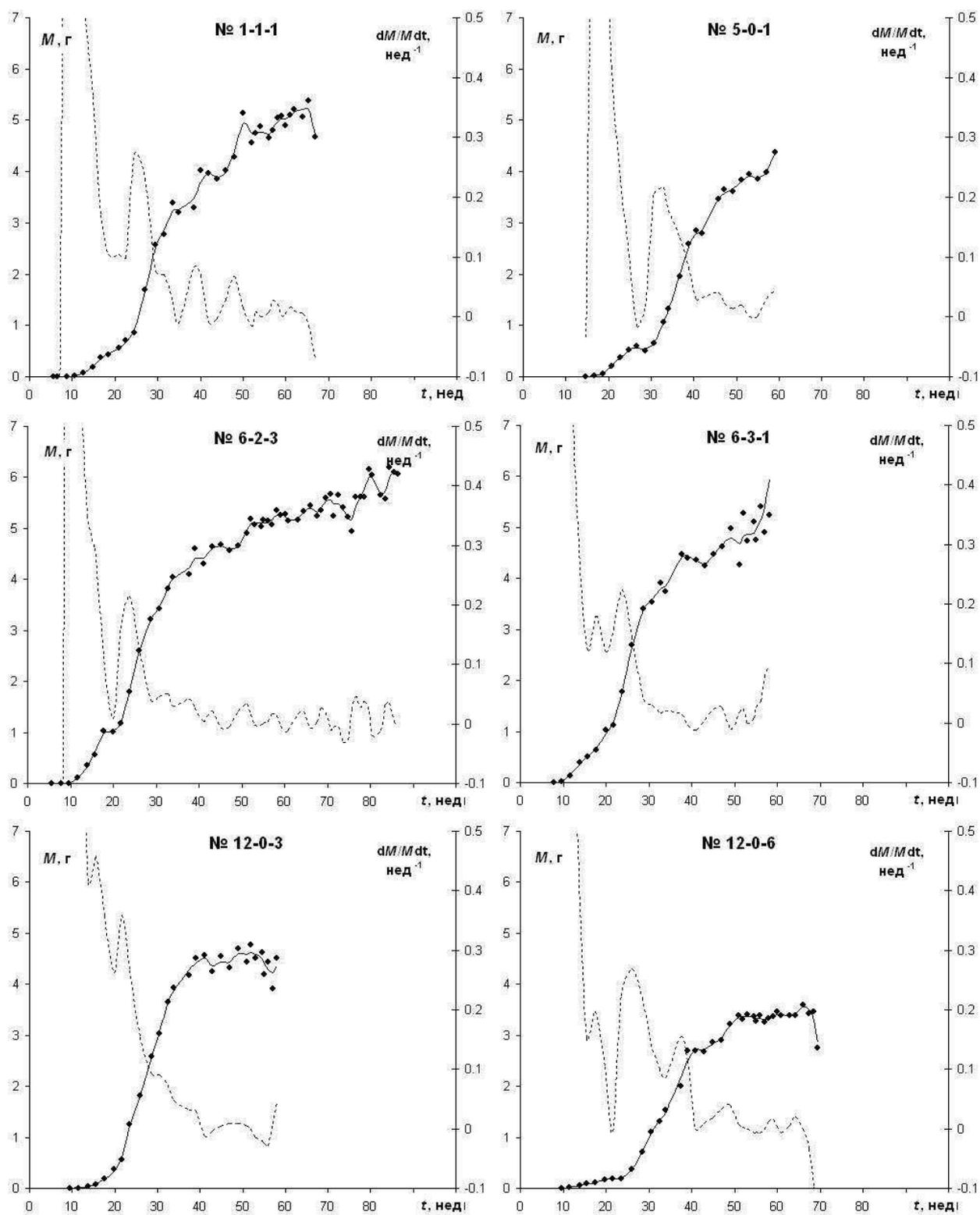


Рисунок 4.5. Весовой рост некоторых особей *L. stagnalis* в позднем постличиночном онтогенезе. Заголовки графиков - номера отдельных особей. Кружки и сплошные линии - масса (по левой оси). "Размытые" линии - удельная скорость роста (по правой оси). Кривые проведены с помощью сглаживающих кубических сплайнов

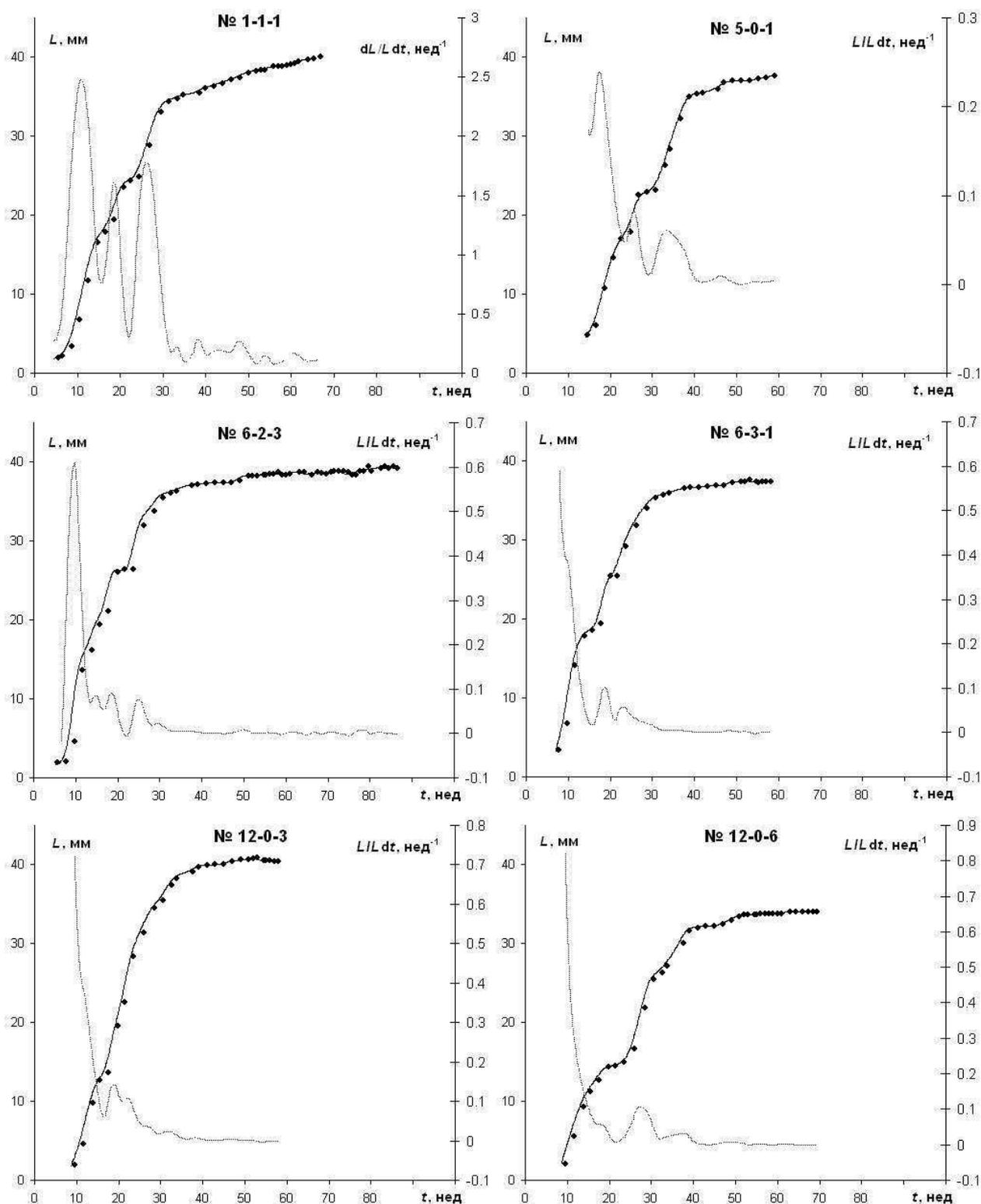


Рисунок 4.6. Линейный рост некоторых особей *L. stagnalis* в позднем постличиночном онтогенезе. Заголовки графиков - номера отдельных особей. Кружки и сплошные линии - высота раковины (по левой оси). "Размытые" линии - относительная скорость изменения высоты раковины (по правой оси). Кривые проведены с помощью сглаживающих кубических сплайнов

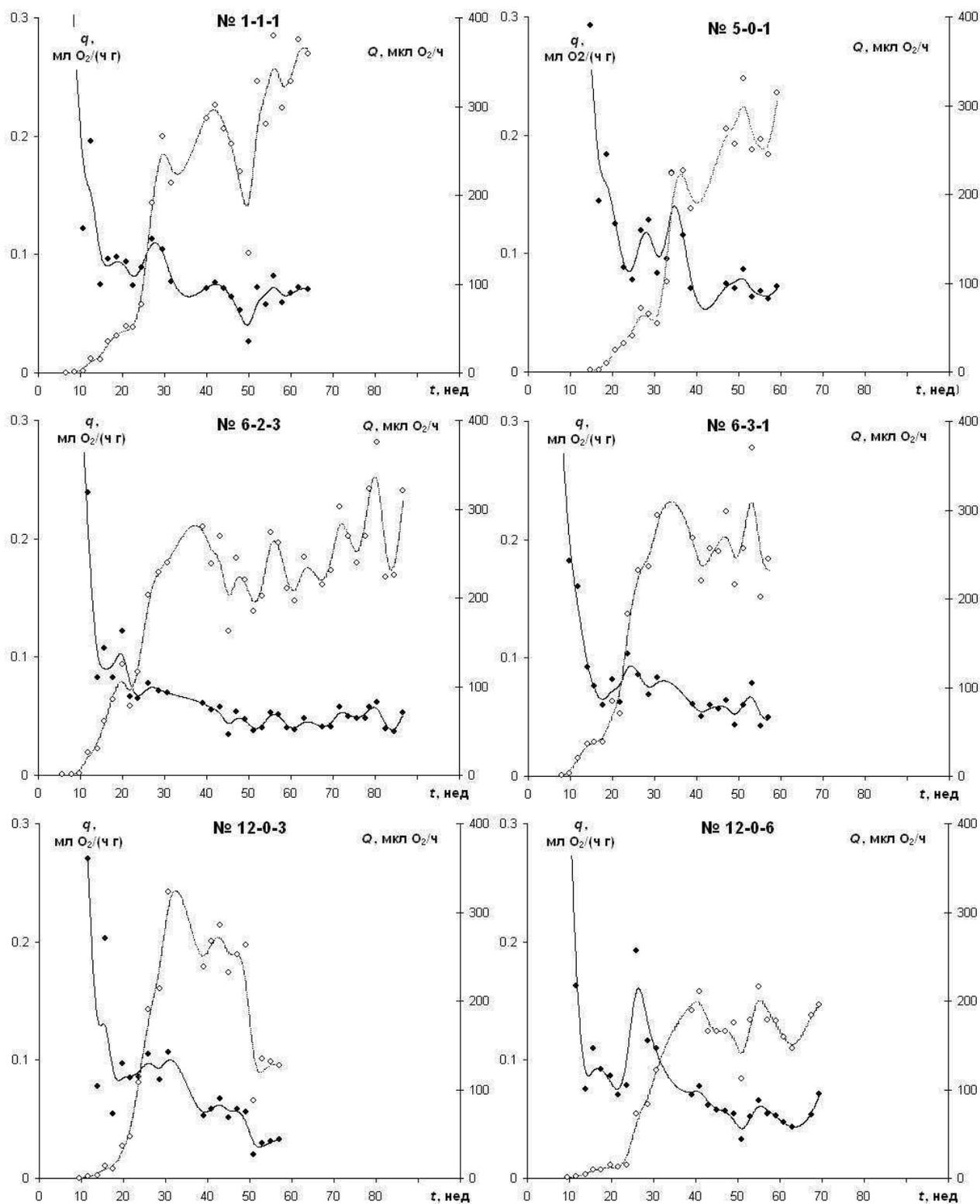


Рисунок 4.7. Скорость энергетического обмена некоторых особей *L. stagnalis* в позднем постличиночном онтогенезе. Заголовки графиков - номера отдельных особей. Черные кружки и сплошные линии - интенсивность потребления кислорода (по левой оси). Белые кружки и "размытые" линии - скорость потребления кислорода (по правой оси). Кривые проведены с помощью сглаживающих кубических сплайнов

Возраст достижения локальных максимумов колебаний сходен для всех особей, независимо от срока их вылупления, с точностью до 1 нед., а период колебаний приблизительно постоянен. Удельная скорость роста и относительная скорость изменения высоты раковины колеблются синхронно с одинаковым периодом, составляющим около 6.5 нед. В табл. 4.4 суммированы данные по средним срокам достижения наиболее выраженных локальных максимумов вплоть до 85 нед. постличиночного развития.

#### Изменение энергетического обмена

Скорость потребления кислорода ( $Q$ ) (рис. 4.7) вначале более или менее равномерно нарастает, а затем начинает значительно колебаться. Сроки начала колебания в большинстве случаев совпадают со сроками достижения перелома на кривых изменения высоты раковины. Причем, тенденция изменения скорости потребления кислорода ( $Q$ ) после начала колебаний совпадает с тенденцией изменения высоты раковины:  $Q$  в целом увеличивается для тех моллюсков, у которых наблюдается увеличение высоты раковины, остается постоянной или уменьшается для улиток со стабильными или уменьшающимися размерами соответственно.

Интенсивность потребления кислорода ( $q$ ) имеет общую тенденцию к уменьшению. Снижение значений  $q$  сопровождается постоянными колебаниями. Возраст достижения локальных максимумов колебаний сходен для всех особей, независимо от срока их вылупления, с точностью до 1 нед., а период колебания приблизительно постоянен и составляет в среднем 7.5 нед. (табл. 4.4). Обращает на себя внимание, что период колебаний интенсивности обмена не совпадает с периодом колебаний удельной скорости роста и относительной скорости нарастания высоты раковины.

#### Взаимосвязь энергетического обмена и массы тела

Коэффициенты аллометрической зависимости (4.1) скорости потребления кислорода ( $Q$ ) от массы тела ( $M$ ) для отдельных особей *L. stagnalis* приведены в табл. 4.5. Для некоторых моллюсков показана недостоверность линейной связи

между логарифмами  $Q$  и  $M$ , что дает основания полагать о неприменимости аллометрического уравнения для всего постличиночного онтогенеза. Степенные коэффициенты  $k$  для разных особей широко варьируют от 0.616 до 0.867 и достоверно отличаются друг от друга ( $p < 0.001$ ). Отсутствие линейной связи между логарифмами значений общей массы и скорости потребления кислорода в процессе индивидуального развития ряда моллюсков возможно связано с тем, что процессы изменения массы и скорости метаболизма протекают не синхронно.

Тем не менее, суммарные данные по всем моллюскам и всему постличиночному периоду хорошо аппроксимируется единым аллометрическим уравнением, что подтверждается критерием нелинейности.

Коэффициенты этого уравнения равны:  $a = 0.369 \pm 0.029$  мкл  $O_2 / (ч \cdot мг^k)$ ;  $k = 0.779 \pm 0.010$  ( $n = 358$ ).

Более подробный анализ показывает, что если описывать взаимозависимость энергетического обмена и массы тела аллометрическим уравнением (4.1) у моллюсков разных возрастных групп, то коэффициенты такого уравнения не остаются постоянными, а изменяются с возрастом. Наиболее наглядно это можно продемонстрировать для зависимости массы от интенсивности потребления кислорода.

Если рассчитать коэффициенты  $k$  по всем данным для каждого месяца развития, то окажется, что значения этих коэффициентов увеличиваются в фазе активного роста (рис. 4.8).

В фазе стабилизации размеров  $k$  практически не изменяется и достоверно не отличается от 0 (рис. 4.8). То есть можно считать, что в этой фазе интенсивность дыхания не зависит от массы моллюска.

### Аллометрический рост

Попытка описания взаимосвязи между параметрами роста у отдельных моллюсков с помощью аллометрического уравнения (3.2) привела к следующим результатам.

Таблица 4.5. Коэффициенты аллометрической зависимости (4.1) для отдельных особей *L. stagnalis* в позднем постнатальном онтогенезе

№ моллюска	<i>n</i>	<i>k</i>	<i>a</i> , мкл O <sub>2</sub> /(ч·мг <sup><i>k</i></sup> )	Достоверность по критерию:	
				нелинейности	криволинейности
1-1-1	26	0.867±0.028	0.214±0.044	нд	нд
5-0-1	20	0.822±0.029	0.325±0.065	нд	нд
6-2-3	37	0.677±0.048	0.773±0.302	нд	нд
6-3-1	22	0.793±0.049	0.335±0.127	p<0.01	нд
12-0-3	21	0.789±0.049	0.314±0.112	нд	нд
12-0-6	26	0.845±0.029	0.200±0.042	нд	нд
13-0-1	32	0.743±0.023	0.550±0.100	нд	нд
14-0-2	29	0.686±0.034	0.715±0.185	нд	нд
19-0-1	28	0.758±0.045	0.430±0.144	p<0.05	нд
19-0-2	19	0.616±0.052	1.204±0.459	p<0.05	нд
19-0-4	30	0.710±0.043	0.651±0.220	нд	нд
19-0-8	29	0.689±0.033	0.587±0.138	нд	нд
19-0-11	35	0.748±0.046	0.474±0.175	p<0.001	нд
19-0-12	21	0.827±0.039	0.304±0.087	нд	нд

Примечания: *n* - число измерений; аллометрическое уравнение признается пригодным для описания данных, если статистический критерий дает недостоверность криволинейной связи (нд)

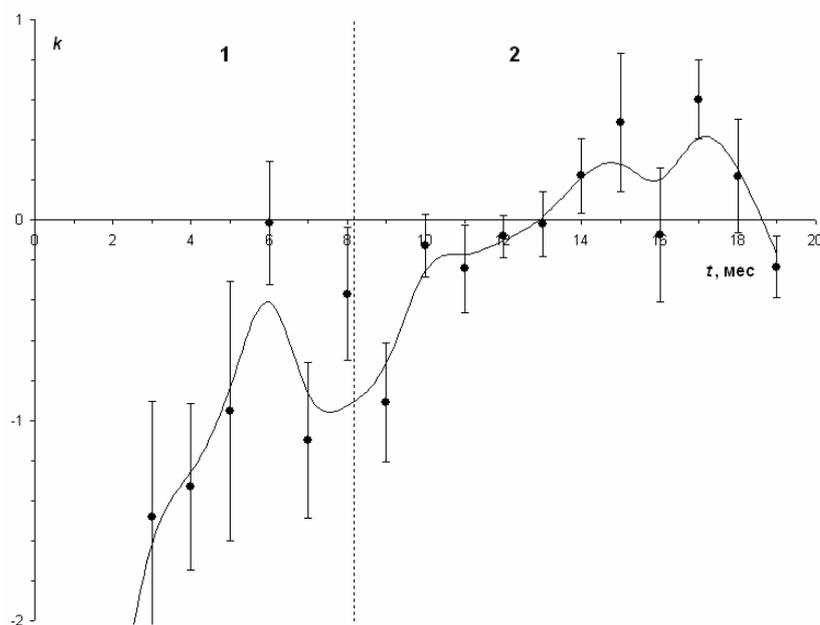


Рисунок 4.8. Изменение степенных коэффициентов *k* аллометрической зависимости (3.2) общей массы от интенсивности потребления кислорода у *L. stagnalis*, рассчитанных для каждого месяца развития в течение позднего постличиночного онтогенеза. По оси ординат - значения коэффициентов *k*; по оси абсцисс - месяц, за который производился расчет. Линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. Пунктирная линия - граница фазы активного роста (1) и фазы стабилизации (2)

Таблица 4.6. Коэффициенты аллометрической зависимости  $M = a L^k$  ( $M$  - масса,  $L$  - высота раковины) для индивидуальных моллюсков *L. stagnalis* в позднем постнатальном онтогенезе.  $n$  - число измерений

№ моллюска	$n$	$k$	$a$ , мг/мм <sup><math>k</math></sup>
1-1-1	36	3.39±0.05	0.0190±0.0033
5-0-1	23	3.10±0.07	0.0468±0.0106
6-2-3	55	3.01±0.05	0.0869±0.0169
6-3-1	29	3.50±0.09	0.0150±0.0049
12-0-3	28	3.09±0.04	0.0478±0.0068
12-0-6	37	3.27±0.04	0.0322±0.0037
13-0-1	49	3.58±0.07	0.0119±0.0031
14-0-2	43	3.20±0.07	0.0416±0.0102
19-0-1	42	3.17±0.06	0.0339±0.0068
19-0-2	24	3.52±0.04	0.0152±0.0022
19-0-4	46	3.75±0.07	0.0057±0.0013
19-0-8	43	3.39±0.05	0.0241±0.0043
19-0-11	57	3.35±0.05	0.0241±0.0041
19-0-12	31	3.48±0.09	0.0148±0.0045

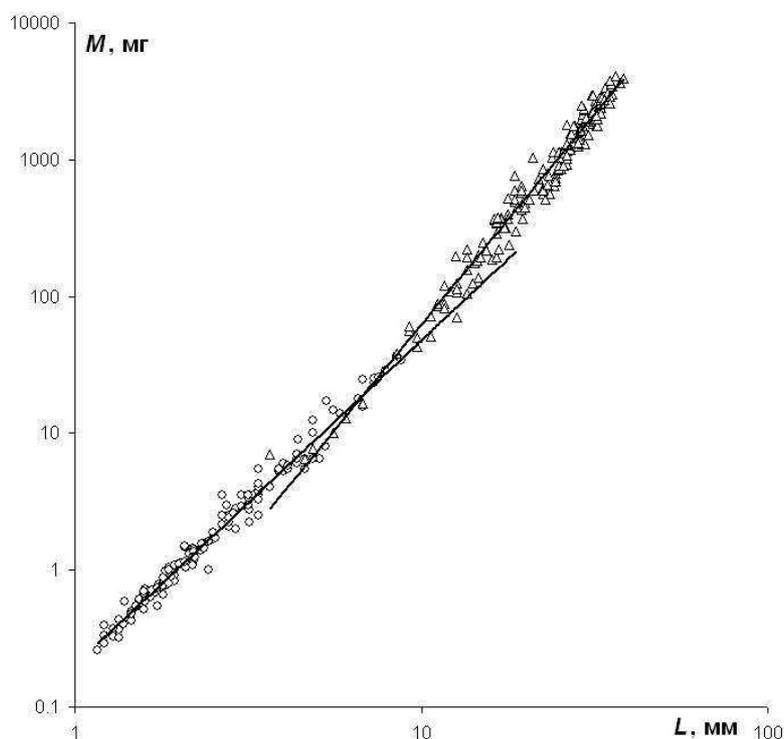


Рисунок 4.9. Зависимость общей массы от высоты раковины *L. stagnalis* в постличиночном онтогенезе. Кружки - ранний, треугольники - поздний периоды постличиночного онтогенеза. Линии - аппроксимация аллометрическим уравнением (3.2). Шкала логарифмическая

Степенные коэффициенты  $k$  аллометрической зависимости между общей массой и высотой раковины для разных особей широко варьируют от 3.01 до 3.75 и достоверно отличаются друг от друга ( $p < 0.001$ ). Значения коэффициентов приведены в табл. 4.6.

Тем не менее, суммарные данные по всем моллюскам могут быть описаны единым аллометрическим уравнением с коэффициентами:

$$M = (0.0288 \pm 0.002)L^{(3.30 \pm 0.02)} \quad (n = 530; [M] = \text{мг}; [L] = \text{мм}).$$

Зависимость массы от высоты раковины для всего постличиного онтогенеза приведена на рис. 4.9. Отчетливо видно, что взаимосвязь между массой тела и высотой раковины в раннем и позднем постличином онтогенезе описывается аллометрическими уравнениями с разными коэффициентами. Применение критерия нелинейности подтверждает достоверность этих различий ( $p < 0.01$ ).

#### **4.1.4. Индивидуальный рост наземных брюхоногих моллюсков отряда**

##### **Stylommatophora**

Исследование роста, как правило, проводится на группе животных и по существу является изучением зависимости массы или размеров от возраста в пределах этих групп или популяций (см. Мина, Клевезаль, 1976).

Более предпочтительно иметь данные по изменению параметров роста для отдельных особей. В этом случае, во-первых, можно говорить о росте животных в процессе онтогенеза, во-вторых, выявляются индивидуальные особенности роста, маскируемые при "групповых" исследованиях, в-третьих, удастся избежать артефактов, связанных с селективным влиянием различных факторов на вероятность выживания в зависимости от размеров. Так, например, в предыдущем разделе было показано, что в фазе стабилизации размеров кинетика таких параметров, как высота раковины или скорость потребления кислорода, имеет индивидуальные особенности. Их величина у разных особей может увеличиваться, оставаться постоянной или уменьшаться. Такие результаты не могут быть получены при изучении роста группы животных.

Таблица 4.7. Изменение массы (мг) отдельных особей *D. reticulatum*

<i>t</i>	№ особи						
	Dr-1	Dr-2	Dr-3	Dr-4	Dr-5	Dr-6	Dr-7
0	37	24	-	-	21	18	-
1	74	27	-	-	38	34	-
2	61	53	31	37	59	32	45
3	50	57	50	64	66	39	65
4	64	68	56	56	86	50	91
5	44	113	77	50	85	39	126
6	125	170	111	78	154	67	155
7	146	220	138	93	155	70	217
8	160	270	156	101	157	72	241
9	177	310	175	117	202	77	345
10	173	380	192	99	229	67	250
11	210	420	228	128	270	88	280
12	260	500	280	143	270	107	320
13	310	580	320	160	360	135	370
14	360	690	360	174	455	163	440
15	355	710	400	186	430	177	440
16	340	640	400	203	490	189	480
17	340	650	450	230	530	210	440
18	350	660	500	255	560	240	400
19	390	540	530	300	555	270	515
20	350	510	565	300	630	290	620
21	330	540	560	320	630	320	570
22	310	480	620	350	625	390	585
23	260	410	670	330	735	470	710
24	231	420	680	350	780	500	750
25	210	320	685	365	800	480	770
26	203	300	660	390	870	500	800
27		300		430	900	520	940
28		275		420	930	610	850
29		222		410	750	650	700
30		210		390	750	620	870
31		197		370	780	670	1010
32				360	830	630	870
33					1000	690	1040
34					970	740	1000
35					820	530	1070
36					710	510	1020
37					670	410	750
38					610	660	800

<i>t</i>	№ особи						
	Dr-1	Dr-2	Dr-3	Dr-4	Dr-5	Dr-6	Dr-7
39					950	820	1000
40					810	580	840
41					900	630	830
42					900	830	760
43					790	780	
44					600	620	
45					630		

Примечания: *t*, нед. - относительный возраст (за 0 принята дата наиболее раннего взвешивания - 12.07.2004 г.). "-" - измерений не проводили; пустая клетка - моллюск к этому возрасту погиб

### Особенности роста *Deroceras reticulatum*

Большинство собранных моллюсков *D. reticulatum* не смогло акклиматизироваться к условиям культивирования: в течение 1-й недели погибло 19 особей (48.7%), в течение 2-й недели - 6 особей (15.5%) и в течение 3-й недели - 7 особей (17.9%).

Оставшиеся 7 экземпляров (17.9%) успешно прошли акклимацию и прожили в культуре от 24 нед. ( $\approx$  6 мес.) до 45 нед. ( $\approx$  10 мес.).

Данные по изменению массы акклимировавшихся моллюсков приведены в табл. 4.7 и на рис. 4.10. Как видно из рисунка первоначально все слизни растут более или менее равномерно. Затем, в ноябре кривые роста начинают различаться.

Условно можно разделить всех животных на 3 группы:

1. Короткоживущие слизни. Моллюски, масса которых в ноябре достигает максимума и затем постоянно уменьшается без заметных колебаний (особи № Dr-1 и Dr-2, рис. 4.10а, б). Их гибель происходит в январе–феврале следующего года. К моменту гибели масса тела составляет соответственно 58% и 31% от максимальной.

2. Слизни с незаконченным ростом. Моллюски, у которых лишь незадолго до гибели наблюдается некоторое (не более чем на 10%) снижение массы (особи № Dr-3, Dr-4, рис. 4.10в, г). Сроки их гибели примерно совпадают со

сроками гибели животных 1-ой группы.

3. Долгоживущие слизни. Моллюски, продолжающие равномерно расти вплоть до февраля–марта (особи № Dr-5 – Dr-7, рис. 4.10*д–ж*). После этого наблюдаются колебания массы с периодом 3–5 нед. и амплитудой 100–200 мг. При этом среднее значение массы сначала достигает максимума, а затем имеет тенденцию к снижению. Гибель моллюсков происходит в мае следующего года. К моменту гибели масса тела составляет 75–90% от максимальной.

В целом можно считать, что *D. reticulatum* принадлежит к животным с конечным типом роста.

Удельная скорость роста для всех изученных животных колеблется, независимо от характера кривой роста (рис. 4.10). Период колебаний более или менее постоянен, его величина варьирует от 5 до 5.5 нед. и составляет в среднем  $5.3 \pm 0.1$  нед. Средняя величина удельной скорости роста у всех групп моллюсков имеет тенденцию к уменьшению.

#### Особенности роста *Deroceras agreste*

К условиям культивирования не смогло акклиматизироваться и погибло в течение первых 3-х недель 14 особей (27.5%) *D. agreste*. Оставшиеся 37 экземпляров (72.5%) прошли акклимацию и прожили в культуре от 9 нед. ( $\approx 2$  мес.) до 31 нед. ( $\approx 7$  мес.).

Данные по изменению массы акклиматизировавшихся моллюсков приведены в табл. 4.8.

Индивидуальные кривые роста *D. agreste* сильно отличаются друг от друга. Наиболее характерные из них приведены на рис. 4.11. Если попытаться классифицировать моллюсков этого вида по кривым роста, то условно можно выделить следующие группы животных:

1. Слизни с постоянно увеличивающейся массой (особи № Da-2, Da-12, Da-15, Da-17, Da-20, Da-25, Da-28, Da-29, Da-33 - Da-37) (рис. 4.11). К этой группе мы также относим моллюсков, у которых иногда происходит незначительное кратковременное (не более 1-2 нед.) снижение массы тела.

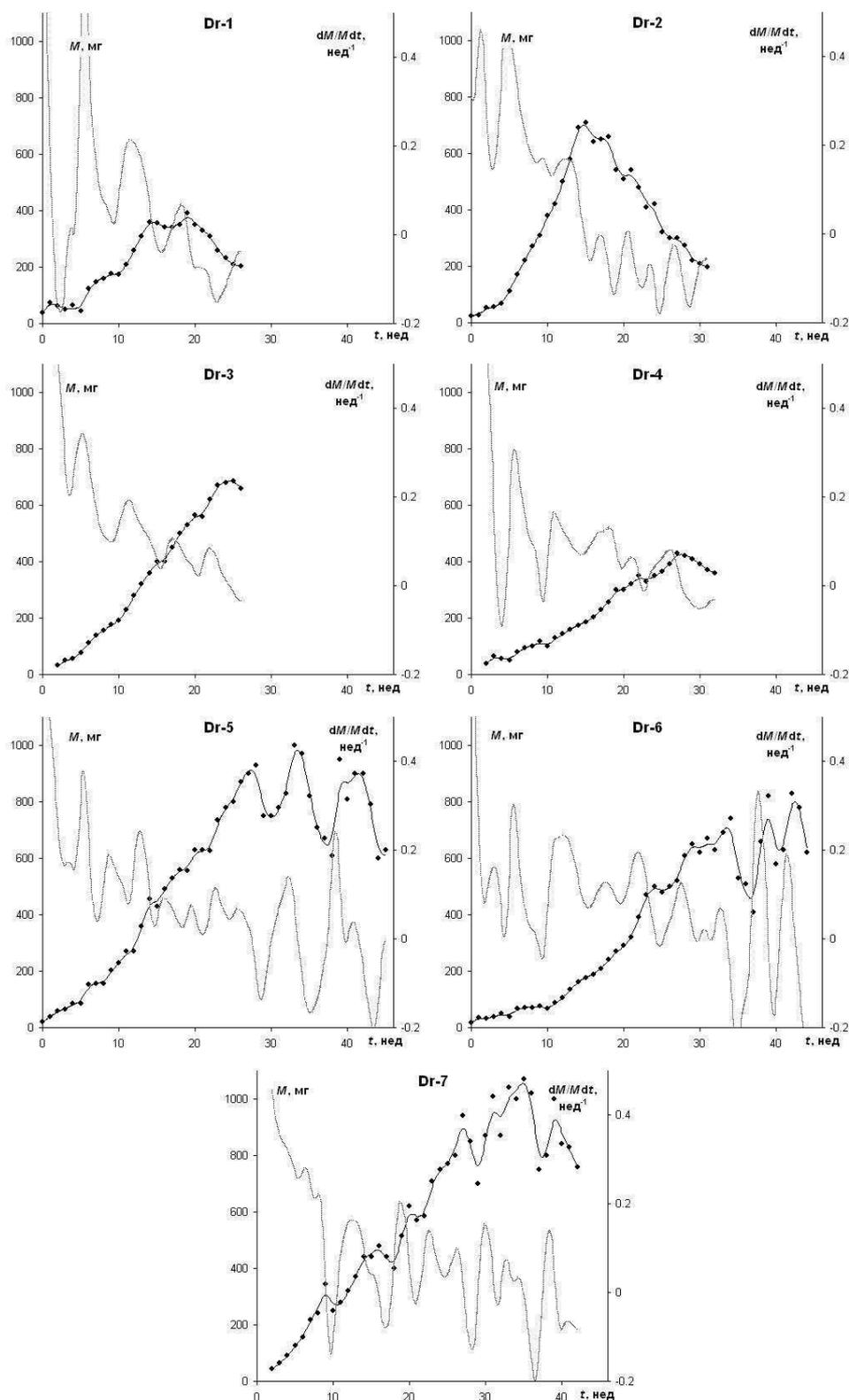


Рисунок 4.10. Динамика роста *D. reticulatum*. Заголовки - номера отдельных особей. По оси абсцисс – относительный возраст (нед.) (за 0 принята дата наиболее раннего взвешивания - 12.07.2004 г.). По левой оси ординат - общая масса: кружки - экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат - удельная скорость роста ("размытая" линия)

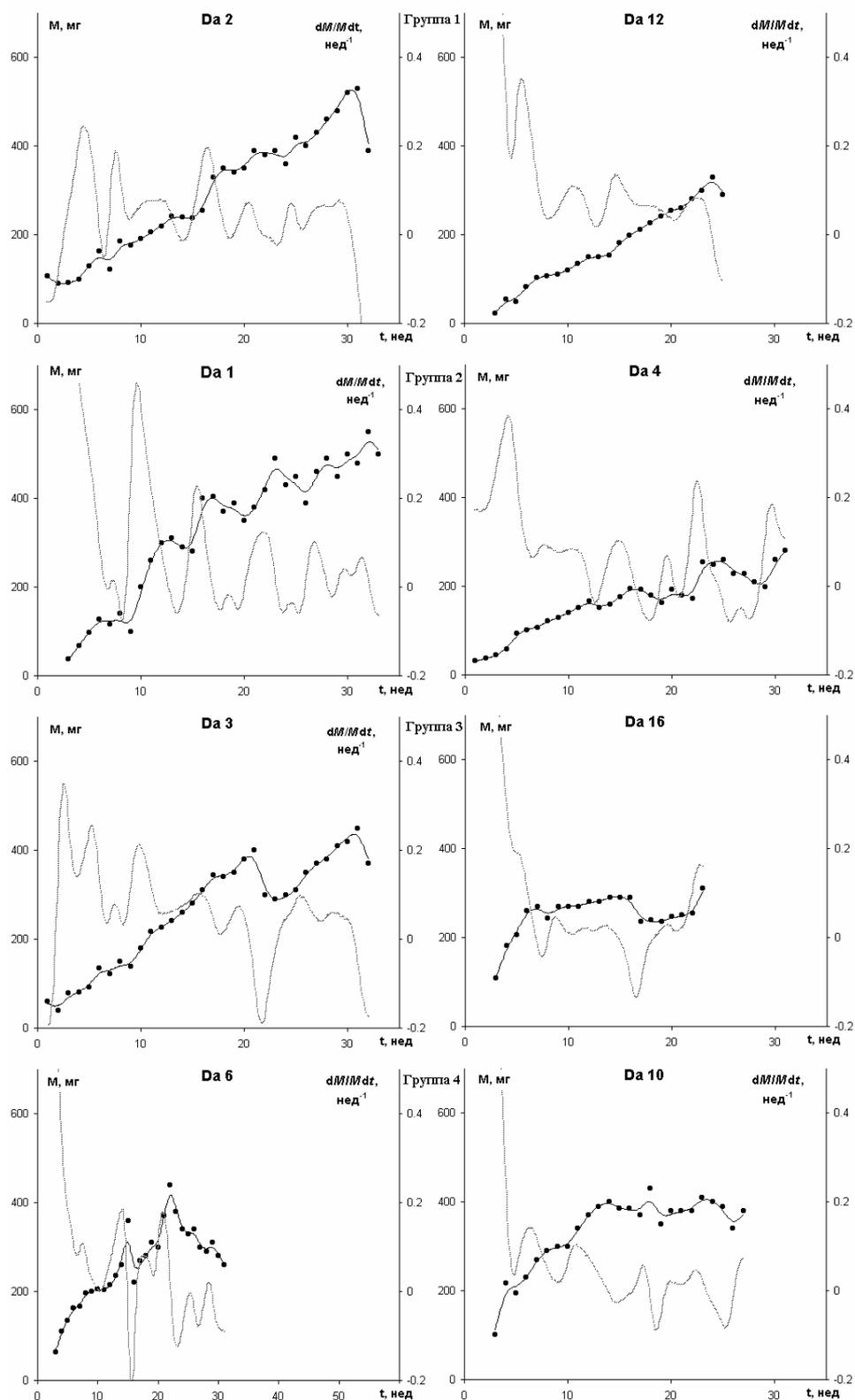


Рисунок 4.11. Динамика роста некоторых особей *D. agreste*. Заголовки - номера отдельных особей. По оси абсцисс - относительный возраст (нед.) (за 0 принята дата наиболее раннего взвешивания - 08.08.2004 г.). По левой оси ординат - общая масса: кружки - экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат - удельная скорость роста ("размытая" линия)



$t$	№ особи												
	Da-16	Da-17	Da-18	Da-19	Da-20	Da-21	Da-22	Da-23	Da-24	Da-25	Da-26	Da-27	Da-28
0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27	59
1	-	-	64	40	73	39	-	-	118	-	48	39	85
2	-	-	66	41	87	22	-	-	97	-	59	45	127
3	108	17	182	80	90	50	71	160	185	217	180	63	186
4	181	35	170	92	94	78	110	163	185	260	168	89	178
5	206	52	167	80	147	103	130	185	186	290	193	95	154
6	260	31	227	123	161	120	150	174	227	310	229	122	270
7	270	69	241	136	181	129	127	202	201	370	270	154	320
8	243	82	250	152	213	121	128	241	290	400	260	171	380
9	270	97	270	120	220	110	122	270	290	440	310	190	370
10	270	100	240	90	220	100	250	290	280	480	350	207	360
11	270	113	214	83	228	91	280	300	270	440	380	218	410
12	280	130	290	139	260	121	300	280	300	500	380	230	460
13	280	135	310	155	290	136	310	290	290	490	390	255	510
14	290	139	300	167	320	153	300	300	240	480	390	260	560
15	290	162	290	132	320	169	290	325	199	590	420	270	530
16	290	168	350	172	320	192	370	325	300	515	390	290	600
17	235	172	380	159	305	199	390	385	320	555	330	280	600
18	240	161	365	187	370	219	345	380	360	480	280	265	
19	236	189	370	159	280	191	350	390	360	310			
20	247	191	385	200	225	204	270	370					
21	250	193	490										
22	255	195	500										
23	310	216											
$t$	Da-29	Da-30	Da-31	Da-32	Da-33	Da-34	Da-35	Da-36	Da-37				
0	71	44	-	112	-	86	83	74	91				
1	83	35	93	155	-	100	70	106	84				
2	62	54	66	99	-	66	79	98	75				
3	106	71	170	220	241	167	208	162	142				
4	131	78	150	208	320	210	137	210	163				
5	108	100	128	170	365	201	219	147	147				
6	184	120	171	260	450	244	260	252	220				
7	153	153	214	340	450	260	320	270	230				
8	189	181	260	410	460	310	390	310	280				
9	216	200	280	410	510	310	430	380	285				
10	290	216	320	500	580	390	470	350					
11	300	233	370	510	640	410	470						
12	330	228	430	500	640	400							

<i>t</i>	№ особи								
	Da-29	Da-30	Da-31	Da-32	Da-33	Da-34	Da-35	Da-36	Da-37
13	330	242	440	500	590				
14	340	223	430						
15	320	249	420						
16	330	227	355						

Примечания: *t*, нед. - относительный возраст (за 0 принята дата наиболее раннего взвешивания - 08.08.2004 г.). "-" - измерений не проводили; пустая клетка - моллюск к этому возрасту погиб

В основном гибель животных происходит на ранние сроки культивирования (через 2-4 мес.), хотя отдельные особи доживают до 7 мес. (№ Da-2). Моллюски этой группы могут достигать размеров, близких к предельным для изучаемой популяции - около 600 мг.

2. Слизни с бесконечным типом роста, у которых наблюдается несколько (от 1 до 4) периодов резкого снижения массы тела (особи № Da-1, Da-4, Da-5, Da-7, Da-8, Da-13, Da-14, Da-18, Da-19, Da-22 - Da-24, Da-30, Da-32) (рис. 4.11).

Длительность таких периодов варьирует от 2 до 6 нед., после чего масса животных начинает снова увеличиваться таким образом, что, в конце концов, ее значения ложатся на продолжение кривой, по которой рост шел до периода уменьшения массы (так называемый, компенсаторный рост). Продолжительность жизни слизней этой группы в культуре варьирует от 3 до 7 мес. Диапазон максимальной массы составил от 200 до 680 мг.

3. Слизни, на отдельных этапах роста которых происходит резкое, в течение 1 нед. падение массы тела, после чего траектория роста изменяется и не возвращается на продолжение первоначальной кривой (особи № Da-3, Da-16, Da-21) (рис. 4.11). Продолжительность жизни - приблизительно 7 и 5 мес.; к концу жизни масса достигла 450 и 310 мг соответственно.

4. Слизни с конечным типом роста (особи № Da-6, Da-9, Da-10, Da-11, Da-26, Da-27, Da-31). К этой группе мы относим животных у которых после достижения максимального значения массы наблюдается более или менее плавное ее снижение на протяжении, по крайней мере, 1 мес. До достижения

максимума происходит либо постоянное увеличение массы (особи № Da-10, Da-26, Da-27, Da-31), либо рост прерывается периодами уменьшения массы (особи № Da-6, Da-9, Da-11). Продолжительность жизни для животных этой группы составляет от 4 до 7 мес. культивирования, максимальная масса варьирует от 400 до 500 мг, время достижения максимальной массы - 3-5 мес. культивирования (рис.4.11).

Следует отметить, что у всех групп слизней часто наблюдается резкое снижение массы тела за 1-2 нед. до гибели животного. Такое уменьшение, вероятно, связано с предсмертным состоянием моллюска и не учитывалось в приведенной выше классификации.

Наличие значительной группы (около 20%) слизней, достигающих максимальных размеров с последующим снижением массы тела, позволяет говорить о том, что и вид в целом имеет конечный тип роста.

Удельная скорость роста колеблется, независимо от группы, к которой принадлежит животное (рис. 4.11). Период колебаний более или менее постоянен, его величина варьирует от 5 до 5.5 нед. и составляет в среднем  $5.2 \pm 0.1$ .

#### Особенности роста *Macrogastra ventricosa* и *Cochlodina laminata*

Эти два вида принадлежат к семейству Clausiliidae, которое считается одним из наиболее древних семейств наземных брюхоногих моллюсков. Особенностью роста представителей данного семейства является постоянное увеличение количества оборотов раковины у ювенильных моллюсков. По достижении взрослой стадии количество оборотов раковины перестает нарастать и формируется специальная устьевая скульптура, состоящая из складок и выростов раковины в районе устья, расположение и величина которых различна у разных видов семейства. Количество оборотов раковины у взрослых особей не является постоянной величиной. Для *M. ventricosa* оно варьирует от 11 до 13, для *C. laminata* - от 10 до 11. Возраст достижения взрослой стадии по данным литературы (Лихарев, 1962) составляет 6-7 мес. для *M. ventricosa* и 2 года для *C. laminata*.

Таблица 4.9. Изменение массы ( $M$ , мг) при культивировании ювенильных особей *M. ventricosa*

№ моллюска																	
Mv-1						Mv-2				Mv-3				Mv-4			
$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$
1	39	195	561	38	38	10	10	204	19	10	69	203	78	3	22	200	22
6	48	203	577	54	54	13	10	214	19	12	72	211	76	9	23	208	23
12	46	211	589	57	57	19	8	230	22	18	65	223	75	13	25	217	25
18	49	223	599	61	61	26	12	246	29	26	69	246	73	19	20	230	20
26	57	237	613	69	69	36	17	258	29	33	70	252	83	26	22	246	22
33	56	252	627	59	59	43	10	272	28	40	67	265	87	39	25	258	25
40	53	265	642	50	50	50	12	286	29	49	68	279	93	47	24	272	24
49	58	279	656	44	44	57	12	293	30	56	69	293	97	54	24	286	24
56	61	293	670	36	36	64	16	307	28	63	74	307	97	61	28		
63	53	307	676	48	48	81	10	326	32	70	79	326	86	68	28		
70	62	326	689	50	50	88	11	347	35	85	77	347	89	83	30		
85	67	347	704	50	50	95	11	362	31	92	77	362	105	90	30		
92	68	362	718	37	37	106	12	380	30	103	75	380	80	97	36		
103	71	380	733	59	59	116	8	407	33	112	76			110	33		
112	65	407	748	53	53	120	11	421	36	119	79			117	38		
119	73	421	760	62	62	127	14	431	50	126	79			124	33		
126	79	431	775	42	42	134	12	435	41	133	78			131	37		
133	75	435	789	42	42	141	14	449	53	140	77			138	38		
140	79	449	802	61	61	148	14	477	58	147	79			145	41		
147	74	477	817	67	67	160	15	491	49	159	76			152	43		
159	93	491	833	70	70	167	16	508	60	166	80			161	41		
166	91	508	846	47		175	16	519	58	173	80			169	49		
173	93	519	859	36		181	16	533	51	181	74			176	48		
181	88	533			47	189	14			188	77			183	44		
188	91	547			36	196	16			195	74			190	44		

Примечания:  $t$  - относительный возраст (за 0 принята дата наиболее раннего взвешивания - 29.07.2004 г.); пустая клетка - моллюск к этому возрасту погиб

Таблица 4.10. Изменение массы ( $M$ , мг) при культивировании взрослых особей *M. ventricosa*

№ моллюска															
Mv-5		Mv-6		Mv-7		Mv-8		Mv-9		Mv-10		Mv-11		Mv-12	
$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$
1	173	1	117	6	152	1	120	1	116	53	100	12	110	53	116
6	175	6	123	12	162	6	115	6	115	60	98	18	99	60	115
12	185	12	125	18	151	12	110	12	113	67	101	26	100	67	116
18	165	18	120	26	155	18	112	18	107	83	107	33	100	83	108
26	178	26	118	33	150	26	116	26	110	89	103	40	94	89	114
33	178	33	124	40	153	33	109	33	113	96	97	48	96	96	111
40	178	40	125	49	152	40	113	40	117	109	96	55	103	109	112
48	184	48	125	56	157	49	116	48	110	116	100	62	98	116	107
55	184	55	117	63	158	56	109	55	106	123	109	69	100	123	114
62	181	62	115	70	158	63	115	62	109	130	102	84	100	130	98
69	187	69	116	85	154	70	114	69	113	137	92	91	93	137	109
84	189	84	128	92	161	85	109	84	123	144	101	98	94	144	112
91	188	91	120	103	157	92	110	91	113	151	101	111	90	151	109
98	188	98	123	112	150	103	110	98	108	161	98	118	98	161	109
111	191	111	118	119	160	112	115	111	105	168	101	125	94	168	107
118	189	118	123	126	169	119	121	118	104	175	94	132	91	175	112
125	192	125	123	133	162	126	117	125	113	182	91	139	98	182	108
132	186	132	119	140	161	133	111	132	111	189	91	146	92	189	110
139	192	139	119	147	157	140	109	139	113	197	88	159	93	197	117
146	186	146	117	159	158	147	108	146	98	208	96	165	91	208	111
159	193	159	125	166	157	159	110	159	109	217	90	172	91	217	106
165	187	165	130	173	153	166	111	165	111	230	89	180	92	230	102
172	189	172	122	181	157	173	107	172	111	246	84	186	92	246	98
180	185	180	122	188	156	181	112	180	107	258	84	195	81		
186	190	186	113	195	151	188	107	186	108	272	81	202	74		
195	182	195	123	203	155	195	108	195	112	286	83	211	80		
202	181	202	120	211	148	203	115	202	110	293	83	218	87		
211	177	211	118	223	150	211	104	211	107	307	86	223	83		
218	181	218	120	246	152	223	110	218	109	326	66	237	79		
223	176	223	119	252	159	237	99	223	111	347	61				
237	163	237	110	265	151	252	99	237	109	364	54				
252	178	252	122	279	153	265	91	252	110	380	60				
265	181	265	123	293	150	279	104	265	108	407	60				
279	173	279	126	307	150	293	106	279	107	421	67				
293	175	293	118	326	146	307	108	293	108	431	67				
307	169	307	93	347	158	326	81	307	96	435	71				
326	174	326	104	362	124	347	81	326	105	449	76				

№ моллюска															
Mv-5		Mv-6		Mv-7		Mv-8		Mv-9		Mv-10		Mv-11		Mv-12	
<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>
347	154	347	107	380	120	362	81	347	93	477	61				
362	176	362	104	407	129	380	70	362	89						
380	160	380	100	421	124	407	69	380	90						
407	194	407	89	431	124	421	61	407	110						
421	169	421	92	435	133	431	62	421	113						
431	138	431	93	449	124	435	65	431	101						
435	155	435	92	477	118	449	62	435	101						
449	151	449	104	491	118	477	59	449	99						
477	135	477	86	508	113	491	58								
491	128	491	81	519	113	508	58								
508	121	508	83	533	124	519	51								
519	117	519	75	547	105	533	48								
533	101,7	533	71	561	123	547	43								
547	82	547	52	577	114	561	46								
561	84	561	54	589	107	577	50								
577	103	577	64	599	107	589	63								
589	100	589	73	613	127	599	59								
599	104	599	62	627	128										
613	133	613	57	642	108										
627	122	627	77	656	119										
642	144	642	94												
656	144														
670	120														
676	136														
689	130														
704	130														
718	122														
733	126														
748	116														
760	115														
775	127														
789	129														
802	123														
817	114														
833	112														
846	97														
856	92														

Примечания: см. табл. 4.9

Таблица 4.11. Изменение массы ( $M$ , мг) при культивировании ювенильных особей *C. laminata*

CI-2				CI-3				CI-4				CI-5			
$t$	$M$	$t$	$M$												
1	56	258	97	1	41	272	44	8	24	279	70	8	17	279	48
5	57	272	91	5	44	286	69	12	25	293	68	12	16	293	52
9	58	286	88	9	47	293	72	18	21	307	73	18	14	307	54
13	68	293	99	13	48	307	49	26	24	326	61	26	17	326	51
19	62	307	87	19	44	326	64	33	27	347	81	33	18	347	62
26	65	326	77	26	48	347	68	40	30	362	69	40	23	362	37
39	70	347	88	36	60	362	76	49	39	380	70	49	27	380	50
46	71	364	92	43	55	380	80	56	36	407	53	56	27	407	62
53	83	380	90	50	75	407	31	63	44	421	51	63	29	421	63
60	85	407	85	57	68	421	27	70	48	431	45	70	22	431	55
67	92	421	85	64	70	431	61	85	52	441	59	85	32	441	61
83	94	435	84	81	64	435	29	92	50	449	45	92	31	449	58
89	92	449	82	88	78	449	62	103	55	477	43	103	34	477	50
96	85	462	74	95	75	477	43	112	51	491	37	112	28	491	42
109	90	477	67	106	82	491	29	119	57	508	34	119	37	508	42
116	87	491	64	116	85	508	27	126	61			126	39		
123	89	508	67	120	86	519	25	133	55			133	38		
130	93	519	57	127	82			140	58			140	37		
137	90	533	48	134	78			147	56			147	35		
144	88	547	37	141	83			159	65			159	40		
151	97	561	44	148	82			166	63			166	45		
161	95	577	60	160	90			173	68			173	39		
168	100	589	39	167	79			181	64			181	41		
175	97	599	73	175	85			188	63			188	40		
182	98	613	80	181	81			195	58			195	38		
141	14	627	58	189	86			203	65			203	38		
148	14	642	47	196	74			211	67			211	46		
160	15			204	52			223	64			223	38		
167	16			214	43			237	66			246	47		
175	16			246	32			252	69			252	54		
181	16			258	64			265	70			265	55		

CI-1				CI-6				CI-7				CI-8			
<i>t</i>	<i>M</i>														
53	144	421	126	1	47	279	80	54	66	421	100	7	11	307	27
60	141	462	118	10	51	293	74	61	60	431	65	12	14	326	27
67	141	435	112	12	47	307	79	68	72	435	80	18	14	347	32
83	133	449	119	18	44	326	77	83	82	449	67	26	13	362	36
89	137	477	112	26	48	347	85	90	81	477	73	33	16	380	20
96	134	491	112	33	47	362	78	97	92	491	67	40	17	407	37
109	132	508	104	40	46	380	60	110	97	508	70	49	18	421	35
116	129	519	105	48	53	407	83	117	92	519	89	56	20	435	33
123	138	533	92	55	52	421	63	124	107	533	82	63	21		
130	142	547	76	62	45			131	111			70	23		
137	133	561	82	69	41			138	114			85	26		
144	132	577	87	84	59			145	114			92	28		
151	144	589	72	91	57			152	115			103	29		
161	131	599	72	98	61			161	115			112	25		
168	134	613	68	111	53			169	122			119	27		
175	128	627	90	118	58			176	126			126	27		
182	135	642	93	125	60			183	125			133	26		
189	132	656	76	132	61			190	128			140	27		
197	140	670	60	139	59			200	132			147	27		
208	137	676	63	146	58			208	128			159	34		
217	135	689	74	159	64			217	128			166	31		
230	133	704	63	165	59			230	126			173	29		
246	126	718	60	172	57			246	125			181	28		
258	127	733	85	180	72			258	123			188	25		
272	99	748	88	186	60			272	128			195	30		
286	99	760	87	195	63			286	119			203	25		
293	95	775	76	202	67			300	107			211	29,5		
307	100	789	69	211	69			307	121			223	23		
326	83	802	90	218	69			326	91			246	28		
347	79	817	96	223	71			347	92			252	35		
364	73	833	97	237	70			364	116			265	34		
380	80	846	76	252	71			380	90			279	29		
407	122	859	60	265	75			407	106			293	25		

CI-9				CI-10				CI-11				CI-12	
<i>t</i>	<i>M</i>												
53	111	189	119	53	46	189	43	0	41	134	12	53	35
60	114	197	116	60	47	197	46	9	43	141	11	60	40
67	107	208	114	67	40	208	49	13	44			67	36
83	116	217	118	83	47	217	47	19	41			83	29
89	112	230	109	89	49	230	34	26	43			89	24
96	112	246	113	96	47	246	43	36	42			96	20
109	106	258	117	109	45	258	46	43	41			109	32
116	108	272	116	116	53	272	31	50	38			116	16
123	113	286	117	123	45	286	39	57	36			123	15
130	118	293	115	130	45	293	38	64	34				
137	111	307	115	137	47	307	33	81	40				
144	117	326	96	144	51	326	22	88	43				
151	113	347	100	151	49	347	34	95	37				
161	133	364	99	161	47	364	31	106	43				
168	120	380	100	168	47			113	29				
175	118	407	107	175	47			120	28				
182	120	421	99	182	45			127	21				

Примечания: см. табл. 4.9

Таблица 4.12. Изменение массы (*M*, мг) при культивировании взрослых особей *C. laminata*

№ моллюска																	
CI-13				CI-14				CI-15				CI-16				CI-17	
<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>
1	143	364	85	54	127	491	78	1	103	347	110	54	134	491	99	54	136
5	142	380	90	61	123	508	77	10	105	362	106	61	140	508	82	61	131
9	144	407	115	68	123	519	66	12	121	380	110	68	136	519	75	68	137
13	146	421	113	83	120	533	68	18	117	407	124	83	132			83	130
19	146	462	123	90	121	547	60	26	120			90	132			90	135
26	147	435	121	97	119	561	91	33	119			97	136			97	130
39	142	449	129	110	120	577	77	40	120			110	139			110	129
46	139	477	125	117	132	589	59	48	119			117	133			117	139
53	136	491	116	124	130	599	57	55	117			124	136			124	140
60	142	508	108	131	122	613	108	62	120			131	133			131	131
67	145	519	106	138	117	627	96	69	118			138	136			138	132
83	147	533	95	145	120	642	105	84	118			145	138			145	133

№ моллюска																	
CI-13				CI-14				CI-15				CI-16				CI-17	
<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>
89	152	547	72	152	122	656	63	91	125			152	137			152	143
96	142	561	68	161	120	670	44	98	116			161	137			161	144
109	137	577	90	169	127	676	56	111	118			169	139			169	136
116	140	589	76	176	124	689	52	118	121			176	140			176	137
123	140	599	75	183	123	704	93	125	119			183	144			183	142
130	144	613	76	190	124	718	47	132	121			190	141			190	136
137	133	627	95	200	123	733	70	139	116			200	139			200	134
144	139	642	86	208	118	748	100	146	115			208	138			208	140
151	138	656	77	217	116	760	90	153	119			217	137			217	134
161	132	670	64	230	114	775	48	165	123			230	135			230	137
168	131	676	80	246	112	789	90	172	116			246	137			246	132
175	135	689	81	258	114	802	85	180	111			258	138			258	138
182	133	704	80	272	112	817	84	186	116			272	137			272	137
189	138	718	59	286	113	833	92	195	118			286	135			286	135
197	143	733	84	300	105	846	52	202	110			300	134			300	132
208	136	748	88	307	113	859	48	211	119			307	133			307	132
217	135	760	89	326	92			218	116			326	129				
230	136	775	82	347	82			223	114			347	128				
246	150	789	81	364	98			237	113			364	131				
258	130	802	86	380	90			252	112			380	130				
272	110	817	98	407	114			265	112								
286	103	833	104	421	110			279	104								
293	101	846	78	435	118			293	112								
307	115	859	56	449	117			307	112								
326	96			431	79			326	101								

К условиям культивирования не смогло акклимироваться и погибло в течение первых 3-х недель 8 экземпляров (40.0%) *M. ventricosa* и 2 экземпляра (10.5%) *C. laminata*. Еще 2 ювенильных особи (№ CI-11 и CI-12) *C. laminata* погибли в течение 2 и 5 мес. соответственно, при этом масса этих особей постоянно уменьшалась, а число оборотов раковины не изменялось. Оставшиеся моллюски (12 особей *M. ventricosa* и 15 особей *C. laminata*) прошли акклимацию и прожили в культуре от 8 до 28 мес.

Кривые роста отдельных особей в целом схожи для обоих видов. По характеру роста в ювенильный период можно выделить 2 группы моллюсков:

1. Рост идет более или менее равномерно с незначительными колебаниями и прекращается в период между образованием последнего оборота раковины и формированием устьевой скульптуры (все ювенильные моллюски *M. ventricosa*, № Mv-1-Mv-4, рис. 4.19; *C. laminata* - особи № Cl-1, Cl-2, Cl-5 - Cl-9).

2. Моллюски *C. laminata* (особи № Cl-3, Cl-4, Cl-10). Масса этих моллюсков достигает максимума в ювенильный период и затем либо стабилизируется, либо уменьшается. Эти особи обычно не достигают размеров, характерных для взрослых животных, хотя они остаются живыми значительный период времени и число оборотов раковины у них, как правило, увеличивается.

Во взрослый период, после завершения формирования устьевой скульптуры масса моллюсков постоянно уменьшается. На фоне общей тенденции к уменьшению могут наблюдаться чередование локальных периодов увеличения и уменьшения массы. Таким образом, рост *C. laminata* и *M. ventricosa* относится к конечному типу роста.

Удельная скорость роста колеблется у всех особей обоих видов с примерно одинаковым периодом, независимо возраста моллюсков. Величина периода колебаний удельной скорости роста составляет в среднем для *M. ventricosa*  $7.6 \pm 0.1$  нед. (пределы варьирования - от 7.3 до 7.8 нед.), для *C. laminata* -  $7.7 \pm 0.1$  нед. (пределы варьирования - от 7.2 до 8.4 нед.).

#### Особенности роста моллюсков рода *Trichia*

Исследованы 2 вида рода *Trichia*: *T. concinna* (популяция р-на пос. Умба, Мурманская обл.) и *T. hispida* (популяция р-на г. Икша, Московская обл.).

К условиям культивирования акклимировались практически все моллюски рода. Их время жизни в культуре составило для *T. concinna* (24 особи) - от 12 нед. ( $\approx 3$  мес.) до 72 нед ( $\approx 16.5$  мес.); для *T. hispida* (4 особи) - от 15 нед. ( $\approx 3.5$  мес.) до 42 нед ( $\approx 9.5$  мес.). Данные по изменению массы моллюсков рода *Trichia* приведены в табл. 4.13 и 4.14.

В случае *T. hispida* все 4 особи были уже взрослыми в начале культивирования. Изменение массы этих моллюсков имеет общую тенденцию к

уменьшению. При этом ее величина может значительно колебаться.

Таблица 4.13. Изменение массы (мг) при культивировании отдельных особей *T. concinna*

<i>t</i>	Tc-1	Tc-2	Tc-3	Tc-4	Tc-5	Tc-6	Tc-7	Tc-8	Tc-9	Tc-10	Tc-11	Tc-12
0	25	11	-	-	23	-	4	17	37	11	-	9
1	20	10	-	-	18	-	4	13	37	10	-	6
2	25	15	23	34	26	8	5	20	39	12	13	7
3	-	-	-	39	-	-	-	-	44	12	14	10
4	31	14	31	38	26	12	6	23	43	11	13	10
5	34	14	33	40	25	13	6	31	47	11	13	13
6	38	13	29	43	26	11	8	27	44	13	14	14
7	41	15	34	41	34	14	7	26	48	14	16	14
8	45	17	36	-	36	16	9	27	44	-	-	13
10	44	18	38	49	42	19	10	34	55	14	16	17
11	42	22	39	46	45	20	11	36	53	14	17	18
12	40	24	41	40	49	21	9	34	51	17	19	-
13	-	-	-	51	-	-	-	-	-	16	19	18
14	51	25	46	54	50	23	10	37	46	-	-	17
15	49	25	45	55	50	23	10	38	57	14	18	20
16	51	29	47	57	54	24	11	41	51	16	19	21
17	54	32	48	56	53	26	13	43	53	18	18	21
18	54	31	45	58	57	27	14	42	54	16	17	19
19	56	36	48	58	56	26	14	44	52	19	17	21
20	61	38	54	-	60	27	15	44	51	17	18	-
21	55	38	50	66	63	34	19	48	-	20	20	22
22	61	40	54	65	65	31	22	51	62	19	19	26
23	56	42	54	69	70	32	20	54	56	17	20	24
24	63	43	53	65	67	30	21	53	57	20	20	28
25	61	40	55	60	71	36	19	50	61	19	22	27
26	57	41	50	60	64	41	22	53	54	17	20	26
27	-	-	-	64	-	-	-	-	54	19	18	27
28	60	43	54	59	76	42	24	47	61	-	-	26
29	59	41	50	-	73	41	24	49	62	22	21	-
30	-	-	-	59	-	-	-	-	59	20	18	27
31	61	43	55	-	65	36	24	43	54	16	19	27
33	60	39	56	58	79	36	26	30	50	18	18	31
35	45	47	62	58	70	39	30	36	53	19	20	28
37	31	41	59	57	69	47	31	25	54	14	20	26
39	28	47	58	54	68	43	31	25	-	-	-	-
40	29	46	55	54	71	43	32	23	49	15	16	32
42	44	45	60	58	71	47	36	32	56	22	16	38
45	28	52	63	55	73	48	42	35	65	17	14	52



Примечания:  $t$ , нед. - относительный возраст (за 0 принята дата 11.08.2004 г.)  
 Таблица 4.14. Изменение массы (мг) при культивировании отдельных особей *T. hispida*

$t$	Номер моллюска			
	Th-1	Th-2	Th-3	Th-4
0	34	60	49	39
4	36	60	58	46
8	28	57	65	-
11	33	60	62	45
17	32	54	62	40
25	34	60	58	42
32	36	-	63	43
39	38	61	50	44
47	44	64	46	43
55	45	46	46	48
62	44	42	45	49
69	45	52	42	51
84	48	55	67	50
91	51	53	53	49
102	52	61	61	40
111	48	61	49	
118	50	56		
125	50	52		
132	49	49		
139	51	45		
146	48	59		
151	-	55		
160	45	44		
168	50	40		
175	48	49		
182	51	40		
189	42	34		
194	40	-		
202	36	36		
210	32	27		
216	31	56		
236	20	30		
245	38	59		
257	22	29		
278	23			
292	17			

Примечания:  $t$ , нед. - относительный возраст (за 0 принята дата 30.07.2004)

г.)

Для *T. concinna* можно выделить 2 группы:

1. Моллюски с конечным типом роста и постоянно растущие моллюски, погибшие до достижения максимальной массы тела (особи № Тс-1 - Тс-9, Тс-12, Тс-14, Тс-22). Максимальная масса этих моллюсков варьирует от 40 до 80 мг. После достижения максимальной массы могут наблюдаться периоды резкого уменьшения размеров моллюсков. Длительность таких периодов варьирует от 2 до 10 нед., после чего масса животных начинает снова увеличиваться таким образом, что, в конце концов, ее значения ложатся на продолжение кривой, по которой рост шел до периода уменьшения массы (так называемый, компенсаторный рост). В основном особи этой группы доживают до 50-70 нед. культивирования, хотя некоторые погибают раньше - на 21 нед. (Тс-14) и на 18 нед. (Тс-22).

2. Моллюски, рост которых в культуре не происходит, хотя они могут оставаться живыми довольно длительное время (особи № Тс-10, Тс-11, Тс-13, Тс-14 Тс-14 - Тс-21, Тс-23, Тс-24). Масса тела этих животных, как правило, остается постоянной и варьирует от 4 до 35 мг. У некоторых наблюдается постоянное уменьшение массы тела (Тс-13, Тс-15, Тс-17). Продолжительность жизни животных этой группы в культуре варьирует от 12 до 50 нед.

Удельная скорость роста колеблется у всех исследованных особей обоих видов. Период колебаний у разных видов, однако, различен. Для *T. hispida* его величина составляет в среднем  $5.2 \pm 0.2$  нед. (пределы варьирования - от 5.0 до 5.5 нед.). Для *T. concinna* -  $7.9 \pm 0.1$  нед. (пределы варьирования - от 7.4 до 8.3 нед.).

#### Особенности роста моллюсков рода *Bradybaena*

Исследованы 2 вида рода *Bradybaena*: *B. fruticum* (популяция р-на г. Икша, Московская обл.) и *B. schrencki* (популяция г. Петрозаводска, Карелия).

К условиям культивирования не смогло акклиматизироваться и погибло в течение первых 7-и недель 17 экземпляров (53.1%) *B. fruticum* и 1 экземпляр

(12.5%) *B. schrencki*. Оставшиеся моллюски (15 особей *B. fruticum* и 7 особей *B. schrencki*) прошли акклимацию и прожили в культуре 5-28 мес. и 7-13 мес. соответственно. Следует отметить, что столь небольшая продолжительность жизни в культуре *B. schrencki*, скорее всего, связана с увеличением летних температур 2005 г. до значений, превышающих в отдельные дни 30°C. Такая температура, по-видимому, оказалась критической для этого северного вида.

Данные по изменению массы моллюсков рода *Bradybaena* приведены в табл. 4.15 и 4.16.

Большинство моллюсков постоянно растут и не достигают максимальной массы к моменту гибели. Для *B. fruticum* лишь одна особь (№ Vf-1) демонстрирует конечный тип роста. Максимальную массу (1100 мг) этот моллюск достигает к 90 нед. культивирования. После этого наблюдается общая тенденция к снижению массы, к моменту гибели (123 нед.) достигающей значения 530 мг. Для *B. schrencki* конечный тип роста демонстрирует особь № Vs-3, которая, по-видимому, была уже взрослой в момент отлова. За время культивирования (38 нед.) ее масса снизилась с 1560 мг до 900 мг.

Некоторые особи *B. fruticum* практически не растут в культуре, хотя они могут оставаться живыми довольно длительное время - до 64 нед. (особи № Vf-5 - Vf-10).

Несмотря на то, что основная масса исследованных моллюсков рода *Bradybaena* не закончила рост к моменту гибели, вывод о бесконечном типе их роста, однако, представляется преждевременным.

Скорее всего, условия жизни в культуре не позволили им достигнуть максимальной массы, поскольку, во-первых, продолжительность жизни этих видов по данным литературы (Шилейко, 1978) составляет около 5 лет, т.е. значительно больше, чем продолжительность жизни в культуре, и, во-вторых, одна особь *B. fruticum*, прожившая наиболее долго, и одна особь *B. schrencki*, которая была взрослой в момент отлова, демонстрируют типичные характеристики роста конечного типа. Все это позволяет говорить о том, что,

по-видимому, оба вида принадлежат к животным с конечным типом роста.

Таблица 4.15. Изменение массы (мг) при культивировании отдельных особей *B. fruticum*

<i>t</i>	Bf-1	Bf-2	Bf-3	Bf-4	Bf-5	Bf-6	Bf-7	Bf-8	Bf-9	Bf-10	Bf-11	Bf-12	Bf-13	Bf-14	Bf-15
0	28	25	41	33	34	38	55	74	58	26	12	53	41	46	61
1	27	34	70	43	46	45	68	87	63	28	16	68	46	61	126
2	34	42	93	47	44	44	76	84	86	29	14	70	39	77	145
3	50	30	82	44	50	40	73	81	74	28	15	64	43	66	150
4	55	59	118	65	46	51	143	128	113	35	13	80	60	78	165
5	60	76	-	-	52	49	164	138	-	32	12	86	48	86	152
6	66	87	151	69	45	66	193	142	132	34	9,5	85	60	85	171
7	62	101	196	88	45	69	233	142	147	42	8	78	59	93	187
8	84	113	160	84	46	94	226	162	123	43	7	77	63	88	202
9	85	126	249	93	45	78	216	170	150	36	7,5	80	61	96	220
10	-	-	197	75	44	71	223	149	126	37	6,5	82	60	84	-
12	91	135	233	93	45	93	209	150	133	41	6,5	124	67	137	206
13	116	154	186	93	55	90	225	160	123	39	6	111	69	123	186
14	101	155	251	83	44	85	203	145	144	39	5,5	93	63	118	171
15	123	168	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	201
16	150	157	204	93	43	76	218	131	134	45	6	85	75	91	147
17	141	160	255	111	44	91	280	182	141	50	5,5	123	82	139	132
18	165	176	230	101	50	98	260	187	135	50	6	102	80	137	76
19	136	190	239	101	40	100	270	170	139	46	4	102	71	141	
20	142	202	255	101	41	68	285	180	159	44	6	111	72	110	
21	147	187	300	107	44	115	280	163	154	47	4,5	119	74		
22	-	-	248	118	-	-	-	-	166	-	-	-	-		
23	146	226	280	101	42	108	290	180	158	59	4	133	75		
24	177	233	260	104	43	104	340	176	172	49	4,5	129	74		
25	154	193	270	102	44	104	300	171	163	54	6,5	143			
26	166	201	260	113	41	91	300	154	170	48	5,5	121			
27	161	201	290	108	43	127	290	157	164	52	4,5				
28	157	203	-	110	46	113	290	156	-	51	3,5				
29	152	196	275	-	42	112	290	143	154	54	4				
30	-	-	280	119	40	129	300	153	173	54	4,5				
31	152	187	270	115	-	121	320	-	149	-					
32	151	188	280	-	45	129	300	170	154	53					
34	-	-	-	106	39	94	270	160	-	45					
35	159	229	232	104	-	-	-	-	155	78					
36	190	290	340	121	46	136	380	209	-	73					
38	189	310	350	124	44	113	380	181	136						
40	204	320	370	163	46	143	450	229							
42	202	360	430	161	45	140	430	213							

$t$	Bf-1	Bf-2	Bf-3	Bf-4	Bf-5	Bf-6	Bf-7	Bf-8	Bf-9	Bf-10	Bf-11	Bf-12	Bf-13	Bf-14	Bf-15
44	238	410	430	197	42	146	450	230							
47	300	370	510	189	48	162	470	224							
50	400	430	580	178	49	178	540	280							
52	350	530	670	215	47	195									
54	510	630	700	260	50	190									
58	550	600	690	320	53	178									
60	590	570	670	300	54	170									
62	640	510	700	380	54	131									
63	630	540	630	320	59	156									
64	610	530	700	410	52	154									
68	700	580	750	380											
70	570	550	690	360											
73	670	570	660	360											
74	730	630	720	370											
76	710	610	680	370											
78	710	600	690	350											
80	680	680	780	400											
82	580	670	780	410											
84	600	700	800	430											
86	870	690	840	460											
88	800	830	830	490											
90	1100	920	1120												
92	970	940	1240												
94	840	750	1160												
96	920	900	980												
97	990	970	1190												
98	960	840	1110												
101	670														
103	850														
105	630														
107	780														
109	970														
111	840														
113	790														
115	830														
117	770														
119	700														
121	630														
123	530														

Примечания:  $t$  - относительный возраст (за 0 принята дата наиболее раннего взвешивания - 29.07.2004 г.).

Таблица 4.16. Изменение массы (мг) при культивировании отдельных особей *B. schrencki* ( $t$ , нед. - возраст; за 0 принята дата 21.10.2004 г.)

$t$	Bs-1	Bs-2	Bs-3	Bs-4	Bs-5	Bs-6	Bs-7
0	68	60	1240	520	108	101	22
1	91	74	1560	630	128	107	28
2	88	77	1370	560	104	120	31
3	-	-	1560	500	-	-	-
4	71	89	1430	580	138	174	34
5	81	98	1440	540	138	223	37
6	98	90	1360	610	150	221	38
7	107	77	1400	650	169	232	45
8	102	91	1340	550	172	250	50
9	139	88	1200	630	185	255	51
10	141	-	-	-	208		58
11	176	103	1500	620	165	255	74
12	195	110	1370	540	218	285	76
13	190	114	1300	550	228	250	69
14	178	104	1340	530	241	260	75
15	193	98	1320	670	255	247	68
16	-	80	1330	640	280	255	81
17	184	80	1380	660	-	270	-
18	217	127	-	-	305	260	82
19	190	133	1350	920	330	300	91
20	240	134	1400	740	270	290	83
22	340	113	1310	690	410	320	80
24	300	174	1300	950	470	410	117
26	350	145	1360	940	470	430	132
28	340	146	1420	1090	430	470	148
30	350	159	1350	1000	460	530	205
32	400	140	1250	610	135		
35	500	225	1080				
38	510	241	900				
40	500	232					
42	600						
46	610						
48	630						
50	700						
52	540						
54	490						
56	810						
58	1100						

Таблица 4.17. Периоды колебаний удельной скорости роста ( $T$ ) и максимальная продолжительность жизни в культуре ( $T_{\max}$ ) у разных видов брюхоногих моллюсков

Вид	$T$ , нед	$T_{\max}$ , нед
<i>D. agreste</i>	$5.2 \pm 0.1$	33
<i>T. hispida</i>	$5.2 \pm 0.2$	42
<i>D. reticulatum.</i>	$5.3 \pm 0.1$	45
<i>L. stagnalis</i>	$6.5 \pm 0.1$	95
<i>M. ventricosa</i>	$7.6 \pm 0.1$	123
<i>C. laminata</i>	$7.7 \pm 0.1$	123
<i>T. concinna</i>	$7.9 \pm 0.1$	81
<i>B. schrencki</i>	$8.1 \pm 0.1$	58*
<i>B. fruticum</i>	$8.2 \pm 0.1$	123

Примечание: \* - продолжительность жизни *B. schrencki* сильно занижена, в связи с тем, что моллюски этого вида погибли из-за повышенной температуры летом 2005 г.

Удельная скорость роста колеблется у всех исследованных особей обоих видов (рис. 4.25 и 4.26). Период колебаний приблизительно постоянен и составляет в среднем для *B. fruticum*  $8.2 \pm 0.1$  нед. (пределы варьирования - от 7.9 до 8.4 нед.). Для *B. schrencki* -  $8.1 \pm 0.1$  нед. (пределы варьирования - от 7.8 до 8.7 нед.).

#### Общие закономерности роста наземных гастропод

Характер кривых роста настолько различен для разных видов гастропод, что создается впечатление об их видоспецифичности. Тем не менее, можно отметить некоторые закономерности роста, общие для всех видов.

Все исследованные виды наземных улиток отряда Stylommatophora можно отнести к видам с конечным типом роста, то есть после периода нарастания массы (часто прерываемого периодами ее стабилизации или уменьшения) достигается максимум размеров животных с последующим их снижением.

Удельная скорость роста на ранних этапах культивирования часто имеет тенденцию к увеличению, что, по-видимому, связано с первоначальной акклимацией моллюсков к изменившимся условиям среды. Однако затем в подавляющем большинстве случаев среднее значение этого параметра

постоянно уменьшается.

Для удельной скорости роста, независимо от вида кривой роста, наблюдаются значительные колебания. В фазе увеличения массы эти колебания носят затухающий характер. После достижения максимальных размеров животными амплитуда колебаний может увеличиваться, оставаться постоянной или уменьшаться. При этом период колебаний у отдельных особей остается относительно постоянным в течение всего периода культивирования и варьирование его величины в пределах одного вида незначительно.

Данные о периодах колебаний удельной скорости роста для исследованных видов брюхоногих моллюсков (включая водных *L. stagnalis*) приведены в табл. 4.17. В эту же таблицу включены данные о максимальной продолжительности жизни видов в культуре. Обращает на себя внимание, что логарифмы этих двух параметров положительно коррелируют между собой ( $r^2 = 0.89 \pm 0.17$ ;  $n = 9$ ;  $p < 0.01$ ).

#### **4.1.5. Взаимозависимость между энергетическим обменом и массой у брюхоногих моллюсков**

Считается общепринятым, что зависимость между скоростью энергетического обмена и массой тела животных описывается аллометрическим (степенным) уравнением (4.1). Тем не менее, в разделе 4.1.3 было показано, что, строго говоря, согласно критерию нелинейности, такое уравнение не всегда применимо для описания взаимозависимости скорости потребления кислорода и массы тела в процессе индивидуального развития (по крайней мере, у одного вида - *L. stagnalis*).

С другой стороны, аллометрическое уравнение, как правило, хорошо аппроксимирует зависимость между скоростью метаболизма и массой тела для суммарных данных, полученных на разных животных в пределах одной популяции. Однако это правило, по-видимому, выполняется только в тех случаях, когда масса животных постоянно увеличивается. Для животных с хорошо выраженным конечным типом роста, например, *D. reticulatum*, оно не

применимо. Для тех популяций, у которых зависимость скорости потребления кислорода от массы близка к аллометрической, появляется возможность проводить сравнительные исследования скорости метаболизма в различных вариантах: для животных одной популяции в зависимости от их физиологического состояния или условий среды или межпопуляционные сравнения.

В данном разделе представлены результаты сравнения аллометрических коэффициентов зависимости скорости потребления кислорода от массы тела у брюхоногих моллюсков. Если коэффициенты  $k$  имеют разные значения, то сравнительный анализ проводится непосредственно по значениям скорости потребления кислорода, и необходимо указывать диапазон масс, при котором проводится сравнение. Если коэффициенты  $k$  равны, то сравнение можно проводить по значениям коэффициента  $a$ , т.к. в этом и только в этом случае коэффициенты  $a$  будут иметь одинаковую размерность.

#### Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у *Deroceras reticulatum*

Скорость потребления кислорода измеряли у популяции моллюсков *D. reticulatum* из окрестностей г. Икша (Московская обл.).

Расчеты показывают, что зависимость между скоростью потребления кислорода и массой тела у этого вида моллюсков не может быть аппроксимирована единым аллометрическим уравнением (4.1) с достоверностью  $p < 0.001$  (рис. 4.12).

Это на наш взгляд связано с особенностями жизненного цикла и роста *D. reticulatum*.

Из литературных данных известно (Лихарев, Виктор, 1980), что продолжительность жизни этого вида в природных популяциях составляет менее 1 года. При этом наблюдаются два периода размножения: весенний (апрель-май) и осенний (конец августа - октябрь). Таким образом, собранные нами в середине июня 2004 г. слизи принадлежат к двум генерациям:

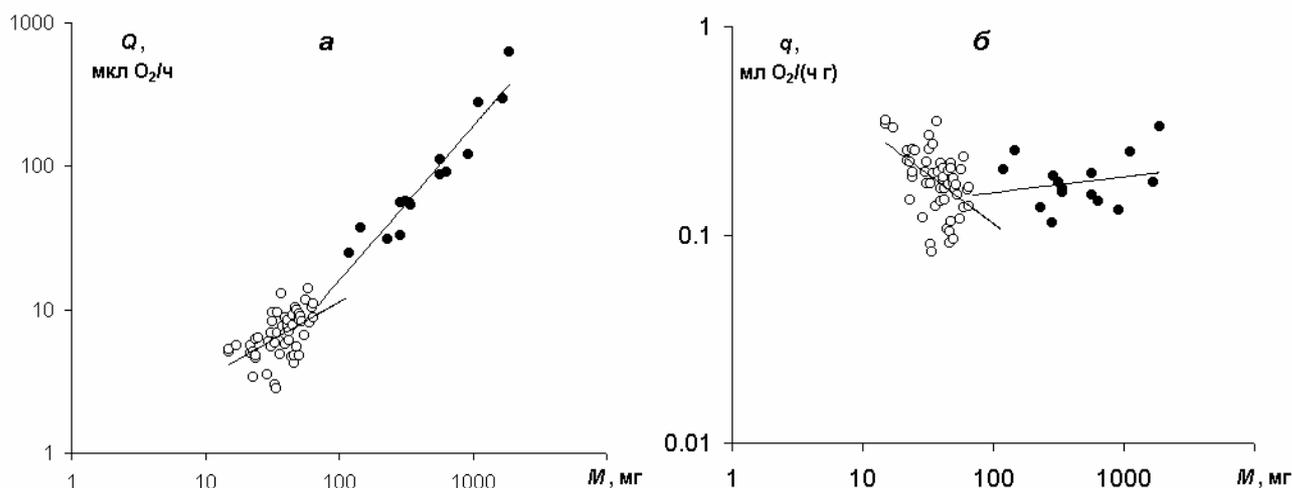


Рисунок 4.12. Зависимость скорости (а) и интенсивности (б) потребления кислорода от массы тела у *D. reticulatum*. Белые кружки - моллюски с массой тела до 100 мг, черные кружки - моллюски большего размера. Линии - аппроксимация аллометрической зависимостью (4.1). Шкала логарифмическая

моллюски, вылупившиеся весной текущего года, и моллюски прошлого года, пережившие зимний период. Динамика нарастания массы *D. reticulatum* (см. раздел 4.1.4) позволяет предположить, что масса слизней генерации текущего года не должна превышать 100 мг. В связи с этим мы разбили всех исследованных животных на 2 группы: с массой до и более 100 мг. Данные, полученные для каждой из групп, хорошо аппроксимируются уравнением (4.1) со следующими коэффициентами (рис. 4.27):

для моллюсков массой менее 100 мг -

$$Q = (0.985 \pm 0.404) M^{(0.530 \pm 0.113)},$$

$$q = (0.985 \pm 0.404) M^{(-0.470 \pm 0.113)}, (n = 55);$$

для моллюсков массой более 100 мг -

$$Q = (0.113 \pm 0.064) M^{(1.076 \pm 0.092)},$$

$$q = (0.113 \pm 0.064) M^{(0.078 \pm 0.092)}, (n = 15);$$

где  $M$ , мг - масса тела;  $Q$ , мкл  $O_2$ /ч - скорость потребления кислорода при  $20^\circ C$ ;  $q$ , мкл  $O_2$ /(ч·мг) - интенсивность потребления кислорода при  $20^\circ C$ ;  $n$  - число измерений.

Различия между степенными коэффициентами  $k$  для моллюсков разного

размера достоверны  $p < 0.001$

Обращает на себя внимание, что для животных с массой более 100 мг скорость потребления кислорода можно считать пропорциональной массе тела ( $k \approx 1$ ), а интенсивность потребления кислорода по существу не зависит от массы ( $k \approx 0$ ). Это на наш взгляд можно объяснить следующим образом. В разделе 4.1.4 было показано, что *D. reticulatum* принадлежит к видам с выраженным конечным типом роста. Если судить по данным, полученным в лабораторных условиях, перезимовавшие слизни природной популяции к июню следующего года должны уже пройти возраст достижения максимальных размеров и вступить в фазу старения с более или менее резким уменьшением массы тела. При этом животные с большей массой тела могут оказаться моложе животных меньшего размера. В то же время, если скорость потребления кислорода у *D. reticulatum* изменяется с возрастом так же, как и у других животных (например, *L. stagnalis*; см. раздел 4.1.3), то в период старения интенсивность потребления кислорода изменяется незначительно и не должна коррелировать с изменением массы.

Сравнительная оценка зависимости скорости потребления кислорода от массы тела для популяций из разных климатических зон

Широтная зависимость метаболических процессов у пойкилотермных животных служит важной характеристикой адаптационных возможностей этих организмов. Обнаруженная П.Е. Шоландером и коллегами (Scholander *et al.*, 1953) температурная компенсация дыхания у ракообразных и рыб, обитающих в полярных и умеренных широтах, является одной из основных метаболических адаптаций, позволяющих этим животным обеспечивать эффективное энергообеспечение при низких температурах среды. Для изучения температурной компенсации метаболизма большое значение имеет сравнение потребления кислорода у одних и тех же видов, обитающих в разных условиях, в частности, в умеренных и северных широтах. Было проведено сравнение скорости потребления кислорода для 3 климатических зон:

Таблица 4.18. Аллометрические коэффициенты уравнений (4.1) зависимости стандартного обмена от массы тела для разных видов и популяций брюхоногих моллюсков

Вид	Место обитания	$n$	$k$	$a$ , мкл $O_2/мг^k$
<i>A. subfuscus</i>	Зона смешанных лесов	82	0.861±0.018	0.287±0.003
	Зона хвойных лесов	150		0.440±0.003
<i>A. fasciatus</i>	Зона смешанных лесов	43	0.811±0.041	0.354±0.003
	Зона хвойных лесов	13		0.712±0.012
<i>D. agreste</i>	Зона смешанных лесов	62	0.906±0.028	0.276±0.038
	Зона хвойных лесов	45		
<i>L. auricularia</i>	Зона смешанных лесов	29	0.667±0.034	0.531±0.005
	Зона хвойных лесов	71		0.690±0.004
	Лесотундра	14		

Примечание: если для разных популяций одного вида указаны различные значения коэффициентов  $a$ , то эти различия достоверны ( $p < 0.001$ ).  $n$  - число особей

1. Зона смешанных лесов (окрестности г. Икша, Дмитровский р-н Московской обл.);
2. Зона хвойных лесов (окрестности пос. Умба, Терский р-н Мурманской обл.);
3. Лесотундра (окрестности пос. Чапома, Терский р-н Мурманской обл.).

Исследованы следующие виды брюхоногих моллюсков: *Lymnaea auricularia*; *Arion subfuscus*, *A. fasciatus*, и *Deroceras agreste*.

Коэффициенты аллометрических уравнений (4.1) приведены в табл. 4.18.

При сравнении скорости потребления кислорода, прежде всего, было показано, что коэффициенты  $k$  аллометрического уравнения (4.1) достоверно не отличаются для сравниваемых популяций в пределах одного вида.

Таким образом, сравнение коэффициентов  $a$  для разных популяций одного вида правомочно, так как они имеют одинаковую размерность.

При сравнении сопоставимого стандартного обмена (коэффициента  $a$ ) для популяций *A. subfuscus* из Московской обл. и Мурманской обл. были выявлены достоверные различия ( $p < 0.001$ ) (рис. 4.13а; табл. 4.18).

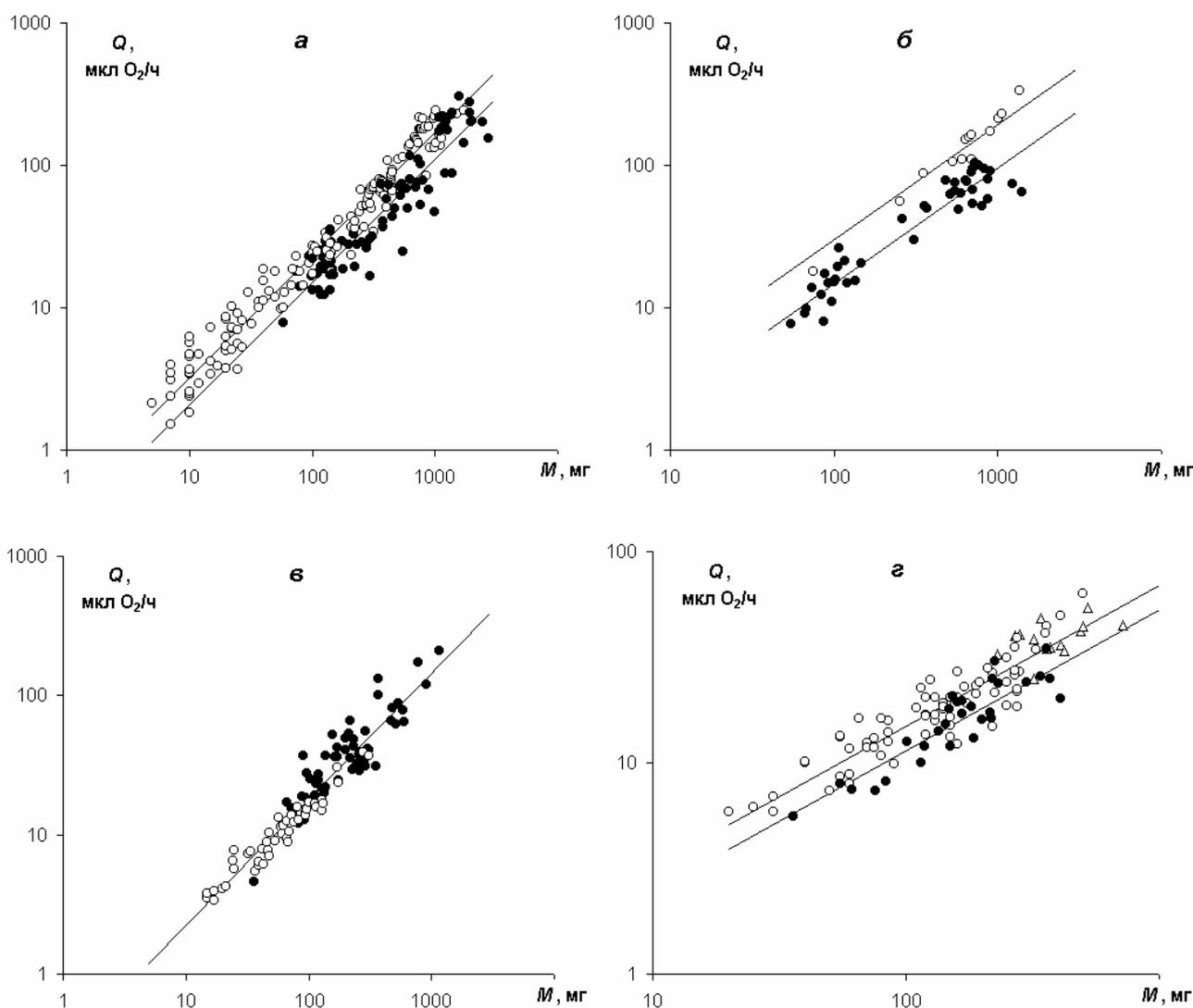


Рисунок 4.13. Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у популяций разных климатических зон. *а* - *A. subfuscus*, *б* - *A. fasciatus*, *в* - *D. agreste*, *г* - *L. auricularia*. Белые кружки - зона хвойных лесов (Заполярье), черные кружки - зона смешанных лесов (умеренная зона), треугольники - лесотундра (Заполярье). Линии - аппроксимация аллометрической зависимостью (4.1). Шкала логарифмическая

Стандартный обмен у моллюсков, обитающих в Заполярье, выше, чем у животных умеренной зоны.

Отношение коэффициента  $a$  для популяции этого вида из заполярья к соответствующей величине для животных из Подмосковья составляет 1.53.

Сходные различия коэффициента  $a$  были получены также для двух популяций *A. fasciatus* (рис. 4.13б; табл. 4.18). Для моллюсков из Мурманской

обл. эта величина выше, чем из Московской обл. Выявленные различия достоверны ( $p < 0.001$ ). Отношение коэффициента  $a$  для популяции этого вида из заполярья к соответствующей величине для моллюсков умеренной зоны составляет 2.01.

Для заполярных популяций зоны хвойных лесов и лесотундры *L. auricularia* различия коэффициентов  $a$  недостоверны и, таким образом, обе популяции могут быть описаны аллометрическим уравнением с одними и теми же коэффициентами. Коэффициент  $a$  для популяции *L. auricularia* зоны смешанных лесов достоверно ниже ( $p < 0.001$ ), чем для заполярных популяций (рис. 4.13г; табл. 4.18).

Для популяций *D. agreste* из Мурманской и Московской обл. различия в величине коэффициента  $a$  не выявлены (рис. 4.13в; табл. 4.18).

Сравнительная оценка зависимости скорости потребления кислорода от массы у моллюсков рода *Littorina* при дыхании в водной и воздушной средах

Береговые улитки рода *Littorina* являются одним из основных компонентов экосистемы литорали северных морей. Несмотря на то, что они принадлежат к жаберным брюхоногим моллюскам (отряд *Mesogastropoda*), значительную часть времени они проводят в воздушной среде и способны потреблять как растворенный в воде кислород, так и кислород воздуха (McMahon, 1988).

Анализ механизмов регуляции потребления кислорода этими моллюсками в водной и воздушной среде представляет существенный интерес для понимания особенностей их биоэнергетики.

В этом разделе проведены данные сравнительного исследования скорости потребления кислорода в водной и воздушной средах, а также размерных параметров (общая масса тела, высота и диаметр раковины) для двух видов рода *Littorina*: *L. saxatilis* и *L. littorea*.

Аппроксимация данных аллометрическими зависимостями (4.1) свидетельствует о том, что коэффициенты этих зависимостей для любых пар измеренных параметров не отличаются у исследованных видов (табл. 4.19).

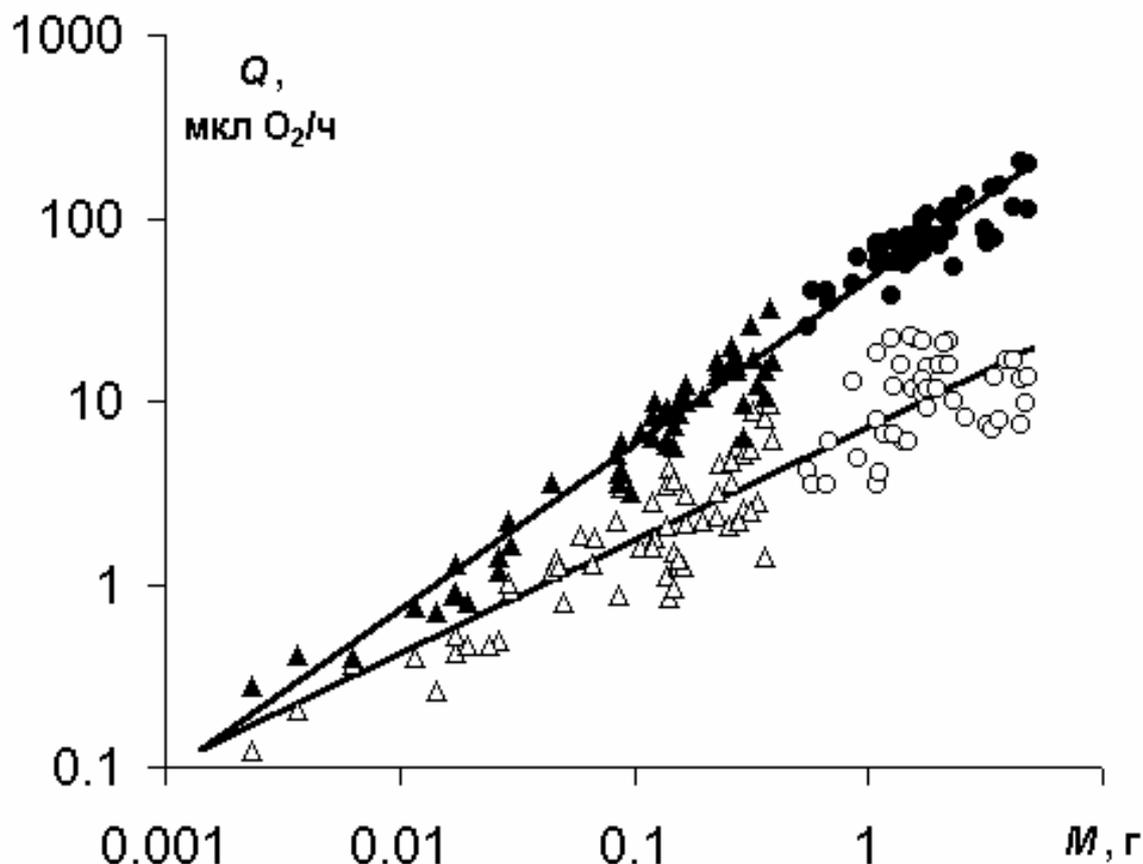


Рисунок 4.14. Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у моллюсков рода *Littorina*. Кружки - *L. littorea*, треугольники - *L. saxatilis*. Белые символы - скорость потребления кислорода в воде, черные - скорость потребления кислорода на воздухе. Линии - аппроксимация аллометрической зависимостью (4.1). Шкала логарифмическая

Таблица 4.19. Коэффициенты аллометрических (степенных) зависимостей (3.2 и 4.1) для различных измеренных параметров брюхоногих моллюсков рода *Littorina*

Зависимость	k	a	n
$Q_w(M)$	$0.621 \pm 0.028$	$7.19 \pm 0.42$	106
$Q_a(M)$	$0.902 \pm 0.016$	$45.67 \pm 1.47$	102
$Q_a(Q_w)$	$1.200 \pm 0.063$	$3.70 \pm 0.43$	92
$M(H)$	$2.863 \pm 0.028$	$0.00040 \pm 0.00002$	106
$D(H)$	$0.993 \pm 0.015$	$0.808 \pm 0.031$	106

Примечание:  $M$ , г - общая масса;  $H$ , мм - высота раковины;  $D$ , мм - диаметр раковины;  $Q_w$ , мкл  $O_2/ч$  - скорость потребления кислорода в водной среде;  $Q_a$ , мкл  $O_2/ч$  - скорость потребления кислорода в воздушной среде;  $n$  - число моллюсков. Коэффициенты для обоих видов рода *Littorina* одинаковы

Коэффициенты зависимости массы от высоты раковины сходны по значению с данными литературы (Алимов, Голиков, 1974). Отношение диаметра раковины к ее высоте составляет примерно 80% для обоих видов моллюсков и не зависит от размера моллюска (степенной коэффициент  $k \approx 1$ ).

Из рис. 4.14 видно, что скорость потребления кислорода литоринами в воздушной среде выше, чем в воде, по крайней мере, в пределах изученного диапазона масс. Разница уменьшается с уменьшением массы. Это связано с тем, что зависимость между скоростями потребления кислорода на воздухе и воде описывается аллометрическим уравнением со степенным коэффициентом  $k$ , отличным от 1 (табл. 4.19). Соответственно различаются и степенные коэффициенты зависимостей скорости потребления кислорода от массы в воздушной и водной средах. Изменение последовательности измерения скорости потребления кислорода (сначала на воздухе, затем - в воде, и наоборот) не влияет на значения аллометрических коэффициентов.

Более низкое значение коэффициента  $k = 0.455$  зависимости скорости потребления кислорода (в воде) от массы было получено для другой беломорской популяции *L. saxatilis* Е.С. Аракеловой и соавторами (2003). Тем не менее, полученные этими авторами величины скорости дыхания соответствует нашим данным. Разница находится в пределах случайных вариаций.

Причины наблюдаемых различий коэффициентов  $k$  для измерений, проведенных в воде и на воздухе, не совсем ясны. Некоторые авторы (Glazier, 2005) полагают, что близкие к 1 значения  $k$  связаны с активностью животных, т.к. такие значения обычно отмечаются для подвижных пелагических видов. Возможно, это верно и в нашем случае. Однако не исключены и другие объяснения: например, такое различие может быть связано с повышенным выделением слизи моллюсками, находящимися в воздушной среде, разной концентрацией кислорода в воде и воздухе, особенностями вентиляции жаберной системы в разных условиях и т.п.

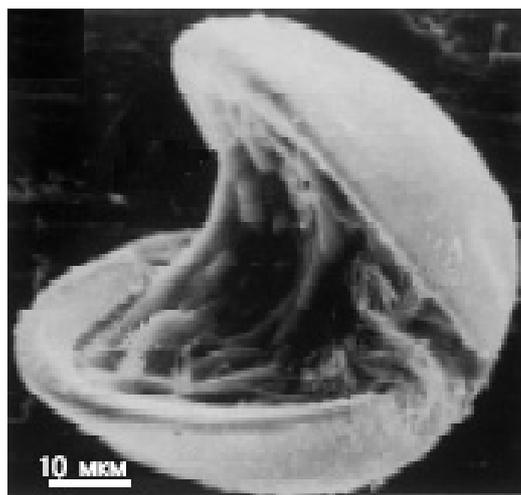


Рисунок 4.15. Глохий *M. margaritifera*. Сканирующая электронная микроскопия. Препарат и фото Л.П. Незлина

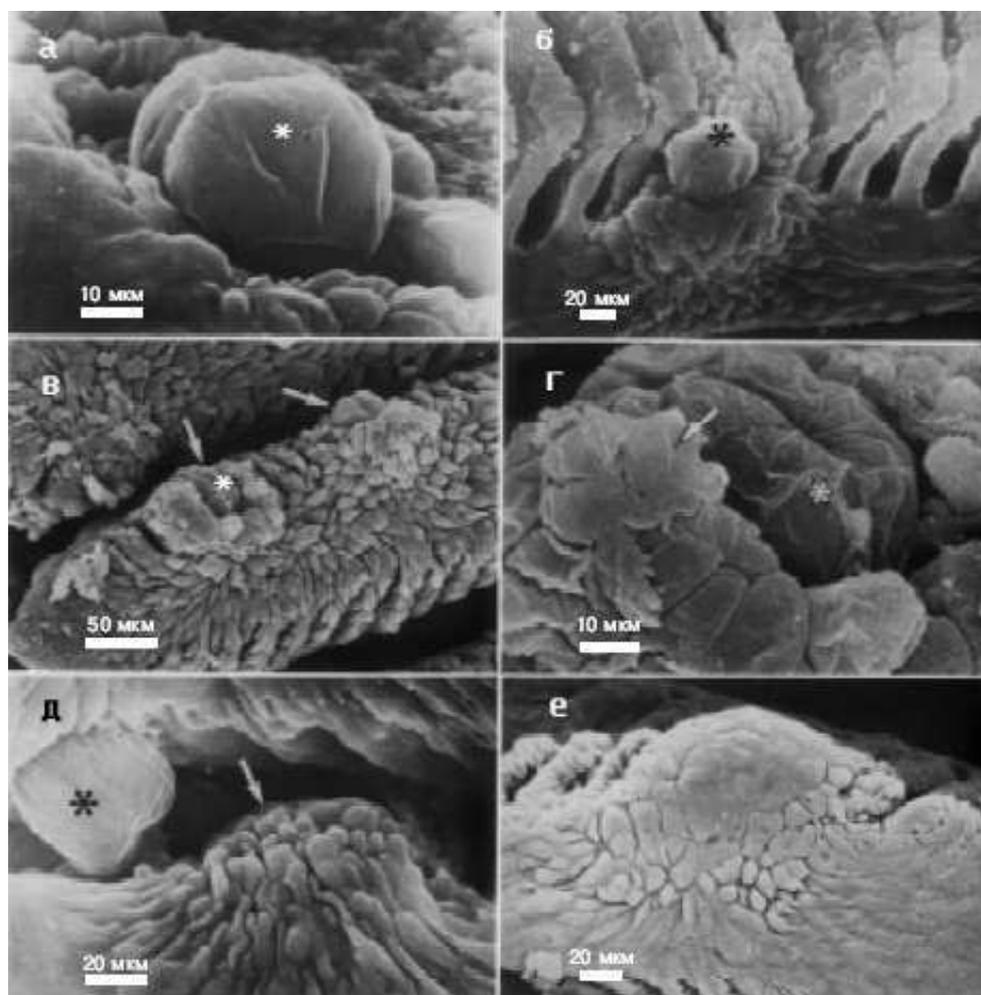


Рисунок 4.16. Последовательные стадии внедрения глохий *M. margaritifera* в жабры атлантического лосося (а-е). Звездочками отмечены внедряющиеся в жабры глохий; стрелками - формирующаяся эпителиальная капсула. е - полностью сформированная капсула (12 ч после инвазии). Сканирующая электронная микроскопия. Препараты и фото Л.П. Незлина

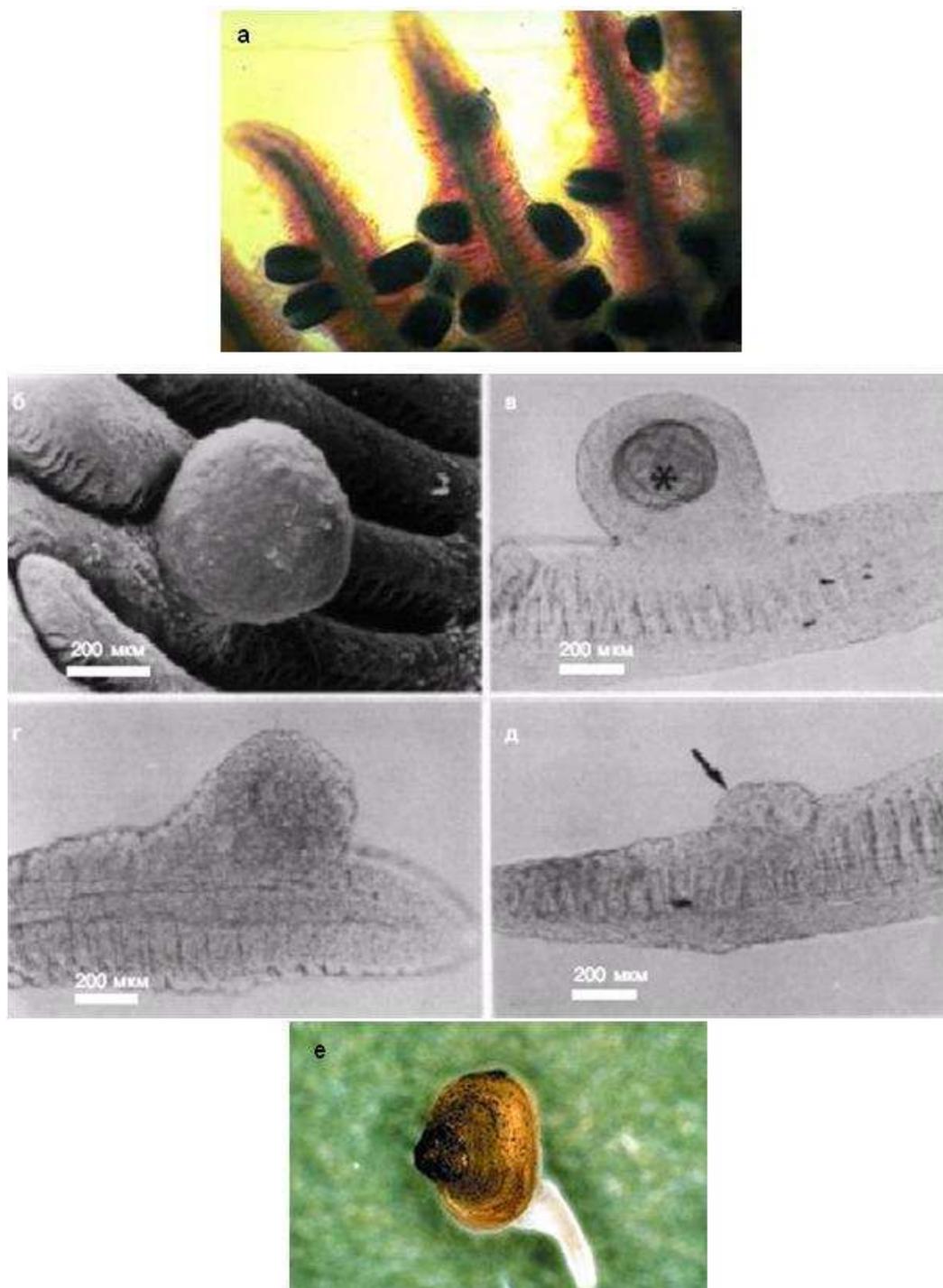


Рисунок 4.17. Этапы паразитического периода развития глохидиев *M. margaritifera*. *a* - Развивающиеся личинки в жабрах атлантического лосося (стадия 3). Тотальный препарат жабр, освещение глицерином; *б-д* - Паразитирующая личинка, прошедшая полный метаморфоз и готовая к выпадению (стадия 4). *б* - капсула с созревшим глохидием (сканирующая электронная микроскопия); *в* - зрелый глохидий; *г* - пустая капсула, покинутая глохидием; *д* - заживление жабр рыбы-хозяина после выхода глохидия (трансмиссионная микроскопия на полутонких срезах). *е* - Свободный ювенильный моллюск (стадия 5). (*б-д* - Препараты и фото Л.П. Незлина)

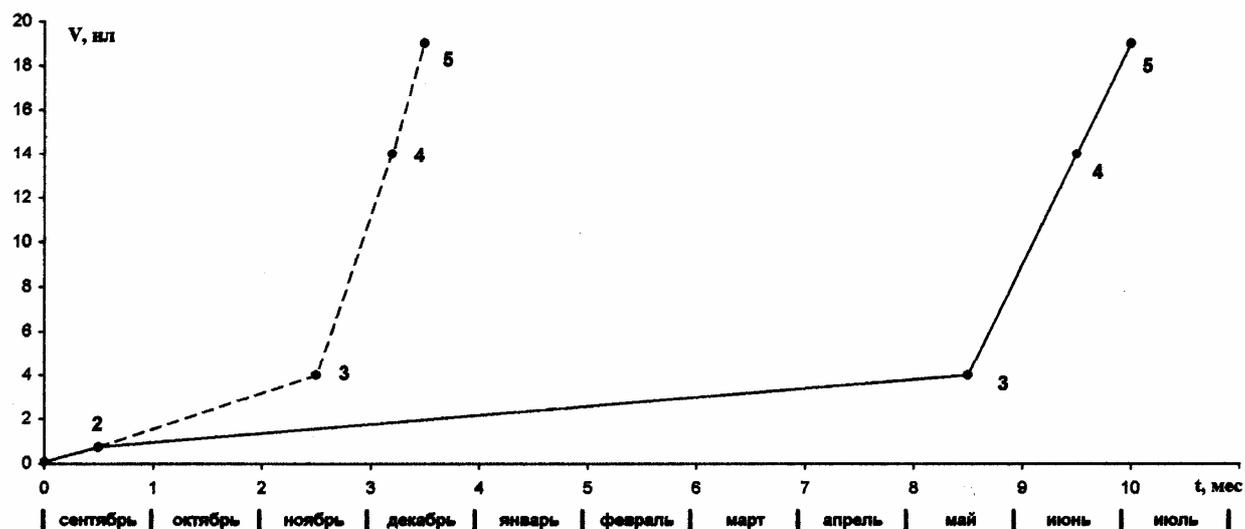


Рисунок 4.18. Рост личинок *M. margaritifera* в течение паразитического периода развития. По оси абсцисс - время после инвазии (мес.) и календарные месяцы. По оси ординат - средний объем гложидия (нл). Сплошная линия - содержание в условиях рыбоводного завода; пунктирная линия - содержание в лабораторных условиях. Цифрами обозначены стадии развития (см. табл. 3.1).

Таблица 4.20. Линейные размеры и объем гложидиев *M. margaritifera* в паразитический период развития

№ стадии	Условия рыбоводного завода		Лабораторные условия		n	L, мкм	H, мкм	B, мкм	V, нл
	t°C	t, мес.	t°C	t, мес.					
0-1	0	0	-	-	20	45±2	60±2	47±3	0.066
2	-1	0.5	-	-	15	98±2	150±3	97±3	0.75
3	-1	8.5	14	2.5	10	183±8	240±6	175±8	4.0
4	8	9.5	14	3.2	5	340±21	287±15	270±23	14
5	14	10	14	3.5	5	405±28	308±21	285±24	19

Примечание: Описание стадий развития см. табл. 3.1. Схема промеров аналогична схеме промеров для взрослых моллюсков (рис. 3.3). n - число измерений; L - длина; H - ширина; B - выпуклость; V - объем; t° - средняя температура за период от предыдущей до текущей стадии развития; t - время после инвазии

## 4.2. Рост и энергетический обмен у двустворчатых моллюсков

### 4.2.1. Рост паразитирующих личинок (глохидиев) *Margaritifera margaritifera*

Обыкновенная жемчужница *M. margaritifera*, как и все моллюски надсемейства Unionacea, имеют довольно сложный жизненный цикл.

Зародышевое развитие проходит в жабрах самок, в результате которого формируются личинки - глохидии. Глохидии выметываются через выводящий сифон в реку, после чего они внедряются в жабры рыб, где проходят метаморфоз, превращаясь в ювенильных моллюсков, покидают жабры и переходят к свободному образу жизни на дне реки. По данным литературы характерной особенностью жемчужниц является отсутствие роста в зародышевый период развития (Вауер, 1989). Поэтому, этот период жизненного цикла мы не изучали.

Зрелый глохидий (рис. 4.15) имеет форму, близкую к эллипсоиду вращения (при закрытых створках раковины), причем наибольший линейный размер, в отличие от взрослых моллюсков, имеет ширина раковины - около 60 мкм. Длина и выпуклость раковины примерно одинаковы и равны около 45 мкм.

Глохидий имеет довольно простую организацию: он имеет двустворчатую презумптивную раковину, створки которой соединены эластичной связкой, один мускул-замыкатель и глохидиальную мантию, на наружной поверхности которой расположены пучки сенсорных хохолков (рис. 4.15). Развитие глохидиев проходит в жабрах рыб (рис. 4.16 и 4.17). Причем, из всех видов рыб, которые обитают в реках совместно с жемчужницей, только в жабрах лососей рода *Salmo* личинки жемчужниц способны пройти полный метаморфоз. Но даже у этих видов рыб в течение первых двух недель после инвазии наблюдается массовое отторжение паразитирующих личинок, в результате чего в жабрах атлантического лосося *Salmo salar* метаморфоз проходят только 30% глохидиев, а в жабрах кумжи *S. trutta* - 7%.

Продолжительность дальнейших этапов в существенной степени зависит от параметров среды, прежде всего от температуры (рис. 4.18).

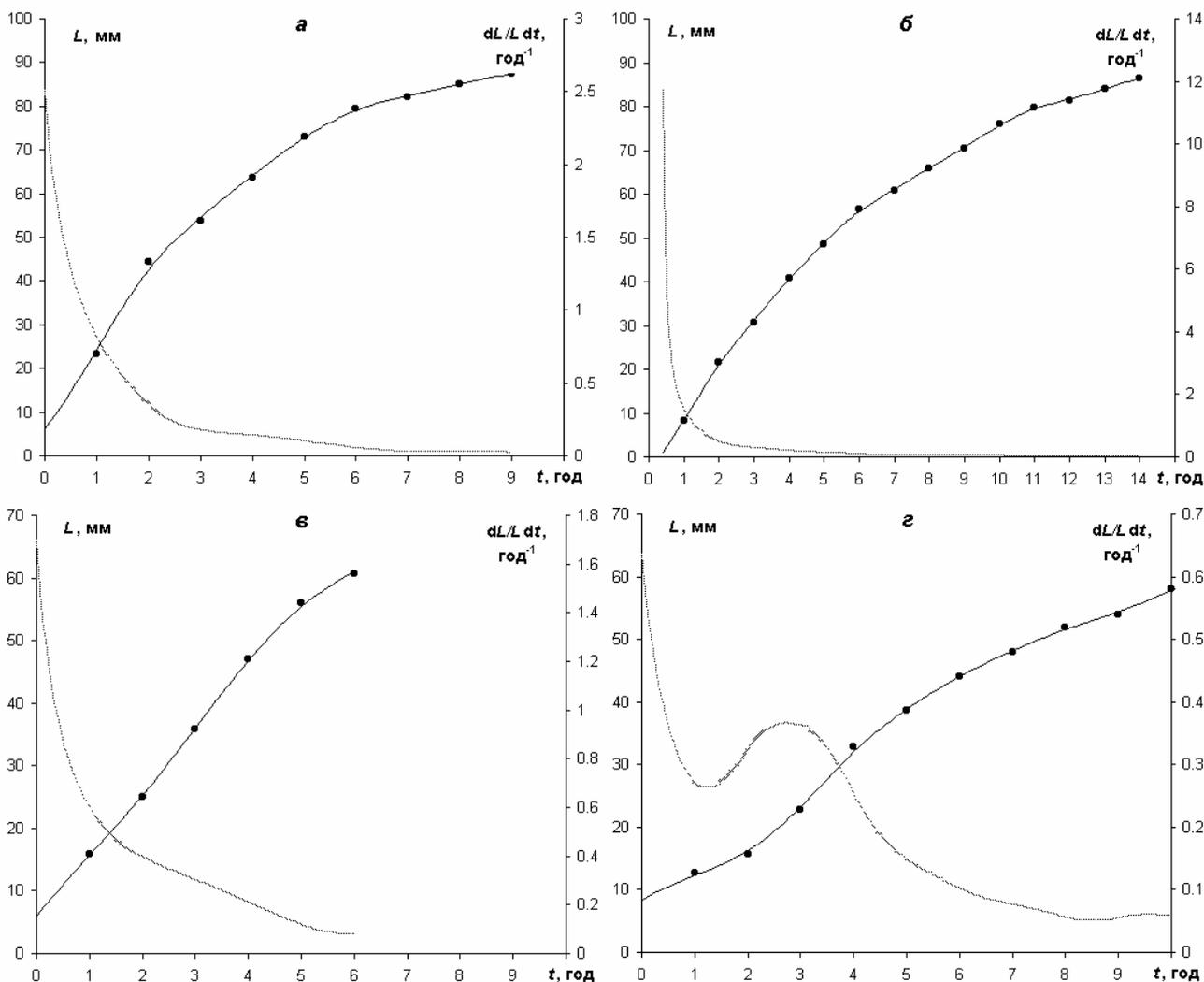


Рисунок 4.19. Рост отдельных особей двустворчатых моллюсков. По оси абсцисс – возраст (год.) По левой оси ординат - длина раковины: черные кружки - экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат - относительная скорость линейного роста ("размытая" линия). *а* - *U. pictorum* (особь № Ур-6); *б* - *M. edulis* (популяция коллектора вблизи о-ва Кастьян, особь № Ме2-368); *в* - *U. tumidus* (особь № Ut-1); *г* - *M. edulis* (популяция литорали губы Малой Пирьей, особь № Ме1-47, S-образная форма кривой роста и кратковременное увеличение относительной скорости роста, наблюдаемое у этого моллюска, встречается крайне редко)

Данные об изменении линейных размеров и объема глотидиев в течение паразитического периода приведены в табл. 4.20 и на рис.4.18. Как видно из таблицы и рисунка в условиях, близким к природным (условия рыбоводного завода), наблюдается задержка развития, начинающаяся в октябре и продолжающаяся вплоть до конца мая следующего года.

За этот период происходит лишь незначительное увеличение размеров личинок (с 150 мкм в начале октября до 240 мкм в конце мая). Начиная с конца мая, глохидии быстро увеличиваются и к началу июля достигают размеров ювенильных моллюсков (около 400 мкм длины), после чего покидают жабры (рис. 4.18). В лабораторных условиях, при температуре 14°C задержки развития и роста не происходит и уже к концу декабря из жабр выпадают ювенильные жемчужницы. В целом рост глохидиев идет по экспоненциальному типу.

Взаимосвязь линейных размеров глохидиев на протяжении паразитического периода не может быть описана аллометрической зависимостью (3.2), что подтверждается критерием нелинейности с уровнями значимости: для зависимости ширины от длины -  $p < 0.001$ ; для зависимости выпуклости от длины -  $p < 0.05$ .

#### **4.2.2. Индивидуальный линейный рост двустворчатых моллюсков в постличиночном онтогенезе**

Двустворчатые моллюски плохо поддаются культивированию в лабораторных условиях. По крайней мере, наши попытки наладить культуру обыкновенной жемчужницы *M. margaritifera* привели к тому, что взрослые моллюски жили в течение 1-2 лет (при продолжительности жизни более 100 лет), не питались и, по-видимому, использовали накопленные ранее запасные питательные вещества.

Тем не менее, существует возможность исследования индивидуального роста двустворчатых моллюсков без их культивирования. Имеются в виду промеры длин последовательных годовых колец на поверхности раковины моллюсков. Конечно, в этом случае теряется информация об особенностях роста в течение года, однако в связи с большой продолжительностью жизни двустворчатых моллюсков, можно получить достаточно достоверные сведения об их усредненном росте.

Проведено исследование индивидуального роста 5-и видов двустворчатых моллюсков: *M. edulis*, *U. pictorum*, *U. tumidus*, *M. margaritifera* и *M. kurilensis*.

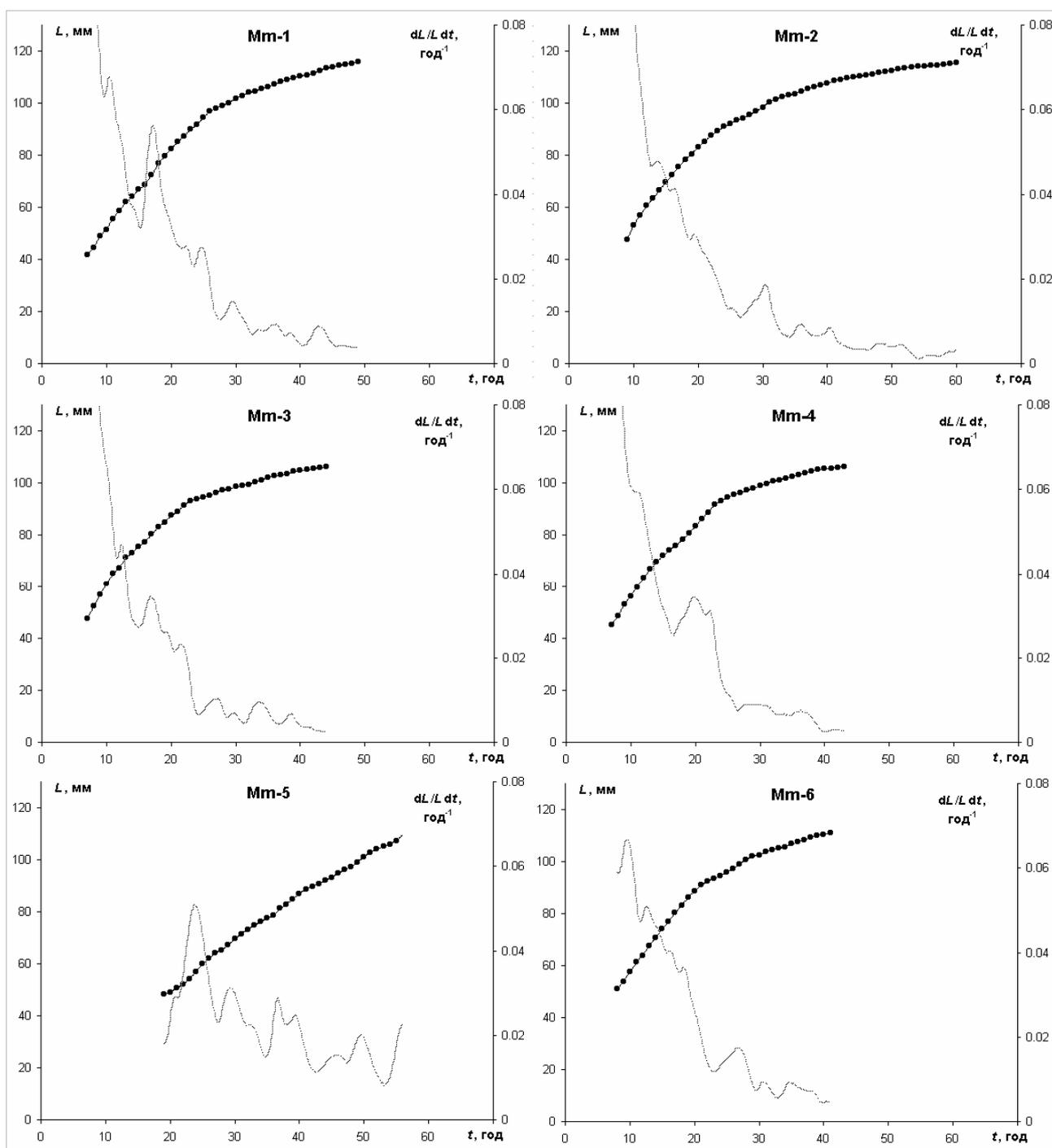


Рисунок 4.20. Рост отдельных особей *M. margaritifera*. По оси абсцисс - возраст (год). По левой оси ординат - длина раковины: черные кружки - экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат - относительная скорость линейного роста ("размытая" линия). Заголовки - номера отдельных особей

Наиболее полно изучены 2 популяции беломорских мидий *M. edulis*: литоральная популяция губы Малая Пирья и популяция заброшенных

коллекторов в р-не о-ва Кастьян.

Полученные данные представлены в табл. 4.21 и 4.22 и на рис. 4.19-4.21.

Линейный рост всех изученных видов моллюсков идет достаточно равномерно по бесконечному типу. Кривые роста, как правило, выпуклые и не имеют перегибов. Наиболее характерные из них приведены на рис. 4.19.

Относительная скорость линейного роста для тех моллюсков, продолжительность жизни которых не превышает 15 лет (*M. edulis*, *U. pictorum*, *U. tumidus*), постоянно снижается. Заметных колебаний этого параметра, характерных для брюхоногих моллюсков, не наблюдается (рис. 4.19а-в). S-образная форма кривой линейного роста и кратковременное увеличение относительной скорости роста наблюдаются крайне редко (рис. 4.19г) и, по-видимому, связаны со случайными колебаниями параметров среды.

У долгоживущих особей *M. margaritifera* (рис. 4.20) и *M. kurilensis* (рис. 4.21) относительная скорость линейного роста при общей тенденции к уменьшению постоянно колеблется. Период колебаний примерно одинаков как в ходе индивидуального развития отдельных особей, так и у разных особей, и составляет в среднем: для *M. margaritifera* (р. Варзуга) -  $7.8 \pm 0.1$  лет (диапазон от 7.5 до 8.0 лет); для *M. margaritifera* (р. Кереть) -  $7.0 \pm 0.1$  лет (диапазон от 6.8 до 7.2 лет); для *M. kurilensis* (р. Сенная) -  $3.6 \pm 0.6$  лет (диапазон от 3.0 до 4.2 лет). Следует отметить, что в случае *M. kurilensis* период колебаний сравним с периодом измерений и, следовательно, колебания относительной скорости линейного роста могут носить случайный характер.

В пределах популяции моллюски растут в основном довольно синхронно.

В результате кривые роста и относительной скорости линейного роста, полученные по суммарным данным, существенно не отличаются от соответствующих индивидуальных кривых (рис. 4.19-4.21).

Межпопуляционные различия роста двустворчатых моллюсков выражены достаточно хорошо и связаны, в основном, с абсолютной величиной линейных размеров раковин (табл. 4.21; 4.22).

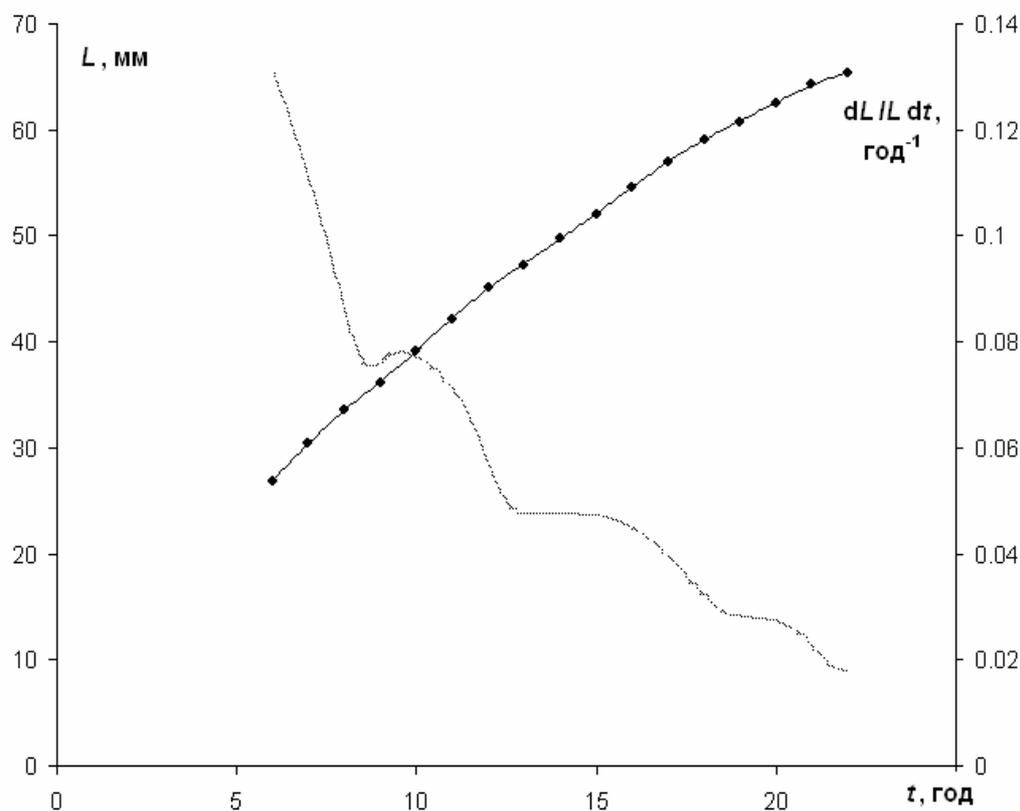


Рисунок 4.21. Линейный рост *M. kurilensis* (особь № Mk-1). По оси абсцисс – возраст (год.) По левой оси ординат - длина раковины: черные кружки - экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат – относительная скорость линейного роста ("размытая" линия)

#### 4.2.3. "Групповой" рост двустворчатых моллюсков в постличиночном онтогенезе

В работах, посвященных изучению роста двустворчатых моллюсков, чаще всего проводят сопоставление каких-либо размерных характеристик и возраста у разных особей из одной и той же популяции (см. Алимов, 1981). При этом, по существу, проводятся исследования не столько роста как такового (т.е. увеличение значений тех или иных параметров в процессе индивидуального онтогенеза), сколько зависимости измеряемых параметров (массы или линейных размеров) от возраста в пределах популяции. Получающиеся в результате кривые М.В. Мина и Г.А. Клевезаль (1976) предложили обозначать термином "групповой рост".

Полученные результаты приведены в табл. 4.23-4.25.

Таблица 4.21. Средние значения длин годовых колец ( $L$ , мм) для 2-х популяций *M. edulis* Кандалакшского залива Белого моря.  $t$  - номер кольца;  $n$  - число промеров

$t$	Коллектор в р-не о-ва Кастьян		губа Малая Пирья	
	$n$	$L$	$n$	$L$
1	368	13.0±0.1	74	10.8±0.2
2	368	23.8±0.1	62	17.8±0.2
3	367	33.1±0.1	51	24.9±0.2
4	347	41.1±0.1	39	32.0±0.3
5	260	48.0±0.1	27	38.5±0.2
6	183	54.1±0.1	20	44.4±0.3
7	92	60.3±0.1	11	49.2±0.4
8	61	65.1±0.1	3	51.7±0.4
9	39	69.8±0.2	2	54.3±0.3
10	18	74.6±0.2	1	58.0
11	6	78.3±0.3	1	61.0
12	2	81.4±0.1		
13	1	84.0		
14	1	86.5		

Таблица 4.22. Средние значения длин годовых колец ( $L$ , мм) для моллюсков семейства Margaritiferidae  $N$  - номер кольца;  $n$  - число промеров

$N$	$L$ , мм	$n$	$N$	$L$ , мм	$n$	$N$	$L$ , мм	$n$	$N$	$L$ , мм	$n$
<i>Margaritifera margaritifera</i> (р. Варзуга)											
1	5.2±0.1	12	13	42.1±0.6	17	25	72.7±0.7	10	37	89.8±2.9	4
2	8.0±0.2	9	14	45.2±0.4	23	26	74.4±0.7	10	38	91.4±2.9	4
3	10.8±0.1	7	15	48.6±0.3	24	27	76.0±0.8	9	39	92.8±3.1	4
4	12.9±0.3	8	16	51.7±0.4	20	28	77.1±0.8	9	40	94.1±3.2	4
5	16.0±0.3	7	17	55.1±0.4	19	29	78.6±0.9	9	41	95.3±3.3	4
6	18.1±0.3	7	18	57.8±0.4	17	30	79.9±1.4	6	42	96.5±3.5	4
7	21.5±0.3	8	19	60.5±0.4	17	31	81.2±1.8	5	43	97.7±3.7	4
8	24.5±0.4	7	20	63.1±0.4	17	32	82.8±1.9	5	44	98.8±3.8	4
9	26.3±0.3	9	21	65.3±0.5	14	33	84.1±1.9	5	45	99.7±3.8	4
10	29.9±0.3	12	22	67.3±0.6	13	34	85.7±1.8	5	46	100.6±4.0	4
11	34.9±0.8	18	23	69.2±0.5	14	35	87.0±1.9	5	47	101.5±4.1	4
12	38.6±0.7	18	24	70.9±0.6	12	36	88.3±2.1	5			
<i>M. margaritifera</i> (р. Кереть)											
4	20.9±0.4	4	14	66.2±0.6	11	24	90.4±1.0	8	34	103.8±1.2	6
5	26.8±0.4	5	15	68.9±0.5	11	25	92.0±1.0	8	35	104.5±1.2	6
6	32.9±0.2	5	16	71.3±0.5	11	26	94.1±1.0	7	36	105.3±1.2	6
7	39.7±0.5	7	17	73.9±0.5	10	27	96.2±0.6	6	37	106.1±1.2	6
8	43.9±0.6	8	18	76.3±0.6	10	28	97.4±0.8	6	38	106.8±1.2	6

<i>N</i>	<i>L</i> , мм	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>L</i> , мм	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>L</i> , мм	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>L</i> , мм	<i>n</i>
9	48.1±0.6	9	19	78.7±0.7	10	29	98.8±0.9	6	39	107.5±1.3	6
10	52.1±0.6	11	20	81.8±0.7	8	30	100.0±1.0	6	40	108.3±1.4	6
11	56.3±0.5	11	21	84.2±0.8	8	31	101.2±1.0	6	41	108.9±1.4	6
12	59.6±0.6	11	22	86.5±0.8	8	32	102.1±1.1	6	42	109.3±1.4	6
13	63.0±0.5	11	23	88.5±0.9	8	33	102.9±1.2	6	43	109.9±1.5	6
<i>M. kurilensis</i> (р. Сенная)											
1	6.2	3	7	30.5	2	13	45.8	2	19	60.8	1
2	12.3	3	8	33.5	2	14	49.7	1	20	62.5	1
3	17.2	3	9	36.2	2	15	52.1	1	21	64.3	1
4	21.6	2	10	37.7	2	16	54.6	1	22	65.4	1
5	24.6	1	11	41.3	2	17	57.0	1			
6	27.1	2	12	43.8	2	18	59.1	1			

Таблица 4.23. Средние значения длин раковин (мм) для различных популяций *M. edulis*. *t* - возраст моллюска (полный год); *n* - число животных

<i>t</i>	№ популяции*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0+	5.7±0.1 ( <i>n</i> =192)	-	6.5±0.5 ( <i>n</i> =7)	5.1±0.2 ( <i>n</i> =48)	-	7.9±0.1 ( <i>n</i> =8)	7.7±1.1 ( <i>n</i> =7)	-	-	14.0±1.5 ( <i>n</i> =4)
1+	12.0±0.1 ( <i>n</i> =438)	-	12.8±0.3 ( <i>n</i> =36)	9.5±0.2 ( <i>n</i> =27)	10.3±0.9 ( <i>n</i> =3)	14.4±0.4 ( <i>n</i> =56)	15.5±0.7 ( <i>n</i> =16)	-	-	29.6±1.5 ( <i>n</i> =7)
2+	19.9±0.1 ( <i>n</i> =254)	-	20.7±0.3 ( <i>n</i> =44)	13.6±0.3 ( <i>n</i> =21)	16.0 ( <i>n</i> =2)	21.3±0.4 ( <i>n</i> =39)	22.9±0.3 ( <i>n</i> =27)	32.0 ( <i>n</i> =1)	31.9±0.9 ( <i>n</i> =17)	43.3±2.3 ( <i>n</i> =7)
3+	26.5±0.2 ( <i>n</i> =124)	-	27.0±0.2 ( <i>n</i> =64)	18.7±0.3 ( <i>n</i> =15)	20.0±0.4 ( <i>n</i> =4)	34.5±1.3 ( <i>n</i> =4)	29.7±0.6 ( <i>n</i> =21)	37.1±0.5 ( <i>n</i> =20)	45.3±0.9 ( <i>n</i> =17)	61.5±0.7 ( <i>n</i> =13)
4+	33.3±0.3 ( <i>n</i> =37)	33.5±0.3 ( <i>n</i> =31)	32.7±0.2 ( <i>n</i> =32)	22.4±0.5 ( <i>n</i> =5)	27.0 ( <i>n</i> =2)	38.0 ( <i>n</i> =1)	42.2±0.9 ( <i>n</i> =14)	43.3±0.2 ( <i>n</i> =87)	59.9±0.9 ( <i>n</i> =14)	71.2±1.2 ( <i>n</i> =10)
5+	38.7±0.2 ( <i>n</i> =41)	38.8±0.2 ( <i>n</i> =33)	37.7±0.4 ( <i>n</i> =6)	26.0±0.2 ( <i>n</i> =6)	30.5 ( <i>n</i> =2)	45.0 ( <i>n</i> =1)	56.7±0.9 ( <i>n</i> =3)	50.2±0.2 ( <i>n</i> =77)	73.0±0.8 ( <i>n</i> =10)	-
6+	44.5±0.3 ( <i>n</i> =54)	44.1±0.6 ( <i>n</i> =10)	-	29.7±0.1 ( <i>n</i> =3)	34.0 ( <i>n</i> =1)	-	59.8±0.2 ( <i>n</i> =5)	55.4±0.2 ( <i>n</i> =91)	80.0 ( <i>n</i> =1)	-
7+	48.7±0.2 ( <i>n</i> =42)	48.0 ( <i>n</i> =2)	-	30.4 ( <i>n</i> =2)	38.0±0.6 ( <i>n</i> =3)	-	63.3±0.5 ( <i>n</i> =15)	61.6±0.2 ( <i>n</i> =31)	84.0 ( <i>n</i> =1)	-
8+	51.5±0.2 ( <i>n</i> =22)	52.0 ( <i>n</i> =2)	-	31.6 ( <i>n</i> =2)	42.5 ( <i>n</i> =2)	-	67.0 ( <i>n</i> =1)	66.2±0.3 ( <i>n</i> =22)	-	-
9+	54.9±0.5 ( <i>n</i> =9)	-	-	-	45.5 ( <i>n</i> =2)	-	-	71.0±0.4 ( <i>n</i> =21)	-	-
10+	-	-	-	34.8 ( <i>n</i> =1)	-	-	-	75.9±0.4 ( <i>n</i> =12)	-	-
11+	-	-	-	-	-	-	-	78.8±0.3 ( <i>n</i> =4)	-	-
12+	62.5 ( <i>n</i> =1)	-	-	-	-	-	-	82.7 ( <i>n</i> =1)	-	-

14+	-	-	-	-	-	-	-	88.4 (n=1)	-	-
-----	---	---	---	---	---	---	---	---------------	---	---

Примечание: \* - 1. Губа Малая Пирья (верхняя литораль); 2. Губа Малая Пирья (нижняя литораль); 3. Губа Большая Пирья (верхняя литораль); 4. Район мыса Турий (верхняя литораль); 5. Бухта Биофильтров (верхняя литораль); 6. Половые о-ва (верхняя литораль); 7. Мыс Левин Наволок (верхняя литораль); 8. Коллектор в районе о-ва Кастьян; 9. Коллектор в районе о-ва Соностров; 10. Коллектор в бухте Круглая

Таблица 4.24. Средние значения длин раковин  $L$  (мм) для различных видов моллюсков отряда Unionida.  $t$ , год - возраст моллюска;  $n$  - число животных

$t$	<i>Anodonta anatina</i>		<i>Unio pictorum</i>		<i>U. tumidus</i>						
	р. Ока	р. Вилия	р. Ока	р. Вилия	р. Ока	р. Вилия					
1	42.4 (n=5)	43.3 (n=4)	32.7 (n=21)	31.4 (n=23)	22.3 (n=3)	31.2 (n=13)					
2	-	57.5 (n=35)	45.7 (n=17)	42.0 (n=28)	29.7 (n=8)	40.7 (n=15)					
3	84.4 (n=34)	72.2 (n=5)	63.8 (n=7)	54.5 (n=42)	39.6 (n=11)	49.2 (n=10)					
4	92.3 (n=5)	-	70.3 (n=4)	64.3 (n=12)	52.5 (n=6)	58.5 (n=4)					
5	106.3 (n=6)	91.0 (n=1)	76.3 (n=1)	71.4 (n=15)	60.5 (n=14)	62.0 (n=3)					
6	110.6 (n=1)	-	79.9 (n=3)	76.6 (n=5)	73.6 (n=3)	65.0 (n=3)					
7	-	-	82.2 (n=6)	80.0 (n=1)	77.8 (n=2)	68.0 (n=1)					
8	-	-	86.3 (n=2)	-	80.9 (n=2)	-					
9	-	120.0 (n=1)	88.5 (n=3)	-	-	-					
11	-	-	-	91.5 (n=2)	-	-					
<i>Margaritifera margaritifera</i>											
$t$	$L$	$t$	$L$	$t$	$L$	$t$	$L$	$t$	$L$	$t$	$L$
1	5.6 (n=1)	16	51.0 (n=2)	28	75.4 (n=4)	39	92.0 (n=1)	50	103 (n=5)	61	110 (n=1)
2	7.4 (n=1)	17	54.7 (n=3)	29	78.7 (n=9)	40	93.0 (n=2)	51	104 (n=2)	62	111 (n=2)
3	10.3 (n=3)	19	59.3 (n=3)	30	79.0 (n=8)	41	94.0 (n=5)	52	105 (n=2)	63	111 (n=2)
4	13.0 (n=1)	20	59.8 (n=4)	31	81.1 (n=4)	42	95.0 (n=2)	53	105 (n=3)	64	112 (n=2)
6	18.8 (n=2)	21	62.9 (n=6)	32	82.7 (n=7)	43	95.9 (n=7)	54	106 (n=2)	65	112 (n=2)
7	22.4 (n=1)	22	64.3 (n=4)	33	83.5 (n=3)	44	97.0 (n=3)	55	106 (n=2)	66	113 (n=1)
8	26.0 (n=1)	23	67.4 (n=6)	34	85.2 (n=10)	45	98.0 (n=3)	56	107 (n=7)	67	113 (n=1)
11	36.5 (n=2)	24	69.4 (n=2)	35	87.9 (n=15)	46	99.0 (n=3)	57	108 (n=3)	68	114 (n=1)
12	39.0 (n=1)	25	70.5 (n=4)	36	89.0 (n=3)	47	100 (n=5)	58	109 (n=1)	74	116 (n=1)
14	46.0 (n=1)	26	72.7 (n=3)	37	90.0 (n=2)	48	101 (n=2)	59	109 (n=1)	86	120 (n=1)
15	47.8 (n=4)	27	74.6 (n=9)	38	90.4 (n=12)	49	102 (n=5)	60	110 (n=2)		

<i>M. laevis</i> (р. Брянка)			<i>M. kurilensis</i> (р. Сенная)			<i>M. kurilensis</i> (р. Рикардо)					
<i>t</i>	<i>L</i>	<i>t</i>	<i>L</i>	<i>t</i>	<i>L</i>	<i>t</i>	<i>L</i>	<i>t</i>	<i>L</i>		
2	21 (n=2)	16	93.7 (n=8)	7	41.0 (n=1)	33	114 (n=2)	0	7.8 (n=2)	28	136 (n=1)
3	30 (n=1)	17	97.1 (n=7)	9	51.5 (n=4)	35	117 (n=2)	6	58.0 (n=1)		
4	36 (n=2)	18	101.4 (n=5)	12	66.0 (n=2)	36	118 (n=2)	7	62.0 (n=3)		
5	41 (n=2)	19	105.3 (n=3)	14	73.0 (n=1)	38	120 (n=1)	8	70.5 (n=2)		
7	55.1 (n=4)	20	105.0 (n=1)	15	74.3 (n=3)	40	121 (n=2)	9	79.0 (n=2)		
8	62.3 (n=3)	21	107.8 (n=5)	16	78.0 (n=1)	41	122 (n=2)	10	83.0 (n=2)		
9	67.8 (n=4)	22	110.0 (n=1)	18	84.0 (n=5)	44	125 (n=1)	11	89.0 (n=4)		
10	69.2 (n=6)	24	114.0 (n=1)	19	86.5 (n=2)			12	95.0 (n=3)		
11	73.0 (n=3)	25	116.0 (n=1)	20	88.5 (n=2)			14	101.5 (n=2)		
12	79.3 (n=4)	26	118.5 (n=2)	23	97.0 (n=1)			16	108.7 (n=3)		
13	83.1 (n=4)	28	121.2 (n=3)	24	99.0 (n=1)			17	113.0 (n=1)		
14	87.3 (n=3)	34	130.0 (n=1)	30	109.8 (n=4)			19	119.0 (n=1)		
15	90.4 (n=3)	38	135.1 (n=1)	32	113.0 (n=1)			21	123.0 (n=1)		

#### Зависимость длины раковины от возраста двустворчатых моллюсков

Нами были получены данные по линейному "групповому" росту для 10 популяций *M. edulis* и ряда видов пресноводных двустворчатых моллюсков надсемейства Unionacea.

Кривые "группового" линейного роста мидий практически не отличаются от кривых индивидуального роста (раздел 4.2.2). Нарастание размеров раковины идет более или менее равномерно по выпуклой кривой, как правило, без перегибов (рис. 4.22).

Относительная скорость линейного роста (скорость увеличения линейных размеров, отнесенная к текущей длине раковины) для популяций *M. edulis* постоянно убывает с возрастом (рис. 4.21). Некоторая неравномерность изменения этого параметра и случаи увеличения его значений, по-видимому, связаны либо со случайными колебаниями, либо с разным воздействием факторов среды на рост линейных размеров в разные годы. Используемый метод расчетов не позволяет проводить статистический анализ и, соответственно, выбрать между этими возможностями. Это будет сделано позднее с использованием методов количественного анализа (см. раздел 4.3.3).

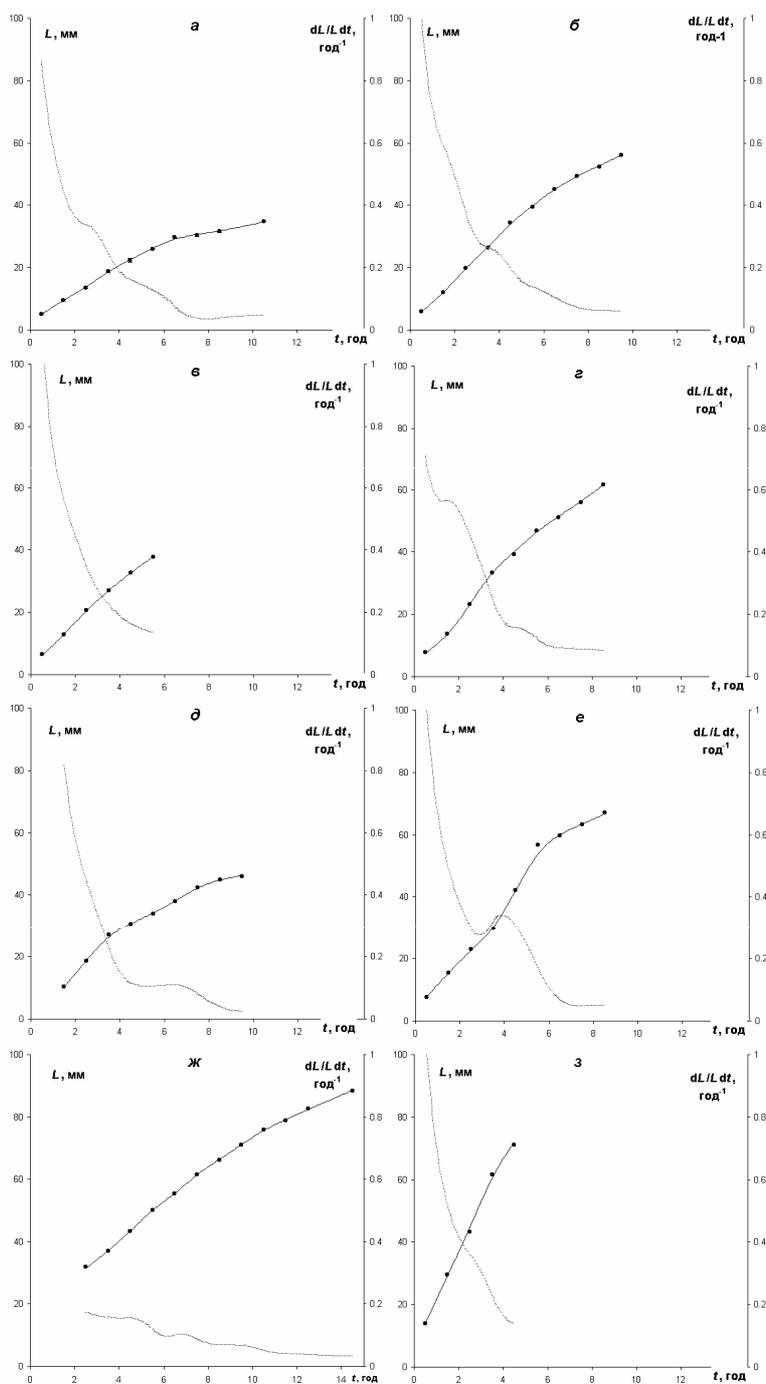


Рисунок 4.21. Зависимость длины раковины от возраста в разных популяциях *M. edulis*. По оси абсцисс - возраст (год). По левой оси ординат - длина раковины: черные кружки - усредненные экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат - относительная скорость линейного роста ("размытая" линия). Популяции: *а* - район мыса Турий (верхняя литораль); *б* - губа Малая Пирья (верхняя литораль); *в* - губа Большая Пирья (верхняя литораль); *з* - Половые о-ва (верхняя литораль); *д* - бухта Биофильтров (верхняя литораль); *е* - мыс Левин Наволок (верхняя литораль); *ж* - коллектор в р-не о-ва Кастьян; *з* - коллектор в бухте Круглая

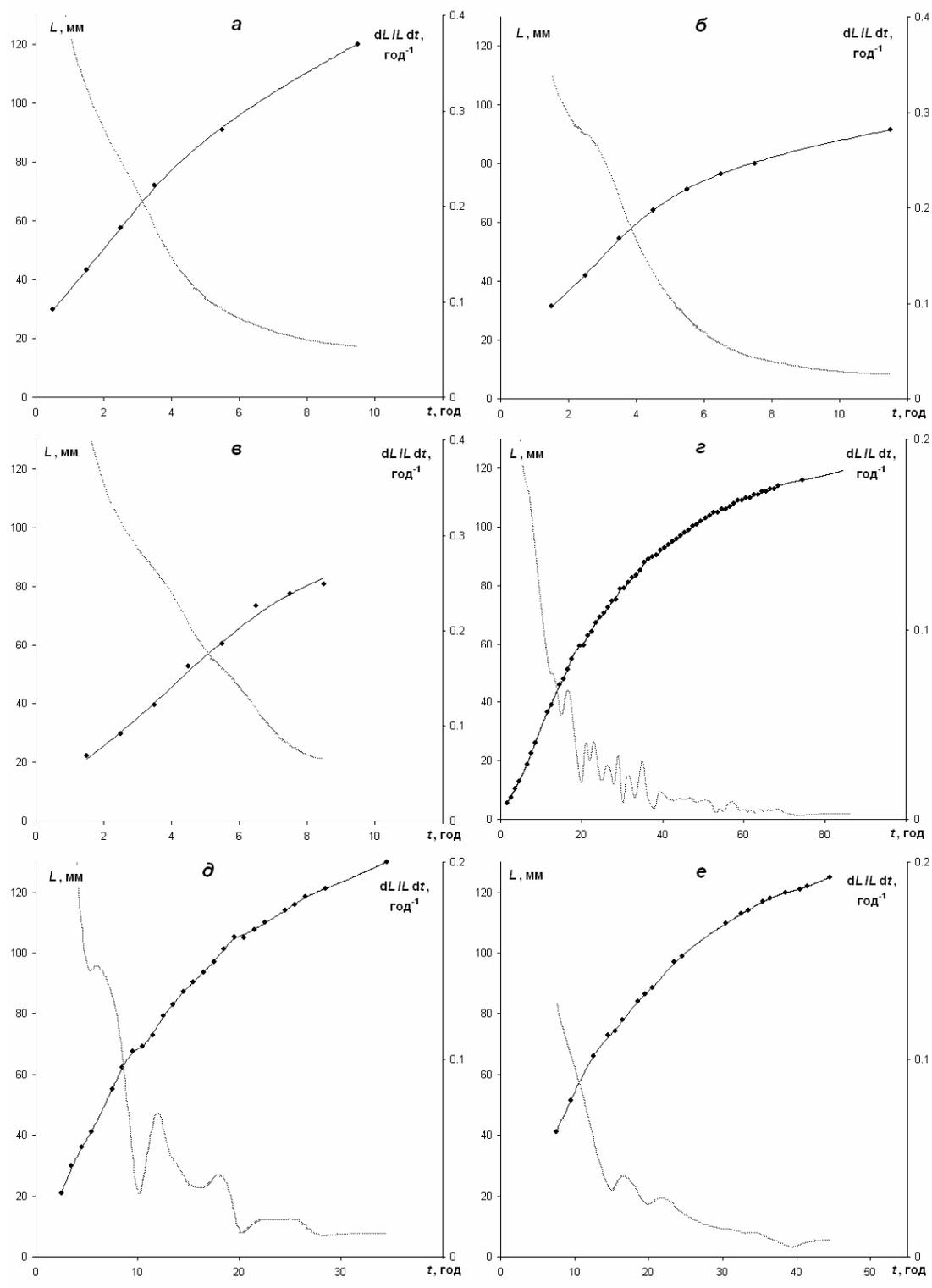


Рисунок 4.22. Зависимость длины раковины от возраста у разных видов двустворчатых моллюсков отряда Eulamellibranchia. По оси абсцисс - возраст (год). По левой оси ординат - длина раковины: черные кружки - усредненные экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат - относительная скорость линейного роста ("размытая" линия). Виды: а - *Anodonta anatina*; б - *Unio pictorum*; в - *U. tumidus*; г - *Margaritifera margaritifera*; д - *M. laevis*; е - *M. kurilensis*

Таблица 4.25. Средние значения общей массы  $M$  (г) для различных видов двустворчатых моллюсков.  $t$  (год) - возраст моллюска;  $n$  - число животных

$t$	Семейство Mytilidae ( <i>Mytilus edulis</i> )			Семейство Unionidae			
	Губа Малая Пирья	Губа Большая Пирья	Бухта Биофильтров	<i>Anodonta anatina</i>	<i>Unio pictorum</i>	<i>U. tumidus</i>	
0+	0.02±0.01 ( $n=3$ )	0.03±0.01 ( $n=7$ )	-	-	-	-	
1+	0.14±0.02 ( $n=27$ )	0.21±0.02 ( $n=36$ )	0.10±0.02 ( $n=3$ )	6.99±1.50 ( $n=5$ )	2.96±0.19 ( $n=21$ )	1.47±0.22 ( $n=3$ )	
2+	0.80±0.06 ( $n=14$ )	0.83±0.04 ( $n=44$ )	0.41 ( $n=2$ )	-	7.53±0.55 ( $n=17$ )	3.15±0.14 ( $n=8$ )	
3+	1.79±0.14 ( $n=5$ )	1.80±0.05 ( $n=64$ )	0.99±0.09 ( $n=4$ )	52.97±0.63 ( $n=36$ )	18.66±0.89 ( $n=7$ )	7.28±0.36 ( $n=12$ )	
4+	3.78±0.27 ( $n=6$ )	3.13±0.09 ( $n=32$ )	1.86 ( $n=2$ )	73.55±4.01 ( $n=6$ )	24.26±0.30 ( $n=4$ )	14.62±0.68 ( $n=8$ )	
5+	5.39±0.38 ( $n=7$ )	4.90±0.17 ( $n=6$ )	2.27 ( $n=2$ )	111.13±2.20 ( $n=7$ )	31.41 ( $n=1$ )	21.75±0.67 ( $n=16$ )	
6+	7.90±0.42 ( $n=6$ )	-	4.02 ( $n=1$ )	143.97 ( $n=1$ )	36.61±0.57 ( $n=3$ )	39.98±1.49 ( $n=3$ )	
7+	10.16±0.69 ( $n=5$ )	-	4.93±0.20 ( $n=3$ )	-	43.80±0.63 ( $n=6$ )	50.48 ( $n=2$ )	
8+	11.73±0.54 ( $n=10$ )	-	7.85 ( $n=2$ )	-	46.20 ( $n=2$ )	60.15 ( $n=2$ )	
9+	13.99±0.04 ( $n=3$ )	-	10.58 ( $n=2$ )	-	49.30±0.55 ( $n=3$ )	-	
12+	19.36 ( $n=1$ )	-	-	-	-	-	
Семейство Margaritiferidae							
<i>Margaritifera margaritifera</i>				<i>M. laevis</i>			
$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$	$t$	$M$
11+	4.00 ( $n=1$ )	28+	38.90 ( $n=2$ )	7+	21.9 ( $n=3$ )	28+	156.8 ( $n=3$ )
12+	4.50 ( $n=1$ )	29+	43.02 ( $n=5$ )	8+	27.2 ( $n=3$ )	34+	183.9 ( $n=1$ )
14+	7.00 ( $n=1$ )	30+	46.68 ( $n=4$ )	9+	34.7 ( $n=4$ )		
15+	8.50 ( $n=2$ )	31+	47.90 ( $n=1$ )	12+	58.1 ( $n=3$ )		
19+	17.00 ( $n=1$ )	32+	52.43 ( $n=4$ )	13+	63.3 ( $n=2$ )		
21+	21.87 ( $n=3$ )	33+	54.95 ( $n=2$ )	14+	67.7 ( $n=2$ )		
23+	25.70 ( $n=3$ )	34+	56.90 ( $n=1$ )	15+	75.5 ( $n=1$ )		
24+	29.40 ( $n=1$ )	35+	64.83 ( $n=6$ )	16+	87.8 ( $n=2$ )		
25+	33.40 ( $n=1$ )	37+	66.35 ( $n=2$ )	18+	98.0 ( $n=2$ )		
26+	35.90 ( $n=1$ )	43+	83.70 ( $n=2$ )	19+	107.2 ( $n=1$ )		
27+	36.10 ( $n=6$ )	47+	86.00 ( $n=1$ )	25+	140.5 ( $n=1$ )		

Ход кривых относительной скорости линейного роста у короткоживущих моллюсков семейства Unionidae аналогичен данным, полученным для *M. edulis* (табл. 4.23, 4.24; рис. 4.22а, б, в). Однако у долгоживущих *M. margaritifera* относительная скорость линейного роста постоянно колеблется (рис. 4.22г), что соответствует результатам, полученным при анализе индивидуального линейного роста этого вида моллюсков (раздел 4.2.2).

Для других видов семейства Margaritiferidae - *M. laevis* и *M. kurilensis* - также обнаружены колебания относительной скорости линейного роста. Однако делать какие-либо окончательные выводы представляется преждевременным из-за небольшого числа измерений (рис. 4.22д, е). Кривые зависимости относительной скорости линейного роста от возраста в целом мало отличаются при межпопуляционном сравнении *M. edulis*.

Межвидовое сравнение также показывает, что кривые зависимости относительной скорости линейного роста от возраста заметно не различаются у большинства видов, за исключением *M. edulis*, у которых этот параметр в первые 2 года существенно (в 1.5-2 раза) выше, чем у других видов.

#### Зависимость общей массы от возраста двустворчатых моллюсков

Кривые "группового" весового роста исследованных двустворчатых моллюсков представлены на рис. 4.23. Из рисунка видно, что увеличение массы с возрастом идет более или менее равномерно, чаще всего по S-образной кривой (рис. 4.23 а, д-з) с одним перегибом.

В некоторых случаях (рис. 4.23 б-г) в исследованном диапазоне возрастов кривые имеют вогнутый характер. Вполне вероятно, что перегиб достигается при больших возрастах.

Характер кривых удельной скорости роста (скорости увеличения массы, отнесенной к текущему значению массы) в целом соответствуют кривым относительной скорости линейного роста. Удельная скорость роста у всех исследованных видов убывает с возрастом. Причем для короткоживущих видов снижение этого параметра происходит более или менее плавно.

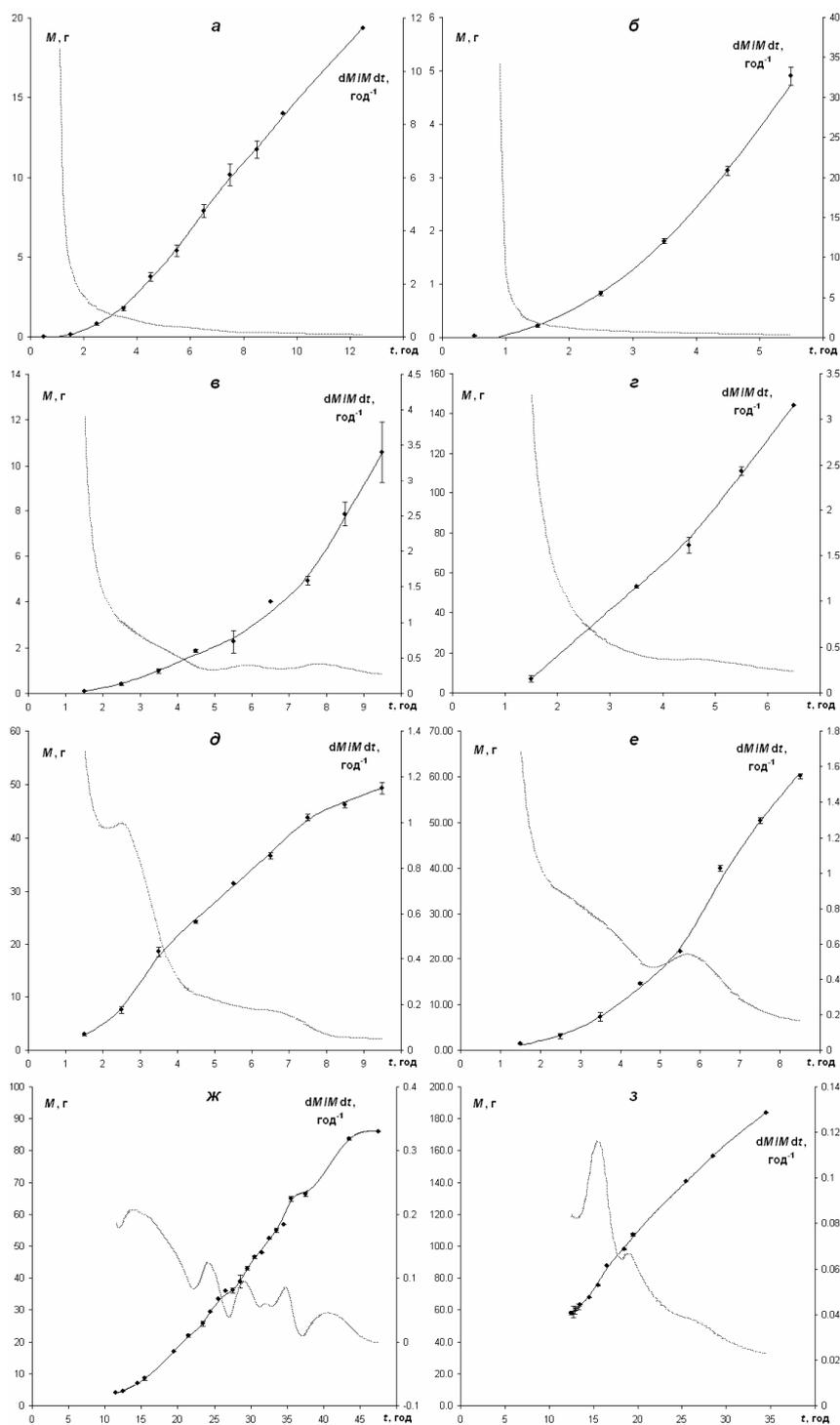


Рисунок 4.23. Зависимость общей массы от возраста у разных видов двустворчатых моллюсков. По оси абсцисс – возраст (год). По левой оси ординат - общая масса: черные кружки - усредненные экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат – удельная скорость роста ("размытая" линия). Виды: а - *Mytilus edulis* (губа Малая Пирья); б - *M. edulis* (губа Большая Пирья); в - *M. edulis* (бухта Биофильтров); г - *Anodonta anatina* (р. Ока); д - *Unio pictorum* (р. Ока); е - *U. tumidus* (р. Ока); ж - *Margaritifera margaritifera* (р. Варзуга); з - *M. laevis* (р. Брянка)

Таблица 4.26. Коэффициенты уравнений (3.2) аллометрического роста для разных популяций *Mytilus edulis*

$H = a \cdot L^k$	$n$	$k$	$a$
мыс Турий (верхняя литораль)	226	0.892±0.008*	0.715±0.015
губа Малая Пирья (верхняя литораль)	370	0.869±0.004*	0.798±0.011
мыс Левин Наволок (верхняя литораль)	99	0.897±0.009*	0.699±0.021
Половые о-ва (сублитораль)	109	1.076±0.018*	0.464±0.024
Коллекторы в районе о-ва Соностров	60	0.835±0.023*	0.967±0.085
Коллекторы в районе о-ва Кастьян	368	0.756±0.016*	1.324±0.084
Коллекторы в бухте Круглая	41	0.897±0.017*	0.758±0.050
Все данные	1273	0.914±0.003*	0.695±0.007
$B = a \cdot L^k$	$n$	$k$	$a$
мыс Турий (верхняя литораль)	226	1.010±0.013	0.395±0.014
губа Малая Пирья (верхняя литораль)	370	1.039±0.006*	0.325±0.007
мыс Левин Наволок (верхняя литораль)	99	1.101±0.013*	0.264±0.011
Половые о-ва (сублитораль)	109	1.216±0.025*	0.195±0.014
Коллекторы в районе о-ва Соностров	60	1.018±0.030	0.363±0.042
Коллекторы в районе о-ва Кастьян	368	0.984±0.023	0.481±0.044
Коллекторы в бухте Круглая	41	1.097±0.021*	0.265±0.022
Все данные	1273	1.081±0.005*	0.303±0.005
$M = a \cdot L^k$	$n$	$k$	$a$
бухта Биофильтров (верхняя литораль)	21	2.999±0.086	$9.94 \times 10^{-5} \pm 2.78 \times 10^{-5}$
губа Большая Пирья (верхняя литораль)	189	2.975±0.019	$9.78 \times 10^{-5} \pm 5.9 \times 10^{-6}$
губа Малая Пирья (верхняя литораль)	94	3.009±0.023	$8.85 \times 10^{-5} \pm 6.5 \times 10^{-6}$
Все данные	304	2.997±0.015	$9.22 \times 10^{-5} \pm 4.2 \times 10^{-5}$
$M_{MT} = a \cdot M^k$	$n$	$k$	$a$
бухта Биофильтров (верхняя литораль)	21	0.977±0.028	0.242±0.010
губа Малая Пирья (верхняя литораль)	62	0.997±0.016	0.236±0.006
Все данные	83	0.990±0.013	0.238±0.005
$M_p = a \cdot M^k$	$n$	$k$	$a$
губа Малая Пирья (верхняя литораль)	62	0.992±0.012	0.297±0.006

Примечания:  $L$  - длина раковины (мм);  $H$  - ширина раковины (мм);  $B$  - выпуклость (мм);  $M$  - общая масса (г);  $M_{MT}$  - масса мягких тканей (г);  $M_p$  - масса раковины (г). \* - коэффициент  $k$  отличается от 3 (для зависимости общей массы от длины раковины) или от 1 для остальных зависимостей с достоверностью  $p < 0.001$

Таблица 4.27. Коэффициенты уравнений аллометрического роста для разных видов двустворчатых моллюсков отряда Unionida

$H = a \cdot L^k$	$n$	$k$	$a$
<i>Anodonta anatina</i>	47	0.896±0.037**	0.923±0.137
<i>Unio pictorum</i>	128	0.929±0.013***	0.598±0.030
<i>U. tumidus</i>	49	0.963±0.019	0.621±0.044
<i>Margaritifera margaritifera</i>	489	0.886±0.004***	0.772±0.012
<i>M. laevis</i>	112	0.875±0.015***	0.786±0.053
<i>M. kurilensis</i>	116	0.717±0.011***	1.755±0.103
$B = a \cdot L^k$	$n$	$k$	$a$
<i>A. anatina</i>	46	1.152±0.059*	0.186±0.044
<i>U. pictorum</i>	128	0.938±0.017***	0.405±0.028
<i>U. tumidus</i>	49	0.928±0.027**	0.508±0.051
<i>M. margaritifera</i>	489	0.980±0.010***	0.276±0.011
<i>M. laevis</i>	112	0.985±0.017	0.289±0.022
<i>M. kurilensis</i>	114	0.846±0.018***	0.549±0.001
$M = a \cdot L^k$	$n$	$k$	$a$
<i>A. anatina</i>	51	3.028±0.062	7.86×10 <sup>-5</sup> ±2.14×10 <sup>-5</sup>
<i>U. pictorum</i>	64	2.864±0.024***	1.31×10 <sup>-4</sup> ±1.2×10 <sup>-5</sup>
<i>U. tumidus</i>	49	2.789±0.029***	2.44×10 <sup>-4</sup> ±2.7×10 <sup>-5</sup>
<i>M. margaritifera</i>	51	3.246±0.065***	3.04×10 <sup>-5</sup> ±8.5×10 <sup>-6</sup>
<i>M. laevis</i>	28	2.469±0.063***	1.07×10 <sup>-3</sup> ±3.0×10 <sup>-4</sup>
$M_{\text{MT}} = a \cdot M^k$	$n$	$k$	$a$
<i>A. anatina</i>	54	0.897±0.013***	0.440±0.023
<i>U. pictorum</i>	43	0.951±0.016**	0.390±0.017
<i>U. tumidus</i>	34	1.027±0.025	0.273±0.019
<i>M. margaritifera</i>	34	0.949±0.044	0.191±0.032
<i>M. laevis</i>	28	0.986±0.042	0.174±0.030
$M_p = a \cdot M^k$	$n$	$k$	$a$
<i>A. anatina</i>	21	1.043±0.027	0.251±0.026
<i>U. pictorum</i>	33	0.957±0.014**	0.488±0.017
<i>U. tumidus</i>	29	0.968±0.014*	0.482±0.018
<i>M. margaritifera</i>	27	1.094±0.035*	0.339±0.047
<i>M. laevis</i>	28	1.084±0.012***	0.340±0.017

Примечания:  $L$  - длина раковины (мм);  $H$  - ширина раковины (мм);  $B$  - выпуклость (мм);  $M$  - общая масса (г);  $M_{\text{MT}}$  - масса мягких тканей (г);  $M_p$  - масса раковины (г). Звездочками помечены значения коэффициентов  $k$ , достоверно отличающиеся от 3 (для зависимости общей массы от длины раковины) или от 1 для остальных зависимостей: \* -  $p < 0.05$ ; \*\* -  $p < 0.01$ ; \*\*\* -  $p < 0.001$ .

Некоторая неравномерность изменения и случаи увеличения его значений,

по-видимому, связаны либо со случайными колебаниями массы, либо с различным воздействием факторов среды на рост в разные годы.

У долгоживущих *M. margaritifera* удельная скорость роста (так же как и относительная скорость линейного роста) постоянно колеблется (рис. 4.23ж).

Для другого вида семейства Margaritiferidae - *M. laevis* - хотя и наблюдаются колебания удельной скорости роста, делать какие-либо выводы представляется преждевременным из-за небольшого числа измерений (рис. 4.23з). Кривые зависимости удельной скорости роста от возраста в целом мало отличаются как при межпопуляционном сравнении *M. edulis*, так и при межвидовом сравнении.

#### Аллометрический рост двустворчатых моллюсков

Под аллометрическим ростом подразумевается зависимость изменения размеров одних частей тела животных от других (Мина, Клевезаль, 1976).

Эта зависимость описывается уравнением (3.2):  $Y = aX^k$ . При этом аргументом ( $X$ ), как правило, является параметр, зависимость которого от возраста известна, и, таким образом, этот параметр служит в качестве своеобразной единицы измерения биологического возраста.

Для двустворчатых моллюсков обычно в качестве аргумента выбирают либо общую массу, либо длину раковины.

В большом числе случаев промеры длины или массы двустворчатых моллюсков пропорциональны друг другу (изометрическая зависимость,  $k = 1$ ), а при сравнении массы и длины коэффициент  $k$  часто принимает значения, близкие к 3 (соотношение геометрического подобия) (Алимов, 1981). Поэтому мы проводили сравнение коэффициентов  $k$  с 1 или 3 соответственно.

Следует также отметить, что аллометрические соотношения бывают полезны в тех случаях, когда требуется оценить какой-либо параметр, непосредственное измерение которого не проводилось. Так, например, если известно уравнение роста линейных размеров и аллометрические коэффициенты зависимости массы от линейных размеров, можно получить

уравнение изменения массы с возрастом; с помощью уравнения аллометрии можно пересчитать значения интенсивности потребления кислорода с общей массы на массу мягких тканей моллюсков и т.п. Для мидий *M. edulis* коэффициенты уравнения (3.2) рассчитывали для разных популяций (табл. 4.26).

Как видно из таблицы при сравнении линейных промеров коэффициент  $k$  варьирует в широких пределах и почти во всех случаях достоверно отличается от 1 ( $p < 0.001$ ). При этом, в зависимости от популяции  $k$  может быть как больше (положительная аллометрия), так и меньше (отрицательная аллометрия) 1.

Межпопуляционные различия значений  $k$  достоверны независимо от сравниваемых параметров ( $p < 0.001$ ). Причины этих различий не совсем ясны. По крайней мере, попытки оценить корреляцию значений  $k$  с такими параметрами, как плотность поселения моллюсков, скорость приливно-отливных течений, локализация популяции (коллектор или литораль) не дали результатов. Вероятно, наблюдаемые различия связаны с комбинацией ряда факторов среды.

Тем не менее, несмотря на межпопуляционные различия, данные полученные на всех популяциях *M. edulis* все же хорошо аппроксимируются едиными аллометрическими уравнениями, коэффициенты которых также приведены в табл. 4.26.

При сравнении общей массы и длины тела или при сравнении массы мягких тканей (массы раковины) и общей массы межпопуляционных различий значений аллометрических коэффициентов мидий не выявлено. При этом в первом случае наблюдается соотношение геометрического подобия ( $k \approx 3$ ), в последнем - изометрическая зависимость ( $k \approx 1$ ).

Во всех случаях аллометрическое уравнение (3.2) хорошо аппроксимирует экспериментальные данные.

Таблица 4.28. Средние значения скорости потребления кислорода ( $Q$ , мкл  $O_2$ /ч) и интенсивности потребления кислорода ( $q$ , мкл  $O_2$ /(ч·г)) для моллюсков семейства Unionidae.  $t$  - возраст моллюска (год);  $n$  - число животных

$t$	<i>Mytilus edulis</i> , губа Малая Пирья		<i>Anodonta anatina</i> , р. Ока		<i>Unio pictorum</i> , р. Ока		<i>U. tumidus</i> , р. Ока	
	$Q$	$q$	$Q$	$q$	$Q$	$q$	$Q$	$q$
0+	1.60±0.48 ( $n=3$ )	96.5±18.4 ( $n=3$ )	-	-	-	-	-	-
1+	6.39±0.81 ( $n=27$ )	50.8±5.7 ( $n=27$ )	49.1±11.8 ( $n=5$ )	6.9±0.5 ( $n=5$ )	44.8±2.9 ( $n=21$ )	16.4±1.4 ( $n=21$ )	15.5±2.3 ( $n=3$ )	10.6±0.3 ( $n=3$ )
2+	28.3±2.0 ( $n=14$ )	36.4±2.5 ( $n=14$ )	-	-	82.8±5.2 ( $n=17$ )	11.8±0.9 ( $n=17$ )	27.1±1.6 ( $n=8$ )	8.7±0.4 ( $n=8$ )
3+	39.0±2.8 ( $n=5$ )	22.3±2.2 ( $n=5$ )	123.6±7.8 ( $n=35$ )	2.3±0.2 ( $n=35$ )	146.2±28.5 ( $n=7$ )	7.6±1.4 ( $n=7$ )	54.9±3.5 ( $n=12$ )	7.7±0.5 ( $n=12$ )
4+	53.3±7.1 ( $n=6$ )	14.4±2.0 ( $n=6$ )	195.3±12.4 ( $n=6$ )	2.7±0.3 ( $n=6$ )	163.2±14.3 ( $n=4$ )	6.7±0.7 ( $n=4$ )	89.1±13.5 ( $n=8$ )	6.1±0.9 ( $n=8$ )
5+	101±11 ( $n=7$ )	19.3±2.4 ( $n=7$ )	124.0±9.2 ( $n=7$ )	1.1±0.1 ( $n=7$ )	233.4 ( $n=1$ )	7.4 ( $n=1$ )	105.2±9.4 ( $n=16$ )	4.8±0.4 ( $n=16$ )
6+	99.2±9.0 ( $n=6$ )	12.9±1.7 ( $n=6$ )	168.0 ( $n=1$ )	1.2 ( $n=1$ )	223.2±50.1 ( $n=3$ )	6.1±1.3 ( $n=3$ )	138.2±29.9 ( $n=3$ )	3.5±0.9 ( $n=3$ )
7+	122±8 ( $n=5$ )	12.2±1.0 ( $n=5$ )	-	-	268.4±31.6 ( $n=5$ )	6.1±0.6 ( $n=5$ )	112.3 ( $n=2$ )	2.2 ( $n=2$ )
8+	131±8 ( $n=10$ )	11.3±0.8 ( $n=10$ )	-	-	190.4 ( $n=2$ )	4.1 ( $n=2$ )	146.1 ( $n=2$ )	2.4 ( $n=2$ )
9+	148 ( $n=2$ )	10.6 ( $n=2$ )	-	-	277.6±45.4 ( $n=3$ )	5.6±0.8 ( $n=3$ )	-	-
10+	167 ( $n=1$ )	11.8 ( $n=1$ )	-	-	-	-	-	-
12+	108 ( $n=1$ )	5.58 ( $n=1$ )	-	-	-	-	-	-

Аллометрические коэффициенты, рассчитанные для других видов двустворчатых моллюсков, приведены в табл. 4.27. Значения коэффициентов  $k$  значительно различаются у разных видов для всех исследованных зависимостей ( $p < 0.001$ ). Однако следует отметить, что размах межвидового варьирования этих коэффициентов вполне сопоставим с межпопуляционным варьированием  $k$  у мидий. Как правило,  $k$  достоверно отличается от прогнозируемых значений (3 для зависимости массы от длины раковины и 1 - в остальных случаях).

Таблица 4.29. Средние значения скорости потребления кислорода ( $Q$ , мкл  $O_2$ /ч) и интенсивности потребления кислорода ( $q$ , мкл  $O_2$ /(ч·г)) для моллюсков семейства Margaritiferidae.  $t$  - возраст моллюска (год);  $n$  - число животных

<i>Margaritifera margaritifera</i> , р. Варзуга								<i>M. laevis</i> , р. Кереть			
$t$	$n$	$Q$	$q$	$t$	$n$	$Q$	$q$	$t$	$n$	$Q$	$q$
21+	1	124.1	5.49	34+	1	194.6	3.42	7+	3	130.2	5.93
23+	2	131.3	5.07	35+	5	205.6	3.15	8+	3	137.1	4.94
24+	1	120.0	4.08	37+	2	178.2	2.69	9+	4	209.0	6.04
25+	1	119.6	3.58	43+	2	201.1	2.41	12+	3	196.6	3.36
26+	1	117.8	3.28					13+	2	269.3	4.26
27+	5	175.8	4.86					14+	2	250.4	3.72
28+	2	128.2	3.29					15+	1	272.6	3.61
29+	4	145.6	3.35					16+	2	308.2	3.52
30+	4	193.2	4.15					18+	2	310.7	3.17
31+	1	156.6	3.27					19+	1	220.8	2.06
32+	4	210.8	4.02					25+	1	275.4	1.96
33+	2	161.8	2.95					28+	3	485.1	3.09
35+	1	194.6	3.42					34+	1	452.4	2.0

Аппроксимация данных, полученных для всех видов, единым аллометрическим уравнением для большинства исследуемых параметров невозможна: согласно критерию нелинейности, кривая регрессии, построенная по всем данным в логарифмическом масштабе достоверно не является прямой линией ( $p < 0.001$ ).

Обнаружено лишь одно исключение - зависимость массы раковины ( $M_p$ ) от общей массы ( $M$ ) моллюсков. В этом случае все полученные данные для всех видов и популяций могут быть аппроксимированы единым уравнением:

$$M_p = (0.323 \pm 0.010) \cdot M^{(1.068 \pm 0.010)}$$

Степенной коэффициент в этом уравнении достоверно не отличается от 1 и, следовательно, у исследованных моллюсков независимо от вида, популяции и возраста доля массы раковины примерно постоянна и составляет около 32.3% от общей массы.

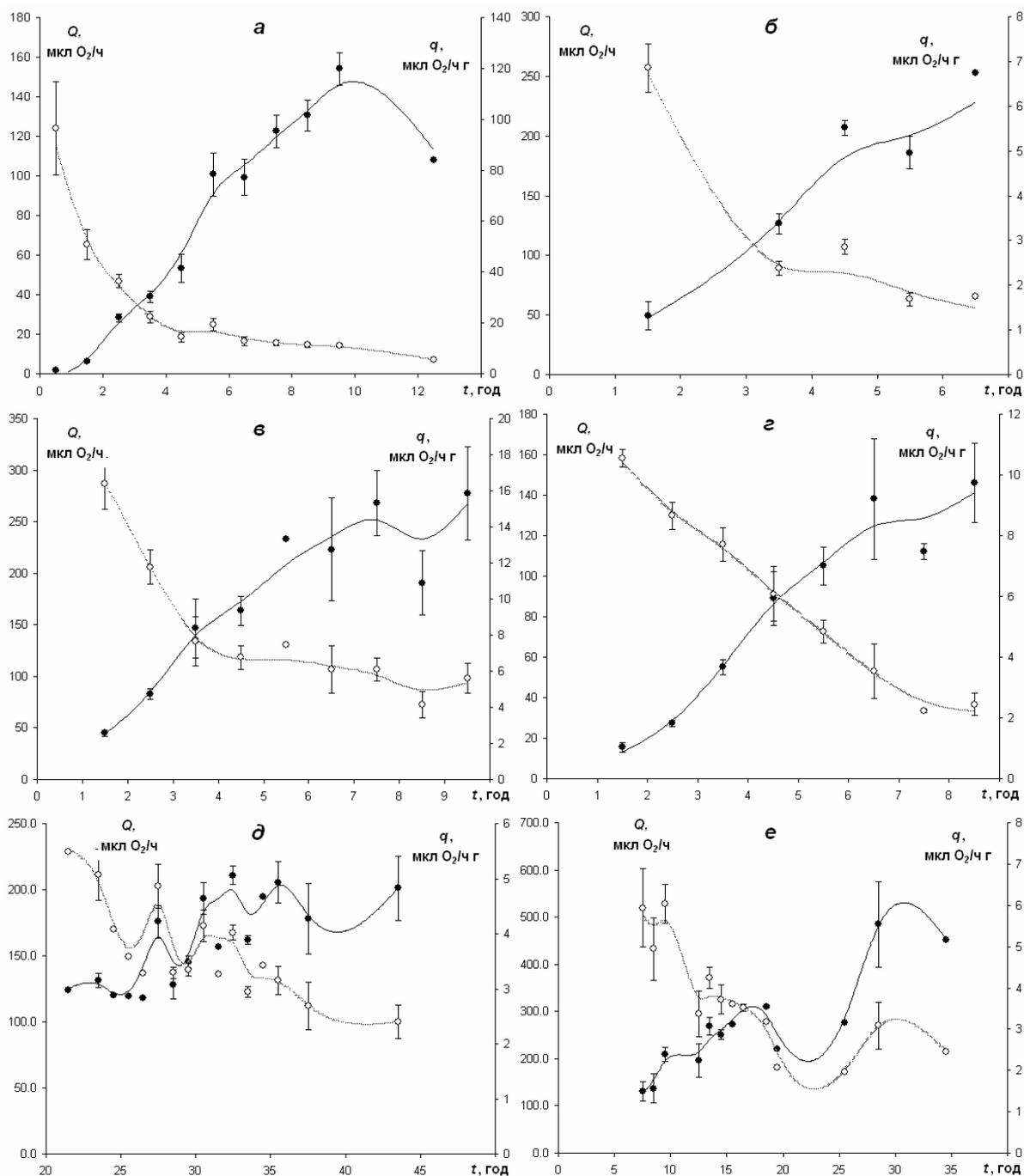


Рисунок 4.24. Зависимость скорости и интенсивности потребления кислорода от возраста у разных видов двустворчатых моллюсков. По оси абсцисс – возраст (год). По левой оси ординат - скорость потребления кислорода: черные кружки - усредненные экспериментальные данные; сплошная линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. По правой оси ординат – интенсивность потребления кислорода: белые кружки - усредненные экспериментальные данные; "размытая" линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов. Виды: а - *Mytilus edulis* (губа Малая Пирья); б - *Anodonta anatina* (р. Ока); в - *Unio pictorum* (р. Ока); г - *U. tumidus* (р. Ока); д - *Margaritifera margaritifera* (р. Варзуга); е - *M. laevis* (р. Брянка)

Таблица 4.30. Коэффициенты аллометрической зависимости скорости потребления кислорода ( $Q$ , мкл  $O_2$ /ч) от общей массы ( $M$ , г) у двустворчатых моллюсков

Вид	$n$	$k$	$a$ , мкл $O_2$ /(ч·г <sup><math>k</math></sup> )
<i>Anodonta anatina</i>	54	0.561±0.067	13.6±3.6
<i>Unio pictorum</i>	63	0.601±0.037	23.8±2.2
<i>U. tumidus</i>	54	0.614±0.044	14.4±1.7
<i>Margaritifera margaritifera</i>	38	0.440±0.089*	31.1±10.6
<i>M. laevis</i>	28	0.579±0.069	21.7±6.3
<i>Mytilus edulis</i>	87	0.695±0.019	25.0±1.0
Все данные	324	0.545±0.012**	21.3±0.8

Примечание: звездочками отмечена достоверность отличия  $k$  от 0.66: \* -  $p < 0.05$ ; \*\* -  $p < 0.001$ .  $n$  - число измерений

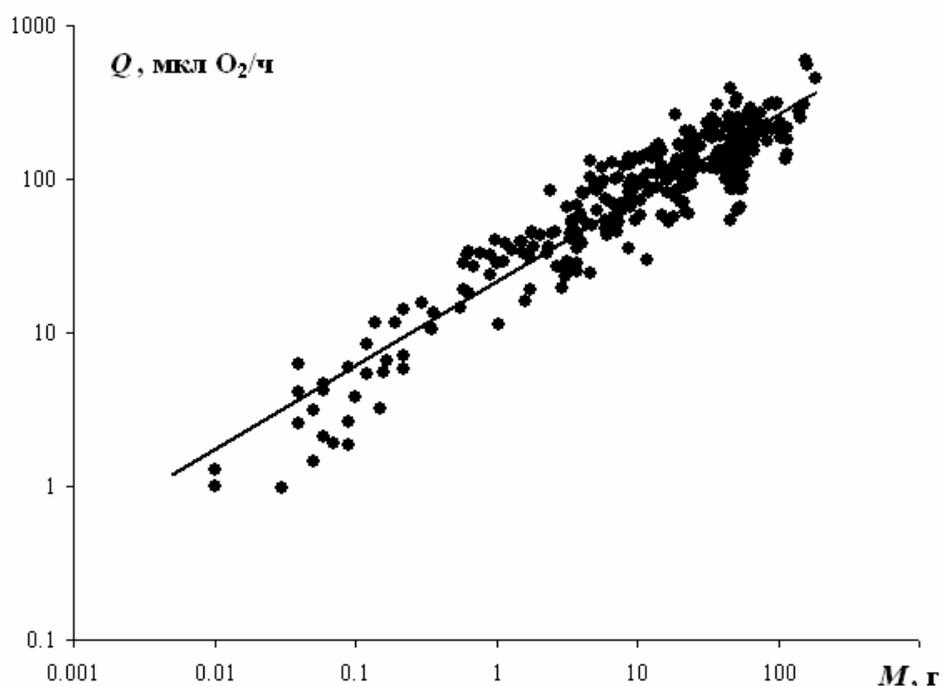


Рисунок 4.25. Зависимость скорости потребления кислорода ( $Q$ ) от общей массы ( $M$ ) для всех данных, полученных на всех исследованных видах и популяциях двустворчатых моллюсков. Линия - аппроксимация аллометрическим уравнением (4.1). Шкала логарифмическая

#### 4.2.4. Энергетический обмен в постличиночном онтогенезе двустворчатых моллюсков

Средние значения скорости и интенсивности потребления кислорода для разных видов двустворчатых моллюсков приведены в табл. 4.28 и 4.29.

Скорость потребления кислорода, как правило, имеет тенденцию

увеличиваться с возрастом. Наблюдаемые случаи уменьшения этого параметра у короткоживущих видов, по-видимому, связаны со случайными колебаниями его величины (рис. 4.24*a-g*).

Для долгоживущих видов (*M. margaritifera* и *M. laevis*) отмечаются заметные колебания скорости потребления кислорода со средним периодом 4.3 года и 10.0 лет соответственно (рис. 4.24*д, е*).

Интенсивность потребления кислорода постоянно падает. Для короткоживущих моллюсков уменьшение этого параметра с возрастом идет плавно (рис. 4.24 *a-g*), тогда как у долгоживущих - наблюдаются колебания с примерно тем же периодом, что и колебания скорости потребления кислорода (рис. 4.24 *д, е*). В связи с недостаточным числом данных не ясно, имеют ли эти колебания закономерный или случайный характер.

#### **4.2.5. Взаимозависимость между энергетическим обменом и массой в постличиночном онтогенезе двустворчатых моллюсков**

Как уже отмечалось, взаимозависимость между энергетическим обменом ( $Q$ ) и массой тела ( $M$ ) принято описывать с помощью аллометрического уравнения вида (4.1). Полученные нами на двустворчатых моллюсках данные также хорошо аппроксимируются этим уравнением. Часто значения степенных коэффициентов  $k$  для двустворчатых моллюсков близки к 0.66 (см. Алимов, 1981), поэтому мы использовали эту величину в качестве стандартной для сравнения с рассчитанными значениями  $k$ .

Конкретные значения коэффициентов аллометрического уравнения для разных видов двустворчатых моллюсков приведены в табл. 4.30. Как видно из таблицы величина коэффициентов  $k$  варьирует у разных видов от 0.440 до 0.695, но в большинстве случаев не отличается от стандартного значения 0.66.

Межвидовые различия  $k$  достоверны ( $p < 0.05$ ). Тем не менее, данные, полученные для всех видов, хорошо аппроксимируются единым аллометрическим уравнением (рис. 4.25). Коэффициенты этого уравнения приведены в табл. 4.30 (все данные).

## ГЛАВА 2. РОСТ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН МОЛЛЮСКОВ: ОПИСАНИЕ С ПОМОЩЬЮ УРАВНЕНИЙ

В данной главе приводятся результаты описания полученных кривых роста и изменения энергетического обмена моллюсков с помощью уравнений, в основу которых положены те или иные теоретические предпосылки. Это, прежде всего, уравнение Берталанфи, применяемое для описания бесконечного типа роста. Кроме того, для описания конечного типа роста и изменения интенсивности энергетического обмена нами предложены собственные уравнения, выведенные на основании формул термодинамики необратимых процессов. Вывод этих уравнений и аппроксимация с их помощью полученных экспериментальных данных приведены ниже.

Следует отметить, что аллометрические (степенные) уравнения не имеют под собой достаточной теоретической базы и могут быть отнесены к эмпирическим уравнениям. В связи с этим применение уравнений аллометрического роста (3.2) и взаимосвязи энергетического обмена и массы тела (4.1) было рассмотрено в предыдущей главе.

### 4.3. Описание роста бесконечного типа. Уравнение Берталанфи

Теоретической основой уравнения роста Берталанфи (Bertalanffy, 1960, 1964, 1965) является рассмотрение скорости изменения массы животных как баланса между процессами биосинтеза (анаболизма) и распада массы (катаболизма). При этом считается, что анаболическая составляющая находится в степенной зависимости от массы, а катаболическая - пропорциональна массе. В результате уравнение Берталанфи в дифференциальной форме записывается в виде:

$$\frac{dM}{Mdt} = uk_g \left[ \left( \frac{M}{M_\infty} \right)^{1/u} - 1 \right], \quad (4.2)$$

а в аналитической форме:

$$M = M_\infty \left( 1 - \exp(-k_g(t+t_0)) \right)^u, \quad (4.3)$$

где  $M$  - масса;  $t$  - возраст животного;  $M_\infty$ ,  $k_g$ ,  $t_0$ ,  $u$  - коэффициенты. Причем,  $M_\infty$  трактуется как предельная величина (асимптота) массы при  $t \rightarrow \infty$ ;  $k_g$ , иногда называемый константой роста, - как скорость достижения  $M_\infty$ ;  $t_0$  - условный возраст в момент времени  $t = 0$ , получаемый при экстраполяции кривой роста на значение массы  $M = 0$ .

#### 4.3.1. Аппроксимация данных уравнением Берталанфи

При аппроксимации данных уравнением (4.3) параметр  $u$  широко варьирует и часто имеет ошибку, близкую к 100%. Поскольку конкретное значение этого коэффициента не оказывает существенного влияния на значения других коэффициентов, при описании изменения массы мы считали  $u$  константой со значением  $u = 1/(1-k)$ , где  $k$  - степенной коэффициент из аллометрической зависимости (4.1) между скоростью потребления кислорода и массой тела животных. Обоснование выбора такого значения для  $u$  приведено далее (раздел 4.4). В случае отсутствия данных, позволяющих рассчитать коэффициент  $k$ , для исследуемой популяции мы фиксировали значение коэффициента  $u$ , исходя из следующих соображений:

- для двустворчатых моллюсков на основании большого количества литературных данных показано (Алимов, 1981), что рост линейных размеров описывается уравнением Берталанфи с коэффициентом  $u = 1$ ; поскольку, чаще всего масса зависит от линейных размеров в соотношении геометрического подобия, то для описания увеличения массы с возрастом можно принять  $u \approx 3$ ;

- для брюхоногих моллюсков степенной коэффициент  $k$  зависимости скорости потребления кислорода от массы в среднем не отличается от 0.75 и, соответственно, в случае описания весового роста можно считать, что коэффициент  $u \approx 4$ ; а для линейного роста -  $u \approx 1$  (по аналогии с двустворчатыми моллюсками).

Таким образом, для роста линейных размеров уравнение (4.3) имеет более простой вид:

$$L = L_\infty (1 - \exp(-k_g (t + t_0))), \quad (4.4)$$

где  $L$  - показатель линейных размеров;  $L_\infty$  - предельное (асимптотическое) значение  $L$  при  $t \rightarrow \infty$ ; остальные коэффициенты - как в уравнении (4.3).

Рост бесконечного типа, для описания которого пригодно уравнение Берталанфи, характерен для всех видов двустворчатых моллюсков и двух видов Gastropoda: *L. stagnalis* и *D. agreste*. Для этих видов уравнение Берталанфи удовлетворительно описывает экспериментальные данные, как по линейному, так и по весовому росту животных (рис. 4.26 и 4.27). Значения коэффициентов уравнения Берталанфи (4.3) приведены в табл. 4.31.

Для сравнительных исследований роста более удобно использовать рекуррентную форму уравнения Берталанфи, так называемое, уравнение Форда-Волфорда, (Ford, 1933; Walford, 1946; Мина, Клевезаль, 1976), которое в случае весового роста имеет вид:

$$M_{t+m}^{1/u} = c M_t^{1/u} + d, \quad (4.5)$$

где  $M_t$  - масса животного в момент времени  $t$ ;  $M_{t+m}$  - масса животного в момент времени  $t+m$ ;  $u$  - константа из уравнения Берталанфи (4.3);  $m$  - промежуток времени между промерами. Коэффициенты уравнения (4.5) связаны с коэффициентами уравнения Берталанфи (4.3) соотношениями:  $c = \exp(-k_g m)$ ;  $d = M_\infty^{1/u}(1-c)$ . Для роста линейных размеров уравнение (4.5) записывается следующим образом:

$$L_{t+m} = c L_t + d, \quad (4.6)$$

где  $L_t$  - линейные размеры животного в момент времени  $t$ ;  $L_{t+m}$  - линейные размеры животного в момент времени  $t+m$ ;  $m$  - промежуток времени между промерами.

Коэффициенты уравнения (4.6) связаны с коэффициентами уравнения Берталанфи (4.4) соотношениями:  $c = \exp(-k_g m)$ ;  $d = L_\infty \cdot (1-c)$ . Угловой коэффициент  $c$  при условии использования фиксированного значения коэффициента  $u$  для одновозрастных животных однозначно определяет удельную скорость весового роста:

$$\frac{dM}{Mdt} = \frac{u \ln c}{1 - c^{-(t+t_0)}},$$

Таблица 4.31. Коэффициенты уравнения Бергаланфи (4.3 и 4.4) для разных видов моллюсков

Вид	Рост общей массы (4.3)			Рост длины раковины (4.4)		
	$M_{\infty}$ , г	$k_g$ , год <sup>-1</sup>	$t_0$ , год	$L_{\infty}$ , мм	$k_g$ , год <sup>-1</sup>	$t_0$ , год
<i>L. stagnalis</i>	4.80± 0.12	3.51± 0.34	-0.125± 0.013	37.4± 0.3	3.73± 0.18	-0.176± 0.008
<i>D. agreste</i>	0.445± 0.018	5.02± 0.63	0.201± 0.033	-	-	-
<i>M. edulis</i> (губа Малая Пирья)	29.77± 1.59	0.165± 0.011	-0.4± 0.2	82.9± 4.1	0.115± 0.011	0.0± 0.1
<i>A. anatina</i> (р. Ока)	370± 66	0.185± 0.026	0.5± 0.2	168± 17	0.118± 0.023	1.1± 0.2
<i>U. pictorum</i> (р. Ока)	57.1± 4.5	0.329± 0.046	-0.2± 0.3	99.4± 3.1	0.218± 0.021	0.2± 0.2
<i>U. tumidus</i> (р. Ока)	416± 65	0.0922± 0.0082	-0.3± 1.1	77.6± 5.6	0.271± 0.065	0.3± 0.4
<i>M. margaritifera</i> (р. Варзуга)	149± 16	0.0451± 0.0053	-5.2± 1.3	119.4± 0.6	0.0607± 0.0009	-1.2± 0.1
<i>M. laevis</i> (р. Брянка)	249± 20	0.0627± 0.0079	2.6± 1.4	148.1± 1.7	0.0607± 0.0017	0.1± 0.1
<i>M. kurilensis</i> (р. Сенная)	-	-	-	107.3± 6.8	0.0415± 0.0043	0.4± 0.2

Примечание: для уравнения (4.3) коэффициент  $u \equiv 4$

или относительную скорость линейного роста:

$$\frac{dL}{Ldt} = \frac{\ln c}{1 - c^{-(t+t_0)}}$$

Чем больше величина  $c$  (и, соответственно, чем меньше величина константы роста  $k_g$ ), тем выше удельная скорость роста. Следует отметить, что даже значительные изменения значений  $c$  (на 1-2 порядка) приводят к небольшим изменениям удельной скорости роста.

Таким образом, даже в тех случаях, когда видимых различий удельной скорости роста не наблюдается, сравнение коэффициентов  $c$  дает возможность выявить эти различия. Линейный характер уравнений (4.5) и (4.6) позволяет проводить сравнительный анализ роста с помощью хорошо разработанных в математической статистике методов линейного регрессионного анализа (см. раздел 3.9.2).

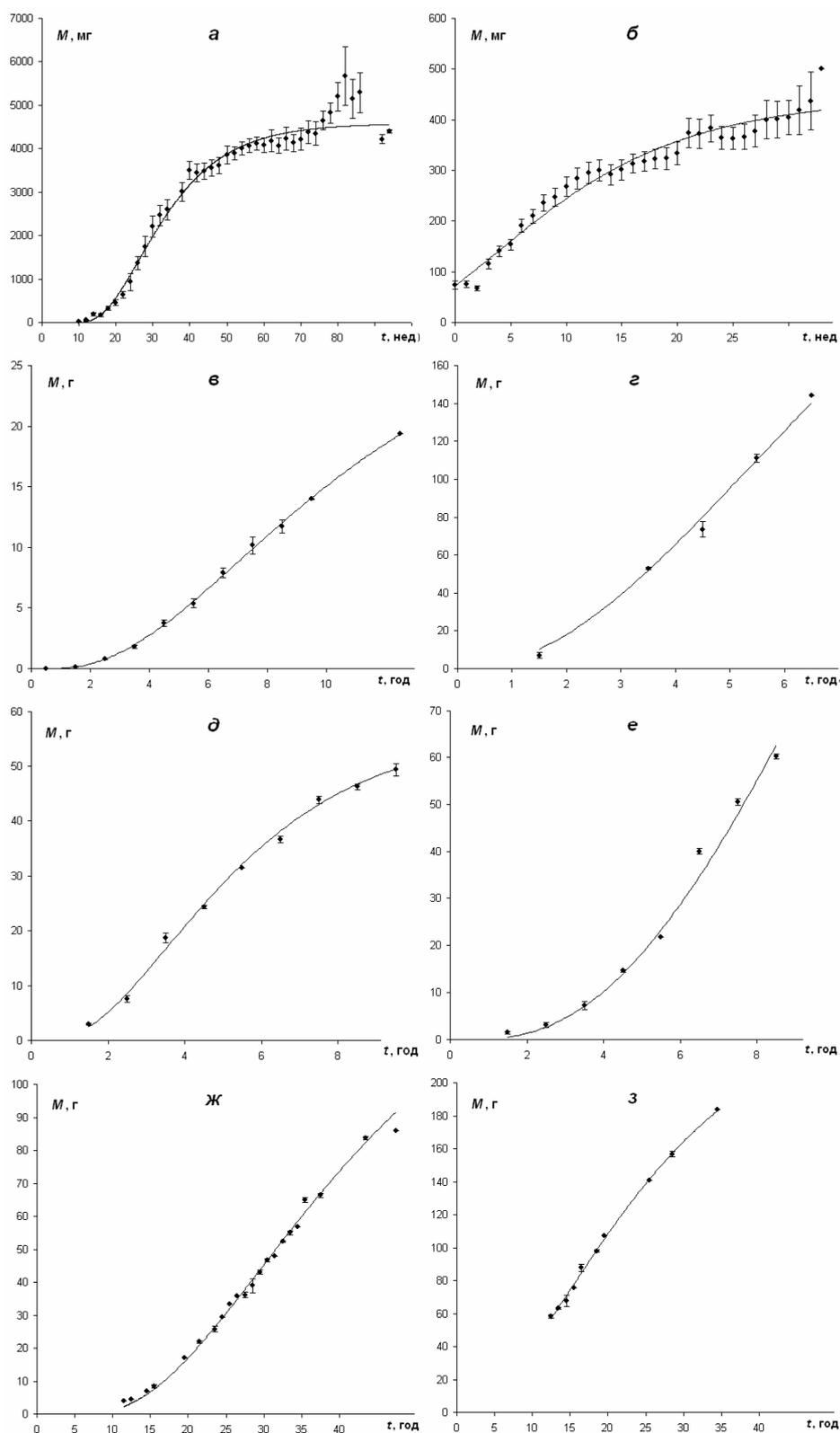


Рисунок 4.26. Аппроксимация уравнением Берталанфи зависимости общей массы от возраста у разных видов двустворчатых моллюсков. По оси абсцисс – возраст. По оси ординат - общая масса. Линия - аппроксимация уравнением Берталанфи (4.3), коэффициент  $u=4$ . Виды: а - *Lytnaea stagnalis*; б - *Deroceras agreste*; в - *Mytilus edulis*; г - *Anodonta anatina*; д - *Unio pictorum*; е - *U. tumidus*; ж - *Margaritifera margaritifera*; з - *M. laevis*

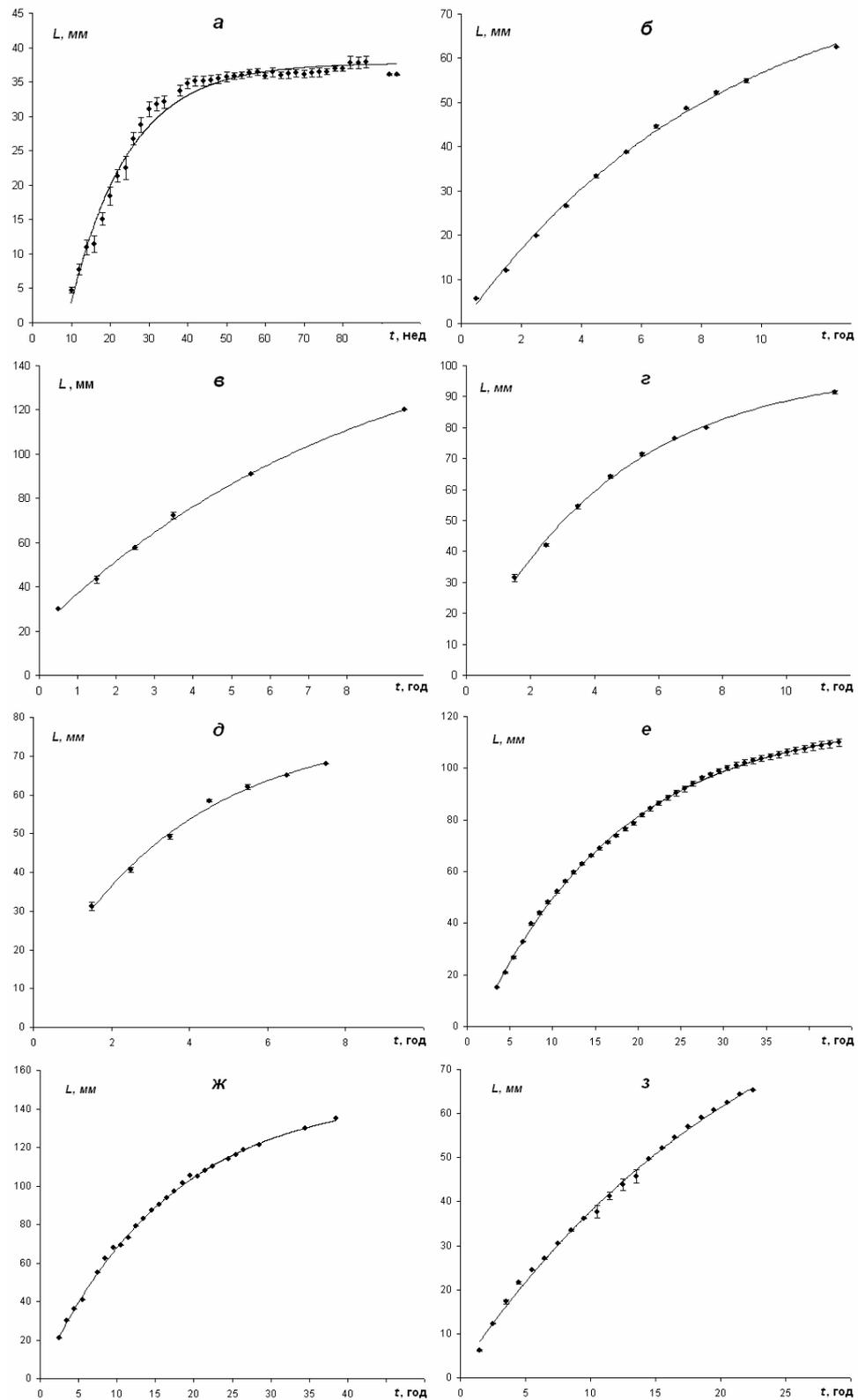


Рисунок 4.27. Аппроксимация уравнением Берталанфи зависимости длины раковины от возраста у разных видов двустворчатых моллюсков. По оси абсцисс – возраст. По оси ординат - длина раковины. Линия - аппроксимация уравнением Берталанфи (4.4). Виды: а - *Lymnaea stagnalis*; б - *Mytilus edulis*; в - *Anodonta anatina*; г - *Unio pictorum*; д - *U. tumidus*; е - *Margaritifera margaritifera*; ж - *M. laevis*; з - *M. kurilensis*

Таблица 4.32. Коэффициенты уравнений Форда-Волфорда (4.5) и Берталанфи (4.3) для весового роста в индивидуальном постличиночном онтогенезе *Lymnaea stagnalis*

№ моллюска	<i>n</i>	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи	
		<i>c</i>	<i>d</i> , мг <sup>1/4</sup>	<i>k<sub>g</sub></i> , нед <sup>-1</sup>	<i>M<sub>∞</sub></i> , Г
1-1-1	30	0.901±0.018	0.87±0.13	0.052±0.010	5.82±0.87
5-0-1	22	0.907±0.027	0.84±0.17	0.049±0.015	6.58±1.44
6-2-3	49	0.883±0.017	1.04±0.13	0.062±0.010	6.30±0.78
6-3-1	26	0.858±0.017	1.25±0.16	0.077±0.013	6.00±0.80
12-0-3	25	0.876±0.019	1.07±0.13	0.066±0.011	5.52±0.71
12-0-6	31	0.897±0.017	0.79±0.11	0.054±0.010	3.50±0.56
13-0-1	44	0.880±0.012	1.06±0.10	0.064±0.007	6.11±0.54
14-0-2	39	0.843±0.019	1.25±0.14	0.086±0.012	3.96±0.47
19-0-1	38	0.868±0.016	1.03±0.11	0.071±0.009	3.71±0.42
19-0-2	22	0.808±0.024	1.43±0.15	0.107±0.015	3.05±0.38
19-0-4	42	0.845±0.016	1.25±0.12	0.084±0.010	4.14±0.41
19-0-8	39	0.894±0.018	0.81±0.11	0.056±0.010	3.38±0.55
19-0-11	50	0.861±0.016	1.14±0.12	0.075±0.009	4.61±0.51
19-0-12	26	0.904±0.024	0.82±0.17	0.050±0.013	5.33±1.13
Все данные	483	0.884±0.005	0.97±0.03	0.061±0.003	4.88±0.18

Примечания: использовано фиксированное значение коэффициента  $u = 4$ ; промежуток времени между двумя последовательными измерениями в формуле (4.5)  $t = 2$  нед; различия коэффициентов не достоверны; согласно критерию нелинейности гипотеза, что все экспериментальные точки могут быть описаны прямой линией, не отвергается;  $n$  - число пар  $M_t - M_{t+2}$

#### 4.3.2. Сравнительный анализ кривых индивидуального роста

Полученные данные по индивидуальному росту моллюсков хорошо аппроксимируются уравнениями Форда-Волфорда (4.5) и (4.6). Коэффициенты этого уравнения, а также рассчитанные на их основании коэффициенты исходного уравнения Берталанфи (4.3) и (4.4) приведены в табл. 4.32-4.37.

Сравнительный регрессионный анализ показывает, что для большинства изученных видов варьирование значений коэффициентов  $c$  и  $d$  уравнений (4.5) и (4.6) у разных особей в пределах одной популяции не достоверно, то есть имеет случайный характер.

Таблица 4.33. Коэффициенты уравнений Форда-Волфорда (4.6) и Берталанфи (4.4) для изменения высоты раковины в индивидуальном постличином онтогенезе *Lymnaea stagnalis*

№ моллюска	<i>n</i>	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи	
		<i>c</i>	<i>d</i> , мм	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$L_{\infty}$ , мм
1-1-1	30	0.905±0.015	3.98±0.49	0.0501±0.015	41.7±1.1
5-0-1	22	0.906±0.026	4.01±0.74	0.0608±0.021	44.1±1.9
6-2-3	49	0.885±0.019	4.64±0.65	0.0499±0.009	35.7±1.1
6-3-1	26	0.849±0.027	5.81±0.84	0.0754±0.016	37.9±1.3
12-0-3	25	0.885±0.020	5.05±0.68	0.0853±0.018	35.7±1.0
12-0-6	31	0.905±0.017	3.39±0.47	0.0771±0.015	37.6±1.3
13-0-1	44	0.860±0.013	5.31±0.45	0.0782±0.010	37.0±0.7
14-0-2	39	0.843±0.014	5.60±0.45	0.0591±0.011	37.3±0.7
19-0-1	38	0.857±0.021	5.37±0.70	0.1015±0.011	31.8±0.9
19-0-2	22	0.816±0.032	5.83±0.89	0.0909±0.019	36.3±1.5
19-0-4	42	0.834±0.015	6.03±0.52	0.0535±0.010	32.8±0.6
19-0-8	39	0.899±0.017	3.33±0.48	0.0492±0.012	42.8±1.6
19-0-11	50	0.855±0.016	5.35±0.54	0.0614±0.009	40.1±0.9
19-0-12	26	0.888±0.023	4.16±0.73	0.0818±0.017	38.5±1.6
Все данные	483	0.884±0.005	4.41±0.16	0.0618±0.001	37.9±0.3

Примечания: промежуток времени между двумя последовательными измерениями в формуле (4.6)  $m = 2$  нед; различия коэффициентов не достоверны; согласно критерию нелинейности гипотеза, что все экспериментальные точки могут быть описаны прямой линией, не отвергается;  $n$  - число пар  $L_t - L_{t+2}$

Таблица 4.34. Коэффициенты уравнений Форда-Волфорда (4.5) и Берталанфи (4.3) для весового роста в индивидуальном постличином онтогенезе *D. agreste*

№ моллюска	<i>n</i>	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи		
		<i>c</i>	<i>d</i> , мг <sup>1/4</sup>	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$M_{\infty}$ , г	$t_0$ , нед
Da-1	30	0.848±0.049	0.70±0.21	0.165±0.058	0.45±0.24	2.6±0.2
Da-2	31	0.935±0.047	0.30±0.19	0.068±0.050	0.46±0.53	22.1±0.8
Da-3	31	0.911±0.045	0.40±0.18	0.093±0.049	0.40±0.34	11.0±0.5
Da-4	30	0.878±0.045	0.48±0.16	0.130±0.051	0.25±0.17	8.8±0.3
Da-5	30	0.863±0.068	0.64±0.30	0.148±0.079	0.47±0.39	14.5±0.9
Da-6	28	0.733±0.071	1.10±0.28	0.311±0.097	0.29±0.15	22.3±3.6
Da-7	29	0.907±0.035	0.42±0.13	0.098±0.038	0.41±0.25	11.0±0.2
Da-8	29	0.917±0.066	0.37±0.26	0.086±0.072	0.40±0.54	9.2±0.6
Da-9	24	0.649±0.067	1.39±0.25	0.432±0.103	0.24±0.09	7.3±0.6
Da-10	23	0.550±0.059	1.97±0.25	0.597±0.108	0.37±0.09	2.8±0.3

№ моллюска	$n$	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи		
		$c$	$d, \text{мг}^{1/4}$	$k_g, \text{нед}^{-1}$	$M_\infty, \text{г}$	$t_0, \text{нед}$
Da-11	26	0.875±0.033	0.58±0.14	0.134±0.038	0.47±0.20	8.6±0.3
Da-12	22	0.836±0.046	0.66±0.16	0.179±0.055	0.27±0.14	13.9±0.7
Da-13	24	0.916±0.054	0.43±0.23	0.088±0.058	0.67±0.62	2.8±0.2
Da-14	23	0.816±0.083	0.73±0.31	0.204±0.102	0.25±0.22	7.2±0.4
Da-15	21	0.818±0.054	0.82±0.23	0.201±0.067	0.41±0.21	16.5±0.9
Da-16	20	0.476±0.085	2.12±0.34	0.742±0.178	0.27±0.09	-0.3±0.1
Da-17	20	0.820±0.067	0.67±0.22	0.198±0.082	0.19±0.14	4.3±0.2
Da-18	21	0.804±0.089	0.87±0.36	0.218±0.111	0.39±0.30	5.8±0.4
Da-19	19	0.730±0.127	0.95±0.42	0.315±0.175	0.15±0.16	3.4±0.3
Da-20	19	0.849±0.067	0.62±0.25	0.164±0.078	0.29±0.24	8.8±0.5
Da-21	18	0.724±0.063	1.00±0.21	0.322±0.087	0.17±0.08	-0.01±0.05
Da-22	17	0.795±0.096	0.86±0.37	0.230±0.120	0.30±0.26	5.5±0.2
Da-23	17	0.912±0.064	0.40±0.26	0.092±0.070	0.44±0.52	9.2±0.8
Da-24	18	0.736±0.144	1.09±0.56	0.306±0.195	0.29±0.30	8.7±0.7
Da-25	16	0.712±0.134	1.32±0.61	0.340±0.188	0.44±0.36	5.7±0.5
Da-26	18	0.836±0.113	0.69±0.45	0.179±0.135	0.32±0.41	6.0±0.4
Da-27	18	0.863±0.086	0.57±0.32	0.148±0.099	0.31±0.35	7.6±0.7
Da-28	16	0.912±0.053	0.38±0.18	0.092±0.059	0.35±0.35	3.6±0.3
Da-29	16	0.906±0.025	0.43±0.08	0.099±0.027	0.45±0.18	5.1±0.1
Da-30	16	0.871±0.062	0.66±0.26	0.138±0.072	0.69±0.47	6.3±0.3
Da-31	15	0.840±0.111	0.71±0.44	0.174±0.133	0.39±0.46	1.6±0.5
Da-32	13	0.837±0.137	0.77±0.56	0.178±0.164	0.51±0.67	7.6±0.6
Da-33	10	0.743±0.077	1.28±0.35	0.297±0.103	0.62±0.29	7.9±1.3
Da-34	12	0.852±0.138	0.68±0.53	0.160±0.162	0.45±0.66	8.0±0.8
Da-35	11	0.875±0.150	0.63±0.58	0.134±0.171	0.62±1.06	6.3±0.8
Da-36	10	0.794±0.164	0.90±0.61	0.230±0.207	0.36±0.49	9.8±1.9
Da-37	9	0.908±0.191	0.44±0.67	0.097±0.211	0.50±1.52	15±4.3
Все данные	750	0.887±0.010	0.51±0.04	0.120±0.011	0.40±0.06	7.6±0.7

Примечания: использовано фиксированное значение коэффициента  $u = 4$ ; промежуток времени между двумя последовательными измерениями в формуле (4.5)  $t = 1$  нед; различия коэффициентов не достоверны; согласно критерию нелинейности гипотеза, что все экспериментальные точки могут быть описаны прямой линией, не отвергается;  $n$  - число пар  $M_t - M_{t+1}$

Таблица 4.35. Коэффициенты уравнений Форда-Волфорда (4.6) и Берталанфи (4.4) для длин годовых колец на поверхности раковины у отдельных особей *Margaritifera margaritifera*

№ моллюска	n	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи	
		c	d, мм	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$L_\infty$ , мм
Mm-1	42	0.953±0.004	6.0±0.4	0.0476±0.0045	128.3±0.2
Mm-2	49	0.942±0.002	6.9±0.2	0.0599±0.0020	118.3±0.1
Mm-3	37	0.924±0.005	8.3±0.4	0.0792±0.0050	109.1±0.1
Mm-4	35	0.938±0.004	7.0±0.3	0.0638±0.0038	113.0±0.1
Mm-5	36	0.988±0.005	2.6±0.4	0.0120±0.0049	216.2±0.6
Mm-6	33	0.943±0.005	6.9±0.4	0.0584±0.0049	121.6±0.1
Mm-7	33	0.952±0.005	6.3±0.4	0.0492±0.0049	131.3±0.2
Mm-8	47	0.974±0.003	3.9±0.3	0.0267±0.0029	148.9±0.2
Mm-9	42	0.944±0.006	5.5±0.4	0.0579±0.0061	97.7±0.2
Mm-10	43	0.962±0.003	4.6±0.2	0.0385±0.0026	121.8±0.1
Все данные	397	0.959±0.002	5.1±0.1	0.0416±0.0017	125.7±0.1

Примечания: в формуле (4.6)  $m = 1$  год; различия коэффициентов  $c$  достоверны ( $p < 0.001$ ); согласно критерию нелинейности гипотеза, что все экспериментальные точки могут быть описаны прямой линией, не отвергается;  $n$  - число пар  $L_t - L_{t+1}$

Таблица 4.36. Коэффициенты уравнений Форда-Волфорда (4.6) и Берталанфи (4.4) для длин годовых колец на поверхности раковины у отдельных особей *Mytilus edulis* из популяции коллектора около о-ва Кастьян

№ моллюска	n	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи	
		c	d, мм	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$L_\infty$ , мм
Me2-277	6	0.837±0.046	13.4±1.7	0.178±0.055	82.2±0.4
Me2-278	6	0.856±0.041	12.5±1.6	0.155±0.048	86.9±0.4
Me2-279	6	0.834±0.029	13.4±1.1	0.181±0.035	80.8±0.3
Me2-280	6	0.829±0.027	13.7±1.1	0.187±0.033	80.4±0.2
Me2-281	6	0.848±0.033	13.3±1.3	0.165±0.039	87.6±0.3
Me2-282	6	0.875±0.045	12.2±1.7	0.133±0.051	98.1±0.5
Me2-283	6	0.829±0.048	13.7±1.9	0.187±0.057	80.5±0.4
Me2-284	6	0.814±0.026	14.6±1.0	0.205±0.032	78.5±0.2
Me2-285	6	0.844±0.025	13.3±1.0	0.169±0.029	85.3±0.2
Me2-286	6	0.888±0.045	11.4±1.7	0.119±0.050	101.9±0.5
Me2-287	6	0.854±0.025	13.3±1.0	0.158±0.030	90.8±0.2
Me2-288	6	0.855±0.039	13.3±1.5	0.156±0.046	91.9±0.4
Me2-289	6	0.848±0.046	13.6±1.8	0.164±0.054	89.9±0.4
Me2-290	6	0.828±0.041	14.1±1.6	0.188±0.050	82.4±0.4
Me2-291	6	0.850±0.041	13.5±1.6	0.162±0.048	90.0±0.4
Me2-292	6	0.859±0.028	12.6±1.2	0.152±0.033	89.1±0.3
Me2-293	6	0.845±0.039	13.7±1.5	0.168±0.046	88.4±0.4

№ моллюска	<i>n</i>	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи	
		<i>c</i>	<i>d</i> , мм	<i>k<sub>g</sub></i> , нед <sup>-1</sup>	<i>L<sub>∞</sub></i> , мм
Me2-294	6	0.855±0.055	12.9±2.3	0.156±0.065	89.1±0.6
Me2-295	6	0.832±0.056	14.0±2.4	0.184±0.068	83.2±0.5
Me2-296	6	0.822±0.041	14.3±1.6	0.196±0.050	80.2±0.3
Me2-297	6	0.849±0.033	13.3±1.3	0.164±0.039	87.7±0.3
Me2-298	6	0.861±0.050	13.2±1.9	0.150±0.058	94.6±0.5
Me2-299	6	0.892±0.040	11.4±1.6	0.115±0.045	105.4±0.5
Me2-300	6	0.875±0.051	12.5±1.9	0.133±0.058	100.0±0.6
Me2-301	6	0.871±0.035	12.5±1.4	0.139±0.041	96.8±0.4
Me2-302	6	0.868±0.040	12.6±1.5	0.142±0.047	95.5±0.4
Me2-303	6	0.847±0.035	13.9±1.3	0.166±0.041	90.9±0.3
Me2-304	6	0.831±0.041	14.2±1.5	0.186±0.049	83.7±0.4
Me2-305	6	0.865±0.041	13.4±1.5	0.145±0.047	99.1±0.4
Me2-306	6	0.874±0.034	12.2±1.3	0.135±0.039	96.7±0.4
Me2-307	6	0.883±0.037	11.9±1.5	0.125±0.042	101.9±0.4
Me2-308	7	0.844±0.033	13.3±1.4	0.169±0.039	85.7±0.3
Me2-309	7	0.864±0.029	12.2±1.2	0.146±0.034	90.2±0.3
Me2-310	7	0.845±0.020	13.5±0.8	0.168±0.024	87.3±0.2
Me2-311	7	0.864±0.034	12.7±1.4	0.146±0.039	93.5±0.4
Me2-312	7	0.864±0.024	12.7±1.0	0.147±0.028	92.9±0.3
Me2-313	7	0.853±0.022	13.5±0.9	0.159±0.026	91.6±0.2
Me2-314	7	0.889±0.016	12.2±0.7	0.118±0.018	109.6±0.2
Me2-315	7	0.832±0.029	14.2±1.3	0.183±0.035	84.8±0.3
Me2-316	7	0.859±0.034	12.9±1.5	0.151±0.040	91.6±0.4
Me2-317	7	0.848±0.028	13.7±1.2	0.165±0.034	89.9±0.3
Me2-318	7	0.872±0.025	12.4±1.0	0.137±0.029	96.5±0.3
Me2-319	7	0.861±0.032	12.7±1.4	0.150±0.037	91.5±0.3
Me2-320	7	0.865±0.024	12.6±1.0	0.145±0.028	93.7±0.3
Me2-321	7	0.873±0.028	12.2±1.2	0.136±0.033	95.9±0.3
Me2-322	7	0.837±0.028	14.3±1.2	0.178±0.033	87.6±0.3
Me2-323	7	0.870±0.031	12.4±1.4	0.140±0.036	95.4±0.4
Me2-324	7	0.864±0.023	13.0±0.9	0.147±0.026	95.8±0.2
Me2-325	7	0.836±0.009	14.2±0.4	0.179±0.011	86.7±0.1
Me2-326	7	0.876±0.025	12.6±1.1	0.132±0.029	102.1±0.3
Me2-327	7	0.865±0.024	13.4±1.0	0.145±0.028	99.0±0.3
Me2-328	7	0.870±0.013	12.7±0.6	0.139±0.015	97.6±0.1
Me2-329	7	0.883±0.025	12.2±1.0	0.124±0.028	104.3±0.3
Me2-330	8	0.839±0.015	13.7±0.7	0.176±0.018	84.6±0.1
Me2-331	8	0.879±0.019	12.0±0.8	0.129±0.022	99.6±0.2
Me2-332	8	0.860±0.013	13.1±0.6	0.151±0.015	93.8±0.1
Me2-333	8	0.835±0.018	14.3±0.8	0.180±0.022	86.7±0.2

№ моллюска	$n$	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи	
		$c$	$d$ , мм	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$L_\infty$ , мм
Me2-334	8	0.834±0.014	14.1±0.7	0.181±0.017	85.2±0.1
Me2-335	8	0.895±0.025	11.7±1.1	0.111±0.028	111.4±0.3
Me2-336	8	0.859±0.026	13.0±1.2	0.153±0.030	91.9±0.3
Me2-337	8	0.885±0.024	11.6±1.1	0.122±0.027	100.7±0.3
Me2-338	8	0.872±0.023	12.6±1.0	0.137±0.026	98.0±0.3
Me2-339	8	0.834±0.019	14.3±0.9	0.182±0.023	86.2±0.2
Me2-340	8	0.868±0.019	12.9±0.9	0.142±0.022	97.2±0.2
Me2-341	8	0.845±0.028	13.7±1.3	0.168±0.033	88.7±0.3
Me2-342	8	0.866±0.020	12.9±0.9	0.144±0.023	96.3±0.2
Me2-343	8	0.868±0.025	12.6±1.2	0.142±0.029	95.7±0.3
Me2-344	8	0.858±0.019	13.3±0.9	0.154±0.022	93.6±0.2
Me2-345	8	0.906±0.016	10.9±0.7	0.099±0.017	115.8±0.2
Me2-346	8	0.881±0.023	11.9±1.1	0.126±0.026	100.3±0.3
Me2-347	8	0.875±0.026	12.3±1.2	0.134±0.030	98.8±0.3
Me2-348	8	0.909±0.027	10.9±1.2	0.096±0.029	119.0±0.4
Me2-349	8	0.903±0.024	11.6±1.1	0.102±0.026	119.6±0.3
Me2-350	8	0.862±0.022	13.4±1.0	0.148±0.026	97.2±0.2
Me2-351	9	0.872±0.019	12.7±0.9	0.137±0.022	99.4±0.2
Me2-352	9	0.890±0.020	11.8±1.0	0.117±0.022	106.8±0.3
Me2-353	9	0.894±0.018	11.8±0.9	0.112±0.020	111.7±0.2
Me2-354	9	0.883±0.023	12.1±1.2	0.124±0.026	103.8±0.3
Me2-355	9	0.891±0.012	11.6±0.6	0.116±0.014	106.3±0.2
Me2-356	9	0.887±0.015	12.1±0.7	0.120±0.017	107.2±0.2
Me2-357	9	0.869±0.015	13.1±0.8	0.141±0.018	99.7±0.2
Me2-358	9	0.881±0.014	12.4±0.7	0.126±0.016	104.3±0.2
Me2-359	9	0.886±0.016	12.2±0.8	0.121±0.018	107.6±0.2
Me2-360	9	0.894±0.016	11.7±0.8	0.113±0.018	110.0±0.2
Me2-361	9	0.904±0.016	11.4±0.8	0.101±0.018	119.3±0.2
Me2-362	9	0.893±0.023	11.7±1.1	0.114±0.026	109.3±0.3
Me2-363	10	0.868±0.018	13.0±0.9	0.142±0.020	98.4±0.2
Me2-364	10	0.889±0.013	12.0±0.7	0.117±0.015	108.4±0.2
Me2-365	10	0.909±0.021	10.7±1.1	0.096±0.023	117.2±0.3
Me2-366	10	0.895±0.012	11.6±0.6	0.110±0.014	111.4±0.2
Me2-367	11	0.898±0.019	11.3±1.1	0.107±0.022	110.9±0.3
Me2-368	14	0.549±0.260	25.6±16.3	0.601±0.474	56.6±1.2
Все данные	681	0.852±0.008	13.2±0.3	0.160±0.009	89.7±0.1

Примечания: в формуле (4.6)  $m = 1$  год; различия коэффициентов не достоверны; согласно критерию нелинейности гипотеза, что все экспериментальные точки могут быть описаны прямой линией, не отвергается;  $n$  - число пар  $L_t - L_{t+1}$

Таблица 4.37. Коэффициенты уравнений Форда-Волфорда (4.6) и Берталанфи (4.4) для длин годовых колец на поверхности раковины у отдельных особей *Mytilus edulis* из популяции губы Малая Пирья (верхняя литораль)

№ моллюска	$n$	Уравнение Форда-Волфорда		Уравнение Берталанфи	
		$c$	$d$ , мм	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$L_\infty$ , мм
Me1-22	6	0.872±0.121	10.1±3.7	0.137±0.139	78.8±1.3
Me1-23	7	0.887±0.055	9.3±1.9	0.119±0.062	82.6±0.7
Me1-52	6	0.944±0.033	8.4±1.0	0.058±0.035	148.3±0.7
Me1-54	5	0.942±0.083	8.3±2.3	0.060±0.088	142.7±1.7
Me1-87	6	0.980±0.074	6.7±2.2	0.020±0.076	345.0±4.1
Me1-88	6	0.925±0.043	8.8±1.4	0.078±0.047	117.7±0.7
Me1-89	10	0.920±0.043	7.9±1.8	0.084±0.047	98.1±0.8
Me1-90	6	0.857±0.044	11.3±1.4	0.155±0.051	79.1±0.4
Me1-91	5	0.859±0.045	10.0±1.3	0.152±0.052	71.2±0.4
Me1-92	5	0.883±0.143	10.0±4.0	0.124±0.161	85.5±1.6
Me1-93	5	0.831±0.093	11.3±2.6	0.185±0.111	67.0±0.8
Me1-94	6	0.825±0.070	12.1±2.2	0.193±0.085	68.8±0.6
Me1-95	5	0.925±0.012	8.3±0.3	0.078±0.013	111.0±0.2
Me1-96	5	0.957±0.073	8.4±1.9	0.044±0.076	196.1±1.9
Me1-97	8	0.909±0.044	8.4±1.6	0.095±0.048	92.1±0.7
Me1-99	6	0.959±0.105	7.0±3.2	0.042±0.109	172.5±3.0
Все данные	97	0.899±0.015	9.3±0.5	0.107±0.016	91.6±0.2

Примечания: промежуток времени между двумя последовательными измерениями в формуле (4.6)  $m = 1$  год; различия коэффициентов не достоверны; согласно критерию нелинейности гипотеза, что все экспериментальные точки могут быть описаны прямой линией, не отвергается;  $n$  - число пар  $L_t - L_{t+1}$ .

Единственным исключением являются данные по индивидуальному росту длины годовых колец на поверхности раковины жемчужниц *M. margaritifera* (табл. 4.35): различия значений угловых коэффициентов  $c$  в этом случае достоверны ( $p < 0.001$ ). Причины этих различий не ясны. Возможно, они связаны с вариациями микроусловий среды обитания моллюсков. Причем микроусловия среды могут отличаться как пространственно (локальные условия), так и во времени (в связи с разным возрастом моллюсков, и, как следствие, разными усредненными условиями среды за период жизни животных).

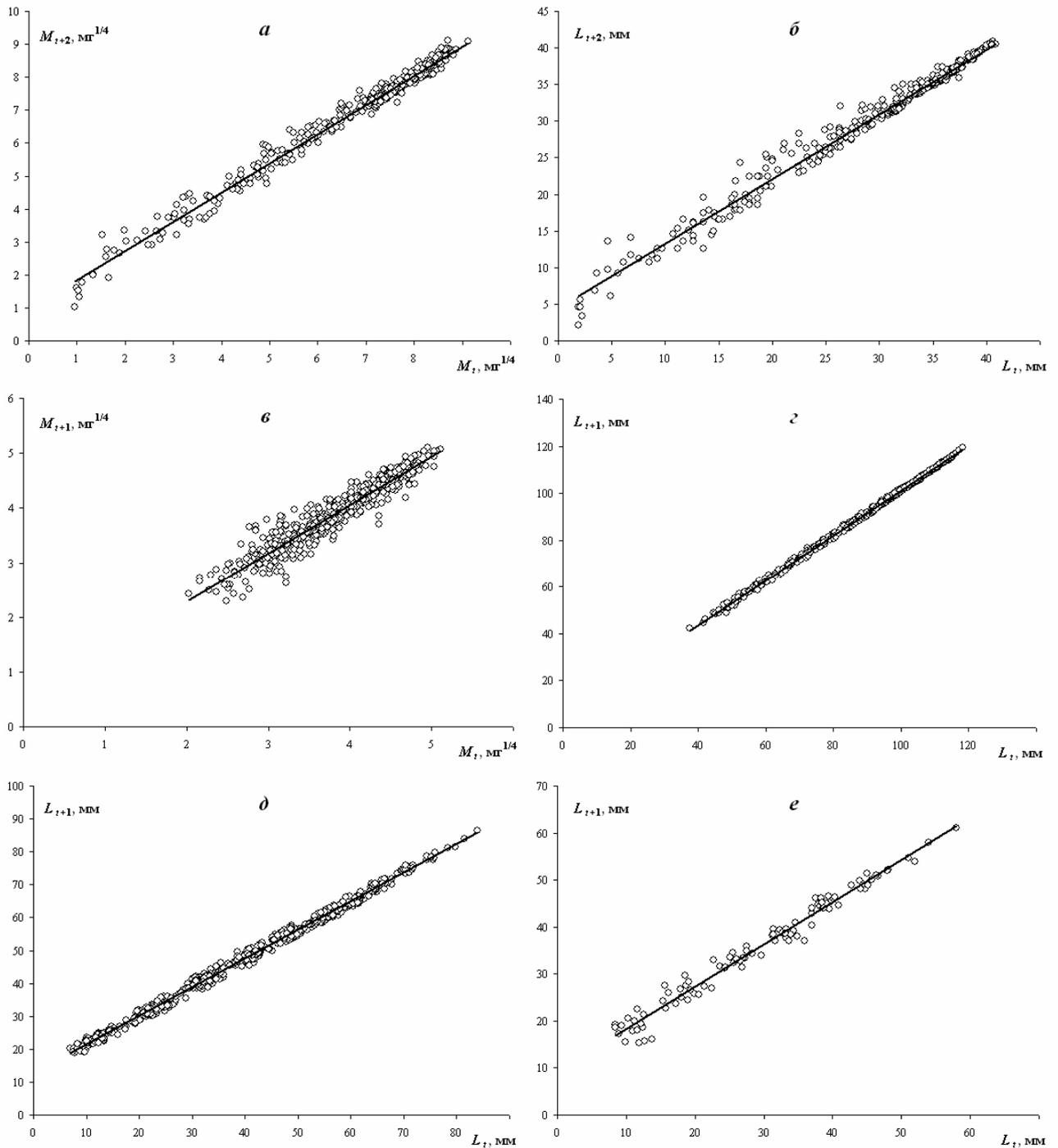


Рисунок 4.28. Аппроксимация суммарных данных по индивидуальному росту моллюсков уравнением Форда-Волфорда (4.5) или (4.6). По оси абсцисс - значения параметров роста в текущий момент времени  $t$ . По оси ординат - значения параметров роста через промежуток времени  $m$ . *а* - *Lymnaea stagnalis*, общая масса (мг),  $u = 4$ ,  $m = 2$  нед; *б* - *Lymnaea stagnalis*, высота раковины (мм),  $m = 2$  нед; *в* - *Deroceras agreste*, общая масса (мг),  $u = 4$ ,  $m = 1$  нед; *г* - *Margaritifera margaritifera*, длина раковины (мм),  $m = 1$  год; *д* - *Mytilus edulis* (коллектор около о-ва Кастьян), длина раковины (мм),  $m = 1$  год; *е* - *Mytilus edulis* (губа Малая Пирья, верхняя литораль), длина раковины (мм),  $m = 1$  год

Более подробно влияние условий среды на ростовые характеристики двустворчатых моллюсков будут рассмотрены далее на примере мидий *M. edulis*.

Для всех исследованных видов суммарные по всем моллюскам данные хорошо аппроксимируются уравнением Форда-Волфорда (рис. 4.28).

### 4.3.3. Ретроспективный анализ влияния среды на рост мидий

Эффективность роста двустворчатых моллюсков и, в частности, мидий, зависит от гидрологических условий, климатических и некоторых других факторов, прежде всего, температуры среды, количества пищи и т.д. (Lubet, 1969; Bauer, 1992).

В этом разделе на примере данных по индивидуальному росту мидий будет показано, что уравнение Берталанфи можно использовать для оценки обобщенного влияния факторов среды на параметры роста моллюсков.

Выше было показано, что уравнение Берталанфи удовлетворительно описывает рост исследованных видов и, в частности мидий *M. edulis*. Однако если сгруппировать мидий по возрасту и попытаться провести регрессионный анализ по возрастным группам, то окажется, что для мидий всех возрастных групп из района о-ва Кастьян зависимость длины следующего годового кольца ( $L_{t+1}$ ) от длины предыдущего ( $L_t$ ) не является линейной и, следовательно, не может быть аппроксимирована уравнением Форда-Волфорда (4.6). Также нелинейна эта зависимость для моллюсков ряда возрастных групп из района о-ва Кастьян и губы Малой Пирьей.

В то же время, для каждого календарного года зависимость длины кольца на конец года от длины кольца на начало этого года вполне может быть аппроксимирована уравнением (4.6). На рис. 4.29, в частности, приведена зависимость  $L_{t+1}(L_t)$  для моллюсков возраста 7 лет и для приростов раковин в 2003 г. В первом случае (рис. 4.29а) наблюдается нелинейная зависимость, во втором случае (рис. 4.29б) - линейная.

Значения коэффициентов уравнений (4.4) и (4.6), рассчитанные для ряда

календарных лет, и средние значения этих коэффициентов приведены в табл. 4.38. Согласно критерию  $\chi^2$  можно считать, что коэффициенты  $d$  и  $c$  распределены нормально, в то же время распределение коэффициента  $L_\infty$  не является нормальным с уровнем значимости  $p < 0.01$ .

Невозможность использования уравнения Берталанфи при описании роста линейных размеров мидий ряда возрастных групп, по нашему мнению, является следствием колебания условий среды в разные годы. Этот вывод подтверждается тем, что уравнение Берталанфи вполне удовлетворительно описывает увеличение линейных размеров у разных моллюсков в пределах одного и того же календарного года.

Определяя параметры роста моллюсков в разные годы, можно ретроспективно судить о суммарном влиянии факторов среды на рост мидий. Известно, что на рост мидий оказывает влияние целый ряд факторов среды, таких как температура, гидрологический режим, количество пищевых ресурсов и т.п. (Кулаковский, 2000). К сожалению, мы не нашли в литературе конкретных данных о климатических и гидробиологических параметрах в исследуемых районах Белого моря и, следовательно, не можем сопоставить полученные данные с конкретными характеристиками среды обитания моллюсков.

Какой из приведенных в табл. 4.38 параметров следует использовать для оценки влияния среды на скорость роста, зависит от целей исследования. В практике разведения мидий обычно используют возраст достижения моллюсками товарного размера 70 мм ( $T_{70}$ ) (Lubet, 1969; Theisen, 1967-1969): чем меньше  $T_{70}$ , тем лучше условия среды. Однако следует заметить, что параметр  $T_{70}$  пригоден не для всех популяций. В ряде природных литоральных популяций мидии никогда не достигают длины 70 мм (Кулаковский, Сухотин, 1986). В частности, максимальный размер мидий в популяции литоральной зоны губы Малой Пирьей по нашим данным составляет 62.5 мм.

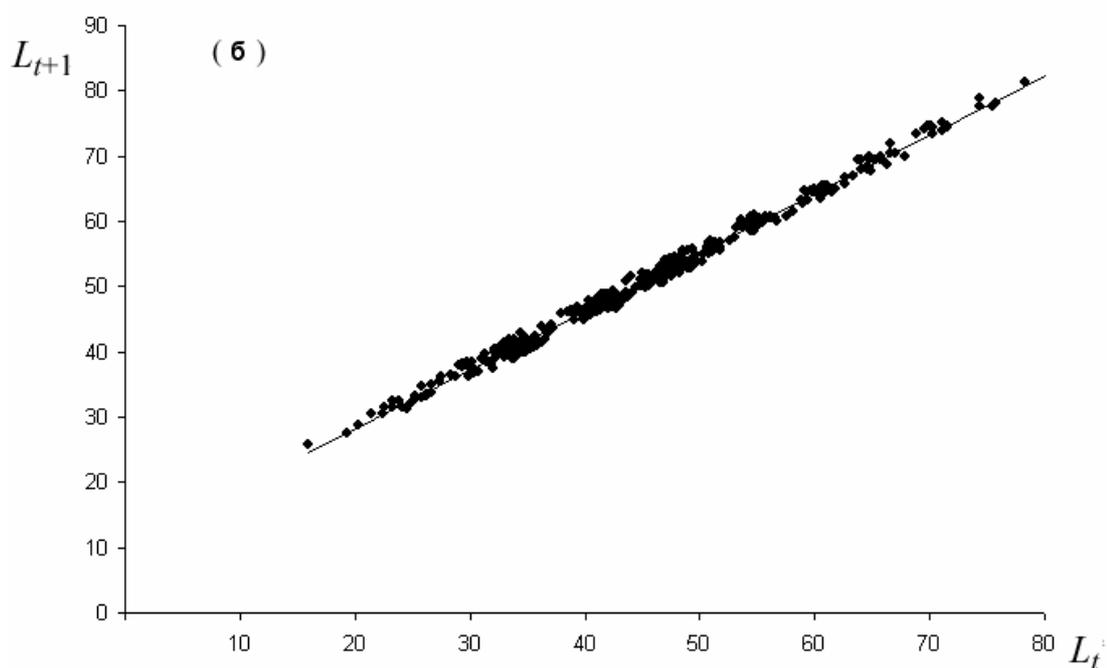
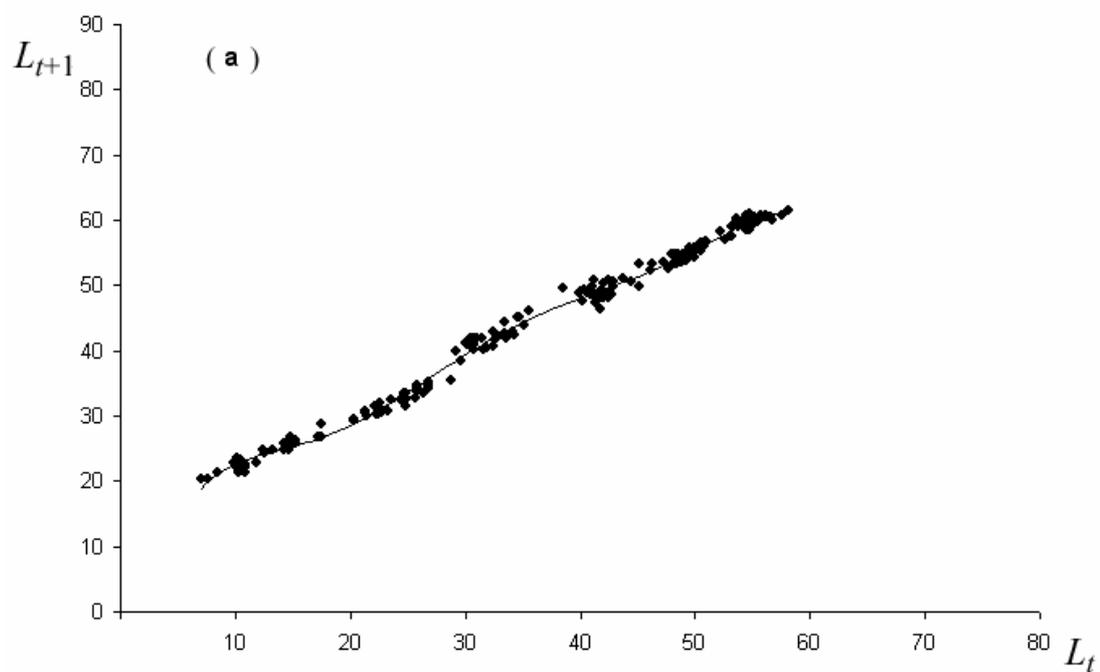


Рисунок 4.29. Зависимость длины следующего годового кольца ( $L_{t+1}$ , мм) от длины предыдущего годового кольца ( $L_t$ , мм) у мидий из коллекторов в районе о-ва Кастьян. *а* - 7-летние моллюски; линия проведена с помощью сглаживающих кубических сплайнов; *б* - конец ( $L_{t+1}$ , мм) и начало ( $L_t$ , мм) 2003 г. для всех мидий, имеющих соответствующие годовые кольца; линия - аппроксимация уравнением Форда-Волфорда (4.6)

Таблица 4.38. Коэффициенты уравнений Форда-Волфорда (4.6) и Берталанфи (4.4), рассчитанные для прироста длины раковины мидий в разные годы

Год	$n$	$c$	$d$ , мм	$k_g$ , год <sup>-1</sup>	$L_{\infty}$ , мм
коллектор около о-ва Кастьян					
1997	61	0.896±0.010	12.2±0.3	0.110±0.011	117.3±1.5
1998	92	0.849±0.008	13.4±0.2	0.164±0.009	88.7±0.9
1999	183	0.937±0.005	9.8±0.2	0.065±0.005	155.6±1.0
2000	260	0.856±0.004	14.2±0.1	0.155±0.005	98.6±0.5
2001	347	0.855±0.004	13.3±0.1	0.157±0.005	91.7±0.5
2002	367	0.903±0.003	10.5±0.1	0.102±0.003	108.2±0.4
2003	367	0.903±0.004	10.1±0.2	0.102±0.004	104.1±0.6
Среднее*	7	0.886±0.012	11.9±0.7	0.122±0.014	104.2±2.0
губа Малая Пирья					
1997	11	0.941±0.100	7.9±1.8	0.061±0.106	133.9±15.2
1998	20	0.858±0.064	10.1±1.3	0.153±0.075	71.1±5.9
1999	27	0.941±0.042	7.1±1.0	0.061±0.045	120.3±6.1
2000	39	0.905±0.025	8.6±0.6	0.100±0.028	90.5±2.9
2001	51	0.951±0.018	7.7±0.5	0.050±0.019	157.1±3.3
2002	62	0.947±0.015	7.8±0.5	0.054±0.016	147.2±2.7
Среднее*	6	0.924±0.015	8.2±0.4	0.079±0.016	107.7±2.0

Примечание: \* - среднее значение рассчитывали для коэффициентов  $c$  и  $d$  (распределение этих коэффициентов принято нормальным); промежуток времени между двумя последовательными измерениями в формуле (4.6)  $m = 1$ ;  $n$  - число пар  $L_t - L_{t+1}$ .

В связи с этим при проведении экологических исследований лучше использовать какой-либо другой параметр роста. Основным таким параметром может служить коэффициент  $k_g$  из формулы (4.4) или связанный с ним экспоненциальной зависимостью коэффициент  $c$  из формулы (4.6). В ряде работ (Алимов, 1981; Вауер, 1992) была показана отрицательная корреляция константы  $k$  (и, следовательно, положительная корреляция константы  $c$ ) с максимальным возрастом двустворчатых моллюсков. При этом, как правило, линейные размеры раковины также находятся в обратной зависимости от  $k$ . Таким образом, можно считать, что условия среды тем лучше, чем меньше коэффициент  $k$  (или чем больше коэффициент  $c$ ). Сравнительный анализ коэффициента  $d$  из формулы (4.6) возможен только при равенстве коэффициентов  $c$  (Урбах, 1964; Умнов, 1976; Зотин, 2000).

Таблица 4.39. Коэффициенты уравнений Форда-Волфорда (4.6) и Бергаланфи (4.4) для длин годовых колец на поверхности раковины в разных популяциях *Mytilus edulis*

Популяция	<i>n</i>	Уравнение Форда-Волфорда			Уравнение Бергаланфи		
		<i>c</i>	<i>d</i> , мм	<i>d'</i> , мм	<i>k<sub>g</sub></i> , нед <sup>-1</sup>	<i>L<sub>∞</sub></i> , мм	<i>L<sub>∞</sub>'</i> , мм
губа Малая Пирья, нижняя литораль	10	0.929± 0.019	7.7± 0.7	9.5± 1.4	0.074± 0.021	115.7± 0.4	91.0± 0.5
губа Малая Пирья, верхняя литораль	7	0.896± 0.023	8.2± 0.8	9.0± 1.1	0.110± 0.025	85.7± 0.3	85.5± 0.4
губа Большая Пирья, нижняя литораль	4	0.894± 0.044	8.9± 0.8	8.6± 0.8	0.112± 0.049	81.7± 0.5	82.1± 0.4
губа Большая Пирья, верхняя литораль	8	0.880± 0.027	8.6± 1.0	9.0± 1.2	0.127± 0.030	79.5± 0.3	85.8± 0.4
район мыса Турий, верхняя литораль	7	0.835± 0.051	9.5± 1.0	5.4± 0.7	0.180± 0.061	40.6± 0.5	51.6± 0.4
п-в Левин Наволок, верхняя литораль	8	0.882± 0.027	6.7± 1.2	10.7± 1.4	0.125± 0.031	95.5± 0.3	102.0± 0.4
залив Биофильтры, верхняя литораль	8	0.800± 0.039	8.0± 1.0	7.7± 1.1	0.223± 0.048	53.0± 0.3	73.3± 0.4
Половые о-ва, сублитораль	4	0.947± 0.109	18.3±3.3	10.4± 0.9	0.054± 0.115	171.5± 2.4	99.2± 0.4
Половые о-ва, верхняя литораль	7	0.813± 0.047	9.0± 3.0	11.1± 1.3	0.208± 0.058	75.9± 0.4	105.9± 0.4
коллектор около о-ва Кастьян	10	0.948± 0.017	14.2± 1.9	11.1± 1.9	0.053± 0.018	154.5± 0.5	105.5± 0.5
коллектор около о-ва Соностров	10	0.923± 0.020	11.2± 1.2	11.6± 1.9	0.080± 0.022	129.8± 0.4	110.3± 0.5
коллектор, бухта Круглая	6	0.890± 0.059	10.0± 1.2	18.0± 1.8	0.117± 0.066	166.0± 0.7	172.1± 0.4

Примечания: промежуток времени между двумя последовательными измерениями в формуле (4.6)  $t = 1$  год; различия коэффициентов  $c$  не достоверны, различия коэффициентов  $d$  достоверны ( $p < 0.001$ );  $d'$  и  $L_{\infty}'$  - соответствующие коэффициенты, рассчитанные для единого углового коэффициента  $c = 0.895 \pm 0.032$ ;  $n$  - число пар  $L_t - L_{t+1}$ .

В этом случае, по-видимому, наилучшими следует признать условия, для которых коэффициент  $d$  имеет большее значение и, следовательно, моллюски имеют больший размер.

Сравнение коэффициентов  $L_{\infty}$  стандартными статистическими методами не представляется возможным, так как их распределение не является нормальным.

Учитывая вышесказанное, наилучшие условия среды для роста мидий, по-видимому, были для моллюсков из района о-ва Кастьян в 1999 г. и для популяции губы Малой Пирьей в 2001 г., наихудшими - в 1998 г. для обеих популяций.

#### 4.3.4. Сравнительный межпопуляционный анализ роста

Несмотря на ограничения, накладываемые влиянием факторов среды на параметры роста в те или иные годы, зависимость размеров от возраста в среднем по популяции хорошо описывается уравнением Форда-Волфорда, что позволяет проводить сравнительный межпопуляционный анализ роста моллюсков. В табл. 4.39 приведены результаты по расчету коэффициентов уравнений Форда-Волфорда (4.6) и Берталанфи (4.4) для разных популяций и субпопуляций (верхняя и нижняя литоральная зона, сублиторальная зона) мидий *M. edulis*. Достоверных различий параметров роста между субпопуляциями, обитающими в разных биотопах в пределах одной и той же популяции, не обнаружено.

Кроме того, показано, что во всех исследованных популяциях темп роста моллюсков, определяемый коэффициентом  $c$ , достоверно не различался. В среднем  $c = 0.895 \pm 0.033$ . Межпопуляционные различия обнаружены только при сравнении коэффициентов  $d$ . При этом, исходя из значения коэффициентов  $d$ , исследованные популяции можно разбить на 6 групп (рис. 4.30a):

1. Открытое побережье вблизи мыса Турий ( $d = 5.4 \pm 0.5$  мм);
2. Бухта Биофильтров ( $d = 7.7 \pm 0.6$  мм);
3. Малая Пирья Губа и Большая Пирья Губа ( $d = 9.1 \pm 0.3$  мм);
4. Половые о-ва и Мыс Левин Наволок ( $d = 10.8 \pm 0.4$  мм);
5. Коллекторы в районе о-ва Кастьян и о-ва Соностров ( $d = 11.3 \pm 0.4$  мм);
6. Коллекторы в бухте Круглая ( $d = 17.6 \pm 0.6$  мм).

Вывод о том, что темпы роста моллюсков в различных популяциях мидий в среднем одинаковы, подтверждается тем, что зависимость нормированных по  $L_\infty$  длин раковин ( $L/L_\infty$ ) от возраста описывается единым уравнением (рис. 4.30):

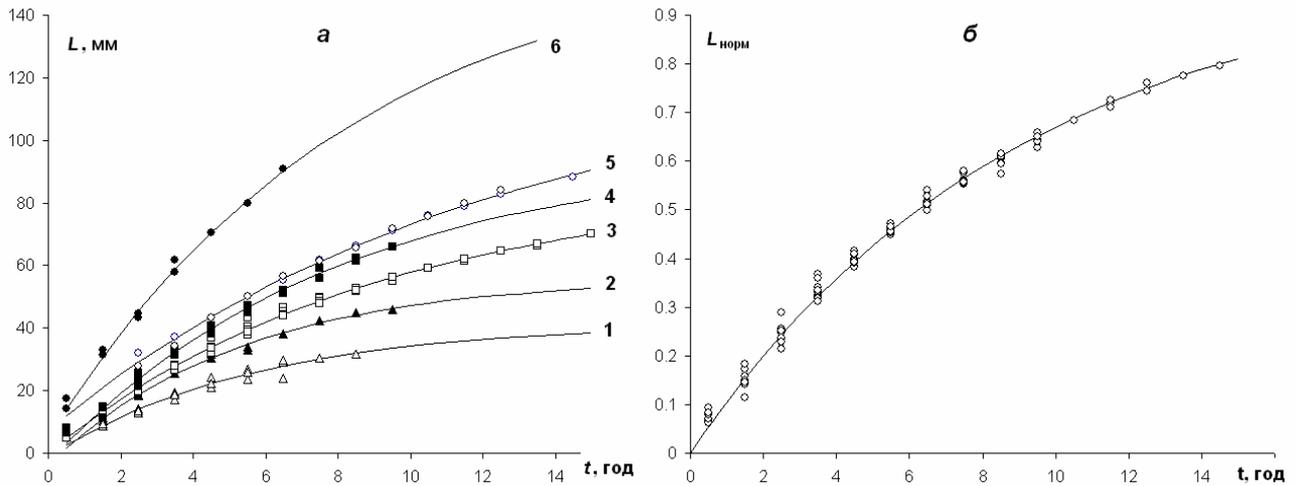


Рисунок 4.30. Рост длины раковин в различных популяциях мидий *Mytilus edulis*. По оси абсцисс - возраст  $t$ , год; *a*: по оси ординат - длина раковины ( $L$ , мм); цифрами обозначены группы популяций с одинаковыми коэффициентами уравнений Форда-Волфорда (4.6) (см. в тексте); линии - аппроксимация уравнением Берталанфи (4.4); *б*: по оси ординат - нормированная длина раковины ( $L/L_{\infty}$ ); кружки - средние значения для каждого возраста в каждой популяции. Линия - аппроксимация единым уравнением Берталанфи (4.7)

$$L/L_{\infty} = (1 - 0.895^t) \quad (4.7)$$

В отличие от других авторов, мы не обнаружили внутривидовых различий роста мидий. Особенно интересно, что таких различий не наблюдается даже при сравнении субпопуляций верхнего литорального горизонта и сублиторальной зоны вблизи Половых островов. В то же время, рост мидий в достаточно близком от этого района месте (пролив Подпахта, губа Чула) гетерогенен (Кулаковский, Сухотин, 1986). Значение коэффициентов  $d$ , рассчитанных по данным, приведенным этими авторами, у мидий верхней и средней литоральной зоны пролива Подпахта соответствуют группе 1, нижней литоральной зоны - группе 2, сублиторальной зоны - группе 3.

С нашей точки зрения противоречие между данными, полученными нами, и другими авторами может быть объяснено следующим образом. Район Половых о-вов, Малая Пирья Губа и Большая Пирья Губа характеризуются, с одной стороны, большой биологической продуктивностью и, с другой стороны, высокими скоростями приливно-отливных течений (в проливе Великая Салма,

где расположены Половые о-ва по данным сайта <http://www.scubaclub.ru> (скорость течения достигает 2 м/сек). Сочетание этих двух факторов, вероятно, приводит к тому, что пищевые потребности мидий в этих районах, независимо от биотопа, оказываются удовлетворены, и периодическое обсушивание моллюсков при отливах перестает быть лимитирующим рост фактором. В результате, рост мидий становится близким к максимально возможному и (в случае популяции Половых о-вов) по своим параметрам приближается к росту мидий, культивируемых на коллекторах.

Иная ситуация наблюдается при сравнении двух популяций жемчужниц *M. margaritifera* из р. Варзуга и р. Кереть. Скорость линейного роста раковин в этих популяциях достоверно различна ( $p < 0.001$ ) (рис. 4.31). Уравнения Форда-Волфорда (4.6) и Бергаланфи (4.4) выглядят следующим образом:

- для популяции р. Варзуга:  $L_{t+1} = (0.975 \pm 0.003) \cdot L_t + (3.7 \pm 0.2)$ ,  $n = 46$ ;

$$L = (130.8 \pm 3.3) (1 - \exp((-0.0326 \pm 0.0016) (t - 0.8 \pm 0.2)));$$

- для популяции р. Кереть:  $L_{t+1} = (0.939 \pm 0.002) \cdot L_t + (7.2 \pm 0.2)$ ,  $n = 40$ ;

$$L = (119.5 \pm 0.6) (1 - \exp((-0.0606 \pm 0.0009) (t - 0.7 \pm 0.1))).$$

[L]=мм; [t]=год.

Можно заключить, что относительная скорость нарастания длины раковины *M. margaritifera* в р. Варзуга больше, чем в р. Кереть.

#### 4.4. Зависимость интенсивности энергетического обмена от возраста

В литературе предложено сравнительно немного уравнений, описывающих изменение энергетического обмена в онтогенезе животных (см. раздел 2.1.5).

В частности, А.И. Зотиным и Р.С. Зотиной (1993) было предложено уравнение, основанное на термодинамическом подходе к процессам индивидуального развития. Это уравнение хорошо аппроксимирует имеющиеся в литературе экспериментальные данные. Хотя большое количество коэффициентов и сложность вычислений затрудняет его использование, все же сам подход заслуживает внимания.

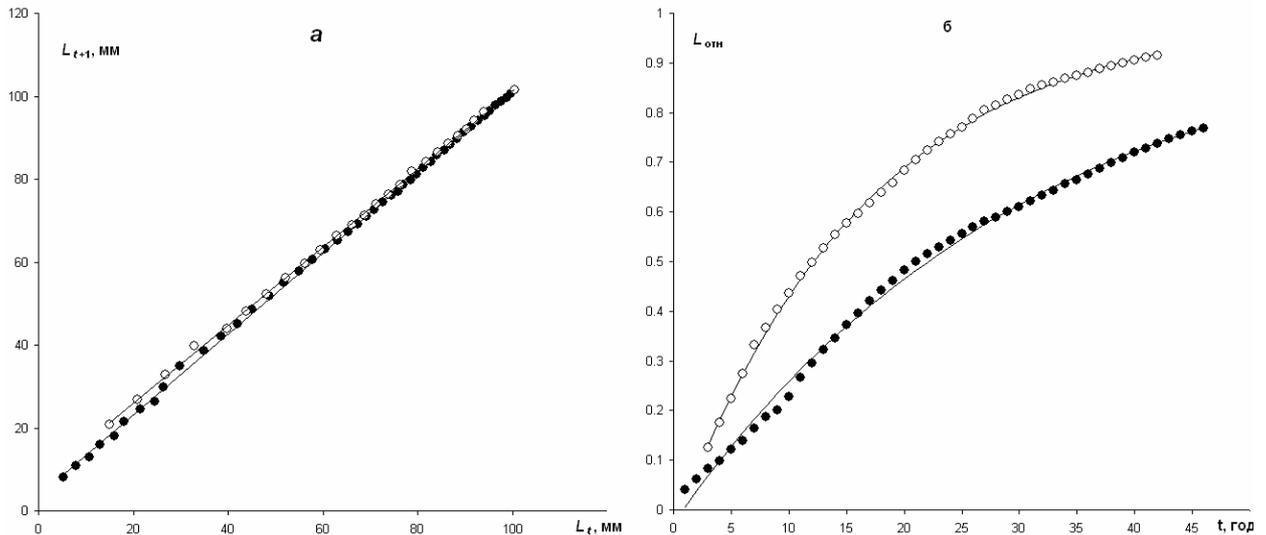


Рисунок 4.31. Сравнительный анализ роста длины раковины двух популяций жемчужниц *M. margaritifera*: р. Варзуга (черные кружки) и р. Кереть (белые кружки). *а*: по оси абсцисс - длина раковины моллюска возраста  $t$  ( $L_t$ , мм); по оси ординат - длина раковины моллюска возраста  $t+1$  ( $L_{t+1}$ , мм); прямые линии - аппроксимация уравнением Форда-Волфорда (4.6); *б*: по оси абсцисс - возраст  $t$  (год); по оси ординат - нормированная длина раковины ( $L/L_\infty$ ); линии - аппроксимация уравнением Берталанфи (4.4)

Действительно, изучение процессов, связанных с потоками массы и энергии в различных системах является основной задачей термодинамики необратимых процессов, и использование термодинамических формул для описания изменения энергетического обмена и роста у животных кажется вполне правомерным.

В данном разделе на основании термодинамических принципов выводится уравнение, описывающее кинетику изменения интенсивности потребления кислорода в ходе индивидуального развития.

#### 4.4.1. Особенности реализации принципов термодинамики необратимых процессов в онтогенезе животных

Необходимые для вывода уравнений кинетики скорости метаболизма и массы в онтогенезе животных сведения по термодинамике линейных необратимых процессов приведены в разделе 2.1.4. Однако прежде, чем приступить к выводу уравнений, следует рассмотреть вопрос об особенностях реализации термодинамических принципов в биологических системах.

Необходимо отметить, что само понятие "среда" и условия ее постоянства в биологии и термодинамике понимаются по-разному. С точки зрения биологии средой называется все то, что находится вне организма и ее постоянство связывают с постоянством внешних по отношению к организму параметров (Зотин, 1988). В термодинамике под средой подразумевают термодинамические потоки, осуществляющие перенос массы и энергии в систему и обратно (Prigogine, 1947; Пригожин, 1960, 1983; Хаазе, 1967). Условием постоянства такой среды будет неизменность внешних потоков. Чтобы различать эти два понимания термина "среда" мы будем говорить в первом случае о биологической среде, а во втором - о термодинамической среде.

Формулы линейной термодинамики справедливы только в тех случаях, когда термодинамическая система находится вблизи стационарного состояния и выполняются условия ее постоянства. В частности, это касается условий применимости принципа наименьшей диссипации энергии, сформулированного Пригожиным (Prigogine, 1947; Пригожин, 1960; Гленсдорф, Пригожин, 1973), согласно которому любая термодинамическая система стремится к стационарному состоянию, в котором скорость диссипации энергии минимальна.

Диссипация энергии характеризуется так называемой диссипативной функцией ( $\Psi$ ), которая, с одной стороны, определяет скорость продукции энтропии:  $\Psi = T d_i S / dt$  ( $T$  - абсолютная температура,  $d_i S / dt$  - скорость продукции энтропии), с другой стороны, может служить обобщенным показателем всех процессов, происходящих в системе:  $\Psi = \sum (I_i X_i)$  ( $X_i$  - термодинамические силы;  $I_i$  - потоки, вызываемые этими силами). Для биологических объектов диссипативная функция может быть оценена по скорости энергетического обмена (в частности, по скорости потребления ими кислорода) (Зотин, 1974, 1988).

Многочисленные экспериментальные данные, полученные на животных, принадлежащих практически ко всем таксонам, в том числе и полученные нами

данные по брюхоногим и двустворчатым моллюскам, показывают, что в течение онтогенеза скорость потребления кислорода, как правило, возрастает (см. Зотин, Зотина, 1993; Озернюк, 1985, 2000 б; Владимирова и др., 2005). Подобное увеличение скорости обмена противоречит принципу наименьшей диссипации энергии, в результате чего ряд авторов приходит к мнению о неприменимости этого принципа (как и термодинамики вообще) к живым организмам (Денбиг, 1954; Тарусов, 1960; Тринчер, 1973; Forrest, Walker, 1964; Аршавский, 1982).

Для того чтобы снять наблюдаемое противоречие, необходимо найти такой параметр, который, с одной стороны, служил бы характеристикой всей системы, с другой стороны, его поведение было бы предсказуемо независимо от степени неравновесности системы. По-видимому, таким параметром может служить вероятность состояния ( $P$ ) системы. Самопроизвольно вероятность состояния может только увеличиваться, стремясь стать максимальной в стационарном состоянии.

Можно показать, что любая открытая система, в том числе и живая, может быть рассмотрена как подсистема некоторой изолированной системы (более подробно этот вопрос будет освещен в разделе V. ОБСУЖДЕНИЕ). Будем считать, что такая изолированная система состоит из двух подсистем, одна из которых является живой, а вторая представляет собой внешнюю (по отношению к организму) среду. Будем также считать, что параметры внешней среды неизменны.

Для изолированных систем известно (см. Зотин, Зотина, 1993), что изменение энтропии описывается формулой Эйнштейна:  $\Delta S = k \ln(P/P_{st})$ , где  $P_{st}$  - вероятность стационарного состояния,  $k$  - константа Больцмана. Отсюда следует, что скорость изменения энтропии определяется следующей формулой:

$$\frac{dS}{dt} = k \frac{d(\ln(P))}{dt}.$$

Учитывая, что в постоянной среде энтропия остается неизменной, все изменение энтропии будет определяться изменением энтропии живой системы.

Согласно И. Пригожину (1960) изменение энтропии открытой системы может быть разложено на 2 составляющие:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_i S}{dt} + \frac{d_e S}{dt},$$

где  $\frac{d_i S}{dt}$  - продукция энтропии;  $\frac{d_e S}{dt}$  - поток энтропии.

Переходя к диссипативным функциям и используя терминологию А.И. Зотина (1988), получим:

$$\Psi_u = \Psi - \Psi_d = Tk d(\ln P)/dt, \quad (4.8)$$

где  $\Psi_u$  - функция связанной диссипации;  $\Psi = Td_i S/dt$  - диссипативная функция;  $\Psi_d = Td_e S/dt$  - функция внешней диссипации;  $T$  - абсолютная температура. Знак "-" перед  $\Psi_d$  означает, что поток энтропии направлен из системы в среду.

Функцию внешней диссипации ( $\Psi_d$ ) у животных можно оценить по скорости теплопродукции с использованием калориметра; диссипативную функцию ( $\Psi$ ) - по скорости потребления кислорода.

В частности, при условии постоянства внешних термодинамических потоков ( $\Psi_d = const$ ) из формулы (4.8) вытекает принцип наименьшей диссипации энергии. Действительно, поскольку  $d(\ln P)/dt > 0$  и постоянно уменьшается, то в стационарном состоянии, когда изменения величины  $P$  не происходит, диссипативная функция становится минимальной по величине. Речь в данном случае идет о неравновесном стационарном состоянии, которое в случае живых систем называется текущим стационарным состоянием (Зотин, 1988). Очевидно, что термодинамический термин "текущее стационарное состояние" соответствует применяемому в биологии понятию "состояние гомеостаза", а стремление организма к текущему стационарному состоянию - гомеостазу.

Для биологических систем, в которых осуществляются такие процессы, как рост, дифференцировка, формообразование и т.п., внешние термодинамические потоки не могут считаться постоянными ( $\Psi_d \neq const$ ). Это подтверждают и экспериментальные данные, согласно которым скорость

теплопродукции в онтогенезе все время изменяется и, как правило, увеличивается с возрастом.

Следовательно, принцип наименьшей диссипации необходимо в этом случае переформулировать. Исходя из формулы (4.8), учитывая, что  $d(\ln P)/dt \succ 0$ , для текущего стационарного состояния можно предложить следующую формулировку принципа наименьшей диссипации энергии для развивающихся организмов.

*Живая система стремится к текущему стационарному состоянию таким образом, что разность между скоростью энергетического обмена и скоростью теплопродукции постоянно уменьшается, стремясь к 0, т.е.  $d\Psi_u/dt \leq 0$ .*

Работ, посвященных измерению  $\Psi_u$ -функции сравнительно немного. Однако имеющихся в литературе данных достаточно, чтобы сделать определенные выводы. Оказывается, что на протяжении большей части онтогенеза величины энергетического обмена, определяемого по скорости потребления кислорода и скорости теплопродукции, практически совпадают, т.е. живые организмы, как правило, находятся в текущем стационарном состоянии. Анализ случаев увеличения  $\Psi_u$ -функции в онтогенезе, проведенный С.Ю. Клеймёновым (1996), показывает, что в условиях постоянной биологической среды достоверное различие между данными непрямой (скорость потребления кислорода) и прямой (скорость теплопродукции) калориметрии связано с появлением таких процессов, как рост, дифференцировка, формообразование и т.п.

Следует отметить, что указанные процессы идут в направлении отклонения от равновесия и их инициализация в системе, находящейся в стационарном состоянии требует дополнительных объяснений. Действительно, в стационарном состоянии все потоки и вызывающие их силы стабилизированы. Самопроизвольное появление новых или усиление существующих потоков невозможно.

Разрешение этого противоречия, по-видимому, связано с тем, что текущее стационарное состояние не является стабильным. Различие по степени неравновесности между организмом и биологической средой создает дополнительную термодинамическую силу, определяемую разностью между удельными величинами диссипативных функций организма и среды. За счет этой силы и могут появляться потоки, протекающие в направлении удаления от равновесия. Такие потоки А.И. Зотин и Р.С. Зотина (1993) обозначили термином "сопряженные процессы" (по аналогии с сопряженными химическими реакциями, требующими для своего протекания затрат энергии).

Рассмотрим, каким же образом влияет протекание сопряженных процессов на термодинамическую открытую систему на примере роста (увеличения массы) животных. Очевидно, что в случае изменения массы системы следует рассматривать не полную ( $P$ ), а удельную ( $p$ ) вероятность состояния, определяемую формулой:  $p = P^{m/M}$  ( $m = 1$  - коэффициент размерности;  $M$  - масса системы). В результате уравнение (4.8) может быть приведено к виду:

$$\psi_u = \psi - \psi_d = \frac{Tk}{m} \left( \frac{d \ln p}{dt} + \ln p \frac{dM}{Mdt} \right). \quad (4.9)$$

(Строчными  $\psi$  обозначены удельные значения соответствующих диссипативных функций  $\Psi$ ).

В соответствии с принципом наискорейшего спуска, сформулированным в окончательном виде А.И. Зотиным (Зотин, Зотин, 1999),  $\psi_u$  должна стремиться к 0 с максимально возможной скоростью. Из уравнения (4.9) видно, что текущее стационарное состояние ( $\psi_u = 0$ ) достигается тем быстрее, чем больше удельная скорость роста. Т.е. в нестационарном состоянии удельная скорость роста постоянно увеличивается, достигая максимума, когда  $\frac{dM}{Mdt} = -\frac{d \ln p}{\ln p dt}$ . В результате общая вероятность состояния организма  $P$  будет поддерживаться на низком (в идеале - постоянном) уровне за счет быстрейшего увеличения удельной вероятности состояния  $p$ .

Можно показать, что в случае сопряженных процессов, связанных с увеличением степени гетерогенности системы (дифференцировка, формообразование и т.д.) величина  $P$  также не будет заметно изменяться, а стремление организма к равновесию будет осуществляться за счет увеличения среднего значения удельной вероятности состояния.

Вывод о поддержании общей вероятности состояния на постоянном низком уровне находится в полном соответствии с принципом устойчивого неравновесия, предложенного Э.С. Бауэром (1935) в качестве специфического биологического закона функционирования живых систем.

Заметим, что предложенная гипотеза может быть проверена экспериментально: в процессе старения организма, когда масса тела перестает увеличиваться, поддержание системы в текущем стационарном состоянии за счет увеличения массы прекращается, и, в соответствии с формулой (4.8), в этот период должно наблюдаться расхождение между данными непрямой и прямой калориметрии.

Таким образом, принцип наименьшей диссипации энергии у животных в отношении текущего стационарного состояния, с нашей точки зрения, реализуется в виде стремления функции связанной диссипации к 0. Текущее стационарное состояние нестабильно и постоянно изменяется. В результате, организм в течение онтогенеза проходит через ряд текущих стационарных состояний. Такой ряд в биологических терминах соответствует понятию гомеореза. При этом, в соответствии с принципом наискорейшего спуска, полная вероятность состояния  $P$  остается на минимально возможном уровне, а средняя удельная вероятность состояния  $p$  увеличивается максимально быстро за счет протекания сопряженных процессов, таких как рост, дифференцировка, формообразование и т.д.

Использование удельных величин термодинамических потоков, вместо абсолютных, позволяет считать, что при переходе от одного текущего стационарного состояния к другому термодинамическая среда остается

постоянной, и, следовательно, появляется возможность применения формул термодинамики линейных необратимых процессов. Интенсивность потребления кислорода (удельная диссипативная функция) в этом случае подчиняется принципу наименьшей диссипации энергии и в текущем стационарном состоянии принимает минимальное значение, то есть, приближение живых систем к конечному стационарному состоянию осуществляется по траектории, требующей наименьших затрат энергии и наискорейшим возможным способом.

На основании вышесказанного мы предлагаем следующую полную переформулировку принципа наименьшей диссипации для функционирующего и развивающегося организма:

*Живая система стремится к текущему стационарному состоянию таким образом, что разность между продукцией и потоком энтропии (скоростью энергетического обмена и скоростью теплопродукции) постоянно уменьшается, стремясь к 0; текущее стационарное состояние, в свою очередь, стремится к конечному стационарному состоянию таким образом, что разность между удельной продукцией энтропии в организме и среде стремится стать минимальной.*

#### **4.4.2. Вывод уравнения зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста в постличиночном онтогенезе**

Для вывода уравнения мы будем исходить из обоснованного в предыдущем разделе предположения, что в постэмбриональный период после окончания первоначальной адаптации организма к условиям изменившейся среды, онтогенез может быть описан в рамках термодинамики линейных необратимых процессов. То есть, во-первых, система находится достаточно близко к конечному стационарному состоянию, чтобы для удельных потоков можно было использовать линейные законы и, во-вторых, выполняется условие постоянства удельной диссипативной функции (термодинамической среды) в конечном стационарном состоянии.

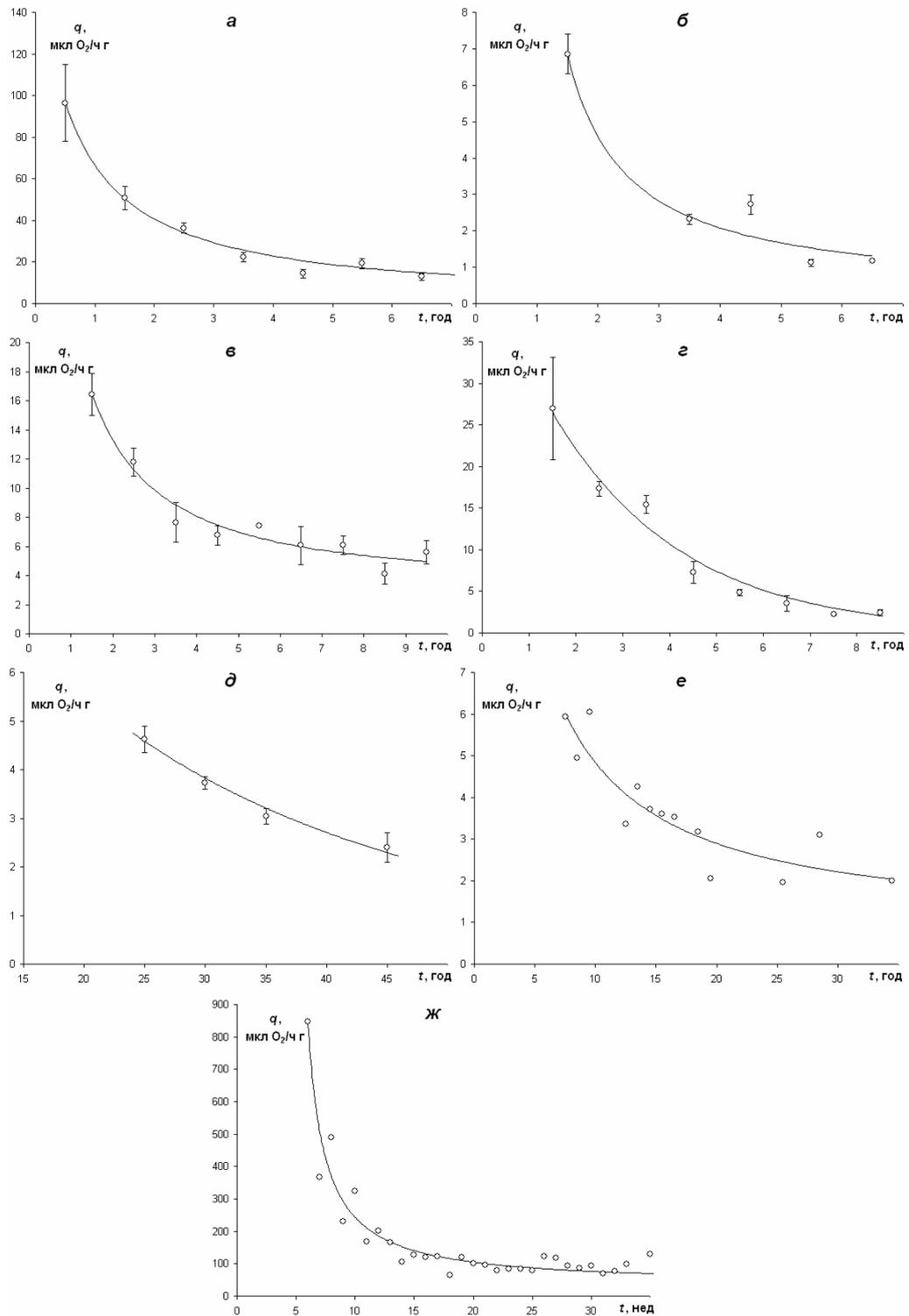


Рисунок 4.32. Аппроксимация экспериментальных данных зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста у разных видов моллюсков уравнением (4.11) (линии). По оси абсцисс – возраст. По оси ординат - интенсивность потребления кислорода. Кружки - усредненные экспериментальные данные. Виды: а - *Mytilus edulis* (губа Малая Пирья); б - *Anodonta anatina* (р. Ока); в - *Unio pictorum* (р. Ока); г - *U. tumidus* (р. Ока); д - *Margaritifera margaritifera* (р. Варзуга); е - *M. laevis* (р. Брянка) ж - *Lymnaea stagnalis*

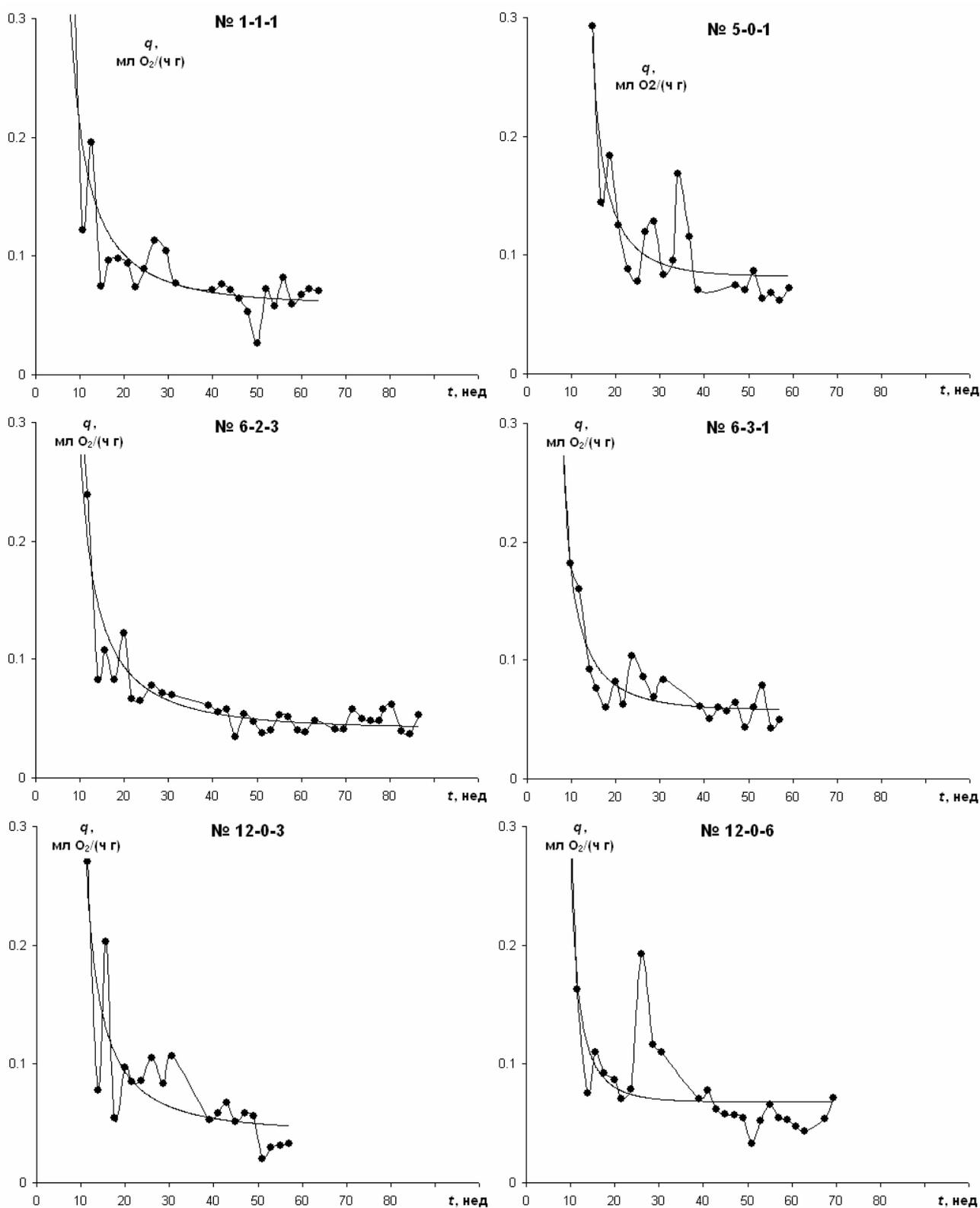


Рисунок 4.33. Интенсивность энергетического обмена некоторых особей *L. stagnalis* в позднем постличиночном онтогенезе. Заголовки графиков - номера отдельных особей. По оси абсцисс - возраст; по оси ординат - интенсивность потребления кислорода. Кружки - экспериментальные данные. Гладкие линии - аппроксимация уравнением (4.11)

Таблица 4.40. Коэффициенты уравнения зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста (4.11) в постличином онтогенезе разных видов моллюсков

Вид	$q_{st}$ , мкл O <sub>2</sub> /(ч·г)	$t_0$ , год	$k_g$ , год <sup>-1</sup>
<i>Mytilus edulis</i>	6.90±0.70	-0.2±0.2	0.051±0.002
<i>Anodonta anatina</i>	1.06±0.14	-0.5±0.4	0.073±0.025
<i>Unio pictorum</i>	4.53±0.26	0.5±0.1	0.193±0.005
<i>U. tumidus</i>	1.03±0.38	0.2±0.1	0.145±0.007
<i>Margaritifera margaritifera</i>	1.7±0.3	1.7±0.2	0.056±0.001
<i>M. laevis</i>	1.3±0.8	1.2±0.2	0.027±0.006
<i>Lymnaea stagnalis</i>	63.8±0.8	-4.6±0.2	10.5±0.4

Таблица 4.41. Коэффициенты зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста (4.11 и 4.12) в индивидуальном постличином онтогенезе *Lymnaea stagnalis*

№ моллюска	$n$	Уравнение (4.12)		Исходное уравнение (4.11)	
		$c$	$d$ , г·ч/мл O <sub>2</sub>	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$q_{st}$ , мл O <sub>2</sub> /(ч·г)
1-1-1	20	0.618±0.166	5.20±2.06	0.240±0.135	0.0734±0.0045
5-0-1	16	0.592±0.172	5.17±1.94	0.262±0.145	0.0790±0.0050
6-2-3	30	0.725±0.088	4.45±1.68	0.161±0.061	0.0619±0.0027
6-3-1	19	0.556±0.177	6.81±2.68	0.294±0.159	0.0652±0.0034
12-0-3	16	0.706±0.148	4.49±2.56	0.174±0.105	0.0656±0.0046
12-0-6	21	0.578±0.130	5.97±2.04	0.274±0.112	0.0706±0.0032
13-0-1	27	0.737±0.119	4.14±1.72	0.152±0.081	0.0634±0.0035
14-0-2	22	0.673±0.181	5.73±3.04	0.198±0.134	0.0570±0.0035
19-0-1	23	0.680±0.162	5.41±2.53	0.193±0.119	0.0591±0.0034
19-0-2	13	0.901±0.100	2.21±1.41	0.052±0.056	0.0447±0.0033
19-0-4	24	0.483±0.148	8.36±2.36	0.364±0.153	0.0619±0.0022
19-0-8	24	0.843±0.111	3.13±1.96	0.085±0.066	0.0500±0.0033
19-0-11	25	0.397±0.210	10.30±3.75	0.462±0.264	0.0585±0.0024
19-0-12	17	0.520±0.236	6.18±3.15	0.327±0.227	0.0778±0.0060
Все данные	297	0.688±0.037	4.95±0.58	0.187±0.027	0.0631±0.0009

Примечания: промежуток времени между двумя последовательными измерениями в формуле (4.12)  $m = 2$  нед.; различия коэффициентов не достоверны; согласно критерию нелинейности гипотеза, что все экспериментальные точки могут быть описаны одной прямой линией, не отвергается;  $n$  - число пар  $1/q_t - 1/q_{t+2}$ .

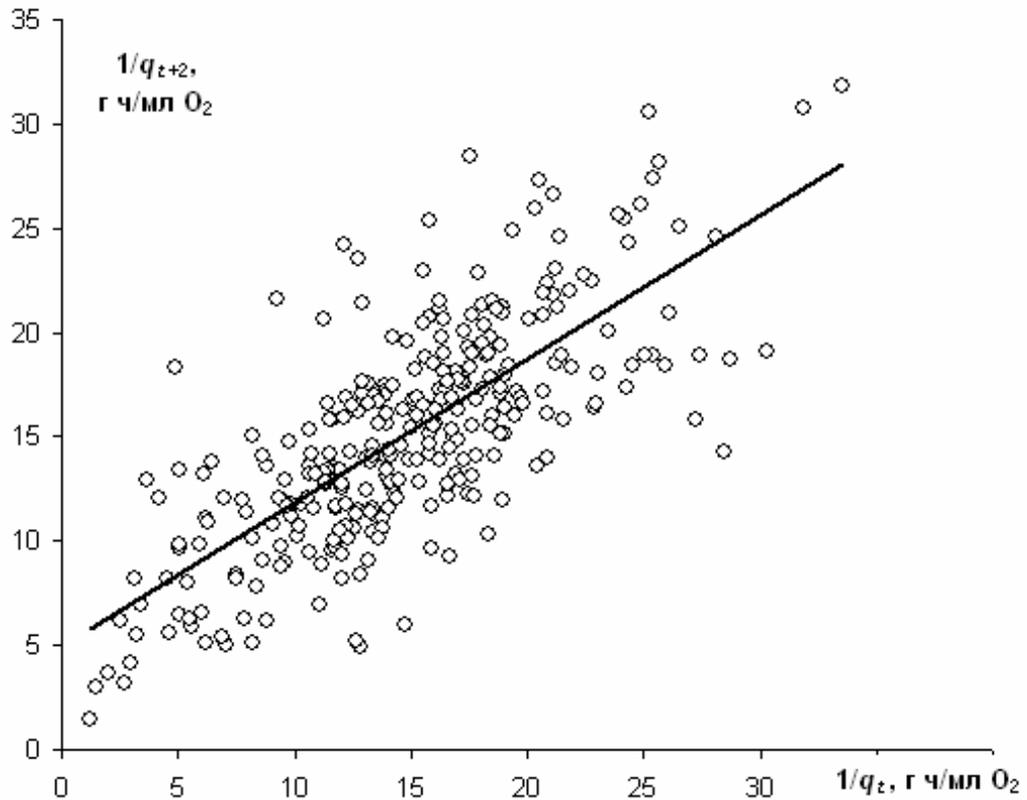


Рисунок 4.34. Аппроксимация суммарных данных по изменению интенсивности потребления кислорода в индивидуальном развитии *Lymnaea stagnalis* рекуррентным уравнением (4.12). По оси абсцисс – величина, обратная интенсивности потребления кислорода в текущий момент времени  $t$ . По оси ординат - та же величина через промежуток времени  $m = 2$  нед. Линия - аппроксимация уравнением (4.12)

Значение удельной диссипативной функции у животных может быть определено путем измерения интенсивности потребления кислорода (Зотин, Зотина, 1993). Для получения уравнения кинетики интенсивности потребления кислорода, будем считать, что скорость ее изменения связана со степенью неравновесности системы, т.е. с самой интенсивностью потребления кислорода ( $q$ ):

$$\frac{dq}{dt} = f(q). \quad (4.10)$$

Разложим  $f(q)$  в степенной ряд с учетом того, что в равновесном состоянии  $q = 0$ .

$$f(q) = \sum_{i=0}^{\infty} (k_i q^i),$$

где  $k_i = f^{(i)}(q)_{q=0} / i!$ .

Для линейной области, учитывая, что удельная диссипативная функция (интенсивность потребления кислорода) равна сумме произведений всех термодинамических потоков на термодинамические силы, мы можем ограничиться приближением второго порядка:

$$f(q) \approx k_0 + k_1 q + k_2 q^2.$$

В равновесном состоянии  $dq/dt = 0$ ;  $q = 0$ . Поэтому, принимая во внимание уравнение (4.10),  $k_0 = 0$ . После некоторых преобразований получим следующее уравнение:

$$\frac{dq}{dt} = k_g \left( 1 - \frac{q}{q_{st}} \right),$$

где  $k_g = k_1$ ,  $q_{st} = -k_1/k_2$ .

Решая это дифференциальное уравнение, в итоге получим для зависимости интенсивности дыхания  $q$  от возраста  $t$ :

$$q = \frac{q_{st}}{1 - A e^{-k_g t}} \quad \text{или} \quad q = \frac{q_{st}}{1 - e^{-k_g(t+t_0)}} \quad (4.11)$$

где  $A = 1 - q_{st}/q_0$ ;  $q_0$ , – значение интенсивности потребления кислорода при  $t = 0$ ;  $t_0 = -1/k_g \cdot \ln(A)$ . Коэффициент  $q_{st}$  можно интерпретировать, как значение интенсивности потребления кислорода в конечном стационарном состоянии, а коэффициент  $t_0$  – как возраст животного при  $t = 0$ . Следует отметить, что коэффициенты  $k_g$  и  $t_0$  аналогичны одноименным коэффициентам уравнения Бергаланфи (4.3) и (4.4).

В соответствии с принципом наименьшей диссипации энергии  $q > q_{st} \geq 0$ ,  $dq/dt \leq 0$ , и, следовательно, все коэффициенты уравнения (4.11) положительны. Область определения уравнения (4.11) лежит в пределах, определяемых неравенством  $t > 1/k_g \cdot \ln(A) = -t_0$ .

Анализ уравнения (4.11) показывает, что на всей области определения  $q$  постоянно уменьшается и асимптотически приближается к значению интенсивности потребления кислорода в конечном стационарном состоянии  $q_{st}$ .

Коэффициент  $k_g$  определяет скорость этого процесса.

#### 4.4.3. Аппроксимация экспериментальных данных уравнением кинетики интенсивности потребления кислорода

Результаты описания полученных экспериментальных данных уравнением (4.11) представлены для усредненных данных по разным видам моллюсков на рис. 4.32, а для индивидуального развития *L. stagnalis* - на рис. 4.33.

Из рисунков видно, что уравнение (4.11) удовлетворительно аппроксимирует имеющиеся данные. Конкретные значения коэффициентов приведены в табл. 4.40 и 4.41.

#### 4.4.4. Сравнительный анализ кривых изменения интенсивности потребления кислорода в индивидуальном развитии *Lymnaea stagnalis*

Для сравнительных исследований можно использовать рекуррентную форму уравнения:

$$1/q_{t+m} = c 1/q_t + d, \quad (4.12)$$

где  $q_t$  - интенсивность потребления кислорода животными возраста  $t$ ;  $q_{t+m}$  - интенсивность потребления кислорода животными возраста  $t+m$ ;  $m$  - промежуток времени между промерами. Коэффициенты уравнения (4.12) связаны с коэффициентами исходного уравнения (4.11) соотношениями:  $c = \exp(-k_g m)$ ;  $d = (1-c)/q_{st}$ . Угловой коэффициент  $c$  для одновозрастных животных однозначно определяет относительную скорость изменения интенсивности потребления кислорода:

$$\frac{dq}{qdt} = \frac{-\ln c}{1 - c^{-(t+t_0)}}$$

Чем больше значение  $c$  (и соответственно чем меньше значение константы  $k_g$ ), тем выше относительная скорость.

Таким образом, биологический смысл коэффициентов можно интерпретировать следующим образом:  $c$  характеризует относительную скорость изменения интенсивности потребления кислорода (чем больше значение  $c$ , тем выше относительная скорость);  $d$  - обратно пропорционален значению интенсивности потребления кислорода в возрасте  $m$ .

Линейный характер уравнения (4.12) позволяет проводить сравнительный анализ интенсивности потребления кислорода с помощью методов линейного регрессионного анализа (см. раздел 3.9.2). При этом надо иметь в виду, что при сравнении промежутков времени  $t$  для сравниваемых выборок должен быть одинаковым. При необходимости пересчета на другой промежуток времени можно воспользоваться формулами:

$$c_1 = c^{m_1/m}; \quad m_{c_1} = \frac{m_1 c_1}{m c} m_c,$$

где  $c_1$ ,  $m_1$  и  $m_{c_1}$  - новые значения углового коэффициента  $c$ , промежутка времени  $t$  и стандартной ошибки средней  $m_c$  соответственно.

Полученные данные по кинетике изменения интенсивности потребления кислорода в индивидуальном развитии *L. stagnalis* хорошо аппроксимируются рекуррентным уравнением (4.12). Коэффициенты этого уравнения, а также рассчитанные на их основании коэффициенты исходного уравнения (4.11) приведены в табл. 4.41. Сравнительный регрессионный анализ показывает, что варьирование значений коэффициентов  $c$  и  $d$  уравнения (4.10) у разных особей не достоверно, то есть имеет случайный характер. Все полученные для *L. stagnalis* данные могут быть описаны единым уравнением (4.10) (рис. 4.34) с коэффициентами, приведенными в табл. 4.41.

#### 4.5. Описание роста конечного типа

Как было показано, уравнение Берталанфи удовлетворительно описывает рост моллюсков в тех случаях, когда нарастание массы или линейных размеров идет более или менее постоянно в течение всего постличиночного развития (бесконечный тип роста).

Однако наземные брюхоногие моллюски демонстрируют конечный тип роста. Их масса сначала достигает максимальной величины, а затем начинает снижаться. Такой тип роста не может быть аппроксимирован уравнением Берталанфи. В данном разделе на основании формул термодинамики линейных необратимых процессов выводится уравнение для описания роста конечного типа.

### 4.5.1. Вывод уравнения конечного типа роста

Для вывода уравнения мы исходили из того, что в процессе постличиночного развития после некоторого периода акклимации животных к изменившимся условиям среды организм достигает текущего стационарного состояния, и дальнейшее развитие происходит в среднем (при неизменности условий окружающей среды) путем постепенного изменения текущего стационарного состояния и его стремления к конечному стационарному состоянию. Причем, этот процесс осуществляется в рамках применимости формул линейной термодинамики.

Как и всякое стационарное состояние, текущее стационарное состояние характеризуется равенством всех термодинамических потоков и сил. Мы предполагаем, что единственной силой, которая может вызывать изменения термодинамических потоков в этом случае является степень неравновесности системы относительно конечного стационарного состояния (см. раздел 4.4.1). Эта сила определяется разницей между значениями удельной диссипативной функции (интенсивности потребления кислорода) в текущем и конечном стационарных состояниях.

Таким образом, учитывая (2.1), для удельного потока массы в живых системах можно записать:

$$\frac{dM}{Mdt} = c_m \left( \frac{q}{q_{st}} - 1 \right) - \nu. \quad (4.13)$$

Заметим, что константа  $\nu$  не отрицательна, так как в противном случае масса будет беспредельно увеличиваться, чего не наблюдается в реальности. Эту константу можно интерпретировать как показатель самопроизвольного (без привлечения энергии) распада. Константа  $c_m$  определяет удельную скорость изменения массы, связанную с процессами, требующими затрат энергии. У растущих организмов константа  $c_m$  положительна.

Решая дифференциальное уравнение (4.13) с учетом уравнения зависимости  $q(t)$  (4.11), получим:

$$M = B(1 - Ae^{-k_g t})^u e^{-vt} \quad \text{или} \quad M = B(1 - e^{-k_g(t+t_0)})^u e^{-vt} \quad (4.14)$$

где  $u = c_m/k_g$ ;  $A = 1 - q_{st}/q_0$ ;  $B = M_0/(1-A)^u$ ;  $q_0$ ,  $M_0$  – соответственно значения интенсивности потребления кислорода и массы при  $t=0$ ;  $t_0 = -1/k_g \ln A$  – условный возраст животного в момент времени  $t = 0$ , т.е. возраст, получаемый при экстраполяции кривой роста на значение массы  $M=0$  и выполнении условия неизменности параметров среды.

Учитывая, что  $M > 0$  и, в соответствии с принципом наименьшей диссипации энергии,  $q > q_{st} \geq 0$ ,  $dq/dt \leq 0$ , все коэффициенты уравнения (4.14) положительны. Уравнение (4.14) имеет ту же область определения, что и уравнение (4.11):  $t > 1/k_g \cdot \ln(A) = -t_0$ .

В соответствии с уравнением (4.14) масса первоначально увеличивается без перегиба (при  $u \leq 1$ ) или по S-образной кривой с перегибом (при  $u > 1$ ) и достигает максимального значения  $M_{\max} = B \left(1 - \frac{A}{r}\right)^u r^{-v/k_g}$  в точке  $t(M_{\max}) = \frac{\ln(r)}{k_g}$ ,

где  $r = A(1 + uk_g/v)$ . Затем происходит уменьшение массы, и после прохождения точки перегиба масса асимптотически стремится к нулю. Абсцисса точек перегиба определяется формулой:

$$t = t_{\max} \pm \frac{1}{k_g} \ln \left[ 1 + \frac{uk_g^2 + k_g \sqrt{u^2 k_g^2 + 4uv(uk_g + v)}}{2v(uk_g + v)} \right].$$

Если  $v = 0$ , уравнение (4.14) приобретает вид классического уравнения Берталанфи (4.3). Соответственно, в этом случае увеличение массы происходит постоянно с асимптотическим приближением к предельному значению  $B$ .

Уравнение (4.14) может быть сведено к уравнению Берталанфи также в тех случаях, когда коэффициентом самопроизвольного распада массы  $v$  можно пренебречь, то есть когда в рассматриваемый промежуток времени произведение  $vt$  пренебрежимо мало. Следует отметить, что в этом и только в этом случае будет наблюдаться аллометрическая зависимость (4.2) между интенсивностью дыхания и массой тела. Действительно, уравнения (4.11) и (4.14) можно объединить следующим образом:

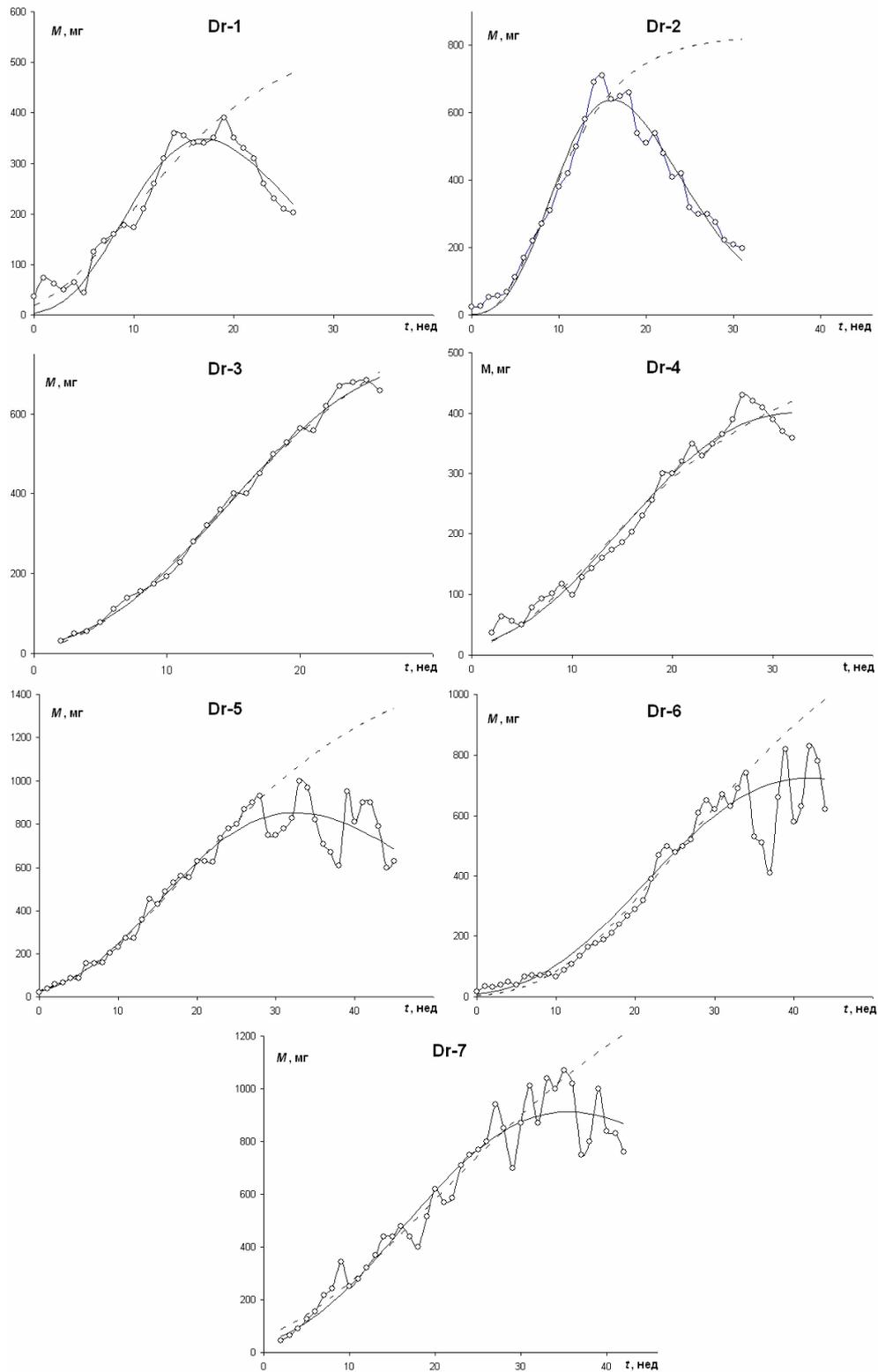


Рисунок 4.35. Аппроксимация данных по индивидуальному росту сетчатых слизней *Deroceras reticulatum* уравнением (4.14). По оси ординат: масса (мг); по оси абсцисс - относительный возраст (нед) (за 0 принята дата наиболее раннего взвешивания - 12.07.2004 г.). Кружки - экспериментальные данные. Сплошная линия - аппроксимация уравнением (4.14). Пунктирная линия - аппроксимация уравнением Берталанфи (4.3). Заголовки - номера отдельных особей

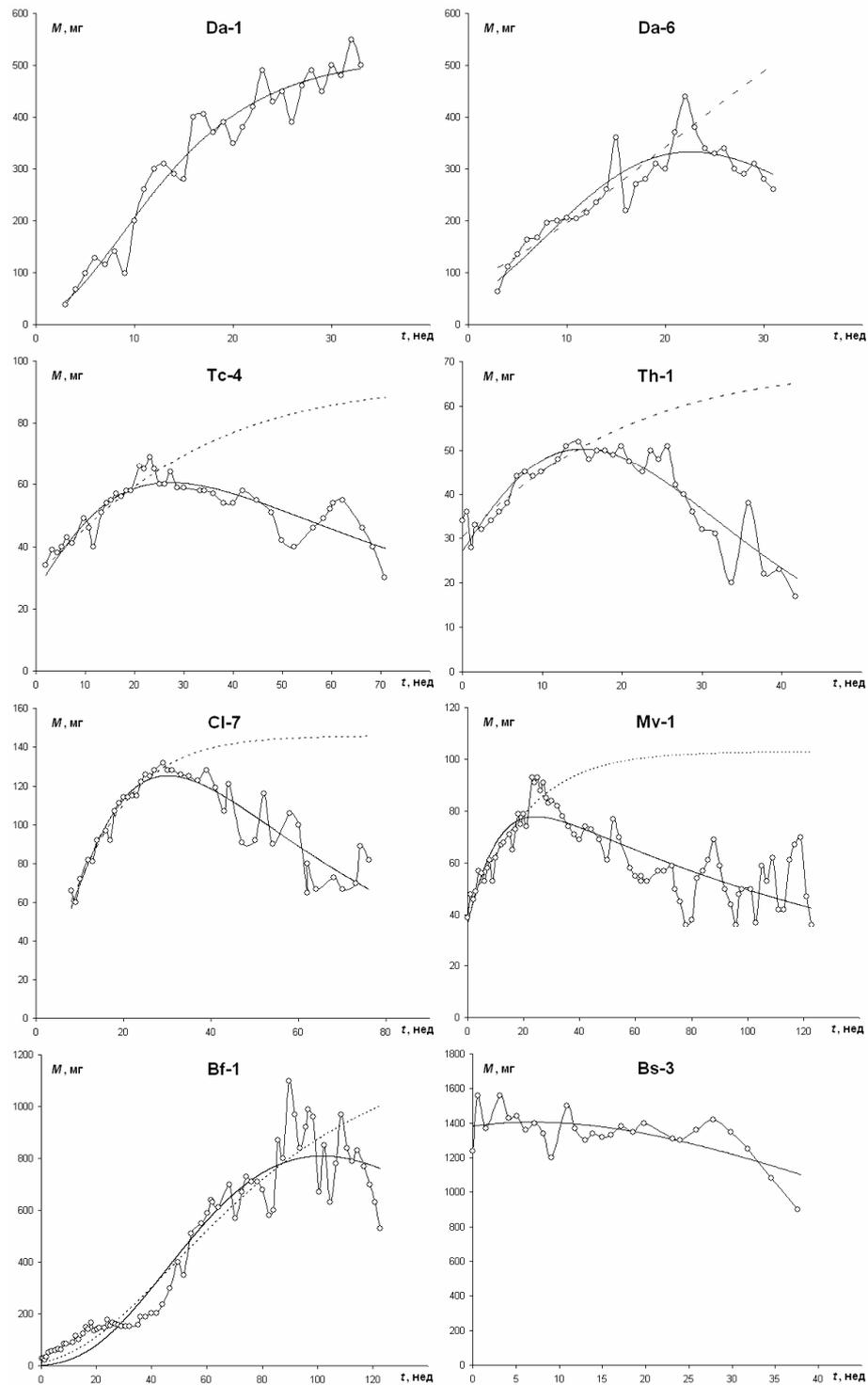


Рисунок 4.36. Аппроксимация данных по индивидуальному росту разных видов брюхоногих моллюсков уравнением (4.14). По оси ординат: масса (мг); по оси абсцисс - относительный возраст (нед) (за 0 принята дата наиболее раннего взвешивания - см. раздел 4.1.4). Кружки - экспериментальные данные. Сплошная линия - аппроксимация уравнением (4.14). Пунктирная линия - аппроксимация уравнением Берталанфи (4.3). Заголовки - номера отдельных особей: Da - *Deroceras agreste*; Tc - *Trichia concinna*; Th - *T. hispida*; Cl - *Cochlodina laminata*; Mv - *Macrogastra ventricosa*; Bf - *Bradybaena fruticum*; Bs - *B. schrenki*

Таблица 4.42. Коэффициенты уравнения (4.14), полученные при аппроксимации экспериментальных данных по индивидуальному росту наземных брюхоногих моллюсков отряда *Stylommatophora*

№ особи	<i>n</i>	<i>B</i> , мг	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$t_0$ , нед	$v$ , нед <sup>-1</sup>	$M_{max}$ , мг	$t_{M=max}$ , нед
<i>Deroceras reticulatum</i>							
Dr-1	26	$8.56 \cdot 10^{10} \pm 2.06 \cdot 10^{09}$	$0.0070 \pm 0.0015$	$5.8 \pm 1.0$	$0.300 \pm 0.018$	348.27	17.0
Dr-2	32	$1.92 \cdot 10^8 \pm 5.80 \cdot 10^7$	$0.0215 \pm 0.0015$	$3.8 \pm 0.5$	$0.299 \pm 0.009$	639.03	16.1
Dr-3	25	$1.41 \cdot 10^{11} \pm 5.10 \cdot 10^{10}$	$0.0037 \pm 0.0002$	$12.6 \pm 1.0$	$0.159 \pm 0.008$	720.07	30.3
Dr-4	31	$9.99 \cdot 10^{10} \pm 1.37 \cdot 10^9$	$0.0032 \pm 0.0007$	$15.0 \pm 1.8$	$0.146 \pm 0.011$	401.02	32.1
Dr-5	46	$2.52 \cdot 10^9 \pm 4.50 \cdot 10^7$	$0.0059 \pm 0.0002$	$14.8 \pm 0.6$	$0.136 \pm 0.004$	852.34	32.4
Dr-6	45	$8.01 \cdot 10^{10} \pm 1.46 \cdot 10^9$	$0.0031 \pm 0.0006$	$15.0 \pm 2.4$	$0.119 \pm 0.009$	699.15	41.9
Dr-7	41	$1.67 \cdot 10^{11} \pm 3.20 \cdot 10^9$	$0.0029 \pm 0.0007$	$17.6 \pm 2.5$	$0.129 \pm 0.010$	911.95	35.6
<i>D. agreste</i>							
Da-1	31	$524 \pm 5$	$0.117 \pm 0.003$	$3.5 \pm 0.3$	0	-	-
Da-6	29	$6.39 \cdot 10^7 \pm 2.60 \cdot 10^7$	$0.0031 \pm 0.0013$	$9.1 \pm 0.6$	$0.110 \pm 0.052$	334.31	22.8
<i>Trichia concinna</i>							
Tc-1	50	$65.4 \pm 9.4$	$0.137 \pm 0.060$	$9.7 \pm 4.8$	$0.0063 \pm 0.0027$	53.98	22.9
Tc-2	46	$117.2 \pm 10.1$	$0.042 \pm 0.020$	$17.2 \pm 5.6$	$0.0132 \pm 0.0052$	47.57	45.3
Tc-3	43	$110.5 \pm 17.3$	$0.031 \pm 0.010$	$37.4 \pm 18.4$	$0.0051 \pm 0.0024$	67.53	65.9
Tc-4	43	$113.6 \pm 35.0$	$0.063 \pm 0.024$	$18.5 \pm 5.5$	$0.0147 \pm 0.0047$	60.58	27.3
Tc-5	42	$93.8 \pm 24.6$	$0.074 \pm 0.022$	$14.0 \pm 3.7$	$0.0048 \pm 0.0024$	71.99	42.3
Tc-6	40	$57.6 \pm 20.3$	$0.051 \pm 0.022$	$17.2 \pm 5.4$	$0.0007 \pm 0.0003$	53.12	94.0
Tc-8	39	$51.6 \pm 11.5$	$0.139 \pm 0.068$	$8.6 \pm 4.1$	$0.0057 \pm 0.0023$	43.12	24.4
Tc-9	40	$57.5 \pm 1.1$	$0.111 \pm 0.027$	$20.1 \pm 5.4$	0	-	-

№ особи	<i>n</i>	<i>B</i> , мг	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$t_0$ , нед	$v$ , нед <sup>-1</sup>	$M_{max}$ , мг	$t_{M=max}$ , нед
<i>T. hispida</i>							
Th-1	35	59500± 24000	0.0089± 0.0018	17.7± 4.9	0.105± 0.031	50.37	15.1
Th-2	32	536± 240	0.0132± 0.0060	64.6± 31.4	0.040± 0.011	58.52	-1.4
Th-4	14	12090± 5960	0.0098± 0.0036	27.9± 12.3	0.088± 0.020	47.09	9.9
<i>Cochlodina laminata</i>							
Cl-1	66	150± 7	0.240± 0.068	17.4± 8.5	0.0064± 0.0007	143.11	3.5
Cl-2	58	191± 54	0.047± 0.016	28.6± 6.6	0.0142± 0.0034	96.50	27.7
Cl-3	48	122± 26	0.113± 0.049	11.9± 4.9	0.0167± 0.0050	79.00	17.6
Cl-7	57	286± 70	0.072± 0.019	8.3± 3.2	0.0190± 0.0037	125.24	30.1
Cl-13	74	157± 7	0.141± 0.020	26.2± 6.0	0.0064± 0.0006	144.72	5.7
Cl-14	66	142± 10	0.154± 0.033	16.3± 5.2	0.0066± 0.0010	124.73	13.2
Cl-15	42	122± 2	0.589± 0.221	5.2± 2.2	0.0022± 0.0004	120.18	6.7
Cl-16	38	138± 5	0.140± 0.045	29.9± 11.2	0.0064± 0.0007	136.75	24.1
<i>Macrogastra ventricosa</i>							
Mv-1	73	98± 7	0.109± 0.029	14.0± 4.2	0.0067± 0.0009	77.87	24.4
Mv-5	74	220± 11	0.102± 0.050	26.9± 14.3	0.0063± 0.0007	189.24	14.2
Mv-6	58	744± 371	0.012± 0.003	83.4± 41.5	0.0214± 0.0075	123.34	14.8
Mv-7	57	188± 12	0.072± 0.034	40.3± 19.6	0.0059± 0.0009	159.43	14.0
Mv-8	54	465± 92	0.019± 0.003	63.5± 24.8	0.0246± 0.0108	115.50	10.8
Mv-9	45	116± 20	0.063± 0.030	81.4± 36.3	0.0023± 0.0010	113.19	-7.0
Mv-10	38	126± 9	0.179± 0.063	10.5± 4.8	0.0111± 0.0015	102.74	12.8

№ особи	$n$	$B$ , мг	$k_g$ , нед <sup>-1</sup>	$t_0$ , нед	$v$ , нед <sup>-1</sup>	$M_{\max}$ , мг	$t_{M=\max}$ , нед
<i>Bradybaena schrenki</i>							
Bs-1	36	6690± 1360	0.0087± 0.0009	45.8± 21.6	0	-	-
Bs-2	28	1080± 240	0.0115± 0.0051	57.3± 26.5	0	-	-
Bs-3	27	56070± 14090	0.0071± 0.0020	71.1± 28.1	0.0384± 0.0084	1404.89	7.0
Bs-5	24	17570± 5240	0.0089± 0.0041	35.7± 18.0	0.0113± 0.0024	1440.19	124.1
<i>B. fruticum</i>							
Bf-1	73	341100± 127500	0.0051± 0.0015	9.8± 4.3	0.0266± 0.0081	809.31	101.6
Bf-2	63	1890± 440	0.0122± 0.0024	44.8± 8.0	0	-	-
Bf-4	56	23690± 4950	0.0032± 0.0013	73.8± 18.5	0.0027± 0.0013	3048.62	478.9
Bf-7	40	894± 376	0.0209± 0.0090	43.3± 13.1	0	-	-
Bf-8	38	11290± 3010	0.0025± 0.0008	150± 23	0.0030± 0.0013	1062.85	429.1

Примечание: В таблицу включены результаты аппроксимации экспериментальных данных только для тех особей, у которых ошибка определения значений коэффициентов не превышает 50%. Максимальная масса ( $M_{\max}$ ) и возраст достижения максимальной массы ( $t_{M=\max}$ ) рассчитаны по формулам, приведенным в тексте, в тех случаях, когда  $v > 0$ .  $n$  - число экспериментальных данных. Значение коэффициента  $u$  принято равным 7.4 для *D. reticulatum* или 4 для других видов моллюсков.

$$M = B \left( \frac{q_{st}}{q} \right)^u e^{-vt}. \quad (4.15)$$

Для промежутка времени, когда  $vt \approx 0$ , уравнение (4.15) можно считать аллометрическим:  $q \approx aM^{-b}$ , где  $a = q_0 M_0^b$ ;  $b = 1/u$ ;  $q_0$ ,  $M_0$  - соответственно значения интенсивности дыхания и массы при  $t = 0$ .

#### 4.5.2. Аппроксимация данных уравнением конечного типа роста

При аппроксимации экспериментальных данных уравнением (4.14) следует помнить, что в течение всего периода получения данных должны выполняться

условия применимости формул термодинамики линейных необратимых процессов и принципа наименьшей диссипации энергии. В первую очередь это касается условия постоянства среды: среда либо должна оставаться неизменной, либо колебаться вокруг определенного постоянного значения. В последнем случае важно, чтобы экспериментальные точки были получены в одной и той же фазе колебательного процесса: в одно и то же время суток при суточных колебаниях, в один и тот же сезон при сезонных ритмах и т.п. Данные, при получении которых значение какого-либо фактора среды резко выделяется, не должны учитываться при аппроксимации. В частности, это касается раннего постэмбрионального периода, когда адаптация к новым условиям среды еще не завершена. Кроме того, следует исключить точки, находящиеся за пределами области определения функций, т.е. для тех возрастов, для которых  $t \leq 1/k_g \cdot \ln(A) = -t_0$ .

Аппроксимацию экспериментальных данных полученным уравнением можно проводить с помощью большого числа компьютерных программ по математической статистике, построению графиков и т.п. Мы использовали программу Matlab (версия 7.3.0.267; The MathWorks, Inc, США).

При аппроксимации данных по росту животных с помощью уравнения (4.14) получаемые значения коэффициента  $u$  широко варьируют. Ошибка определения этого коэффициента нередко превышает 100%. Поэтому имеет смысл использовать фиксированное значение коэффициента  $u$ , как это обычно делают при использовании уравнения Берталанфи. Чаще всего коэффициент  $u$  принимают равным 3 или 4 (см. Винберг, 1975; Мина, Клевезаль, 1976). В случае если известно значение коэффициента  $k$  из аллометрического уравнения (4.1), можно принять  $u = 1/(1-k)$ .

Тем не менее, даже при фиксированном значении  $u$  ошибки остальных коэффициентов часто превышают 100%. Это может быть связано с сильной вариацией массы в онтогенезе этих особей и/или с недостаточным числом данных для аппроксимации, когда максимальная масса не достигается за время

проведения измерений.

Коэффициенты уравнения (4.14) для данных по росту наземных брюхоногих моллюсков животных приведены в табл. 4.42. В таблицу включены результаты только для тех животных, для которых ошибка определения значений коэффициентов не превысила 50%.

На рис. 4.35 и 4.36 представлены результаты аппроксимации данных уравнением (4.14) для наиболее характерных случаев. Для сравнения приведена аппроксимация тех же данных уравнением Берталанфи (пунктирная линия).

Как видно из рисунков, в случае конечного типа роста полученное нами уравнение (4.14) лучше описывает экспериментальные данные, чем уравнение Берталанфи. Для бесконечного типа роста кривые обоих уравнений совпадают (рис. 4.35 особи Dг-3 и Dг-4; рис. 4.36 особь Da-1).

Сравнительный анализ значений коэффициентов уравнения (4.14) представляется преждевременным из-за того, что пока не ясно, какое статистическое распределение они имеют. Можно говорить лишь о тенденциях.

Коэффициенты  $k_g$ , так же как и в уравнении Берталанфи определяют удельную скорость роста животных (чем больше  $k_g$ , тем меньше удельная скорость роста). Судя по полученным значениям коэффициента  $k_g$ , удельная скорость роста наземных брюхоногих моллюсков возрастает в ряду: *C. laminata* → *T. concinna*, *M. ventricosa*, *D. agreste* → *D. reticulatum* (особи групп 2 и 3, см. раздел 4.1.4.) → *T. hispida*, *B. schrenki*, *B. fruticum* → *D. reticulatum* (особи группы 1).

Исходя из величины коэффициентов  $\nu$ , характеризующих удельную скорость самопроизвольного (без привлечения энергии) распада массы, можно отметить, что у слизней (род *Deroceras*) распад массы происходит в целом на порядок быстрее, чем у раковинных брюхоногих моллюсков. Это вполне логично, так как основная часть уменьшения массы связана с выделением моллюсками слизи, которое, естественно, выше у слизней, чем у животных, имеющих раковину.

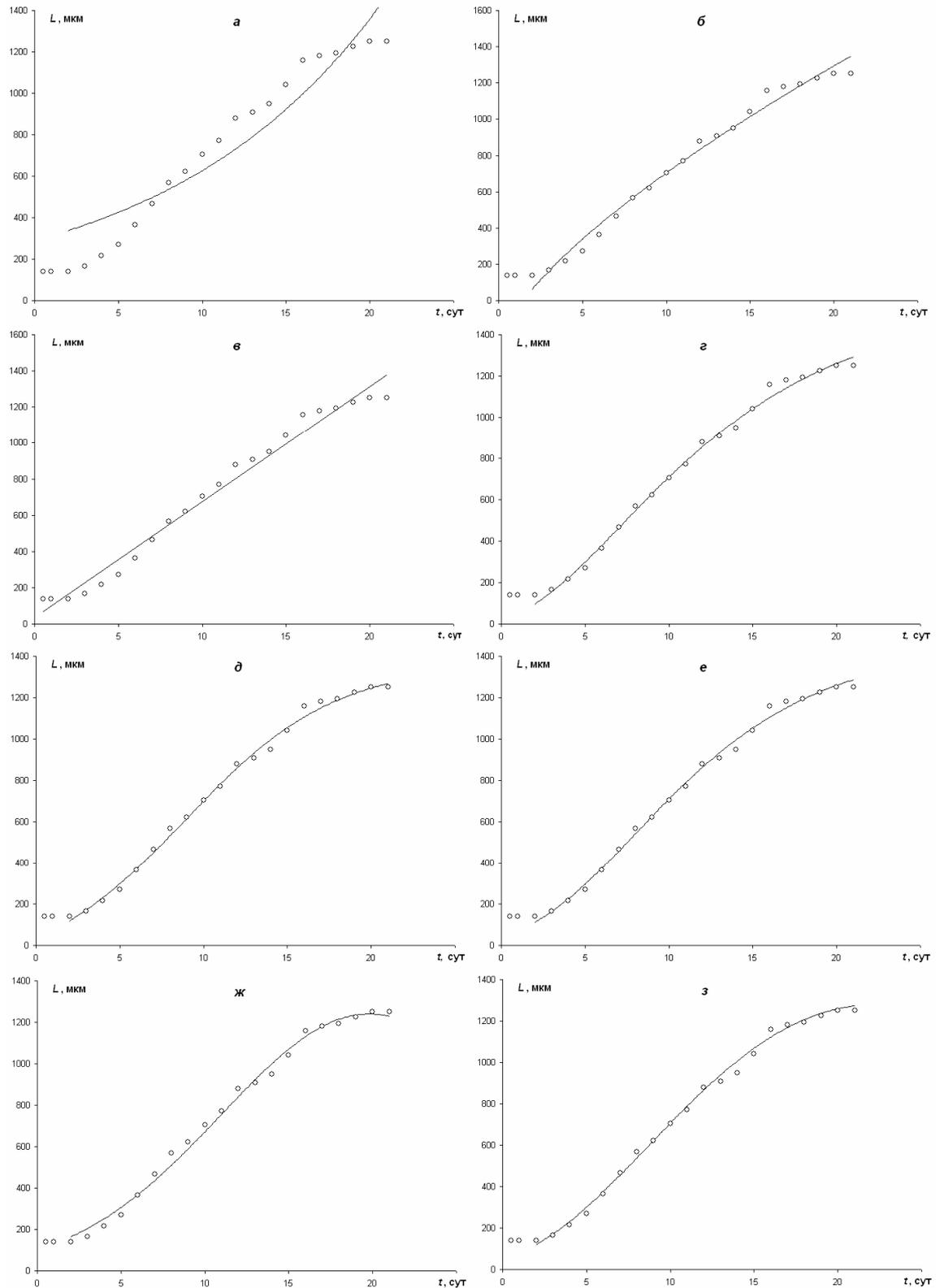


Рисунок 4.37. Аппроксимация данных по росту зародышей *L. stagnalis* различными уравнениями: *а* - экспоненциальное уравнение (3.15); *б* - степенное уравнение (3.16); *в* - линейное уравнение (3.17); *г* - уравнение Берталанфи (4.3); *д* - логистическая функция (3.18); *е* - функция Гомперца (3.19); *ж* - уравнение Зотина-Зотиной (3.20); *з* - уравнение конечного роста (4.14)

#### 4.6. Описание роста зародышей *Lymnaea stagnalis*

При аппроксимации полученных нами данных по линейному росту зародышей *Lymnaea stagnalis* мы не учитывали самый ранний этап развития: стадии дробления и бластулы, когда рост не наблюдается.

Вид функции, описывающей рост зародышей, как правило, неизвестен. Для животных разных таксонов используют разные функции (см. раздел 2.2.4). Для зародышевого развития беспозвоночных, в том числе, для брюхоногих моллюсков, чаще всего применяют экспоненциальное уравнение вида (3.15). Часто используется также степенное (3.16) и линейное (3.17) уравнения.

На рис. 4.37а-в показано, что эти 3 уравнения наименее пригодны для описания линейного роста *L. stagnalis* в зародышевом развитии.

Другие используемые уравнения, описывающие S-образный тип роста (уравнение Берталанфи, логистическая функция, функция Гомперца, уравнение А.И. Зотина и Р.С. Зотиной, уравнение конечного роста), вполне удовлетворительно аппроксимируют экспериментальные данные по росту зародышей *L. stagnalis* (рис. 4.37г-з).

### V. ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде, чем перейти к обсуждению полученных данных, необходимо, на наш взгляд, сначала определиться с основными понятиями, с которыми мы имеем дело: масса, скорость потребления кислорода, рост, энергетический обмен и т.п.

Несмотря на кажущуюся простоту вопроса, в литературе до сих пор нет единого мнения по поводу этих понятий (Brody, 1945; Винберг, 1956; Bertalanffy, 1965; Алимов, 1974, 1981; Клевезаль, 1975; Дольник, 1978, 1982; Зотин, Алексеева, 1984; Озернюк, 1985, 1992, 2000а, б; Шмидт-Ниельсен, 1987; Зотин, 1993; Зотин, Зотин, 1999 и др.).

Даже в отношении того, что такое масса организма, существует несколько точек зрения: включать или не включать в рассмотрение массу воды, неорганических компонентов, омертвевших тканей, запасных питательных

веществ и т.д. - вопросы, по-видимому, не имеющие однозначного решения. Еще сложнее дело обстоит, когда речь идет об определении массы в зародышевом развитии. Можно считать, что в этом случае следует ограничиться только так называемой активной массой (т.е. массой клеток, в которых происходит активный биосинтез), массой собственно зародыша или включать в рассмотрение массу внезародышевых органов, внезародышевый белок и желток. Можно также считать, что необходимо рассматривать массу всего яйца (или капсулы), в котором происходит зародышевое развитие. Очевидно, что все эти точки зрения имеют свои недостатки и преимущества.

Как нам кажется, для того, чтобы разобраться в этом вопросе, можно обратиться к рассмотрению живого организма с точки зрения термодинамики необратимых процессов.

Как уже отмечалось, согласно термодинамике организм представляет собой, так называемую, открытую систему, т.е. систему, обменивающуюся со средой, как энергией, так и массой (Бауэр, 1935; Prigogine, Wiame, 1946; Prigogine, Nicolis, 1971; Зотин, 1974, 1988; Зотин, Зотина, 1993). Такое определение приводит к тому, что в вопросе выбора системы допускается определенная субъективная оценка. Действительно, открытой системой является не только сам организм, но и любая его часть. Кроме того, понятие открытой системы можно распространить и на внеорганизменный уровень. Таким образом, любая из перечисленных выше точек зрения имеет право на существование.

Более того, поскольку нигде не сказано, что открытая система должна иметь границы и/или быть непрерывной, можно включить в понятие живой системы также всю внешнюю массу и энергию, которая была или будет когда-либо находиться в составе организма. Но в этом случае система перестает быть открытой, а должна быть классифицирована как изолированная (не обменивающаяся со средой ни массой, ни энергией). Отсюда следует, что любую открытую систему можно рассматривать как подсистему некой

изолированной системы. При рассмотрении открытой системы важно заранее определить ее границы.

В частности, в данной работе мы рассматривали в качестве живой системы в эмбриональный период - зародыша, в личиночный - личинку, в постличиночный - моллюска, включая его раковину.

Отметим, что ряд авторов (см. Кулаковский, 2000; Бызова, 2007) считает, что раковину в расчет принимать не следует, так как она не содержит живых клеток и не принимает участия в метаболизме. Мы придерживаемся той же точки зрения, что и А.Ф. Алимов (1981), считая, что раковина является неотъемлемой частью моллюсков, поскольку она строится за счет организма и включает в себя ряд органических продуктов биосинтеза. Впрочем, как было отмечено выше, любая из этих точек зрения имеет право на существование. Для перерасчетов можно использовать аллометрические соотношения между массой раковины и общей массой моллюсков. В разделе 4.2.3 было показано, что для исследованных видов двустворчатых моллюсков, независимо от их возраста, можно считать, что масса раковины составляет примерно 32.3% от общей массы.

В зависимости от того, какую систему мы предварительно договорились рассматривать как живую, будут по-разному трактоваться события, происходящие с этой системой. Например, если в качестве живой системы мы выбрали развивающегося зародыша, то процесс его вылупления следует трактовать как смену окружающей среды. Если же исходно мы рассматривали все яйцо, то результатом вылупления зародыша будет распад исходной системы. Аналогично, при рассмотрении процессов линек у насекомых и рептилий, выделения слизи у брюхоногих моллюсков и т.п. явлениях, связанных с одномоментным переходом значительной части массы в окружающую среду, можно говорить о распаде исходной системы, если отделившаяся от организма масса ранее была включена в состав системы, или о смене среды - в противном случае.

Таким образом, распад системы можно рассматривать как частный случай изменения окружающей среды. То же самое можно сказать и о тех случаях, когда некоторое количество массы из среды включается в состав исследуемой системы. Следовательно, вопрос постоянства среды связан не только с сохранением внешних параметров, но и с сохранением общей массы исследуемой системы. В таком случае любой процесс, связанный с изменением массы, в том числе и рост организма, может быть рассмотрен в качестве частного случая изменения окружающей среды.

Исходя из такой же логики, процессы, связанные с изменением соотношения частей (гетерогенизации) системы, также можно трактовать как изменение среды. Действительно, если, например, в зародышевый период рассматривать в качестве живой системы только зародыш, то по мере роста зародыша в связи с изменением массы системы будут изменяться параметры среды (как это было показано выше). С другой стороны, при выборе в качестве системы всего яйца в процессе зародышевого развития общая масса остается приблизительно постоянной, а соотношение частей системы (зародыша и внезародышевого вещества) изменяется. Так как энергетический обмен в эмбриогенезе осуществляется в основном за счет тканей зародыша и общий итог не должен зависеть от точки зрения наблюдателя, можно считать, что гетерогенизация системы эквивалентна изменению условий среды.

Под гетерогенизацией системы, очевидно, следует понимать, не только изменение соотношения частей (морфогенез), но и ряд других биологических процессов, таких как дифференцировка, формирование систем регуляции и контроля и т.д.

В число процессов, протекание которых в организме может быть интерпретировано как изменение среды, по-видимому, следует включить любые процессы, осуществление которых требует затрат энергии. Кроме вышеназванных, к ним, в частности, можно отнести процессы, связанные с физиологической активностью.

Все такие процессы можно обозначать термином "сопряженные процессы" (Зотин, 1988) по аналогии с сопряженными химическими или биохимическими реакциями.

Понятие "рост" в отношении живых организмов также требует отдельного рассмотрения. Большинство авторов по этому вопросу приходят к единой точке зрения о том, что рост всегда связан с увеличением массы и/или размеров животного (Rössle, 1923; Шмальгаузен, 1935а, б; Bertalanffy, 1957; Клевезаль, 1975). Однако не все процессы, при которых происходит увеличение массы, следует считать ростом. Так, Г.А. Клевезаль (1975) отмечает, что накопление животными запасных питательных веществ, приводящее к увеличению массы организма, не следует считать ростом. То же самое можно сказать и о процессах поступления в организм пищи, воды и т.д.

В принципе, мы согласны с мнением Л. фон Берталанфи (Bertalanffy, 1957) о том, что рост связан с балансом между анаболизмом и катаболизмом, между синтезом и распадом массы. Однако Л. фон Берталанфи под ростом понимал только те случаи, когда анаболизм превышает катаболизм, т.е. только случаи увеличения массы. На наш взгляд такое определение довольно субъективно, т.к. нет принципиальных различий между положительным, отрицательным и нулевым балансом, как результата протекания процессов синтеза и распада массы.

В связи с этим, определение роста только как процесса увеличения массы не вполне корректно. С нашей точки зрения, под ростом следует понимать процесс, в результате которого происходит изменение массы животных, как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения, в зависимости от баланса между синтезом и распадом биомолекул.

Теперь рассмотрим вопрос о том, почему мы говорим об энергетическом обмене, измеряя скорость потребления кислорода. Дело в том, что при этом мы делаем ряд допущений. Прежде всего, мы считаем, что потребление кислорода связано только с процессом запасания организмом энергии в виде АТФ. Хотя

кислород потребляется и в некоторых других биохимических реакциях (см. Ленинджер, 1974; Озернюк, 2000б), используемое на эти реакции количество кислорода настолько мало, что им можно пренебречь. Конечно, энергия, которая поступает в организм, не связана непосредственно с кислородом, а в основном является энергией химических связей пищевых биомолекул. Поэтому, строго говоря, для того, чтобы говорить об энергетическом обмене по скорости потребления кислорода, необходим перерасчет на энергетические единицы измерения. Обычно для этого используется так называемый оксикалорийный коэффициент:  $1 \text{ мл O}_2/\text{ч} \approx 5.61 \text{ мВт}$  (см. Зотин, Зотин, 1999; Озернюк, 2000б).

Второе допущение состоит в том, что синтез АТФ идет только в процессе окислительного фосфорилирования и связано с потреблением кислорода. При этом количество АТФ, синтезированного за счет протекания других биохимических процессов, в частности, гликолиза, считается пренебрежимо малым (см. Зотин, 1974, 1988; Зотин, Зотина, 1993). Для большинства животных (в том числе моллюсков) такое допущение вполне правомерно при условии, что количества доступного кислорода с избытком хватает для обеспечения организма энергией.

Следует отметить, что поскольку у животных поступление в организм и массы и энергии связано в основном с пищей, возникает ощущение, что энергетический обмен является функцией массы тела. Такая точка зрения получила распространение еще и в связи с тем, что в аллометрическом уравнении зависимости скорости потребления кислорода от массы тела параметр массы использовался всегда в качестве аргумента (математическая статистика требует, чтобы при регрессионном анализе аргументом служил параметр с меньшей вариабельностью). Наиболее четко эту мысль выразил К. Шмидт-Ниельсен (1987): "Масса тела или вес традиционно откладываются по оси абсцисс (оси  $x$ ). Это делается не потому, что массу тела можно определить с большей точностью, чем многие другие переменные, но главным

образом потому, что нам интересно, как некая функция, например интенсивность метаболизма, меняется с изменением размеров тела. Нелепо рассматривать изменения веса тела как функцию интенсивности метаболизма" (с. 236).

Тем не менее, разобщенность процессов биосинтеза и синтеза АТФ в организме свидетельствует, по крайней мере, в пользу независимости энергетического обмена (в удельном выражении) от массы (Ленинджер, 1974). Более того, поскольку для анаболических процессов биосинтеза требуется расход энергии, весьма вероятно, что в формуле взаимозависимости интенсивности потребления кислорода и массы как раз первый параметр выступает в роли независимого, т.е. масса является функцией, а интенсивность потребления кислорода - аргументом.

Кроме того, хотя аллометрическая (степенная) зависимость (4.1) между скоростью потребления кислорода и массой тела подтверждена большим числом экспериментальных данных (Kleiber, 1947; Алимов, Голиков, 1974; Алимов, 1975, 1981; Винберг, 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Дольник, 1978, 1982; Brown *et al.*, 1997; Glazier, 2005, 2006; Nechaeva *et al.*, 2007), все же она остается эмпирической зависимостью, не имеющей под собой теоретического обоснования, несмотря на многочисленные попытки это сделать (Rubner, 1883; Huxley, 1932; Аршавский, 1975; Грудницкий, 1975; Ломов, 1975; Дольник, 1978, 1982; Кофман, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1987; Glazier, 2005, 2006; Hunt von Herbing, 2005; White *et al.*, 2006; Katsanevakis *et al.*, 2007a, b и др.).

То, что подобная зависимость пригодна для описания только постличиночного (постнатального) онтогенеза известно достаточно давно (см. Зотин, 1966; Винберг, 1975). Зародышевый и личиночный периоды развития в подавляющем большинстве случаев не описываются единой аллометрической зависимостью, и авторы вынуждены разбивать эти периоды на этапы, на протяжении которых ее можно все-таки использовать (Винберг, 1975; Терскова, 1975; Грудницкий, Никольская, 1976; Parra, Yúfera, 2001; Радзинская и др.,

2003; Владимирова и др., 1993, 2003а, б; 2005; Darveau *et al.*, 2002; Nechaeva *et al.*, 2007). Так, при описании взаимосвязи скорости потребления кислорода от объема зародыша в зародышевом периоде *L. stagnalis* мы выделили 3 периода, различающихся по значению коэффициентов аллометрического уравнения (см. раздел 4.1.1.).

Накопленные к настоящему времени данные показывают, что и для постличиночного периода применение аллометрического уравнения (4.1) имеет определенные ограничения (Грудницкий, 1975; Зотин и др., 1982; Heusner, 1982; Зотин, Зотина, 1993; Kooijman, 2000; Darveau *et al.*, 2002; Bokma, 2004; Glazier, 2005, 2006; Moran, Wells, 2007; Seibel, 2007 и др.). Полученные нами данные также свидетельствуют в пользу того, что подобная зависимость является скорее некоторым усреднением, а не отражает реальной связи между скоростью потребления кислорода и массой тела животных.

Такой вывод можно сделать, исходя из следующего:

Несмотря на то, что суммарные данные, полученные для постличиночного онтогенеза *L. stagnalis*, удовлетворительно аппроксимируются аллометрическим уравнением, в случае индивидуального развития для 4 из 14 моллюсков показана достоверная нелинейность взаимосвязи логарифмов значений скорости потребления кислорода и массы тела, а степенные коэффициенты аллометрической зависимости у разных особей достоверно различаются и варьируют от 0.616 до 0.867. Более того, степенные коэффициенты  $k$  изменяются в зависимости от возраста животных (см. раздел 4.1.3.).

Именно изменением степенных коэффициентов в онтогенезе моллюсков можно объяснить наблюдаемые в литературе противоречия в оценке значений этих коэффициентов. В ранних исследованиях (Liebsch, 1929; Kienle, Ludwig, 1956; Rising, Armitage, 1969), проведенных в основном на взрослых животных, было отмечено отсутствие зависимости интенсивности потребления кислорода от массы у наземных брюхоногих моллюсков, то есть степенные коэффициенты

$k$  имеют значение, близкое к 1. В дальнейшем, однако, было показано, что это не так (Винберг, Беляцкая, 1958; Roy, 1969; Jensen, 1975; Opaliński, 1981; Мешкова и др., 1982):  $k$  принимают значения достоверно меньше 1 и варьируют в диапазоне 0.62-0.85. Ю.Б. Бызова (2007) считает, что это противоречие связано с различным диапазоном масс в работах разных авторов. Однако в случае справедливости аллометрического уравнения при изменении диапазона масс должна изменяться точность оценки, а не значения  $k$ . Следовательно, в общем виде, по крайней мере, для брюхоногих моллюсков, аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода от массы не может быть применена ко всему онтогенезу, значения степенных коэффициентов изменяются с возрастом, достигая 1 у взрослых животных.

То есть, для суммарных по популяции данных аллометрическое уравнение применимо только в период увеличения размеров животных. В тех случаях, когда наблюдается выраженный конечный тип роста (например, у *D. reticulatum*) описание взаимосвязи между скоростью потребления кислорода и массой тела единым уравнением невозможно (см. раздел 4.1.5.).

Следует отметить, что ограничения применимости аллометрических уравнений действуют только для "онтогенетической" или "групповой" аллометрии, т.е. когда исследуется связь скорости потребления кислорода и массы в индивидуальном развитии или в пределах одной популяции соответственно. Для сопоставления взрослых особей разных видов в пределах одного таксона справедливость аллометрической зависимости не вызывает сомнения. Она установлена на большом экспериментальном материале и с успехом используется для сравнительных межвидовых и эволюционных исследований (Дольник, 1968; Зотин, Зотин, 1999).

В случае "групповой" аллометрии значение степенных коэффициентов  $k$  широко варьирует как у разных видов, так и у разных популяций одного вида (Алимов, Голиков, 1974; Кулаковский, Сухотин, 1986; Кулаковский, 2000; Glazier, 2005, 2006; Бызова, 2007) и даже в пределах одной популяции в разных

условиях среды (см. разделы 4.1.5. и 4.2.5.). Отчасти такую вариацию можно объяснить влиянием некоторых сопутствующих факторов: активностью животных, их вступлением в репродуктивный период и т.д. (Максимович, 1978; Кулаковский, Кунин, 1983; Glazier, 2005, 2006; Бызова, 2007).

Использование аллометрических уравнений с учетом указанных выше ограничений в некоторых случаях оказывается полезным. Например, в разделе 4.1.5 с их помощью показано наличие так называемой температурной компенсации: повышенный уровень скорости потребления кислорода у северных животных по сравнению с животными, обитающими в умеренной климатической зоне (табл. 4.18).

Эффект температурной компенсации был обнаружен П.Е. Шоландером и соавторами (Scholander *et al.*, 1953) при изучении скорости потребления кислорода ракообразными и рыбами, обитающими в разных климатических зонах. Температурная компенсация дыхания была установлена для подавляющего большинства изученных животных: ракообразных (Dehnel, 1960; Edney, 1964; Carlisle, Cloudsley-Thompson, 1968), рыб (Bullock, 1955; Wohlschlag, 1963; Brett, 1972; Wallace, 1973; Озернюк и др., 1993) и амфибий (Rieck *et al.*, 1960; Campbell, Davies, 1975; Fitzpatrick, Brown, 1975).

Однако существуют данные об отсутствии этого явления для ряда видов (Holeton, 1974). В том числе, нами было показано отсутствие температурной компенсации при сравнении скоростей потребления кислорода у полевых слизней *D. agreste* из популяций заполярья и умеренной зоны (табл. 4.18).

Проведенные исследования по росту показывают, что для моллюсков можно выделить 2 типа роста: рост бесконечного типа, когда нарастание размеров животных идет на протяжении всего постличиночного онтогенеза (все двустворчатые моллюски, водные брюхоногие моллюски *L. stagnalis*), и рост конечного типа, когда в процессе постличиночного онтогенеза масса животных сначала достигает максимума, а затем начинает уменьшаться (наземные брюхоногие моллюски *D. reticulatum*, *T. hispida*, *T. concinna*, *C. laminata*, *M.*

*ventricosa*). На основании имеющихся данных нельзя говорить с определенностью о типе роста других видов (*D. agreste*, *B. fruticum*, *B. schrencki*), хотя присутствие ряда особей, демонстрирующих типичный конечный рост, свидетельствует о том, что именно этот тип роста характерен для видов в целом.

Наличие фазы стабилизации массы у взрослых особей отмечено в литературе для ряда видов моллюсков отряда Stylommatophora: сем. Arionidae - *Arion rufus* (Abeloos, 1942, 1944; Laviolette, 1950; Lūsis, 1961; Barker, 1991), *A. ater* (Smith, 1966), *A. intermedius* (South, 1982); сем. Limacidae - *Limax* sp. (Abeloos, 1943, 1945); сем. Agriolimacidae - *Deroceras reticulatum* (Hunter, 1968; Runham, Laryea, 1968; Дмитриева, 1969; Лихарев, Виктор, 1980; South, 1982; Duval, Banville, 1989; Barker, 1991); сем. Clausilidae - *Laciniaria biplicata* (Degner, 1952; Frömming, 1954), *Cochlodina laminata* (Лихарев, 1962). Это свидетельствует в пользу конечного типа роста у наземных брюхоногих моллюсков.

Обычно прекращение роста наземных брюхоногих моллюсков связывают с достижением ими половой зрелости (Abeloos, 1944; Hunter, 1968; Лихарев, Виктор, 1980; South, 1982; Duval, Banville, 1989; Barker, 1991), хотя Е.Ф. Дмитриева (1969) отмечает, что половозрелость у сетчатого слизня наступает примерно за 2 мес. до окончания роста.

Деление животных по типам роста справедливо не только для моллюсков, но и для животных других таксономических групп. При этом, как правило, водные животные обладают бесконечным типом роста (Винберг, 1976; Алимов, 1981), а наземные - конечным типом роста (Гофман-Кадошников, 1975; Прокофьев, 1983; Зотин, Зотина, 1993). Существующие исключения для наземных животных, как правило, не подтверждаются в ходе дальнейших исследований. Так, крысы *Rattus norvegicus* долгое время рассматривались, как классический пример животных с бесконечным ростом (Гофман-Кадошников, 1975). Однако более тщательные исследования показали, что если создать

крысам оптимальные условия существования и отслеживать изменение их массы вплоть до естественной гибели, то крысы достигают максимальной массы с дальнейшим ее уменьшением, т.е. наблюдается конечный тип роста (Махинько, Никитин, 1977).

Данные, полученные на брюхоногих моллюсках, свидетельствуют в пользу того, что при исследовании роста наиболее достоверная картина наблюдается тогда, когда измерения проводятся на одних и тех же особях. Кривая группового роста может не только "маскировать" индивидуальные особенности, но и приводить к неверным выводам. Так, если исходить из суммарной кривой роста, создается впечатление, что *D. reticulatum* принадлежат к животным с бесконечным типом роста, тогда как исследования роста отдельных особей говорят об обратном. В данном случае это связано с тем, что, с одной стороны, средняя часть кривой роста оказалась вогнутой под влиянием быстро уменьшающейся массы короткоживущих слизней, с другой стороны, характеристики кривой после 31 нед определяются крупными долгоживущими слизнями. С другой стороны, при суммировании данных по индивидуальному росту *D. reticulatum*, не успевших достичь максимальных размеров (2 особи), получается характерная кривая роста конечного типа. Подобная картина получается вследствие того, что моллюск № Dг-4, имеющий меньшую массу, прожил дольше, чем более крупная особь № Dг-3.

В связи с вышесказанным, прежде чем проводить изучение роста путем сопоставления данных о размерах животных и их возраста у группы животных, следует убедиться, что вариация индивидуальных кривых роста незначительна.

Например, результаты исследования индивидуального роста двустворчатых моллюсков свидетельствуют в пользу более или менее синхронного нарастания линейных размеров раковин с возрастом. Поэтому кривые "группового" роста практически не отличаются от кривых индивидуального роста, и полученные результаты можно считать объективными.

Рост двустворчатых моллюсков является классическим примером роста бесконечного типа (Алимов, 1981). Не оспаривая этого факта, все же следует отметить, что сам метод определения возраста двустворчатых моллюсков на основании подсчета количества годовых колец основан на данных по росту животных, а точнее на задержке роста в зимний период. В связи с этим, даже в случае, если бы двустворчатые моллюски имели конечный тип роста, это невозможно было бы определить. Действительно, в случае отсутствия роста или уменьшения размеров моллюсков, годовые кольца на поверхности раковины перестанут формироваться. В результате, возраст моллюсков окажется занижен, и достижение максимальных размеров не будет определяться. То же самое касается и всех прочих исследований, когда возраст животных определяется по, так называемым, детектирующим структурам (Клевезаль, 2007), формирующимся в результате задержек роста.

Для описания данных, полученных на животных, растущих по бесконечному типу, предложено большое число уравнений (см. Зотин, 1974; Винберг, 1975; Зотин, Зотина, 1975, 1993). Эти уравнения были приведены в обзоре литературы. Там же было показано, что при всем многообразии используемых уравнений, они с определенными допущениями могут быть, так или иначе, сведены к уравнению Берталанфи (4.3). Причем, уравнение Берталанфи является наиболее общей формой всех остальных уравнений.

Наличие линейной формы уравнения Берталанфи (рекуррентная формула Форда-Волфорда (4.5)) дает возможность проводить сравнительный анализ кривых роста с помощью стандартных формул линейного регрессионного анализа.

В частности, проведенный нами анализ показал, что различия, наблюдаемые в процессе индивидуального роста ряда видов моллюсков (*L. stagnalis*, *D. agreste*, *M. edulis*), не достоверны и их можно считать случайными, а различия кривых индивидуального роста жемчужниц *M. margaritifera* - достоверны. В последнем случае можно предположить, что

это связано с микроусловиями среды обитания моллюсков, поскольку жемчужницы обладают большой чувствительностью к воздействию факторов внешней среды (Зюганов и др., 1993).

Удельная скорость роста, определяемая по коэффициенту  $c$  уравнения Форда-Волфорда, по-видимому, не зависит от размерных характеристик моллюсков (коэффициент  $d$  этого уравнения). Об этом свидетельствует тот факт, что для 10 исследованных популяций беломорских мидий коэффициенты  $c$  (удельная скорость роста) одинаковы, тогда как коэффициенты  $d$  (размеры моллюсков) достоверно различны.

На независимость эффективности роста от размеров животных указывал У.Ф. Хамфрис (Humphreys, 1979).

Г. Бауэр (Baue, 1992) при исследовании большого числа популяций жемчужниц показал, что константа роста  $k_g$  уравнения Берталанфи находится в обратной зависимости от предельных размеров ( $L_\infty$ ). Это не противоречит утверждению, что коэффициенты  $c$  и  $d$  уравнения Форда-Волфорда независимы, т.к.  $k_g = -\ln(1-d/L_\infty)$ , т. е. при постоянном значении  $d$  зависимость между коэффициентами  $k_g$  и  $L_\infty$  должна быть обратная.

Сравнительно немного работ посвящено математическому описанию кинетики интенсивности потребления кислорода в онтогенезе животных. Часто приводится эмпирическое уравнение вида (Brody, 1945):

$$q = A(1 + B \exp(-at)),$$

Это же уравнение было получено А.И. Зотиным и соавторами (Зотина и др., 1982; Зотин, 1988; Зотин, Зотина, 1993) на основании связи диссипативной функции с вероятностью состояния системы. Подобное уравнение также может быть получено, если разложение функции  $f(q)$  (см. уравнение (4.8)) в степенной ряд проводить относительно значения интенсивности дыхания в конечном стационарном состоянии, ограничиваясь при этом линейным приближением.

Недостатком уравнения Броди является его плохая сочетаемость с аллометрической зависимостью скорости энергетического обмена от массы

тела (4.1).

Предложенное нами уравнение (4.11) легко может быть выведено из этой аллометрической зависимости в сочетании с уравнением роста Берталанфи (4.4). Однако, насколько нам известно, уравнение вида (4.11) никогда не использовалось. Скорее всего, это связано с упоминавшейся выше и в обзоре литературы устоявшейся точкой зрения, что интенсивность метаболизма связана исключительно с массой тела, и "не обнаруживается никакого влияния возраста на интенсивность обмена" (Винберг, 1956, с. 144).

Ближе всех к уравнению (4.11) подошли В.Н. Золотарев и В.И. Рябушко (1977), которые при исследовании зависимости скорости потребления кислорода ( $Q$ ) от возраста ( $t$ ) у мидии Граяна *Crenomytilus grayanus* использовали следующее уравнение:

$$Q = 0.0288 W_d^{1.096} (1 - e^{-0.05 t})^{-0.609},$$

где  $W_d$  - сухая масса моллюска.

Как видно из этого уравнения, если бы авторы заменили скорость потребления кислорода на интенсивность, то, с учетом того, что степенной коэффициент при массе тела близок к 1, они пришли бы к уравнению, сходному с уравнением (4.11).

Для вывода зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста животных мы воспользовались формулами термодинамики линейных необратимых процессов. Эти формулы справедливы только в тех случаях, когда термодинамическая система находится вблизи стационарного состояния и выполняются условия постоянства термодинамической среды. В частности, это касается условий применимости принципа наименьшей диссипации энергии, сформулированного И. Пригожиным (Prigogine, 1947; Пригожин, 1960), согласно которому любая термодинамическая система стремится к стационарному состоянию, в котором скорость диссипации энергии минимальна.

Из-за высокой степени неравновесности живых систем применение

принципа наименьшей диссипации для развития организмов вызывает сомнение. Именно неравновесность определяет особенности функционирования организмов как термодинамических систем: кроме конечного стационарного состояния, вблизи от которого выполняются формулы линейной термодинамики и принцип наименьшей диссипации энергии Пригожина, для живых систем характерно наличие так называемого текущего неравновесного стационарного состояния (см. Зотин, Зотина, 1993).

Текущее стационарное состояние связано в основном с физиологическими и биохимическими процессами, время протекания которых незначительно по сравнению с продолжительностью всего онтогенеза. Понятие о текущем стационарном состоянии позволяет измерять диссипативную функцию живых систем. Действительно, поскольку для стационарного состояния характерно равенство между скоростью продукции энтропии и потоком энтропии в системе, значение величины диссипативной функции может быть определено путем измерения энергетических потоков: скорости теплопродукции или скорости потребления кислорода. В последнем случае считается, что уровень анаэробного обмена пренебрежительно мал по сравнению с аэробным.

Уровень диссипации энергии в текущем стационарном состоянии значительно превышает диссипацию энергии в окружающей среде. Поэтому текущее стационарное состояние не является стабильным и постепенно изменяется в сторону уменьшения разницы удельной диссипации энергии в организме и окружающей среде. В результате живая система в соответствии с принципом наименьшей диссипации энергии эволюционирует к конечному стационарному состоянию, т.е. к такому состоянию, когда различие между удельными диссипативными функциями организма и среды минимально.

Постоянство среды является одним из необходимых условий применения принципа наименьшей диссипации энергии. В случае живых систем под постоянством среды следует понимать не столько неизменность внешних условий, сколько постоянство уровня диссипации энергии в конечном

стационарном состоянии. В связи с этим необходимо учитывать влияние ряда процессов, происходящих в онтогенезе животных, на значение диссипативной функции в конечном стационарном состоянии ( $\Psi_{st}$ ).

На наш взгляд, в живых системах можно выделить три типа таких процессов:

1. Изменение массы (рост) и связанных с массой параметров организма. В связи с ростом животных происходит постоянное изменение  $\Psi_{st}$ , и для выполнения условия постоянства среды необходимо рассматривать не абсолютное, а удельное значение диссипативной функции и потоков. В частности, для потока массы - удельную скорость роста  $\frac{dM}{Mdt}$ .

2. Процессы, связанные с возникновением и поддержанием гетерогенности живой системы. К таким процессам можно, в частности, отнести клеточную дифференцировку, органогенез и т.п. Особенно интенсивны они в зародышевом развитии, при метаморфозе личинок, при регенерации. В постэмбриональном онтогенезе процессы этого типа, как правило, относительно слабо выражены, идут с постоянной удельной скоростью, и их влиянием на конечное стационарное состояние можно пренебречь.

3. Активный обмен (процессы, связанные с двигательной активностью, обменом веществ, регуляцией и управлением, информационные процессы и т.п.). Как было отмечено выше, процессы этого типа определяют уровень текущего стационарного состояния. Однако их интенсивность также оказывает влияние на значение диссипативной функции в конечном стационарном состоянии. Оценить степень подобного влияния крайне трудно. Тем не менее, можно считать, что, по крайней мере, в постэмбриональный период соотношение между текущим активным обменом и основным обменом колеблется вокруг некоторой величины, в среднем оставаясь постоянным.

Использование удельных величин термодинамических потоков вместо абсолютных, позволяет считать, что при переходе от одного текущего стационарного состояния к другому термодинамическая среда остается

постоянной, и, следовательно, появляется возможность применения формул термодинамики линейных необратимых процессов. Интенсивность потребления кислорода (удельная диссипативная функция) в этом случае подчиняется принципу наименьшей диссипации энергии и в текущем стационарном состоянии принимает минимальное значение. Таким образом, приближение живых систем к конечному стационарному состоянию осуществляется по траектории, требующей наименьших затрат энергии и наискорейшим возможным способом.

Возможность применения формул термодинамики линейных необратимых процессов позволила вывести уравнение (4.11), описывающее изменение интенсивности (удельной скорости) потребления кислорода при стремлении организма к конечному стационарному состоянию.

Как было показано, полученное уравнение хорошо описывает экспериментальные данные, полученные нами на брюхоногих и двустворчатых моллюсках. Однако эта формула имеет более широкое применение и, вероятно, может быть использована практически для всех видов животных в тех случаях, когда выполняется условие постоянства среды. Аппроксимация уравнением (4.11) экспериментальных данных, полученных на животных, принадлежащих к разным таксономическим группам, приведена на рис. 5.1, значения коэффициентов уравнения - в табл. 5.1.

Из рис. 5.1 видно, что уравнение (4.11) хорошо аппроксимирует данные по изменению интенсивности дыхания в позднем постэмбриональном развитии животных. На ранних стадиях, непосредственно после вылупления (или метаморфоза личинок), изменение интенсивности дыхания с возрастом может иметь различный характер: увеличение у *Drosophilla melanogaster*, первоначальное снижение с последующим увеличением у аксолотля и т.д. (пунктирные линии на рис. 5.1). Подобная кинетика интенсивности дыхания, по нашему мнению связана с акклимацией организмов к новым условиям среды. Уравнение (4.11) для этого периода развития не может быть применено.

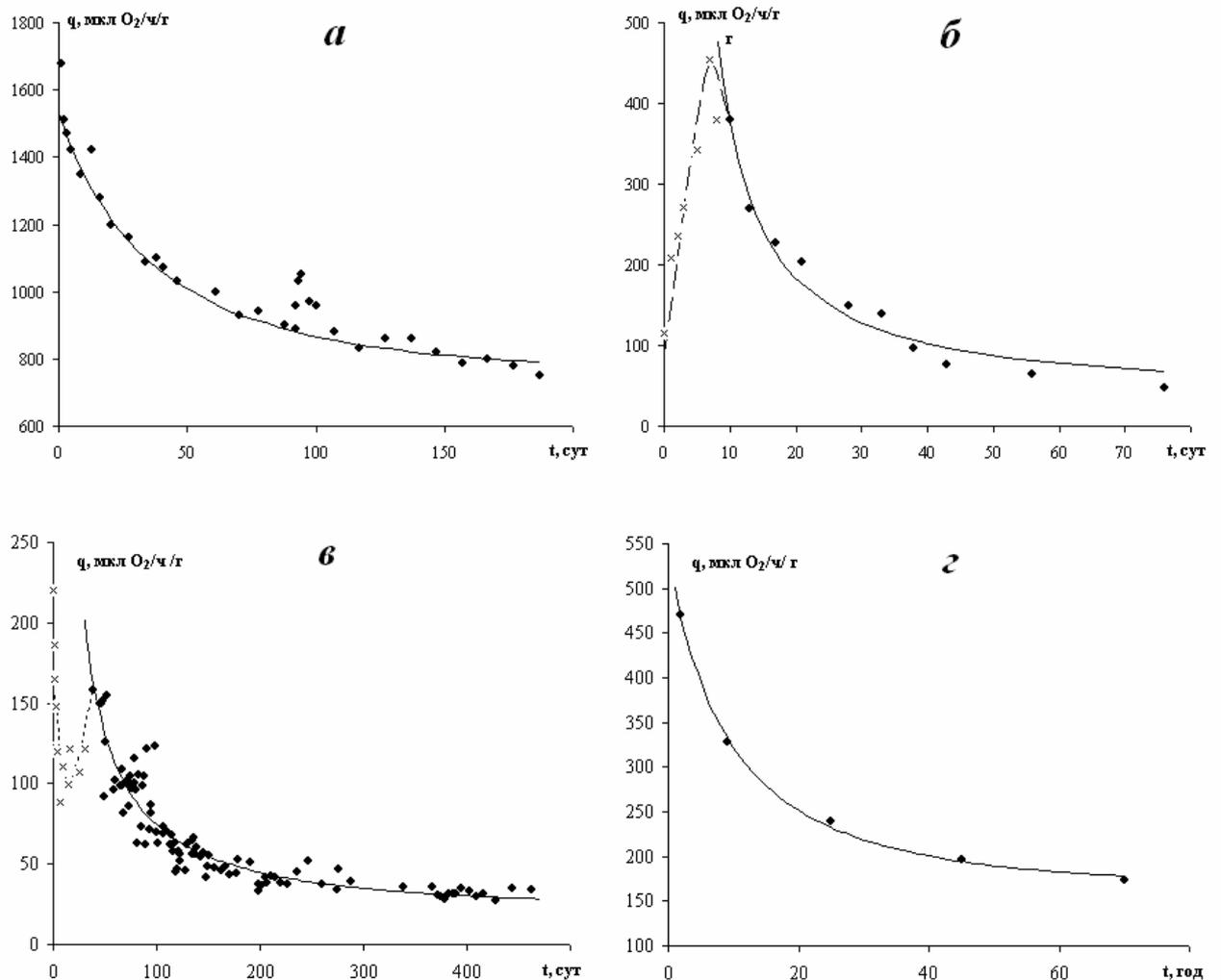


Рисунок 5.1. Зависимость интенсивности дыхания от возраста животных: *а* – сверчок *Acheta domestica* (Никольская и др., 1986); *б* – *Drosophila melanogaster* (Алексеева, 1987); *в* – аксолотль *Ambystoma mexicanum* (Владимирова и др., 1993); *г* – человек *Homo sapiens* (см. Зотин, Зотина, 1969). Крестиками отмечены данные, исключенные из аппроксимации. Сплошные линии - аппроксимация уравнением (4.11). Пунктирные линии - кинетика изменения интенсивности дыхания в раннем постэмбриональном онтогенезе

При выводе уравнения роста на основании формул термодинамики необратимых процессов мы использовали ту же логику, что и А.И. Зотин и соавторы (Зотина, Зотин, 1973; Зотин и др., 1975; Прокофьев и др., 1982; Зотин, Зотина, 1993). Однако полученное этими авторами дифференциальное уравнение не имеет точного решения. Большое число привлеченных термодинамических сил, и, соответственно, большое число коэффициентов создает трудности при аппроксимации экспериментальных данных.

Таблица 5.1. Коэффициенты уравнения зависимости интенсивности дыхания от возраста (4.11) для постэмбрионального онтогенеза разных видов ЖИВОТНЫХ

Вид	$q_{st}$ , мкл O <sub>2</sub> /(ч·г)	$t_0$ , год	$k$ , год <sup>-1</sup>	Источник
Сверчок <i>Acheta domesticus</i>	792±7	0.130±0.008	5.329±0.183	Никольская и др., 1986
Дрозофила <i>Drosophila melanogaster</i>	47.77±5.97	-0.0049±0.0024	6.023±0.958	Алексеева, 1987
Аксолотль <i>Ambystoma mexicanum</i>	23.2±0.6	0.0076±0.056	1.318±0.043	Владиминова и др., 1993
Крыса <i>Rattus norvegicus</i>	604±54	0.0102±0.0049	2.989±0.428	Махинько, Никитин, 1977
Корова <i>Bos taurus</i>	33±3	1.09±0.24	0.097±0.011	Brody, 1945
Лошадь <i>Equus caballus</i>	100±2	0.890±0.059	0.467±0.014	Brody, 1945
Свинья <i>Sus domestica</i>	148±2	0.200±0.017	1.052±0.028	Brody, 1945
Овца <i>Ovis aries</i>	190±1	0.269±0.014	1.488±0.024	Brody, 1945
Человек <i>Homo sapiens</i>	169±4	10.03±0.93	0.037±0.002	см. Зотин, Зотина, 1969
Утка <i>Anas domestica</i>	348±59	0.123±0.049	1.128±0.264	Brody, 1945
Курица <i>Gallus domesticus</i>	134±138	0.51±1.19	0.101±0.112	Brody, 1945

Кроме того, введение в качестве параметров сил таких величин, как максимальная масса и время достижения максимальной массы, ограничивает применение этого уравнения только случаями конечного типа роста.

Следует отметить, что для вывода уравнения (4.14) применение формул термодинамики не является обязательным. Можно использовать чисто физиологическую логику, подобно логике Л. фон Берталанфи (Bertalanffy, 1960). Л. фон Берталанфи считал, что скорость роста определяется разницей между скоростями процессов анаболизма и катаболизма.

В принципе, аналогичные рассуждения можно применить и для вывода уравнения (4.14): скорость изменения массы определяется разницей между ее синтезом и распадом. В отличие от Бергаланфи, мы разделили распад массы на две составляющие: активный, требующий расхода энергии, и пассивный, самопроизвольный распад. Впрочем, это различие несущественно. Принципиальная разница состоит в том, что согласно Бергаланфи, анаболизм может быть выражен степенной зависимостью от массы, тогда как с нашей точки зрения скорость синтеза массы пропорциональна количеству имеющейся свободной энергии, оцениваемой по скорости потребления кислорода.

Интересно, что в последних работах Л. фон Бергаланфи (Bertalanffy, 1964, 1965) принял анаболитическую составляющую пропорциональной скорости дыхания, то есть дифференциальная формула его уравнения роста совпала с уравнением (4.13). Оставалось сделать только один шаг, чтобы записать уравнение роста в виде (4.14). Однако, ни сам Л. фон Бергаланфи, ни его последователи, насколько нам известно, этого шага не сделали. Это связано, по-видимому, с тем, что никто не рассматривал интенсивность дыхания как независимую переменную. Считалось, что она является функцией от массы и связана с ней степенной зависимостью (4.1). Кроме того, поскольку под термином "рост" подразумевался процесс увеличения массы животных с возрастом, то период стабилизации и последующей деградации массы у животных с "конечным" типом роста не рассматривался. Однако именно в этот период онтогенеза нарушается аллометрическая зависимость (4.1).

Широкое использование аллометрического уравнения (4.1) приводило к тому, что конечный тип роста нельзя было описать единым уравнением. Действительно, из уравнения (4.1) следует, что снижение интенсивности потребления кислорода всегда сопровождается увеличением массы и, следовательно, исходя из аллометрической зависимости, уравнение Бергаланфи в виде (4.13) всегда будет описывать рост бесконечного типа.

Таблица 5.2. Коэффициенты уравнения конечного роста (4.14) для постларвального (постнатального) онтогенеза животных разных таксонов

Вид	$B$ , г	$t_0$ , год	$k$ , год <sup>-1</sup>	$u$	$v$ , год <sup>-1</sup>	Ссылка
Горшечный червь <i>Enchytraeus albidus</i>	10.3± 0.1	-0.0038± 0.0007	27.85± 0.32	3*	0.350± 0.012	[1]
Крылорукий кальмар <i>Sthenoteuthis pteropus</i>	21330± 11400	-0.069± 0.024	0.395± 0.095	3*	0± 8.41	[2]
Дальневосточный трепанг <i>Stichopus japonicus</i>	424± 16	0.616± 0.140	0.308± 0.020	3*	0.0066± 0.1048	[3]
Циклоп <i>Cyclops scutifer</i>	7.54± 2.79	-0.051± 0.019	0.140± 0.052	3*	6± 418	[4]
Рыжий таракан <i>Blatella germanica</i>	0.098± 0.002	-0.026± 0.007	20.2± 2.1	3*	0	[5]
Домовый сверчок <i>Acheta domesticus</i>	0.595± 0.009	0.53± 0.01	12.6± 0.2	11.4**	1.36± 0.03	[6]
Веснянка <i>Taeniopteryx nivalis</i>	73± 14.3	0.99± 0.43	0.176± 0.100	3*	10.2± 1.5	[7]
Камбала <i>Pleuronectes platessa</i>	4647± 33	0.84± 0.33	0.106± 0.005	3*	0	[8]
Сельдь <i>Clupea harengus</i>	496± 20	0.94± 0.01	0.264± 0.007	3*	0.0063± 0.0024	[8]
Аксолотль <i>Ambystoma mexicanum</i>	119± 3	1.62± 0.03	4.64± 0.07	4.2**	0.511± 0.021	[9]
Домовая мышь <i>Mus musculus</i> , самец	45520	1.37	0.0504	3*	0.921	[10]
Домовая мышь <i>Mus musculus</i> , самка	28870	1.54	0.0515	3*	0.818	[10]
Серая крыса <i>Rattus norvegicus</i>	502± 6	0.72 ±0.01	3.81± 0.07	3*	0.0730± 0.0060	[11]
Монгольская песчанка <i>Mongolian gerbil</i> , самец	123± 48	-0.097± 0.061	0.866± 0.108	3*	0.0826± 0.0102	[12]
Монгольская песчанка <i>Mongolian gerbil</i> , самка	104± 66	-0.09± 0.12	0.538± 0.176	3*	0.0712± 0.0111	[12]
Морская свинка <i>Cavia porcellus</i>	869± 13	0.43± 0.01	2.92± 0.08	3*	0.0655± 0.0090	[13]
Речной бобр <i>Castor fiber</i>	16920± 550	0.17± 0.17	1.47± 0.27	3*	0	[14]
Лесной хорек <i>Mustela putorius</i> , самец	156600± 103400	-0.009± 0.008	1.39± 0.92	3*	5.09± 3.93	[15]

Вид	$B$ , г	$t_0$ , год	$k$ , год <sup>-1</sup>	$u$	$\nu$ , год <sup>-1</sup>	Ссылка
Лесной хорек <i>Mustela putorius</i> , самка	5960± 4830	0.019± 0.007	3.32± 1.12	3*	2.61± 0.90	[15]
Заяц русак <i>Lepus europaeus</i>	4293± 34	0.083± 0.008	4.95± 0.15	3*	0	[16]
Корова <i>Bos taurus</i>	373500± 3450	0.28± 0.10	1.41± 0.13	3*	0	[17], [18]
Лось <i>Alces alces</i>	356300± 5050	12.5± 1.6	0.060± 0.005	3*	0	[19]
Снежный баран <i>Ovis canadensis</i>	105000± 10300	16.7± 1.8	0.032± 0.003	3*	0.0024± 0.0006	[20]
Шимпанзе <i>Antropopithecus troglodytes</i>	4.79×10 <sup>7</sup>	2.6	0.0131	3*	0.133	[21]
Человек <i>Homo sapiens</i> , мужчины	90740± 12800	4.1± 1.3	0.087± 0.014	3*	0.0057± 0.0021	[22]
Человек <i>Homo sapiens</i> , женщины	77470± 9000	4.6± 1.2	0.088± 0.012	3*	0.0056± 0.0017	[22]
Канарейка <i>Serinus canaria</i>	25.4± 9.5	0.005± 0.052	61.0± 27.1	3*	3.59± 4.35	[23]
Японский перепел <i>Coturnix coturnix japonica</i>	183± 9	0.022± 0.003	17.6± 1.1	3*	1.29± 0.16	[24]
Обыкновенная сипуха <i>Tyto alba</i>	687± 329	-0.010± 0.002	32.3± 2.6	3*	0.849± 0.174	[25]
Индийский скворец <i>Acridotheres tristis</i>	774	0.002	30.0	3*	28.1	[26]

Примечания: \* – фиксированное значение  $u = 3$ ; \*\* – фиксированное значение  $u = 1/(1-k)$ , где  $k$  – степенной коэффициент аллометрической зависимости (4.1). В тех случаях, когда ошибка определения средних значений всех коэффициентов превышает 100%, ошибки не приводятся. Источники экспериментальных данных: [1] Ивлева, 1953; [2] Аболмасова и др., 1990; [3] Брегман, 1971; [4] Иванова, 1973; [5] Вальтер, Лампрехт, 1976; [6] Никольская и др., 1986; [7] Knight *et al.*, 1976; [8] Pütter, 1920; [9] Владимирова и др., 1993; [10] Duffy, Sacher, 1976; [11] Махинько, Никитин, 1977; [12] Arrington *et al.*, 1973; [13] Minot, 1891; [14] Бородина, 1970; [15] Shump, Shump, 1978; [16] Pielowski, 1971; [17] Davidson, 1928; [18] Altman, Dittmer, 1964; [19] Кноппе, 1961; [20] Чернявский, 1962; [21] Бунак, 1946; [22] Thompson d'Arcy, 1942; [23] Гофман-Кадочников, 1975 (данные Hoesslin, 1930); [24] Прокофьев, 1983; [25] White, Brisbin, 1980; [26] Прокофьев, 1983 (данные Мухтарова, 1977).

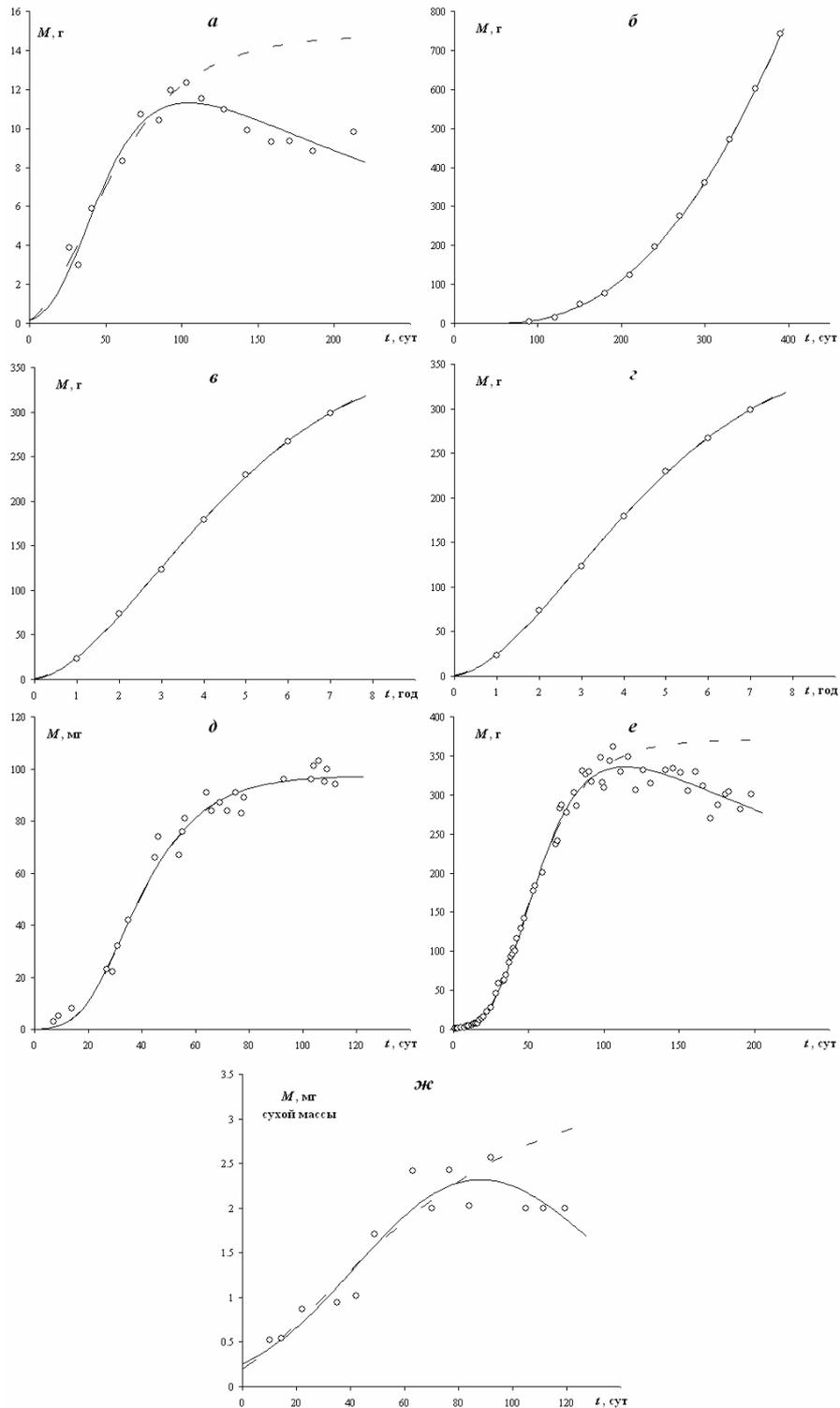


Рисунок 5.2. Рост беспозвоночных животных: *a* – горшечный червь *Enchytraeus albidus* (Ивлева, 1953); *б* – крылорукий кальмар *Sthenoteuthis pteropus* (Аболмасова и др., 1990); *в* – дальневосточный трепанг *Stichopus japonicus* (Брегман, 1971); *г* – циклоп *Cyclops scutifer* (Иванова, 1973); *д* – рыжий таракан *Blatella germanica* (Вальтер, Лампрехт, 1976); *е* – домовый сверчок *Acheta domesticus* (Никольская и др., 1986); *ж* – веснянка *Taeniopteryx nivalis* (Knight et al., 1976). Сплошные линии – аппроксимация уравнением (4.14). Пунктирные линии – аппроксимация уравнением Берталанфи (4.3)

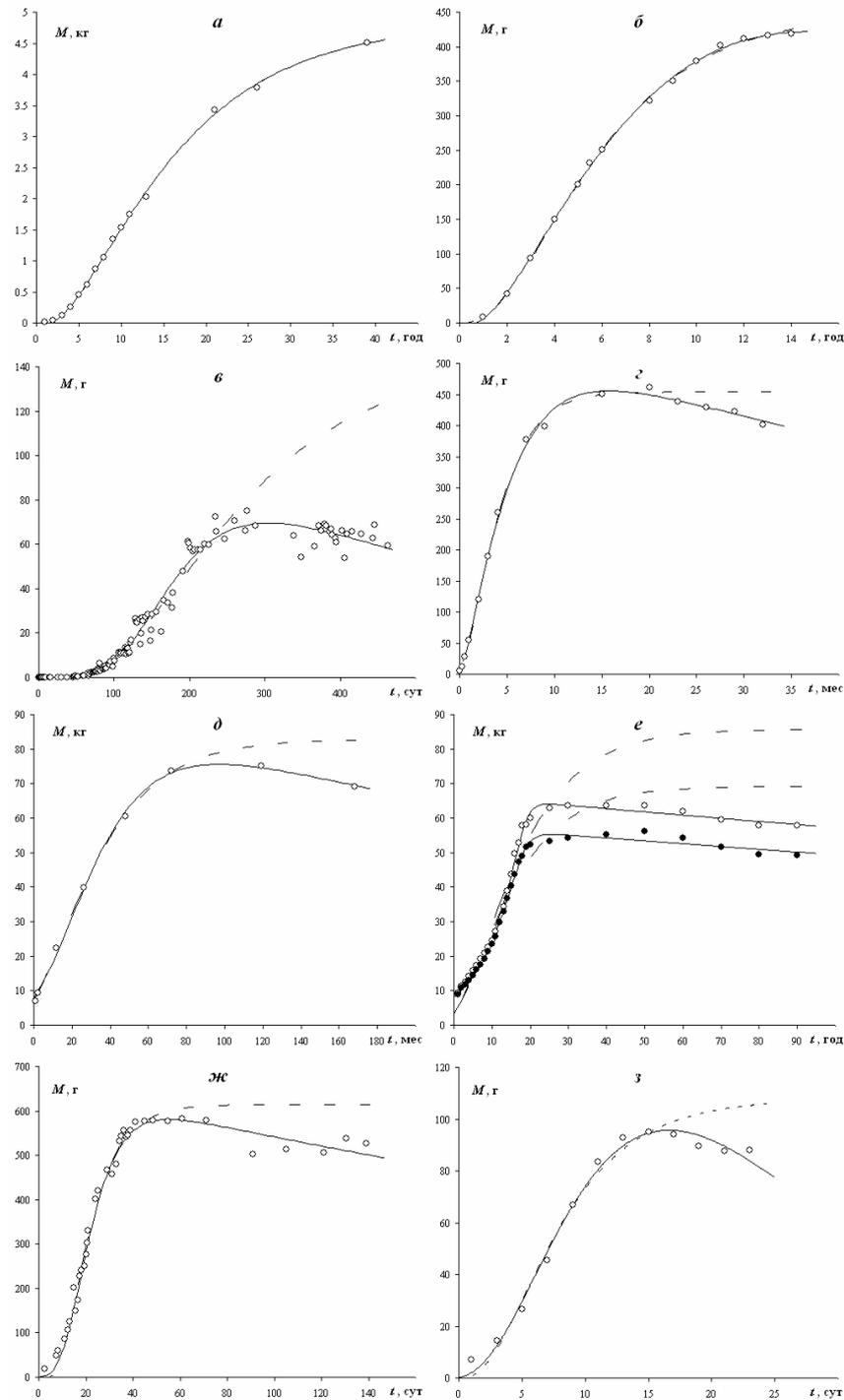


Рисунок 5.3. Рост позвоночных животных: *a* – камбала *Pleuronectes platessa* (Pütter, 1920); *б* – сельдь *Clupea harengus* (Pütter, 1920); *в* – аксолотль *Ambystoma mexicanum* (Владимирова и др., 1993); *г* – серая крыса *Rattus norvegicus* (Махинько, Никитин, 1977); *д* – снежный баран *Ovis canadensis* (Чернявский, 1962); *е* – человек *Homo sapiens* (черные кружки - мужчины, белые кружки - женщины) (Thompson d'Arcy, 1942); *ж* – обыкновенная сипуха *Tyto alba* (White, Brisbin, 1980) *з* – индийский скворец *Acridotheres tristis* (Прокофьев, 1983: данные Мухтарова, 1977). Сплошные линии – аппроксимация уравнением (4.14). Пунктирные линии – аппроксимация уравнением Берталанфи (4.3)

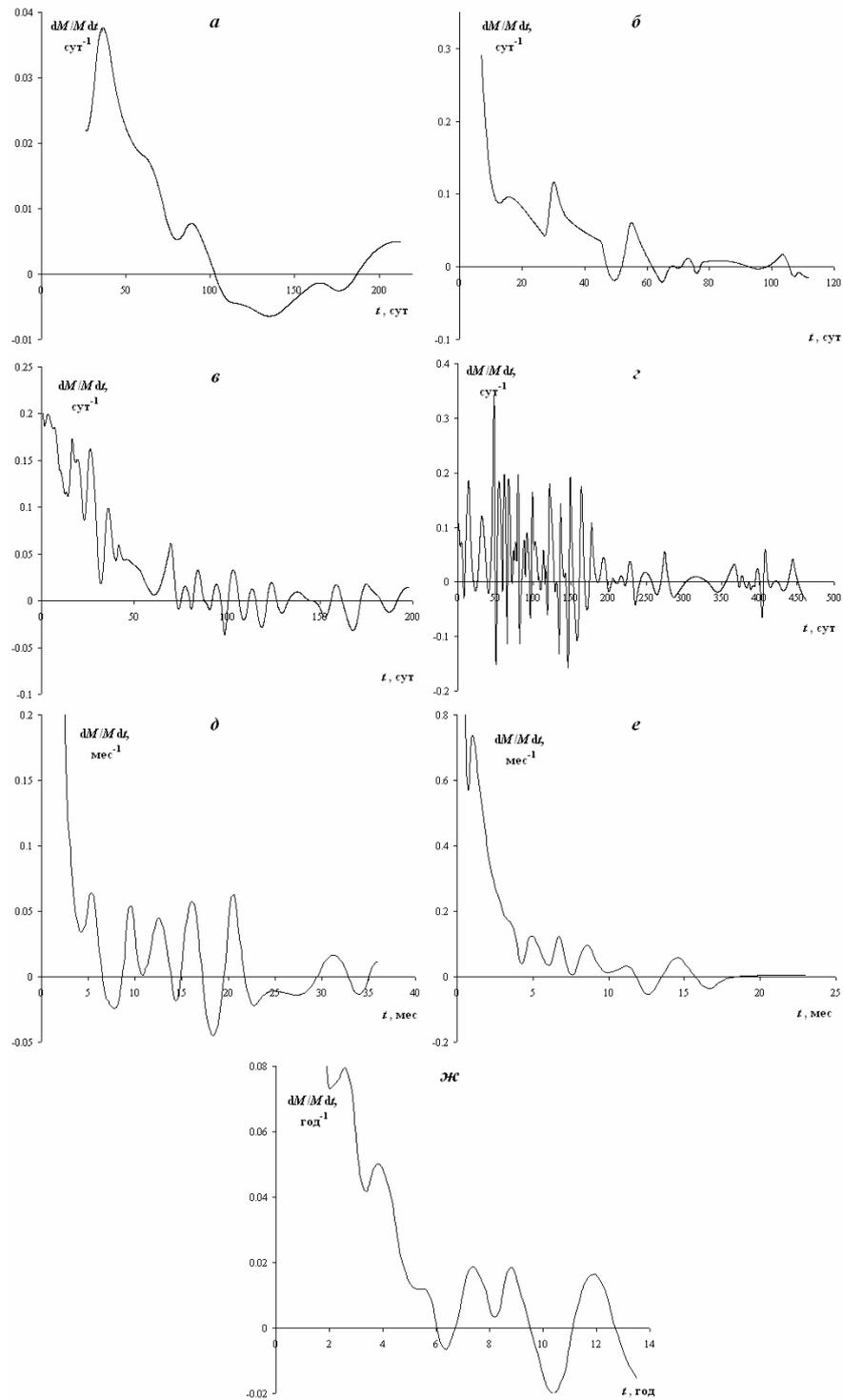


Рисунок 5.4. Кинетика удельной скорости роста в постличиночном (постнатальном) онтогенезе животных: *a* – горшечный червь *Enchytraeus albidus* (Ивлева, 1953); *б* – рыжий таракан *Blatella germanica* (Вальтер, Лампрехт, 1976); *в* – домовый сверчок *Acheta domesticus* (Никольская и др., 1986); *г* – аксолотль *Ambystoma mexicanum* (Владимирова и др., 1993); *д* – монгольская песчанка *Mongolian gerbil* (Arrington *et al.*, 1973); *е* – морская свинка *Cavia porcellus* (Minot, 1891); *ж* – корова *Bos taurus* (Davidson, 1928; Altman, Dittmer, 1964). Графики получены с помощью сглаживающих кубических сплайнов

Что касается других уравнений роста, предложенных разными авторами, все они также описывают рост бесконечного типа и, так или иначе, могут быть сведены к уравнению Берталанфи. Подробно этот вопрос рассмотрен в монографиях (Мина, Клевезаль, 1976; Зотин, Зотина, 1993).

Для описания бесконечного роста с помощью выведенного нами уравнения (4.14) необходимо считать, что самопроизвольный распад массы животных отсутствует ( $\nu = 0$ ). Однако, для открытых неравновесных систем, какими являются живые организмы, это маловероятно. По-видимому, продолжительность жизни ряда видов животных не позволяет им достигнуть максимальной массы, что создает иллюзию бесконечного роста.

Следует отметить, что в подавляющем большинстве случаев рост бесконечного типа наблюдается у гидробионтов. Для наземных животных, наоборот, характерен конечный тип роста.

Конечный тип роста демонстрируют не только гомойотермные (Minot, 1891; Thompson d'Arcy, 1942; Чернявский, 1962; Бородина, 1970; Arrington *et al.*, 1973; Махинько, Никитин, 1977; White, Brisbin, 1980; Прокофьев, 1983), но и пойкилотермные животные, в том числе беспозвоночные (Ивлева, 1953; Knight *et al.*, 1976; Никольская и др., 1986; Владимирова и др., 1993).

При аппроксимации данных по росту животных с помощью уравнения (4.14) получаемые значения коэффициента  $u$  широко варьируют. Ошибка определения этого коэффициента нередко превышает 100%. Поэтому имеет смысл использовать фиксированное значение коэффициента  $u$ , как это обычно делают при использовании уравнения Берталанфи. Чаще всего коэффициент  $u$  принимают равным 3 (см. Винберг, 1975; Мина, Клевезаль, 1976). В случае если известно значение коэффициента  $k$  из аллометрического уравнения (4.1), можно принять  $u = 1/(1-k)$ .

Коэффициенты уравнения (4.14) для данных по росту разных видов животных приведены в табл. 5.2. Аппроксимация данных для некоторых из них представлена на рис. 5.2 и 5.3. Для сравнения приведена аппроксимация тех же

данных уравнением Берталанфи (пунктирная линия). Как видно из рисунков, в случае конечного типа роста полученное нами уравнение (4.14) лучше описывает экспериментальные данные, чем уравнение Берталанфи (4.3). Для бесконечного типа роста кривые обоих уравнений совпадают (рис. 5.2б-д, 5.3а, б).

Конечно, используемые уравнения (как в случае роста, так и в случае зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста) описывают экспериментальные данные по какой-то усредненной траектории. В действительности значения параметров роста отклоняются от расчетной величины, причем эти отклонения не всегда носят случайный характер или вызваны кратковременными спорадическими изменениями внешней среды, а имеют закономерный периодический характер.

По мнению большинства авторов (Needham, 1964; Гудвин, 1966; Мина, Клевезаль, 1976; Браун, 1977; Бродский, Нечаева, 1988; Зотин, 1988) колебания, наблюдаемые в ходе физиологических процессов, составляют основу жизнедеятельности организмов, являются скорее правилом, чем исключением, и, по-видимому, тесно связаны с механизмами регуляции этих процессов посредством изменения длительности периодов и амплитуды колебаний.

Все периодические изменения, происходящие в организме животных, можно разделить на 2 типа.

1. Процессы, связанные с периодическими изменениями факторов внешней среды (экзогенные, непосредственно вызванные факторами среды и эндогенные, период которых совпадает с периодом колебаний среды).

2. Эндогенные периодические процессы, не связанные с внешней средой.

К процессам первого типа относятся, в первую очередь, сезонные изменения, имеющие период около 1 года и околосоточные (циркадные) колебания. Существует обширная литература, посвященная подобным колебательным процессам у животных практически всех таксонов как для роста (Rörig, Knoche, 1916; Wasilewski, 1952; Савилов, 1953; Serafinski, 1955;

Никольский, 1961, 1965; Breckenridge, Tesler, 1961; Snyder *et al.*, 1961; Swift, 1961; Dwyer, 1964; Wilbur, Owen, 1964; Стрельцов, 1966; Swan, 1966; Иванов, 1967; Ansell, 1968; Bustard, 1971; Cruce, 1971; Hedeem, 1971; Michael, 1972; Weatherley, 1972; Kracht, 1973; Pinel-Alloul, Magnin, 1973; Pitcher, MacDonald, 1973; Wilcox, Jeffries, 1973; Мина, Клевезаль, 1976 и др.), так и для стандартного обмена (Brody, 1945; Слоним, 1961; Строганов, 1962; Беркович, 1964; Dawson, Hudson, 1970; Шмидт-Ниельсен, 1982; Пантелеев, 1983; Шилов, 1985; Владимирова, Зотин, 1989 и др.).

Выявленные нами колебания удельной скорости роста и интенсивности потребления кислорода, по всей вероятности, принадлежат к биологическим ритмам второго типа, то есть являются эндогенными, не связанными с периодическими изменениями во внешней среде, процессами. Это следует из следующих соображений:

1. Колебания удельной скорости роста и интенсивности потребления кислорода выявлены в индивидуальном развитии брюхоногих моллюсков при более или менее постоянных условиях среды.

2. Периоды колебаний (5-8 нед. для гастропод и около 6 лет для *M. margaritifera*) не совпадают периодами каких-либо известных природных ритмических процессов.

3. На примере *L. stagnalis* показано, что максимумы колебаний наблюдаются у животных одного возраста, а не для одних и тех же календарных дней.

4. По крайней мере, у *L. stagnalis* периоды колебаний в постларвальном онтогенезе у одних и тех же особей для удельной скорости роста и интенсивности потребления кислорода различны:  $\approx 6.5$  нед. и  $\approx 7.5$  нед. соответственно.

Несмотря на разницу периода колебаний удельной скорости роста у разных видов, можно предположить, что эти ритмы имеют одну и ту же природу. Об этом косвенно свидетельствует достоверная корреляция между

максимальной продолжительностью жизни животных и периодом колебаний. За весь постличиночный период происходит от 10 до 15 циклов. Эта величина, по-видимому, занижена, если учесть, что, как правило, занижена оценка максимальной продолжительности жизни вследствие ранней гибели животных от болезней, неоптимальных условий существования и т.п.

Литература, посвященная эндогенным периодическим процессам, не связанным с условиями среды, относительно малочисленна. Наиболее известны ритмы роста и метаболизма, связанные с линьками у членистоногих и ряда других животных (Brooks, 1886; Dyar, 1890; Fowler, 1909; Przibram, Megusar, 1912; Przibram, 1929, 1930; Sharma, Kevan, 1963; Иванчик, 1969; Meixner, 1969; Petersen, 1971; Лёр и др., 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Клеймёнов, 1996; Бызова, 2007 и др.). Во всех этих случаях изменения скорости роста коррелируют с изменениями скорости метаболизма.

У млекопитающих были выявлены ритмы роста с периодом около 2-х недель (Кореё, 1932, 1937; Федоров, 1947, 1973; Сипачев, 1970), то есть с более коротким периодом, чем обнаруженные нами ритмы роста моллюсков.

Среди литературных данных наиболее близкими к описанными нами ритмам роста, по-видимому, можно считать 11-летнюю периодичность темпов роста, обнаруженную В.Н. Золотаревым (1974а, б), у ряда долгоживущих двустворчатых моллюсков: *Glycymeris yessoensis*, *Macoma middendorffi*, *Venericardia crebricostata*, *Crenomytilus grayanus*. Продолжительность жизни этих видов моллюсков составляет от 60 до 150 лет (Золотарев, 1980, 1989). Количество периодов за время жизни составляет соответственно от 5.5 до 14. Сам автор, однако, считал, что выявленная периодичность роста обусловлена внешними факторами, а именно, 11-летним периодом солнечной активности.

Количество данных о наличии эндогенных ритмов энергетического обмена также невелико. Кроме периодических изменений метаболизма, связанных с линьками (Иванчик, 1969; Лёр и др., 1976; Радзинская, Никольская, 1982; Клеймёнов, 1996; Бызова, 2007), ритмы потребления кислорода

протяженностью 0.5-3.0 ч были установлены у дробящихся яйцеклеток (Zeuthen, 1949, 1955, 1960; Зотин, 1966), в делящихся синхронизированных культурах амеб (Edwards, Lloyd, 1978), у взрослых ракообразных (Brown *et al.*, 1954; Palmer, 1974), мокриц (Зотин, 1988), млекопитающих (Bramante, 1961; Kayser, Hildwein, 1974; Stupfel *et al.*, 1979) и человека (Horne, Whitehead, 1976).

Немногочисленность работ, в которых выявлены не зависящие от среды ритмы роста и метаболизма, по-видимому, объясняется тем, что, как правило, анализируются или кривые параметров роста и метаболизма или данные по приростам. В этих случаях амплитуда периодических изменений незначительна, и случайный разброс значений параметров чаще всего маскирует их закономерные колебания.

Применение методики сглаживающих кубических сплайнов позволило нам провести оценку скоростей процессов роста и потребления кислорода и выявить ритмические изменения, особенно отчетливые в случае расчета удельных величин скоростей роста и метаболизма.

Использование сглаживающих кубических сплайнов для литературных данных по росту животных показало, что ритмы удельной скорости роста не являются особенностью представителей типа моллюсков, а широко распространены в живой природе. На графике изменения удельных скоростей роста, рассчитанных с помощью сглаживающих кубических сплайнов у животных разных таксономических групп, колебательные процессы отчетливо видны (рис. 5.4). В то же время на исходных графиках роста колебательные процессы не выражены (рис. 5.2 и 5.3).

Следует отметить, что для членистоногих (рис. 5.4б, в) после применения кубических сплайнов становятся четко видны периоды увеличения темпов роста, связанные с линьками животных.

Причины колебаний удельной скорости роста и интенсивности потребления кислорода у моллюсков не ясны.

Не исключено, что колебательные явления связаны с какими-либо

процессами, аналогичными процессам линек (например, с выделением слизи или секретов белковой железы). Однако несовпадение периодов удельной скорости роста и интенсивности потребления кислорода у *L. stagnalis* противоречит этому предположению.

Возможно также, что наблюдаемые периодические процессы связаны с необходимостью быстрее реагирования на изменяющиеся условия внешней среды путем изменения длительности периодов роста. Такая гипотеза была высказана М.В. Миной и Г.А. Клевезаль (1976).

С нашей точки зрения колебания удельной скорости роста и интенсивности потребления кислорода могут иметь чисто термодинамические причины.

Действительно, в соответствии с термодинамикой необратимых процессов организмы животных можно рассматривать как диссипативные структуры, то есть определенным образом организованные стабильные структуры, характерной особенностью которых является повышенная по сравнению с окружающей средой диссипация энергии (Пригожин, 1960; Prigogine, Nicolis, 1967; Васильев, 1976а, б; Зотин, 1976; Лампрехт, 1976; Васильев и др., 1982).

Формирование таких структур возможно только в открытых системах определенного уровня неравновесности. При этом диссипативные структуры находятся в так называемом неравновесном стационарном состоянии, в котором термодинамические потоки и силы не остаются строго постоянными, а колеблются вокруг некой величины (Пригожин, 1960; Prigogine, Nicolis, 1967; Nicolis, 1972; Шапаронов, Павленко, 1988).

Одним из наиболее известных примеров диссипативных структур небиологической природы является автоколебательная реакция Белоусова-Жаботинского (Жаботинский, 1974). Эта реакция состоит в окислении малоновой кислоты броматом калия при участии ионов церия в качестве катализатора (возможны также другие варианты) (Лампрехт, 1976; Гарел., Гарел, 1986; Дубнищева, 1997; Алиев, Шноль, 1998; Ху и др., 2006).

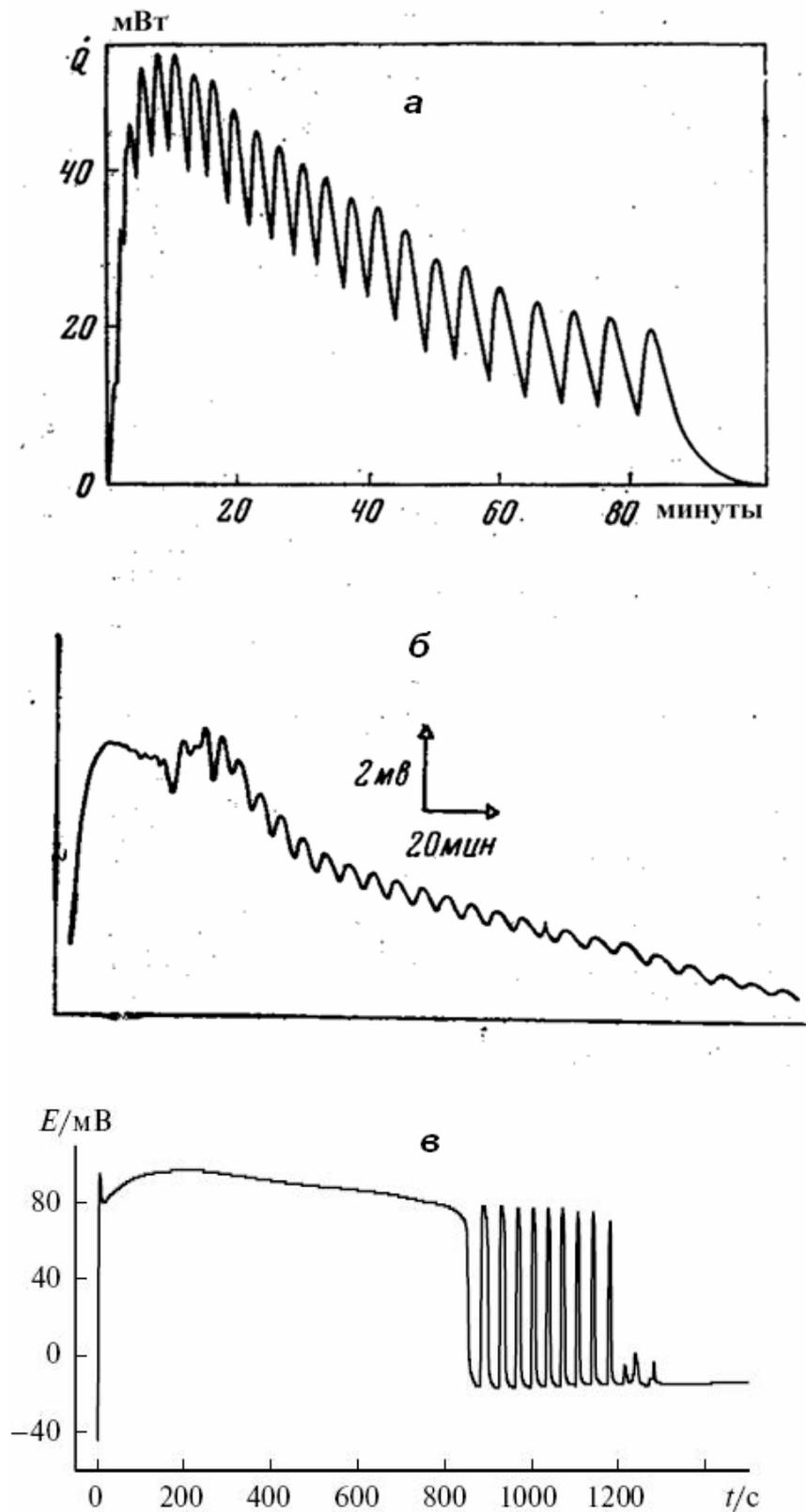


Рисунок 5.5. Изменение теплового потока в реакции Белоусова-Жаботинского. По оси ординат - теплопродукция (мВт); по оси абсцисс - время после начала реакции (мин.). Окисление броматом: *а* - яблочной кислоты (рис. из Лампрехт, 1976); *б* - малоновой кислоты (рис. из Лампрехт, 1976); *в* - фруктозо-1,6-дифосфата (рис. из Ху и др., 2006)

В постоянных граничных условиях реакция идет в затухающем колебательном режиме.

Кинетика энергетических процессов, происходящих в ходе реакции Белоусова-Жаботинского во многом аналогична кинетике изменения интенсивности потребления кислорода у *L. stagnalis* в постличиночном онтогенезе: после первоначального увеличения тепловой поток имеет общую тенденцию к снижению на фоне колебаний с постоянным периодом (рис. 5.5).

Таким образом, наблюдаемые колебательные явления для удельной скорости роста и интенсивности потребления кислорода в постличиночном онтогенезе у моллюсков и животных других таксонов вполне могут быть объяснены чисто термодинамическими причинами.

Количество колебаний за весь период протекания реакции Белоусова-Жаботинского составляет от 12 до 25 периодов (Лампрехт, 1976; Ху и др., 2006), что сопоставимо с количеством колебательных циклов для интенсивности потребления кислорода *L. stagnalis* (примерно 13) и удельной скорости роста за всю жизнь животных разных таксонов (от 10 до 15). В связи с этим возможно предположение, что число колебаний за время существования диссипативной структуры более или менее постоянно как для неживых, так и для живых систем, и наблюдаемый волновой процесс может быть использован в качестве "биологических часов". Однако на основании имеющихся данных делать такой вывод, по-видимому, преждевременно.

Если суммировать вышесказанное, то, можно заключить, что рост и энергетический обмен в постличиночном (постнатальном) онтогенезе большинства видов животных подчиняется одним и тем же закономерностям. Различия между ростом бесконечного и конечного типа в этом случае не важны, так как оба типа роста могут быть описаны единым уравнением (4.14).

Уравнения (4.11 и 4.14) были выведены нами на основании положений термодинамики необратимых процессов. Поэтому, можно считать, что и изменение массы, и изменение скорости метаболизма в постличиночном

онтогенезе идет самопроизвольно, без участия организма, в том смысле, что в условиях постоянства среды никакой дополнительной регуляторной активности от организма не требуется. Процессы идут исключительно на основании термодинамических законов в соответствии с принципом наименьшей диссипации энергии, то есть по траектории, которая требует наименьших энергетических затрат. Эволюционно это оправдано, так как позволяет направлять большее количество энергии на текущие физиологические и биохимические нужды, связанные с внешней и внутренней активностью, потребностью в регенерации омертвевших тканей, производством половых продуктов, иммунной защитой и т.п.

В целом, можно считать, что стратегические вопросы, связанные с ростом и изменением скорости энергетического обмена в позднем постличиночном онтогенезе уже решены.

Это ни в коем случае не означает, что взрослый организм не способен к регуляции роста. В некоторых случаях вопросы стратегии роста решаются и в позднем постларвальном периоде онтогенеза и, по-видимому, напрямую связаны со стратегией жизненного цикла моллюсков. Так, наиболее вероятным объяснением наличия 2-х субпопуляций *D. reticulatum*: короткоживущей и долгоживущей, - является особенность их размножения в природе. Короткоживущие моллюски, по-видимому, откладывают кладки осенью, когда они достигают максимальных размеров и, соответственно, половой зрелости (см. Лихарев, Виктор, 1980). Вследствие скорого наступления зимы, для размножения у этих слизней остается немного времени. При этом, вероятно, включаются регулирующие механизмы, и происходит перераспределение энергетических потоков в пользу размножения. В результате моллюски быстро теряют свою массу и погибают. Долгоживущие слизи дорастают до максимальной массы к началу весны, когда и приступают к размножению. В этот период нет необходимости в интенсивном размножении, в связи с чем скорость уменьшения массы для этой субпопуляции моллюсков незначительна,

а наблюдаемые колебания ее величины могут быть объяснены активностью белковой железы, объем которой значительно увеличивается после наступления половой зрелости (Barker, 1991), и периодическим выделением ее секрета из организма.

В большинстве случаев, однако, стратегические вопросы, связанные с ростом, решаются на ранних этапах развития: зародышевом, личиночном и раннем постличиночном.

Действительно, для этих периодов не удастся найти каких-либо общих закономерностей изменения массы и энергетического обмена. Пожалуй, единственное обобщение, которое можно сделать - это отсутствие роста и увеличение интенсивности потребления кислорода на стадии дробления. На последующих стадиях кривые роста могут принимать самый разнообразный характер: экспоненциальное увеличение, "классическая" S-образная кривая, постоянство или деградация массы, смена периодов увеличения и снижения массы и т.п. (см. Обзор литературы). Причины подобного разнообразия связаны, по-видимому, с тем, что на ранних этапах развития в процессе реализации генетической программы решаются вопросы, связанные не только с частными задачами роста животных, но и с особенностями стратегии жизненного цикла конкретных видов животных.

Наиболее наглядно это видно при сравнении роста в эмбриональном и личиночном периодах пресноводных двустворчатых моллюсков двух близкородственных семейств: Margaritiferidae и Unionidae. Представители этих семейств имеют сходный жизненный цикл: зародышевое развитие проходит в жабрах самок, в результате чего формируются личинки (глохидии), которые выбрасываются в воду, внедряются в ткани рыб и проходят там метаморфоз. Затем уже сформировавшийся моллюск покидает рыбу-хозяина и переходит к свободному образу жизни.

Несмотря на сходство жизненных циклов, стратегия роста в зародышевом и личиночном периоде различна для разных семейств: для семейства

Margaritiferidae рост начинается с началом паразитирования глохидиев, в эмбриональный период зародыши практически не увеличиваются в размерах; для семейства Unionidae, наоборот, увеличение размеров наблюдается в течение зародышевого развития, тогда как паразитирующая личинка не растет (Bauer, 1989; Зюганов и др., 1993; Радзинская и др., 2003).

Анализ, проведенный Г. Бауэром (Bauer, 1989) показал, что подобное различие связано с особенностями паразитической стадии жизненного цикла моллюсков. Глохидии жемчужниц (Margaritiferidae) развиваются в жабрах рыб, органе, хорошо снабжаемом кровью. В результате, с одной стороны, количества энергии, потребляемой паразитирующими личинками, вполне достаточно для обеспечения одновременного протекания процессов роста и метаморфоза. С другой стороны, быстрое распознавание внедрения чужеродных объектов в жабры приводит к сильному и эффективному иммунному ответу у рыб, в результате чего круг рыб-хозяев, в которых может происходить развитие, резко сокращается. Для компенсации значительной гибели глохидиев, возникает необходимость увеличения плодовитости самок жемчужниц, что и осуществляется за счет производства в эмбриогенезе как можно большего количества как можно более мелких и простых по строению личинок.

Глохидии унионид (Unionidae) паразитическую стадию проводят, внедряясь в плавники или жаберные крышки рыб. Отсутствие большого количества кровеносных сосудов в этих местах резко снижает эффективность иммунного ответа рыб, в результате чего выживает большая доля личинок, и они могут развиваться на большем числе видов-хозяев. Поэтому плодовитость самок унионид, обеспечивающая выживание вида, может быть существенно ниже, чем у жемчужниц. Появляется свободное место в жабрах моллюсков и дополнительная энергия для обеспечения роста зародышей (Bauer, 1989).

Приведенные примеры показывают, с одной стороны, что регуляция роста в эмбриональный и личиночный периоды развития преследует не только цели определения конечных размеров взрослых организмов, но и решает

специфические задачи, связанные с особенностями жизненного цикла животных, с другой стороны, становится очевидным, что увеличение размеров не обязательно является следствием чисто термодинамических законов, а активно контролируется организмом.

Для скорости энергетического обмена в зародышевом, личиночном и раннем постличиночном развитии также могут наблюдаться самые разнообразные картины. У млекопитающих, птиц и рептилий чаще всего, после первоначального увеличения интенсивности метаболизма, происходит его постепенное снижение (Boell, Nicholas, 1939; Romanoff, 1943, 1967; Brody, 1945; Clark, 1953; Махинько, Сердюк, 1954; Махинько, Шевченко, 1954; Fridhandler *et al.*, 1957; Dawes, Mott, 1959; Romijn, Lockhorst, 1960; Хаскин, 1961; Нагорный и др., 1963; Махинько, 1968; Dmi'el, 1970; Зотин, 1974; Радзинская, Никольская, 1982; Клеймёнов, 1991, 1996; Владимирова и др., 2005; Nechaeva *et al.*, 2007 и др.). Для ряда видов рыб и амфибий описано постоянное увеличение этого параметра в зародышевом развитии и на ранних этапах после вылупления (Озернюк, 1985, 2000 б; Озернюк, Лелянова, 1985; Владимирова и др., 1993, 2003а). Что касается беспозвоночных, то данные по изменению интенсивности потребления кислорода в эмбриональном периоде этих животных немногочисленны и противоречивы. Данные Л.И. Радзинской и соавторов (2003) свидетельствуют о том, что в течение зародышевого периода колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*, Insecta) происходит постоянное увеличение интенсивности метаболизма, а у *Viviparus viviparus* (Gastropoda) этот параметр остается неизменным. У беззубки (*Anodonta piscinalis*, Bivalvia) от начала дробления до стадии гастролы наблюдается увеличение, а на последующих этапах эмбриогенеза - уменьшение этого параметра (Радзинская и др., 2003). По нашим данным интенсивность потребления кислорода в течение эмбриогенеза *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda) после первоначального увеличения достигает максимума на стадии гастролы и затем постоянно уменьшается.

На первый взгляд, исходя из приведенных данных, можно было бы сделать вывод о неприменимости законов термодинамики к процессам, происходящим в раннем онтогенезе животных, так как самопроизвольное (без воздействия извне) увеличение интенсивности метаболизма противоречит ее принципам. Однако это не совсем так. Не применимы оказываются только принципы термодинамики линейных необратимых процессов, прежде всего, принцип наименьшей диссипации энергии. Нарушение принципа наименьшей диссипации энергии, вероятно, обусловлено либо изменениями условий среды, в том числе перестройками организма в результате реализации генетической программы развития, либо нелинейностью системы в целом.

Впрочем, проблема приложения термодинамики нелинейных необратимых процессов к живым системам выходит за рамки данной работы, требует проведения дополнительных экспериментальных исследований и теоретического осмысления их результатов.

На основании вышесказанного можно сделать вывод, что вопросы, связанные со стратегией роста и энергетического обмена моллюсков (и, по-видимому, животных других таксономических групп) решаются на ранних этапах онтогенеза: зародышевом, личиночном и раннем постличиночном. В процессе реализации генетической программы постоянно возникают и исчезают различные потоки, что требует перераспределения имеющейся свободной энергии. Когда и сколько энергии следует использовать на рост зависит не только от количества и интенсивности других одновременно протекающих процессов, но также и от особенностей жизненного цикла того или иного вида. Конечная "доводка" организма до исходных "стартовых" размеров и уровня энергетического обмена происходит, по-видимому, в начальный постличиночный период в процессе акклимации организма к конкретным условиям внешней среды. В позднем постличиночном онтогенезе контроль над ростом и изменением интенсивности обмена ослабляется, в результате чего оба этих процесса идут в соответствии с принципами

термодинамики линейных необратимых процессов по пути, требующему наименьших затрат энергии.

## VI. ВЫВОДЫ

На основании полученных данных и их обсуждения можно сделать следующие выводы:

1. Установлено, что динамика процессов роста и энергетического обмена на ранних этапах индивидуального развития имеет видоспецифический характер. При анализе зародышевого развития *Lymnaea stagnalis* рост начинается на стадии гастрюлы и идет по S-образному типу. В раннем постличиночном онтогенезе этого вида и в личиночном развитии *Margaritifera margaritifera* наблюдается экспоненциальный рост. Интенсивность потребления кислорода в эмбриогенезе *L. stagnalis* вначале повышается (до стадии гастрюлы), а затем плавно уменьшается вплоть до вылупления моллюсков. В раннем постличиночном онтогенезе интенсивность потребления кислорода относительно постоянна. Зависимость между скоростью потребления кислорода и размерами на протяжении эмбриогенеза и раннего постларвального онтогенеза *L. stagnalis* не аппроксимируется единым аллометрическим уравнением. Однако можно выделить ряд периодов, в пределах которых аппроксимация данных аллометрическим уравнением может быть признана удовлетворительной.

2. Поздний постличиночный онтогенез моллюсков характеризуется наличием ряда общих для всех видов закономерностей роста и энергетического обмена. Кривые роста можно разделить на 2 типа: бесконечный тип роста (все двустворчатые моллюски и водные брюхоногие моллюски), при котором нарастание массы и линейных размеров происходит в течение всей жизни животного, и конечный тип роста (наземные брюхоногие моллюски), при котором масса животных сначала достигает максимума, а затем постоянно уменьшается. Удельная скорость роста (независимо от его типа) и интенсивность потребления кислорода имеют тенденцию к уменьшению.

Уменьшение происходит на фоне постоянных эндогенных колебаний с одинаковым видоспецифическим периодом.

3. Период колебаний удельной скорости роста для разных видов моллюсков коррелирует с продолжительностью их жизни. Наличие этих колебаний может быть объяснено на основании положений термодинамики необратимых процессов.

4. Широко используемая для описания связи между скоростью обмена и массой тела аллометрическая зависимость справедлива при тех же допущениях, при которых можно использовать уравнение Берталанфи то есть в период постоянного увеличения массы (линейных размеров) животных.

5. Параметры взаимосвязи скорости обмена и массы тела зависят от условий среды. Так, для некоторых видов брюхоногих моллюсков (*Arion subfuscus*, *A. fasciatus*, *Lymnaea auricularia*) наблюдается эффект температурной компенсации: при прочих равных условиях животные приполярной зоны обладают более высоким уровнем обмена по сравнению с животными умеренной зоны. Для одного вида (*Deroceras agreste*) подобный эффект не обнаружен. Зависимость аллометрических коэффициентов от условий среды показана также на примере береговых улиток рода *Littorina* и мидий *Mytilus edulis*.

6. Количественные параметры роста у отдельных особей в пределах одной популяции, достоверно не различаются для большинства видов моллюсков. Исключением являются европейские жемчужницы *Margaritifera margaritifera*, для которых показано достоверное различие параметров индивидуального линейного роста.

7. Удельная скорость роста не зависит от размерных характеристик моллюсков. Об этом свидетельствует тот факт, что для 10 исследованных популяций мидий *Mytilus edulis* коэффициенты  $c$  (определяющие удельную скорость роста) из уравнения Форда-Волфорда одинаковы, тогда как коэффициенты  $d$  (определяющие размеры моллюсков) достоверно различны.

8. Кривые роста как конечного, так и бесконечного типа, а также кривые изменения интенсивности потребления кислорода в позднем постличиночном онтогенезе моллюсков могут быть аппроксимированы уравнениями, выведенными на основании формул линейной термодинамики необратимых процессов.

9. Определение организмом стратегий роста и энергетического обмена у моллюсков осуществляется, по-видимому, в раннем онтогенезе и носит видоспецифический характер. На более поздних стадиях индивидуального развития рост и изменение энергетического обмена происходят в соответствии с термодинамическими законами, требуют наименьших затрат энергии и при неизменных условиях среды не нуждаются в дополнительной регуляции со стороны организма.

## VII. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аболмасова Г.И., Щепкина А.М., Юнева Т.В. Энергетические особенности кальмаров // Биоэнергетика гидробионтов. Киев: "Наукова думка", 1990. С. 83-101.
- Алексеева Т.А. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. 1985. Т. 16. № 2. С. 177-180.
- Алексеева Т.А. Влияние температуры на энергетический обмен пойкилотермных животных в разные периоды онтогенеза: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИБР АН СССР, 1987. 18 с.
- Алексеева Т.А., Расницын С.П., Званцев А.Б. Изменение интенсивности потребления кислорода в онтогенезе *Culex pipiens molestus* F. (Diptera, Nematocera, Culicidae) // Онтогенез. 1991. Т. 22. № 3. С. 266-268.
- Алиев Р., Шноль С.Э. Колебательные химические реакции // Кинетика и катализ. 1998. № 3. С. 130-133.
- Алимов А.Ф. Особенности жизненного цикла и роста пресноводного моллюска *Sphaerium corneum* (L.) // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 2. С. 192-199.
- Алимов А.Ф. Закономерности роста пресноводных двустворчатых моллюсков //

Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 4. С. 576-589.

Алимов А.Ф. Интенсивность обмена у пресноводных двустворчатых моллюсков. // Экология. 1975. № 1. С. 10-20.

Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: "Наука", 1981. 248 с.

Алимов А.Ф., Голиков А.Н. Некоторые закономерности соотношения между размерами и весом у моллюсков. // Зоол. журн. 1974. Т. 53. № 4. С. 517-530.

Аракелова Е.С. Дыхание, рост и индивидуальная продукция гастропод *Lithoglyphus naticoides* С. Pfeiffer и *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov (Mollusca: Gastropoda) из дельты Волги // Журн. общ. биол.. 1999. Т. 60. № 3. С.333-343.

Аракелова Е.С. Уравнения роста *Buccinum undatum* и *Littorina saxatilis*, определенные по энергетическому обмену // Адаптации и биоэнергетика. Онтогенетические, эволюционные и экологические аспекты. Материалы междунар. конф., посвященной 80-летию со дня рождения проф. А.И. Зотина. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. С. 15-20.

Аракелова Е.С., Алимов А.Ф. Соотношение роста и обмена у пресноводных беспозвоночных животных с S-образным ростом // Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: СППО-2, 1981. С.108-115.

Аракелова Е.С., Чеботарева М.А., Забелинский С.А. Адаптивные изменения скорости потребления кислорода и липидного метаболизма у *Littorina saxatilis* при паразитической инвазии // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 2003. Т. 39. № 5. С. 416-423.

Аринчин Н.И., Ярошевич С.А. Изменение основного обмена и функции внешнего дыхания у людей старших возрастов // Геронтология и гериатрия. Киев: Ин-т геронтологии. 1975. С. 30-33.

Аронович Т.М., Шатуновский М.И. Эколого-морфологические и биохимические особенности тресковых рыб (наваги, сайки и трески) Белого моря в раннем

онтогенезе. М., 1975.

- Аршавский И.А.* Факторы, определяющие рост (физиологические механизмы роста) // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 147-161.
- Аршавский И.А.* Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М.: "Наука", 1982. 270 с.
- Ауэрбахъ Ф.* Эктропизмъ или физическая теорія жизни. СПб.: Образование, 1911. 114 с.
- Баравік Е.А.* Дыхание ікры радужнай фарэлі (*Salmo irideus* Gibb.) // Весці АН БССР. Сер. біял. н. 1963. № 3. С. 111-115.
- Бауэр Э.* Физические основы биологии. М.: Мособлздрав, 1930. 206 с.
- Бауэр Э.С.* Теоретическая биология. М.-Л.: ВИЭМ, 1935, 206 с.
- Безлер Ф.И.* О дыхании личинок верховки // Докл. АН СССР. 1939. Т. 23. № 1. С. 102-106.
- Беркович Е.М.* Энергетический обмен в норме и патологии. М.: "Медицина", 1964. 333 с.
- Биргер Б.Н.* Обобщенное уравнение роста // Онтогенез. 1976. Т. 7. № 6. С. 645-647.
- Болтачева Н.А., Мазлумян С.А.* Линейный рост и продолжительность жизни моллюска *Chamelea gallina* (Bivalvia: Veneridae) в Черном море // Экол. моря. 2001. № 55. С.50-52.
- Бородина М.Н.* Возрастная изменчивость некоторых физиологических признаков бобров мокшанской популяции // Труды Мордовского гос. заповедника. 1970. № 5. С. 91-130.
- Боруля Е.М., Брегман Ю.Э.* Рост и продолжительность жизни промысловых брюхоногих моллюсков семейства Vuccinidae в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. 2002. Т.28. № 4. С. 297-300.
- Браун Ф.* Биологические ритмы // Сравнительная физиология животных. М.: "Мир", 1977. Т. 2. С. 210-260.

- Брегман Ю.Э.* Рост трепанга (*Stichopus japonicus*) в заливе Петра Великого // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 6. С. 839-845.
- Бродский В.Я., Нечаева Н.В.* Ритмы синтеза белка. М.: "Наука", 1988.
- Бунак В.В.* Основной тип кривой роста млекопитающих // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1946. Вып. 4-5. С. 13-43.
- Бызова Ю.Б.* Дыхание почвенных беспозвоночных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 328 с.
- Быховский А.И.* Еще к вопросу о применимости теоремы Пригожина в биологии (о повышенном термогенезе на начальных стадиях развития животных организмов) // Биофизика. 1965. Т. 10. № 6. С. 1105-1108.
- Вальтер Р., Лампрехт И.* Современные теории и уравнения роста // Термодинамика биол. процессов. М.: "Наука", 1976. С. 98-112.
- Васильев В.А.* Стационарные диссипативные структуры // Термодинамика биол. процессов. М.: "Наука", 1976 а. С. 186-198.
- Васильев В.А.* Динамические диссипативные структуры // Термодинамика биол. процессов. М.: "Наука", 1976 б. С. 198-203.
- Васильев В.А., Романовский Ю.М., Чернавский Д.С.* Элементы теории диссипативных структур: связь с проблемами структурообразования // Математическая биология развития. М.: "Наука", 1982. С. 82-101.
- Винберг Г.Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белгосуниверситета, 1956. 253 с.
- Винберг Г.Г.* Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биол. 1966. Т. 61. № 2. С. 274-293.
- Винберг Г.Г.* Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 7-25.
- Винберг Г.Г.* Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37. № 1. С. 56-70.

- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена при постэмбриональном развитии пойкилотермных животных // Проблемы экспериментальной биологии. М.: "Наука", 1977. С. 288-293.
- Винберг Г.Г., Беляцкая Ю.С. Зависимость интенсивности обмена от общих размеров тела у пресноводных брюхоногих моллюсков. Бюлл. Ин. Биол. 1958. Вып. 3. С. 273-276.
- Владимирова И.Г. Стандартный обмен в классе Gastropoda // Известия РАН. Сер. Биол. 2001. № 2. С. 205-212.
- Владимирова И.Г., Зотин А.И. Зависимость скорости дыхания простейших от температуры и веса тела // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 2. С. 163-173.
- Владимирова И.Г., Зотин А.И. Кривые терморегуляции и определяющие их факторы // Успехи физиол. наук. 1989. Т. 20. № 3. С. 21-42.
- Владимирова И.Г., Алексеева Т.А., Никольская И.С., Радзинская Л.И., Зотин А.И. Интенсивность потребления кислорода и процесс неотении у амбистом // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. № 1. С. 45-49.
- Владимирова И.Г., Злочевская, М.Б., Озернюк Н.Д. Динамика интенсивности дыхания в раннем онтогенезе амфибий // Онтогенез. 2000. Т. 31. № 5. С. 350-354.
- Владимирова И.Г., Клеймёнов С.Ю., Алексеева Т.А., Радзинская Л.И. Удельная скорость роста и уровень энергетического обмена в онтогенезе аксолотля *Ambystoma mexicanum* (Amphibia: Ambystomatidae) // Известия РАН. Сер. Биол. 2003 а. № 6. С. 706-711.
- Владимирова И.Г., Клеймёнов С.Ю., Радзинская Л.И. Соотношение энергетического обмена и массы тела у двустворчатых моллюсков (Mollusca: Bivalvia) // Известия РАН. Сер. Биол. 2003 б. № 4. С. 473-481.
- Владимирова И.Г., Алексеева Т.А., Нечаева М.В. Рост и потребление кислорода в процессе эмбрионального и раннего постэмбрионального развития европейской болотной черепахи *Emys orbicularis* (Reptilia: Emydidae) // Известия РАН. Сер. Биол. 2005. № 2. С. 1-7.

- Властов Б.В., Матекин П.В.* Класс брюхоногие (Gastropoda) // Жизнь животных. М.: Изд-во "Просвещение", 1968. Т. 2. С. 20-90.
- Гаврилов В.М.* Биоэнергетика крупных воробьиных птиц. 1. Метаболизм покоя и энергия существования // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 4. С. 530-541.
- Гаврилов В.М.* Суточные изменения метаболизма покоя у птиц // Орнитология. 1981. № 16. С. 42-50.
- Гарел Д., Гарел О.* Колебательные химические реакции. М.: "Мир", 1986. 187 с.
- Гинес Б.Ю., Шагиморданов Н.Ш., Зотин А.И.* Видоизмененное уравнение роста животных Робертсона // Онтогенез. 1974. Т. 5. № 3. С. 284-286.
- Гленсдорф П., Пригожин И.* Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. М.: "Мир", 1973. 280 с.
- Гнеденко Б.В.* Курс теории вероятностей. Серия "Классический университетский учебник". Изд. 8. М.: УРСС, 2005. 448 с.
- Гудвин Б.* Временная организация клетки. М.: "Мир", 1966. 251 с.
- Гудимов А.В.* Измерение скорости потребления кислорода мидиями (*Mytilus edulis* L.) в аквариальных условиях // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. Апатиты: изд-во Кольского научного центра АН СССР, 1989. С. 96–102.
- Голиков А.Н.* Класс Gastropoda // Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 151. Л.: "Наука", 1987. С.41-148.
- Гофман П.Б.* Количественные закономерности роста животных // Успехи соврем. биол. 1938. Т. 9. № 1. С. 39-67.
- Гофман-Кадошников П.Б.* Молекулярно-генетическая теория программирования роста и ее значение как метода исследования проблем роста // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 189-205.
- Грудницкий В.А.* Новая трактовка зависимости обмена от веса тела животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 240-244.

- Грудницкий В.А.* Теплопродукция и дыхание зародышей тутового шелкопряда // Биофизика. 1983. Т. 28. № 3. С. 485-488.
- Грудницкий В.А., Никольская И.С.* Теплопродукция и дыхание на ранних стадиях роста аксолотлей // Термодинамика биол. процессов. М.: "Наука", 1976. С. 141-143.
- Грудницкий В.А., Никольская И.С.* Теплопродукция на ранних стадиях роста аксолотлей по данным прямой и непрямой калориметрии // Онтогенез. 1977. Т. 8. Т 1. С. 80-82.
- Гуров К.П.* Феноменологическая термодинамика необратимых процессов. М.: "Наука", 1978. 128 с.
- Де Гроот С.Р.* Термодинамика необратимых процессов. М.: Гостехтеориздат, 1956. 280 с.
- Де Гроот С.Р., Мазур П.* Неравновесная термодинамика. М.: "Мир", 1964. 456 с.
- Денбиг К.* Термодинамика стационарных необратимых процессов. М.: Изд-во иностр. лит., 1954. 119 с.
- Детлаф Т.А.* Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: "Наука", 2001. 211 с.
- Детлаф Т.А., Детлаф А.А.* Безразмерные критерии как метод количественной характеристики развития животных // Математическая биология развития. М.: "Наука", 1982. С. 25-39.
- Дмитриева Е.Ф.* Динамика численности, рост, питание и размножение сетчатого слизня (*Deroceras reticulatum*) в Ленинградской области // Зоол. журн. 1969. Т. 48. № 6. С. 802–810.
- Дольник В.Р.* Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи соврем. биол. 1968. Т. 66. № 5. С. 276-293.
- Дольник В.Р.* Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 6. С. 805-816.

- Дольник В.Р.* Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43. № 4. С. 435-454.
- Донцова Г.В., Грудницкий В.А.* Изменение веса тела и скорости дыхания у зародышей вьюна // Онтогенез. 1977. Т. 8. № 5. С. 525-527.
- Дубнищева Т.Я.* Концепции современного естествознания. Новосибирск: ЮКЭА, 1997. С. 683 – 697.
- Дэгли С., Никольсон Д.* Метаболические пути. М.: "Мир", 1973. 310 с.
- Жаботинский А.М.* Концентрационные автоколебания. М.: "Наука", 1974. 185 с.
- Жадин В.И.* Моллюски семейства Unionidae. Фауна СССР. Т. 4. Ч. I. М.-Л.: 1938. 170 с.
- Жадин В.И.* Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР. Т. 46. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 374 с.
- Заика В.Е.* Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: "Наукова думка", 1972 а. 142 с.
- Заика В.Е.* Рост гребневиков и медуз // Зоол. журн. 1972 б. Т. 51. № 2. С. 179-188.
- Заика В.Е.* Балансовые уравнения роста животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 25-33.
- Заика В.Е.* Балансовая теория роста животных. Киев: "Наукова думка", 1985. 192 с.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В.* Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1987. 153 с.
- Золотарев В.Н.* Многолетние ритмы роста морских двустворчатых моллюсков // Биология морских моллюсков и иглокожих. Мат-лы советско-японского симпозиума по морской биологии. Владивосток: 1974 а. С. 55-57.
- Золотарев В.Н.* Многолетние ритмы роста раковин мидии Граяна // Экология. 1974 б. Т. 3. С. 76-80.

- Золотарев В.Н.* Продолжительность жизни двустворчатых моллюсков Японского и Охотского морей // Биология моря. 1980. № 6. С. 3-12.
- Золотарев В.Н.* Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: "Наукова думка", 1989. 112 с.
- Золотарев В.Н., Рябушко В.И.* Возрастные изменения энергетического обмена у мидий *Crenomytilus grayanus* // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 6. С. 923-928.
- Золотарев Е.Х., Лаврова Н.П., Токарева А.В.* Газообмен куколок китайского дубового шелкопряда, развивающихся без диапаузы и после нее // Зоол. журн. 1940. Т. 19. № 1. С. 46-55.
- Зотин А.А.* Статистическая оценка параметров аллометрических уравнений. // Известия РАН. Сер. Биол. 2000. № 5. С. 517-524.
- Зотин А.А.* Уравнения, описывающие изменение массы и интенсивности дыхания в постэмбриональный период развития животных // Известия РАН. Сер. Биол.. 2006. № 4. С. 404-413.
- Зотин А.И.* Изменение скорости продукции энтропии во время эмбрионального развития и роста // Биофизика. 1966. Т. 11. № 3. С. 554-557.
- Зотин А.И.* Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М.: "Наука", 1974. 183 с.
- Зотин А.И.* Количественные теории роста (история, современное состояние и перспективы) // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 267-272.
- Зотин А.И.* Диссипативные структуры и  $\psi_u$ -функции // Термодинамика биол. процессов. М.: "Наука", 1976. С. 203-205.
- Зотин А.И.* Термодинамика старения // Биология старения. Л.: "Наука", 1982. С. 116-129.
- Зотин А.И.* Биоэнергетическая направленность эволюционного прогресса организмов // Термодинамика и регуляция биол. процессов. М.: "Наука", 1984. С. 269-274.

- Зотин А.И.* Термодинамическая основа реакции организмов на внешние и внутренние факторы. М.: "Наука", 1988. 272 с.
- Зотин А.И.* Прогрессивная эволюция животных. I. Константа Рубнера в классе млекопитающих. Деп. ВИНТИ. 1993. № 762-В93. 32 с.
- Зотин А.И., Алексеева Т.А.* Константа Рубнера как критерий видовой продолжительности жизни // Физиол. журн. 1984. Т. 30. № 1. С. 59-64.
- Зотин А.И., Зотин А.А.* Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. Термодинамические и экспериментальные основы. М.: "Наука", 1999. 319 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С.* Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30. № 1. С. 94-110.
- Зотин А.И., Зотина Р.С.* Феноменологическая теория роста // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 57-68.
- Зотин А.И., Зотина Р.С.* Экспериментальная и теоретическая основа качественной феноменологической теории роста // Термодинамика биологических процессов. М.: "Наука", 1976. С. 47-65.
- Зотин А.И., Зотина Р.С.* Феноменологическая теория развития, роста и старения организма. М.: "Наука", 1993. 364 с.
- Зотин А.И., Преснов Е.В., Коноплев В.А.* Уровни аппроксимации для феноменологических уравнений биологии развития // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 230-233.
- Зотин А.И., Прокофьев Е.А., Зотина Р.С.* Использование критерия упорядоченности в качестве критерия дифференцировки // Математическая биология развития. М.: "Наука", 1982. С. 78-82.
- Зотин А.И., Коноплев В.А., Радзинская Л.И., Никольская И.С.* Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела мидий // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23. № 2. С. 64-67.
- Зотина Р.С., Зотин А.И.* Количественные отношения между весом, длиной, возрастом, размерами яиц и плодовитостью у животных // Журн. общ.

биол. 1967. Т. 28. № 1. С. 82-92.

*Зотина Р.С., Зотин А.И.* Объединенные уравнения роста // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. № 4. С. 606-616.

*Зотина Р.С., Зотин А.И.* Кинетика конститутивных процессов во время развития и роста организмов // Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: "Наука", 1980. С. 318-327.

*Зотина Р.С., Зотин А.И., Прокофьев Е.А.* Феноменологические уравнения конститутивных процессов // Математическая биология развития. М.: "Наука", 1982. С. 169-177.

*Зюганов В.В., Сопов Ю.Н., Зотин А.А., Незлин Л.П., Михно И.В., Буданов К.Н., Чегодаев Ю.М., Парамонова И.М.* Способ получения глохидиев пресноводных двустворчатых моллюсков // Авторское св-во Госкомизобретений № 4849790/13/080684. 1990.

*Зюганов В.В., Зотин А.А., Третьяков В.А.* Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: ЦНИИТЭИлегпром, 1993. 134 с.

*Иванов А.И.* Рост черноморских мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) на Одесской банке // Гидробиол. журн. 1967. Т. 3. № 2. С. 20-25.

*Иванов К.П.* Биоэнергетика и температурный гомеостазис. Л.: "Наука", 1972. 172 с.

*Иванова М.Б.* Закономерности роста веслоногих ракообразных // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9. № 1. С. 47-54.

*Иванчик Е.П.* Динамика газообмена у гусениц и куколок американской белой бабочки (*Hypantria cunea* Drury) // Периодичность индивидуального развития насекомых. М.: "Наука", 1969. С. 224-236.

*Ивлев В.С.* Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела // Физиол. журн. СССР. 1954. Т. 40. № 6. С. 717-721.

*Ивлева И.В.* Рост и размножение горшечного червя (*Enchytraeus albidus* Heule) // Зоол. Журн. 1953. Т. 32. № 3. С. 394-404.

*Клевезаль Г.А.* Что такое рост? // Количественные аспекты роста организмов.

М.: "Наука", 1975. С. 141-146.

Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.

Клеймёнов С.Ю. Интенсивность дыхания и теплопродукции в онтогенезе прыткой ящерицы *Lacerta agilis* L. // Онтогенез. 1991. Т. 22. № 3. С. 269-273.

Клеймёнов С.Ю. Интенсивность энергетического обмена в раннем онтогенезе животных по данным прямой и непрямой калориметрии. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИБР АН СССР. 1996. 21 с.

Клеймёнов С.Ю. Энергетический обмен растущих личинок сверчка *Acheta domestica* L. по данным непрямой и прямой калориметрии // ДАН РАН. 1997. Т. 353. № 5. С. 690-692.

Клеймёнов С.Ю., Владимирова И.Г. Выявление признаков нестационарности системы в период интенсивного роста организма: применение кубических сглаживающих сплайнов // Адаптации и биоэнергетика. Онтогенетические, эволюционные и экологические аспекты. Материалы междунар. конф., посвященной 80-летию со дня рождения проф. А.И. Зотина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 58-61.

Клименко В.В. Анализ уравнений роста на примере шелковичного червя // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 36-41.

Кнорре Е.П. Итоги и перспективы одомашнения лося // Тр. Печоро-Илычского гос. запов. 1961. Вып. 9. С. 5-113.

Ковальчук Л.А. Интенсивность дыхания и окислительное фосфорилирование в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura*, *Amphibia*) // Докл. АН СССР. 1976. Т. 227. Т 1. С. 216-219.

Козминский Е.В. Рост, демографическая структура популяции и определение возраста у *Bithynia tentaculata* (*Gastropoda*, *Prosobranchia*) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 5. С.567-576.

Коржуев П.А. Потребление кислорода икрой и мальками осетра (*Acipenser*

- stellatus*) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1941. № 2. С. 291-302.
- Коржуев П.А., Никольская И.С., Радзинская Л.И. Дыхание икры осетровых в период инкубации // Вопр. ихтиол. 1960. Вып. 14. С. 113-119.
- Кофман Г.Б. Уравнения роста и онтогенетическая аллометрия // Математическая биология развития. М.: "Наука", 1982. С. 49-55.
- Кривобок М.Н., Сторожук А.Я. Влияние размера и возраста самок волжского осетра на вес и химический состав зрелых икринок // Вопр. ихтиол. 1970. Т. 10. № 6. С. 1012-1017.
- Кривобок М.Н., Тарковская О.И. Некоторые особенности обмена веществ у осетра и севрюги на ранних стадиях развития // Вопр. ихтиол. 1970. Т. 10. № 3. С. 469-474.
- Кузин В.Г., Дюльдин А.А. Аналитическое решение балансового уравнения роста // Онтогенез. 1975. Т. 6. № 3. С. 234-241.
- Кулаковский Э.Е. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море // Сер. Исследования фауны морей. Вып. 50(58). СПб: "Наука", 2000. 168 с.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л.: "Наука", 1983. 36 с.
- Кулаковский Э.Е., Сухотин А.А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология. 1986. № 2. С. 35-43.
- Куликова В.А., Колбин К.Г., Колотухина Н.К. Размножение и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma* (Gastropoda: Naticidae) // Биол. моря. 2007. Т. 33. № 5. С. 374-378.
- Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т 1. М.: "Мир". 1992. 280 с.
- Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т 2. М.: "Мир". 1993 а. 283 с.
- Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т 3. М.: "Мир". 1993 б. 312 с.
- Лампрехт И. Диссипативные структуры в физике, химии и биологии //

- Термодинамика биол. процессов. М.: "Наука", 1976. С. 175-186.
- Ленинджер А.* Биохимия. Молекулярные основы структуры и функции клетки. М.: "Мир", 1974. 957 с.
- Лёр К.Д., Сайади П., Лампрехт И.* Теплопродукция и дыхание во время роста двух видов насекомых // Термодинамика биол. процессов. М.: "Наука", 1976. С. 136-141.
- Лихарев И.М.* Клаузилиииды (Clausiliidae). Фауна СССР. Т. 3. Вып. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 317 с.
- Лихарев И.М., Виктор А.И.* Слизни фауны СССР и сопредельных стран (Gastropoda terrestria nuda). Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 5. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1980. 437 с.
- Ломов И.А.* О законе поверхности Рубнера // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 181-189.
- Ляшенко А.В., Харченко Т.А.* Годовая динамика энергетического обмена у дрейссены // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 3. С. 31-38.
- Максимова Н.В., Ситникова Т.Я., Мизандронцев И.Б.* Рост байкальской эндемичной улитки *Maackia herdehana* (Lindholm, 1909) (Caenogastropoda: Baicaliidae) // Зоол. беспозвоночных. 2007. Т. 4. № 1. С. 45-63.
- Максимович Н.В.* Особенности распространения, рост и продукционные свойства популяций некоторых Mutilidae Белого моря // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: "Наука", 1978. С. 105-107.
- Малахов В.В., Медведева Л.А.* Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков в норме и при воздействии тяжелых металлов. М.: Наука. 1991. 134 с.
- Махинько В.И.* Основные черты биоэнергетики эмбрионального развития // Биологические науки в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков: 1968. С. 336-338.
- Махинько В.И., Никитин В.Н.* Константы роста и функциональные периоды

развития в постнатальной жизни белых крыс // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: "Наука", 1977. С. 249-266.

Махинько В.И., Сердюк Е.Е. Материалы к физиологии эмбрионального развития домашних птиц. 1. О соотношении между скоростью роста и интенсивностью дыхания утиных эмбрионов на протяжении инкубации // Тр. НИИ биологии Харьк. ун-та. 1954. Т. 54. С. 153-168.

Махинько В.И., Шевцова М.Я. Субстраты дыхания в раннем эмбриогенезе утки // Молекулярная биология старения. Киев: "Наукова думка", 1969. С. 167-173.

Махинько В.И., Шевченко Р.А. Материалы к физиологии эмбрионального развития домашних птиц. 2. Рост голубиных эмбрионов и изменение их дыхания на протяжении инкубации // Тр. НИИ биологии Харьк. ун-та. 1954. Т. 54. С. 171-188.

Мешкова Н.М., Бызова Ю.Б., Виленкина М.Н., Виленкин Б.Я. Дыхание растущих особей *Deroceras (Agriolimax) reticulatum* (Pulmonata, Agriolimacidae) // Зоол. журн. 1982. Т. 41. № 8. С. 1148-1153.

Мещеряков В.Н. Прудовик *Lymnaea stagnalis* L. // Объекты биологии развития. М.: "Наука", 1975. С. 53-94.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: "Наука", 1976. 291 с.

Митропольский В.И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у *Musculium lacustre* (Miller) // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1965. Вып. 8 (11). С. 118-124.

Мосин О.В. Разработка методов биотехнологического получения белков, аминокислот и нуклеозидов, меченных дейтерием и изотопом углерода <sup>13</sup>C с высокими степенями изотопного обогащения. Автореф. дис. канд. хим. наук. М., 1996. 24 с.

Нагорный А.В., Никитин В.Н., Буланкин И.Н. Проблемы старения и долголетия. М.: "Медгиз", 1963. 156 с.

Найденов Н.В. Закономерности в росте молодняка крупного рогатого скота

- и свиней // Записки Белорусск. гос. сельск. хоз-ва. 1928. Т. 7. С. 1-68.
- Наумов А.Д., Скарлато О.А., Федяков В.В. Класс *Bivalvia* // Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 151. Л.: "Наука", 1987. С.205-257.
- Никольская И.С. Потребление кислорода развивающимися зародышами невского лосося *Salmo salar* в процессе развития // Вопр. ихтиол. 1965. Т. 5. Вып. 4. С. 742-747.
- Никольская И.С., Радзинская Л.И. Соотношение дыхания и содержания АТФ в яйцах клопа *Pyrrohocoris apterus* L. (Hemiptera) в течение развития // Онтогенез. 1979. Т. 10. № 6. С. 636-639.
- Никольская И.С., Радзинская Л.И. Скорость дыхания и содержание АТФ в яйцах сверчка (*Acheta domesticus* L.) в течение развития // Онтогенез. 1983. Т. 14. № 2. С. 180-185.
- Никольская И.С., Радзинская Л.И., Прокофьев Е.А. Изменение дыхания и веса сверчка *Acheta domesticus* L. при росте и старении // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986. № 4. С. 628-633.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: "Высшая школа", 1961. 335 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: "Наука", 1965. 382 с.
- Ньюсхолм Э., Старт К. Регуляция метаболизма. М.: "Мир", 1977. 407 с.
- Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: "Наука", 1985. 175 с.
- Озернюк Н.Д. Принцип энергетического минимума в онтогенезе и устойчивость процессов развития // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49. № 4. С. 552-562.
- Озернюк Н.Д. Механизмы адаптаций. М.: "Наука", 1992. 272 с.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ, 2000 а. 205 с.
- Озернюк Н.Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000 б. 264 с.
- Озернюк Н.Д., Зотин А.И. Изменение интенсивности дыхания во время

зародышевого развития невского лосося // Онтогенез. 1983. Т. 14. № 5. С. 539-542.

Озернюк Н.Д., Лелянова В.Г. Особенности энергетического обмена в раннем онтогенезе рыб и амфибий // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 6. С. 778-785.

Озернюк Н.Д., Лелянова В.Г. Факторы, определяющие изменение уровня интенсивности дыхания в раннем онтогенезе радужной форели // Докл. АН СССР. 1987. Т. 292. Т 6. С. 1510-1512.

Озернюк Н.Д., Булгакова Ю.В., Демин В.И., Андросова И.М., Стельмащук Е.В. Механизмы эволюционных и онтогенетических температурных адаптаций метаболизма у пойкилотермных // Изв. АН. Сер. биол. 1993. № 5. С. 703-713.

Пантелеев П.А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М.: "Наука", 1983. 271 с.

Петрова Д.В. Изменение интенсивности некоторых процессов метаболизма у личинок китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G. M.) // Периодичность индивидуального развития насекомых. М.: "Наука", 1969. С. 209-223.

Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. 364 с.

Привольнев Т.И. Рост и дыхание эмбрионов лосося (*Salmo salar*) // Арх. анат., гистол. и эмбриол. 1938. Т. 18. № 2. С. 165-177.

Пригожин И. Введение в термодинамику необратимых процессов. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 127 с.

Пригожин И. От существующего к возникающему. Время и сложность в физических науках. М.: "Наука", 1983. 327 с.

Прокофьев Е.А. Количественный анализ роста и прогнозирование длительности жизни: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИБР АН СССР, 1983. 21 с.

Прокофьев Е.А., Зотина Р.С., Зотин А.И. Феноменологические уравнения роста и их использование для определения максимальной продолжительности жизни // Математическая биология развития. М.:

"Наука", 1982. С. 56-66.

Радзинская Л.И., Никольская И.С. Энергетика развития тутового шелкопряда. I. Дыхание и уровень АТФ в зародышевом развитии // Онтогенез. 1972. Т. 3. № 6. С. 602-608.

Радзинская Л.И., Никольская И.С. Изменение энергетического обмена в онтогенезе животных // Математическая биология развития. М.: "Наука", 1982. С. 160-168.

Радзинская Л.И., Никольская И.С. Изменение количества митохондриального белка и интенсивности дыхания в онтогенезе тутового шелкопряда *Bombix mori* (Insecta, Lepidoptera) // Онтогенез. 1986. Т. 17. № 3. С. 306-309.

Радзинская Л.И., Никольская И.С., Чудакова И.В. Влияние аллатектомии на дыхание, вес и продолжительность жизни домового сверчка *Acheta domestica* L. // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 3. С. 281-287.

Радзинская Л.И., Никольская И.С., Алексеева Т.А., Владимирова И.Г., Коваленко П.И., Озернюк Н.Д. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе некоторых беспозвоночных // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 5. С. 377-381.

Рубин А.Б. Термодинамика биологических процессов. М.: МГУ, 1984. 240 с.

Савилов А.И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides* // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1953. Т. 7. С. 198-258.

Селин Н.И. Рост и продолжительность жизни брюхоногого моллюска *Nucella heyseana* (Gastropoda) из залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 2. С. 115-119.

Селин Н.И. Форма раковины, рост и продолжительность жизни *Astarte arctica* и *A. borealis* (Mollusca: Bivalvia) из сублиторали северо-восточной части острова Сахалин // Биол. моря. 2007. Т. 33. № 4. С. 278-283.

Селин Н.И., Латыпов Ю.Я. Особенности распределения, состав поселений и рост *Septifer bilocularis* (Bivalvia: Mytilidae) на рифах юга Вьетнама // Биол.

моря. 2006. Т. 32. № 2. С.108-114.

Семихатова О.А., Чулановская М.В. Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. М.: "Наука", 1965. 195 с.

Сипачев С.Г. Ритмичность роста животных. Тюмень: 1970. 351 с.

Слоним А.Д. Суточная и сезонная периодика активности и терморегуляции у летучих мышей // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1945. № 3. С. 308-322.

Слоним А.Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 432 с.

Соколова И.М. Влияние солености на скорость роста и выживаемость молодежи брюхоногого моллюска *Littorina saxatilis* из местообитаний с различным соленостным режимом // Биол. моря. 2000. Т. 26. № 6. С. 403-409.

Солдатова И.Н., Эпштейн И.М. Дыхание *Mutilus edulis* из ценоза обрастания // Обрастание и биокоррозия в водной среде. М.: Наука, 1981. С. 85–89.

Старобогатов Я.И. Класс двустворчатые моллюски Bivalvia // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: "Гидрометеиздат", 1977 а. С. 123-151.

Старобогатов Я.И. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: "Гидрометеиздат", 1977 б. С. 152-184.

Стрельцов В.Е. Закономерности постэмбрионального роста многощетинкового червя *Harmathoe imbricata* L. (Polychaeta, Errantia) на литорали южной части Баренцева моря // Докл. АН СССР. 1966. Т. 169. № 6. С. 1442-1445.

Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1962. 444 с.

Суханов В.В., Лопатин О.Е. Математическая модель индивидуального роста хиромонид // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 2. С. 217-226.

Сухотин А.А. Дыхание беломорских мидий в условиях культивирования // Экология. 1988. № 2. С. 55–60.

Суценья Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: "Наукова думка", 1972. 196 с.

- Тарусов Б.Н. (ред.) Основы биофизики и биофизической химии. М.: "Высш. шк.", 1960. Т. 1. 223 с.
- Терскова М.И. О применении параболического закона для описания параметров, характеризующих рост зародышей птиц // Количественные аспекты роста организмов. М.: "Наука", 1975. С. 70-82.
- Тилавов Т. Особенности газообмена у гусениц и куколок пастбищной медведки // Экология. 1979. № 2. С. 89-91.
- Тимонин В.И., Зотина Р.С. Стохастическое описание роста и старения животных // Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: "Наука", 1980. С. 328-333.
- Тихонравова Н.М. Неравномерность газообмена в постэмбриональном развитии таракана *Nauphoeta cinerea* // Зоол. журн. 1977. Т. 56. Т 9. С. 1300-1303.
- Тринчер К.С. Биология и информация. Элементы биологической термодинамики. М.: "Наука", 1965. 119 с.
- Тринчер К.С. О физическом механизме активного тепловыделения из живой материи (термодинамический принцип онтогенетического развития) // Проблемы бионики. М.: "Наука", 1973. С. 439-444.
- Умбрейт В.В., Буррис Р.Х., Штауффер Дж.Ф. Манометрические методы изучения тканевого обмена. М.: Гос. Изд-во Иностран. лит-ры, 1951. 360 с.
- Умнов А.А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37. № 1. С. 71-86.
- Урбах В.Ю. Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). М.: "Наука", 1964. 415 с.
- Федоров В.И. Ритмичность роста животных // Тр. Чкаловского с.-х. ин-та им. А.А. Андреева. 1947. Т. 3. С. 1-36.
- Федоров В.И. Рост, развитие и продуктивность животных. М.: "Колос", 1973.

271 с.

Хаазе Р. Термодинамика необратимых процессов. М.: Мир, 1967. 544 с.

Хакимуллин А.А. Уровни стандартного и основного обмена молоди осетра *Acipenser baeri* Brandt (Acipenseridae) // Вопр. ихтиол. 1984. Т. 24. № 2. С. 297-301.

Хакимуллин А.А., Молодых Л.Г. Интенсивность обмена развивающейся икры сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt // Вопр. ихтиол. 1985. Т. 25. № 6. С. 1001-1007.

Хальд А. Математическая статистика с техническими приложениями. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 664 с.

Хаскин В.В. Теплообмен птичьих яиц при инкубации // Биофизика. 1961. Т. 6. № 1. С. 91-99.

Хаскин В.В. Основные изменения энергетики теплообразования при адаптации к холоду // Физиология терморегуляции. Л.: "Наука", 1984. С. 243-266.

Хмелева Н.Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Isotea baltica basteri*). Киев: "Наукова думка", 1973. 183 с.

Ху Гу-Пинг, Лин Ионг-Ченг, Йин Вен-Кинг Новая реакция Белоусова-Жаботинского с фруктозо-1,6-дифосфатом в качестве органического субстрата // Изв. АН. Сер. хим. 2006. № 5. С. 906.

Чернявский Ф.Б. О размножении и росте снежного барана // Зоол. журн. 1962. Т.41. № 10. С. 1556-1566.

Шамардина И.П. Изменение интенсивности дыхания рыб в течение их развития // Докл. АН СССР. 1954. Т. 98. № 4. С. 689-692.

Шатуновский М.И. Особенности качественного состава жиров, икры, молоди и нерестовых самок весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря // // Вопр. ихтиол. 1970. Т. 10. № 6. С. 1026-1034.

Шатуновский М.И. Обмен липидов в раннем онтогенезе морских и проходных рыб // Вопросы раннего онтогенеза рыб. Тез. докл. II Всесоюзн. конф. Киев: "Наукова думка", 1978. С. 123-124.

- Шатуновский М.И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: "Наука", 1980. 283 с.
- Шахпаронов М.И., Павленко А.А.* Неравновесная термодинамика и теория периодических процессов в макросистемах. II. Химические колебания вблизи состояния термодинамического равновесия // Журн. физ. химии. 1988. Т. 62. № 8. С. 2275-2278.
- Шевцова М.Я.* Рост и дыхание в зародышевом периоде эмбриогенеза домашней утки // Матер. симп. по основным проблемам возрастной физиологии и биохимии. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1965. С. 251-262.
- Шилейко А.А.* Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Т. 3. Вып. 6. Л.: "Наука", 1978. 384 с.
- Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк., 1985. 328 с.
- Шмальгаузен И.И.* Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.-Л.: Гос. изд-во биол. мед. лит., 1935 а. С. 8-60.
- Шмальгаузен И.И.* Рост и дифференцировка // Рост животных. М.-Л.: Гос. изд-во биол. мед. лит., 1935 б. С. 74-84.
- Шмидт-Ниельсен К.* Физиология животных: приспособление к среде. М.: "Мир", 1982. 414 с.
- Шмидт-Ниельсен К.* Размеры животных: почему они так важны? М.: "Мир", 1987. 159 с.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П.* Влияние ионов меди на ранние стадии развития тихоокеанской мидии *Mytilus trossulus* (Bivalvia) // Биол. Моря. 2005. Т. 31. № 4. С. 267–273.
- Abeloos M.* Etapes de la croissance chez *Arion rufus* // C. r. Acad. Sci. Paris. 1942. D. 215. P. 96-97.
- Abeloos M.* Forme de la croissance des espèces du genre *Limax* // C. r. Acad. Sci. Paris. 1943. D. 217. P. 159-161.
- Abeloos M.* Recherches experimentales sur la croissance. La croissance des mollusques Arionides // Bull. Biol. Fr. Belg. 1944. D. 78. P. 215–256.

- Abeloos M.* Evolution par variation du nombre des phases de croissance chez les mollusques Limaciens // C. r. Acad. Sci. Paris. 1945. D. 220. N 1-5. P.62-63.
- Aboul-Nasr A.E., Esaac E.G., El-Gogary S.* Oxygen consumption by larvae and pupae of *Spodoptera littoralis* (Boisd) reared on different host plants // Ztschr. angew. Entomol. 1976. Bd. 81. H. 1. S. 78-85.
- Ackerman R.A.* Oxygen consumption by sea turtle (*Chelonia, Caretta*) eggs during development // Physiol. Zool. 1981. V. 54. N 3. P. 316-324.
- Ackerman R.A., Whittow G.C., Paganelli C.V., Pettit T.N.* Oxygen consumption, gas exchange, and growth of embryonic wedge-tailed shearwaters (*Puffinus pacificus chlororhynchus*) // Physiol. Zool. 1980. V. 53. N 2. P. 210-221.
- Alimov A.F.* The energetic balance in populations of bivalves // Malacol. Rev. 1978. V. 11. P. 96.
- Allen J.D., Podolsky R.D.* Uncommon diversity in developmental mode and larval form in the genus *Macrophiothrix* (Echinodermata: Ophiuroidea) // Mar. Biol. 2007. V. 151. P. 85–97.
- Altman P.L., Dittmer D.S.* Biology Data Book. Washington: Federat. Amer. Soc. Exp. Biol. 1964. 97 p.
- Amaral de C., Nunes P., Jangoux M.* Larval growth and perimetamorphosis in the echinoid *Echinocardium cordatum* (Echinodermata): the spatangoid way to become a sea urchin // Zoomorphology. 2007. V. 126. P. 103–119.
- Ansell A.D.* The rate of growth of the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L.) throughout the geographical range // J. Conseil. internat. explorat. Mer. 1968. V. 31. N 3. P 364-409.
- Arnold J., Shield J.* Oxygen consumption and body temperature of the chuditch (*Dasyurus geoffroii*) // J. Zool. 1970. V. 160. N 3. P. 391-404.
- Arrington L.R., Beaty T.C., Kelley K.C.* Growth, longevity, and reproductive life of the Mongolian gerbil // Lab. Anim. Sci. 1973. V. 23. N 2. P. 262-265.
- Aub J.C., Du Bois E.F.* Clinical calorimetry. 19. The basal metabolism of old men // Arch. Intern. Med. 1917. V. 19. Pt 2. P. 823-831.

- Ballentine R.* Analysis of the changes in respiratory activity accompanying the fertilization of marine eggs // *J. Cell. Comp. Physiol.* 1940. V. 15. P. 217-232.
- Barker G.M.* Biology of slugs (Agriolimacidae and Arionidae: Mollusca) in New Zealand hill country pastures // *Oecologia.* 1991. V. 85. P. 581–595.
- Barker R.M.* Microtextural variatia in pelecypod shells // *Malacologia.* 1964. V. 2. No 1. P. 62-86.
- Barrot H.G., Pringle E.M.* Energy and gaseous metabolism of the chicken from hatch to maturity as affected by temperature // *J. Nutrit.* 1946. V. 31. N 1. P. 35-50.
- Barry J.P., Whaling P.J., Kochevar R.K.* Growth, production, and mortality of the chemosynthetic vesicomid bivalve, *Calypptogena kilmeri* from cold seeps off central California // *Mar. Ecol.* 2007. V. 28. P. 169-182.
- Bartholomew G.A., Goldstein D.L.* The energetics of development in very large altricial bird, the brown pelican // *Respiration and metabolism of embryonic vertebrates.* Dordrecht: Junk, 1984. P. 347-357.
- Bauer E.* Die Grundprinzipien der rein naturwissenschaftlichen Biologie und ihre Anwendungen in der Physiologie und Pathologie. Springer, 1920. 75 S.
- Bauer G.* Die Bionomische Strategie der Flußperlmuschel // *Biol. unserer Zeit.* 1989. Bd. 19. S. 69-75.
- Bauer G.* Variation in life span and size of the freshwater pearl mussel // *J. Animal Ecol.* 1992. V. 61. P. 425-436.
- Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J.* Some effect of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. // *The effect of temperature on ectothermic organisms.* Berlin: Springer, 1973. P. 186–193.
- Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J.* Physiology 1. // *Marine mussels: their ecology and physiology.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1976. P. 121–206.
- Bayne B.L., Widdows J., Newell R.I.* Physiological measurements on estuarine bivalve molluscs in the field // *Biology of Benthic Organisms.* Oxford: Pergamon Press, 1978. P. 57-68.
- Beiras R., His E.* Effect of dissolved mercury on embryogenesis, survival, growth and

- metamorphosis of *Crassostrea gigas* oyster larvae // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1994. V. 113. N 1–2. P. 95–103.
- Belding D.L.* The soft-shelled clam fishery of Massachusetts // Mar. Fish. Ser. Div. Fish. Game Mass. 1930. P. 1-65.
- Bennett A.F., Dawson W.R.* Metabolism // Biology of Reptilia. N.Y.: Acad. Press, 1976. V. 5. P. 121-223.
- Berg W.E., Kutsky P.B.* Physiological studies of differentiation in *Mytilus edulis*. I. The oxygen uptake of isolated blastomeres and polar lobes // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole. 1951. V. 101. 47-61.
- Bernard F.R.* Physiology and the mariculture of some northeastern Pacific bivalve molluscs // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1983. V. 63. P. 24.
- Bertalanffy L. von.* Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums bei Wassertieren // W. Roux' Arch. 1934. Bd. 131. H. 4. S. 613-653.
- Bertalanffy L. von.* A quantitative theory of organic growth: (Inquiries on growth laws. 2) // Human Biol. 1938. V. 10. N 2. P. 181-213.
- Bertalanffy L. von.* Problems of organic growth // Nature. 1949. V. 163. N 4135. P. 156-158.
- Bertalanffy L. von.* Quantitative laws in metabolism and growth // Quart. Rev. Biol. 1957. V. 32. N 3. P. 217-231.
- Bertalanffy L. von.* Principles and theory of growth // Fundamental aspects of normal and malignant growth. Amsterdam: Elsevier, 1960. P. 137-259.
- Bertalanffy L. von.* Basic concepts in quantitative biology of metabolism // Helgol. wiss. Meeresunters. 1964. V. 9. N 1-4. P. 5-34.
- Bertalanffy L. von.* On the von Bertalanffy growth curve // Growth. 1965. V. 30. N 1. P. 123-124.
- Bigatti G., Penchaszadeh P.E., Cledón M.* Age and growth in *Odontocymbiola magellanica* (Gastropoda: Volutidae) from Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina // Mar. Biol. 2007. V. 150, N 6. P. 1199-1204.
- Black R.E.* Respiration, electron transport enzymes and Krebs cycle enzymes in early

- developmental stages of the oyster *Crassostrea virginica* // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole. 1962. V. 123. 58-70.
- Black R., Johnson M.S.* Growth rates in outbreak populations of the corallivorous gastropod *Drupella cornus* (Röding 1798) at Ningaloo Reef, Western Australia // Coral Reefs. 1994. V. 13. P. 145-150.
- Blackman V.H.* The compound interest law and plant growth // Ann. Bot. 1919. V. 33. P. 353-360.
- Blaxter J.H.S.* Development: eggs and larvae // Fish Biol. V. 3. N.Y.: Acad. Press, 1969. P. 177-252.
- Blem C.R.* The energetics of young Japanese quail *Coturnix coturnix japonica* // Comp. Biochem. Physiol. 1978. V. A59. N 2. P. 219-223.
- Boell E.J., Nicholas J.S.* Respiratory metabolism of mammalian eggs and embryos // Anat. Rec. 1939. V. 75 (Suppl.). C. 66.
- Bohr C.* Über den respiratorischen Stoffwechsel beim Embryo kaltblütiger Thiere // Scand. Arch. Physiol. 1904. Bd. 15. S. 23-35.
- Bohr C., Hasselbloch K.* Ueber die Kohlensäureproduktion des Hühnerembryos // Scand. Arch. Physiol. 1900. Bd. 10. S. 149-173.
- Bokma F.* Evidence against universal metabolic allometry // Funct. Ecol. 2004. V. 18. P. 184-187.
- Brachet J.* Chemical embryology. N.Y.: Hafner, 1950. 533 p.
- Bradford D.F., Seymour R.S.* Energy conservation during the delayed-hatching period in the frog *Pseudophryne bibroni* // Physiol. Zool. 1985. V. 58. N 5. P. 491-496.
- Bramante P.O.* Quantitation of oxygen consumption and spontaneous muscular activity of the rat // J. Appl. Physiol. 1961. V. 16. N 6. P. 982-990.
- Breckenridge W.J., Tesler J.K.* Growth, local movements and hibernation of the Manitoba toad, *Bufo hemiophrys* // Ecology. 1961. V. 42. N 4. P. 637-646.
- Brett J.R.* The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates // Respirat. Physiol. 1972. V. 14, № 1/2. P. 151-170.

- Brink L.A.* Mollusca: Bivalvia // An identification guide to the larval marine invertebrates of the Pacific northwest. Oregon State Univ. Press, 2001. P. 133-149.
- Brody S.* Bioenergetics and growth. N.Y.: Reinhold. 1945, 1023 p.
- Broekhuizen N., Parkyn S., Miller D.* Fine sediment effects on feeding and growth in the invertebrate grazers *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropoda, Hydrobiidae) and *Deleatidium* sp. (Ephemeroptera, Leptophlebiidae) // *Hydrobiologia*. 2001. V. 457. P. 125–132.
- Brooks W.K.* Report on the Stomatopoda collected by H. M. S. "Challenger" during the years 1873-1876 // *Rept. sci. Res. Voy. Challenger Zool*. 1886. V. 16. N 2. 116 p.
- Brousseau D.J.* Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the von Bertalanffy equation // *Mar. Biol*. 1979. V. 51. P. 221-227.
- Brown C.R., Enquist B.J., West G.B.* Allometric scaling laws in biology // *Science*. 1997. V. 278. P. 373.
- Brown F.A., Bennett M.F., Webb H.M.* Persistent daily and tidal rhythms of O<sub>2</sub>-consumption in fiddle crabs // *J. Cell. Comp. Physiol*. 1954. V. 44. N 3. P. 477-505.
- Bucher T.L.* Parrot eggs, embryos and nestlings: patterns and energetics of growth and development // *Physiol. Zool*. 1983. V. 56. N 3. P. 465-483.
- Bucher T.L., Bartholomew G.A.* Analysis of variation in gas exchange, growth patterns, and energy utilization in a parrot and other avian embryos // *Respiration and metabolism of embryonic vertebrates*. Dordrecht: Junk, 1984. P. 359-372.
- Buitrago E., Lodeiros C., Lunar K., Alvarado D., Indorf F., Frontado K., Moreno P., Vasquez Z.* Mass production of competent larvae of the sea urchin *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) // *Aquacult. Internat*. 2005. V. 13. P. 359–367.
- Bullock T.H.* Compensation for temperature in the metabolism and activity of

- poikilotherms // Biol. Rev. 1955. V. 30. №3. P. 311-342.
- Burggren W.* Transition of respiratory processes during amphibian metamorphosis: from egg to adult // Respiration and metabolism of embryonic vertebrates. 1984. P. 31-53.
- Bustard H.R.* A population study of the eyed gecko, *Oedura ocellata boulenger*, in northern New South Wales, Australia // Copeia. 1971. V. 4. P. 658-669.
- Cailliet G.M., Smith W.D., Mollet H.F., Goldman K.J.* Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting // Environmental Biology of Fishes. 2006. V. 77. N 3-4. P. 211-228.
- Calder W.A.* Size, function and life history. Cambridge (Mass): Harvard Univ. Press, 1984. 431 p.
- Calloway N.O.* Heat production and senescence // J. Amer. Geriat. Soc. 1974. V. 22. N 4. P. 149-150.
- Calow P.* On the regulatory nature of individual growth: some observations from freshwater snails // J. Zool. Lond. 1973. V. 170. P. 415-428.
- Campbell R.S., Davies P.S.* Thermal acclimation in the teleost, *Blennius pholis* (L.) // Comp. Biochem. Physiol. A. 1975. V. 52. № 1. P. 147-151.
- Carlisle D.B., Cloudsley-Thompson J.L.* Respiratory function and thermal acclimation in tropical invertebrates // Nature. 1968. V. 218, № 5142, P.684-687.
- Chanley P.* Larval development of the coquina clam, *Donax variabilis* Say, with a discussion of larval hinge structure in the Tellinacea // Bull. Mar. Sci. 1969. V. 19. N 1. P. 219-224.
- Chanley P., Castagna M.* Larval development of the stout razor clam, *Tagelus plebeius* Sholander (Solecurtidae Bivalvia) // Chesapeake Science. 1971. V. 12. N 3. P. 167-172.
- Chew R.M., Lindberg R.G., Hayden P.* Circadian rhythm of metabolic rate in pocket mice // J. Mammal. 1965. V. 46. N 3. P. 477-494.

- Chiba Y., Cutkomp L.K., Halberg F.* Circadian oxygen consumption rhythm of the flour beetle, *Tribolium confusum* // J. Insect. Physiol. 1973. V. 19. N 11. P. 2163-2172.
- Clark H.* Metabolism of the black snake embryo. II. Respiratory exchange // J. Exp. Biol. 1953. V. 30. N 4. P. 502-505.
- Cledón M., Brey T., Penchaszadeh P.E., Arntz W.* Individual growth and somatic production in *Adelomelon brasiliana* (Gastropoda; Volutidae) off Argentina // Mar. Biol. 2005. V. 147. N 2. P. 447-452.
- Cleland K.W.* Respiration and cell division in developing oyster eggs // Proc. Linn. Soc. N. S. W. 1950. V. 75. P. 282-295.
- Consolazio C.F., Johnson H.L.* Measurement of energy cost in humans // Fed. Proc. 1971. V. 30. N 4. P. 1444-1453.
- Cook E.J., Willis K.J., Lozano-Fernandez M.* Survivorship, growth and reproduction of the non-native *Caprella mutica* Schurin, 1935 (Crustacea: Amphipoda) // Hydrobiologia. 2007. V. 590. P. 55–64.
- Cowin S.* On the modeling of growth and adaptation // Mechanics of Biological Tissue. B.-Heidelberg: Springer. 2006. P. 29-46.
- Crescitelli F.* The respiratory metabolism of *Galleria mellonella* (bee moth) during pupal development at different constant temperature // J. Cell. Comp. Physiol. 1935. V. 6. N 3. P. 351-368.
- Cruce M.* Cresterea si structure unei populatii de *Lacerta taurica taurica* Pall. // Studii si cercetari biol. Ser. Zool. 1971. V. 23. N 5. P. 507-516.
- Cumin R.* Normentafel zur Organogenese von *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata) mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse // Rev. Suisse Zool. 1972. Bd. 79. S. 709-774.
- Darveau C.-A., Suarez R.K., Andrews R.D., Hochachka P.W.* Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism // Nature. 2002. V. 417. P. 166-170.
- Davenport J.* A technique for the measurement of oxygen consumption in small

- aquatic organisms // Lab. Prack. 1976. V. 25. P. 693-595.
- Davenport J.* Oxygen and the developing eggs and larvae of the lumpfish, *Cyclopterus lumpus* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1983. V. 63. N 3. P. 633-640.
- Davenport J., Lönning S.* Oxygen uptake in developing eggs and larvae of the cod, *Gadus morhua* L. // J. Fish Biol. 1980. V. 16. N 3. P. 249-256.
- Davidson F.A.* Growth and senescence in purebred Jersey cows // Univ. Illinois Agric. Exp. Stat. 1928. V. 302. P. 183-235.
- Dawes G.S., Mott J.C.* The increase in oxygen consumption of the lamb after birth // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1959. V. 146. N 2. P. 295-315.
- Dawson W.R., Hudson J.W.* Birds // Comp. Physiol. of Thermoregulation. N.Y.: Acad. Press, 1970. V. 1. P. 224-310.
- De Silva C.D., Premawansa S., Keemiyahetty C.N.* Oxygen consumption in *Oreochromis niloticus* (L.) in relation to development, salinity, temperature and time of day // J. Fish Biol. 1986. V. 29. N 2. P. 267-277.
- Degner E.* Der Erbgang der Inversion bei *Laciniaria biplicata* Mtg (Gastropoda, Pulmonata) // Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst. 1952. Bd. 51 S. 3-61.
- Dehnel P.A.* Rates of growth of gastropods as a function of latitude // Physiol. Zool. 1955. V. 28. P. 115-144.
- Dehnel P.A.* Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of two intertidal crabs // Biol. Bull. 1960. V. 118, № 2. P. 215-249.
- Deuchar E.M.* Biochemical aspects of amphibian development. L.: Methuen, 1966. 206 p.
- Dmi'el R.* Circadian rhythm of oxygen consumption in snake embryos // Life Sci. 1969. V. 8. N 24. P. 4666-1341.
- Dmi'el R.* Growth and metabolism in snake embryos // J. Embryol. Exp. Morphol. 1970. V. 23. N 3. P. 761-772.
- Dobler H.J.* Development of thermoregulation in the newborn lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi*, Smith 1839) // Experientia. 1976. V. 32. N 2. P. 194-195.

- Donhoffer S.* Body size and metabolic rate: exponent coefficient of the allometric equation: the role of units // *J. Theor. Biol.* 1986. V. 119. P. 125-137.
- Drake P., Arias A.M.* Distribution and production of the three *Hydrobia* species (Gastropoda: Hydrobiidae) in a shallow costal lagoon in the bay of Cadyz, Spain // *J. Mollusc. Stud.* 1995. V. 61. P. 185-196.
- Du Bois E.F.* Clinical calorimetry. 12. The metabolism of boys 12 and 13 years old compared with the metabolism at other ages // *Arch. Intern. Med.* 1916. V. 17. N 6. Part 2. P. 887-901.
- Duffy P.H., Sacher G.A.* Age-dependence of body weight and linear dimensions in adult *Mus* and *Peromyscus* // *Growth.* 1976. V. 40. N 1. P. 19-31.
- Duval A., Banville G.* Ecology of *Deroceras reticulatum* (Mull.) (Stylommatophora, Lymacidae) in Quebec strawberry fields // *Slugs and snails in world agriculture. British Crop Protection Council Monogr.* 1989. V. 41. P. 147-160.
- Dwyer P.D.* Seasonal changes in activity and weight of *Miniopterus schreibersi blepotis* (Chiroptera) in northeastern New South Wales // *Austral. J. Zool.* 1964. V. 12. N 1. P. 52-69.
- Dyar H.G.* The number of molts of Lepidoptera larvae // *Psyche.* 1890. V. 5. P. 175-176, 420-422.
- Edney E.B.* Acclimation to temperature in terrestrial isopods. II. Heart rate and standard metabolic rate // *Physiol. Zool.* 1964. V. 37. № 4. P. 378-394.
- Edwards S.W., Lloyd D.* Oscillations of respiration and adenine nucleotides in synchronous cultures of *Acanthamoeba castellanii*: mitochondrial respiratory control in vivo // *J. Gen. Microbiol.* 1978. V. 108. Pt 2. P. 197-204.
- Ekman T.* Undersoenkningar oefver flodpaerlmusslans foerekonnst och lefnads foer hallanden: Ljusnan och dess tillfloeden inom Haer jedalen // *Medd. K. Landbruksstyrelsen.* 1905. Bd. 110. S. 1-12.
- Etkin W.* The phenomena of anuran metamorphosis: oxygen consumption during normal metamorphosis // *Physiol. Zool.* 1934. V. 7. P. 129-148.
- Evans G.C.* The quantitative analysis of plant growth. Calif.: Univ. Press, 1972.

734 p.

- Fabens A.J.* Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve // *Growth*. 1965. V. 29. N 3. P. 265-289.
- Famme P.* Oxygen-dependence of the respiration by the mussel *Mytilus edulis* L. as a function of size // *Comp. Biochem. Physiol.* 1980. V. 67. № 1A. P. 171–174.
- Finn E.H., Richardson C.A., Thompson R.C., Hawkins S.J.* Burrow morphology, biometry, age and growth of piddocks (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae) on the south coast of England // *Mar. Biol.* 2005. V. 147. N 4. P. 943-953.
- Fitzpatrick L.C., Brown A.V.* Metabolic compensation to temperature in the salamander *Desmognathus ochrophaeus* from a high elevation population // *Comp. Biochem. Physiol. A.* 1975. V. 50. № 4. P. 733-737.
- Fletcher K., Myant N.B.* Oxygen consumption of tadpoles metamorphosis // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. 1978. V. 145. N 2. P. 353-368.
- Ford E.* An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924-1933 // *J. Marine Biol. Assoc. U. K.* 1933. V. 19. P. 305-381.
- Forrest W.W., Walker D.J.* Thermodynamics of biological growth // *Nature*. 1964. V. 196. N 4858. P. 990-991.
- Forstner H., Hinterleitner S., Mark K., Weiser W.* Towards a better definition of "metamorphosis" in *Coregonus* sp. // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983. V. 40. N 8. P. 1224-1232.
- Forsythe J.W., Hanlon R.T.* Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides* // *Mar. Biol.* 1988. V. 98. P. 369-379.
- Fowler G.H.* Biscayan plankton collected during a cruise of H. M. S. "Research" 1900. Part 12. The Ostracoda // *Trans. Linn. Soc. London (2) Zool.* 1909. V. 10. N 9. P.219-336.
- Frank P.W.* Growth rates and longevity of some gastropod mollusks on the coral reef at Heron Island // *Oecologia*. 1969. V. 2. P. 232-250.
- Fridhandler L., Hajes E.S.E., Pincus G.* Developmental changes in the respiratory activity of rabbit ova // *Exp. Cell Res.* 1957. V. 13. N 1. P. 132-139.

- Frömming E.* Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. B.: 1954. 404 S.
- Fry F.E.J.* Effects of the environments on animal activity // Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 1947. V. 55. P. 1-62.
- Funkhouser A., Mills K.S.* Oxygen consumption during spontaneous amphibian metamorphosis // *Physiol. Zool.* 1969. V. 42. N 1. P. 54-58.
- Gayda T.* Recherché di calorimetria. 2. La produzione di calore nello svolgimento ontogenetico del *Bufo vulgaris* // *Arch. Fisiol.* 1921. V. 19. P. 211-230.
- Girish S., Saidapur S.K.* The effects of kinship and density on growth and metamorphosis of the bronze frog (*Rana temporalis*) tadpoles // *Acta Ethol.* 1999. V. 2. P. 61–66.
- Giudice G.* Developmental biology of the sea urchin embryo. N.Y.: Acad. Press, 1973. 469 p.
- Glazier D.S.* Beyond the "3/4-power law": variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. // *Biol. Rev. Cambridge Philosoph. Soc.* 2005. V. 80. P. 611-662.
- Glazier D.S.* The 3/4-power law is not universal: evolution of isometric, ontogenetic metabolic scaling in pelagic animals // *Bioscience.* 2006. V. 56. P. 325-332.
- Goffredo S., Caroselli E., Mattioli G., Pignotti E., Zaccanti F.* Relationships between growth, population structure and sea surface temperature in the temperate solitary coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia, Dendrophylliidae) // *Coral Reefs.* 2008. P. N 3. 623-632.
- Gompertz G.* On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies // *Philos. Trans. Roy. Soc. London.* 1825. V. 115. N 2. P. 513-585.
- Gordon M., Hatcher C., Seymour J.* Growth and age determination of the tropical Australian cubozoan *Chiropsalmus* sp. // *Hydrobiologia.* 2004. V. 530/531. P. 339–345.
- Granmo Á.* Development and growth of eggs and larvae of *Mytilus edulis* exposed to a linear dodecylbenzenesulphonate, LAS // *Mar. Biol.* 1972. V. 15. P. 356-358.

- Gustafson R.G., Reid R.G.B.* Development of the pericalymma larva of *Solemya reidi* (Bivalvia: Cryptodonta: Solemyidae) as revealed by light and electron microscopy // *Mar. Biol.* 1986. V. 93. P. 411-427.
- Guyetant R., Herold J.P., Cudey G.* Microcalorimetric measurements of energy flux in *Rana temporaria* L. and *Bufo bufo* L. tadpoles during development // *Comp. Biochem. Physiol.* 1981. V. A69. N 4. P. 705-708.
- Hamburger K., Møhlenberg F., Randløv A., Riisgard H.U.* Size oxygen consumption and growth in the mussel *Mytilus edulis* // *Mar. Biol.* 1983. V. 75. № 2–3. P. 303–306.
- Hatfield E.M.C., Hanlon R.T., Forsythe J.W., Grist E.P.M.* Laboratory testing of a growth hypothesis for juvenile squid *Loligo pealeii* (Cephalopoda: Loliginidae) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. V. 58. P. 845–857.
- Hedeen S.E.* Growth of the tadpoles of the mink frog, *Rana septentrionalis* // *Herpetologica.* 1971. V. 27. N 2. P. 160-165.
- Helff O.M.* Studies in amphibian metamorphosis. 2. The oxygen consumption of tadpoles undergoing precocious metamorphosis following treatment with thyroid and di-iodotyrosine // *J. Exp. Zool.* 1926. V. 45. N 1. P. 69-93.
- Hemmingsen A.H.* Energy metabolism as related to body size and respiratory surface, and its evolution // *Rep. Steno Memor. Hospital Nordisk Insulinlabor.* 1960. V.9. N2. P.7-110.
- Hendelberg J.* The freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) // *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottingholm,* 1961. V. 41. P. 149-171.
- Heusner A.A.* Energy metabolism and body size. I. Is the 0.75 mass exponent of Kleiber's equation a statistical artifact? // *Respir. Physiol.* 1982. V. 48. P. 1-12.
- His E., Robert R., Dinet A.* Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas* // *Mar. Biol.* 1989. V. 100. P. 455-463.
- Hoare K., Beaumont A.R., Davenport J.* Variation among populations in the resistance of *Mytilus edulis* embryos to copper: adaptation to pollution? // *Mar.*

- Ecol. Progr. Ser. 1995. V. 120. P. 155–161.
- Hoeppe K.* Das Reaktionskinetische Grundgesetz auf das Wachstum bezogen und anderen Wachstumsformulierungen gegenübergestellt. Gießen, 1959. 201 S.
- Hofman M.A.* Energy metabolism, brain size and longevity in mammals // Quart. Rev. Biol. 1983. V. 58. N 4. P. 495-512.
- Holeton G.F.* Metabolic cold adaptation of polar fish: fact or artifact // Physiol. Zool. 1974. V. 47, P. 137.
- Holliday F.G.T., Blaxter J.H.S., Lasker R.* Oxygen uptake of developing eggs and larvae of the herring (*Clupea harengus*) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1964. V. 44. N 3. P. 711-723.
- Holst S., Sötje I., Tiemann H., Jarms G.* Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths // Mar. Biol. 2007. V. 151. N 5. P. 1695-1710.
- Hopkins H.S., Handford S.W.* Respiratory metabolism during development in two species of *Ambystoma* // J. Exp. Zool. 1943. V. 93. N 3. P. 403-414.
- Horne Y.A., Whitehead M.* Ultradian and other rhythms in human respiration rate // Experientia. 1976. V. 32. N 9. P. 1165-1167.
- Hoyt D.F., Rahn H.* Respiration of avian embryos - a comparative analysis // Respirat. Physiol. 1980. V. 39. N 3. P. 255-264.
- Hughes R.N.* Annual production of two Nova Scotian populations of *Nucella lapillus* (L.) // Oecologia. 1972. V. 8. P. 356-370.
- Humphreys W.F.* Production and respiration in animal populations // J. Anim. Ecol. 1979. V. 48. P. 427-453.
- Hunt von Herbing I.* The physiological basis for metabolic scaling in animals: a developing perspective // Comparative Developmental Physiology. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2005. P. 83-98.
- Hunter P.J.* Studies on slugs of arable ground. II. Life cycle // Malacologia. 1968. V. 6. № 3. P. 379–389.
- Huxley J.* Problems of relative growth. London: Methuen, 1932. 296 p.

- Innes D.J., Haley L.E.* Genetic aspects of larval growth under reduced salinity in *Mytilus edulis* // Biol. Bull. 1977. V. 153. P. 312-321.
- Jablonski D., Lutz R.A.* Molluscan larval shell morphology: ecological and paleontological applications // Skeletal growth of aquatic organisms. N.Y.: Plenum Publ. Corp., 1980. P. 323-377.
- Janda V., Kocian V.* Über den Sauerstoffverbrauch der Puppen von *Tenebrio molitor* L. // Zool. J. 1933. Bd. 52. H. 4. S. 561-590.
- Janisch E.* Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. B.: Springer, 1927. 383 S.
- Janoschek A.* Das reaktionskinetische Grundgesetz // Stat. Viertel. 1957. Bd. 10. S. 26-37.
- Jensen T.F.* A tentative energy budget for summer population of *Arion ater* L. (Gastropoda: Pulmanata) // Natura Jut. 1975. V. 18. P. 10-20.
- Ji-Huan He* A Brief Review on Allometric Scaling in Biology // Computational and Information Science. V. 3314/2005. B.-Heidelberg: Springer, 2005. P. 652-658.
- Jørgensen C.B.* Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Fredensborg: Olsen & Olsen, 1990. 140 p.
- Kamler E.* Variability of respiration and body composition during early developmental stages of carp // Pol. Arch. Hydrobiol. 1976. V. 23. N 3. P.431-485.
- Kaplan R.H.* Ontogenetic energetics in *Ambystoma* // Physiol. Zool. 1980. V. 53. N 1. P. 43-56.
- Karlson J.K., Goldman K.J. (eds)* Age and growth of chondrichthyan fishes: New methods, techniques and analysis // Developments in Environmental Biology of Fishes. V. 25. Netherlands: Springer 2007. 421 p.
- Karna D.W., Millemann R.E.* Glochidiosis of salmonid fishes. III. Comparative susceptibility to natural infection with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritiferidae) and associated histopathology. // J. Parasitol. 1978. V.64. P. 528-537.

- Katchalsky A., Curran P.F.* Nonequilibrium thermodynamics in biophysics. Cambridge (Mass): Harvard Univ. Press, 1965. 248 p.
- Kato M.* Life history of the golden ring cowry *Cypraea annulus* (Mollusca: Gastropoda) on Okinawa Island, Japan // *Mar. Biol.* 1989. V. 101. P. 227-233.
- Katsanevakis S., Thessalou-Legaki M., Karlou-Riga C., Lefkaditou E., Dimitriou E., Verriopoulos G.* Information-theory approach to allometric growth of marine organisms // *Mar. Biol.* 2007 a. V. 151. P. 949-959.
- Katsanevakis S., Xanthopoulos J., Protopapas N., Verriopoulos G.* Oxygen consumption of the semi-terrestrial crab *Pachygrapsus marmoratus* in relation to body mass and temperature: an information theory approach // *Mar. Biol.* 2007 b. V. 151. P. 343-352.
- Kaushik S.J., Dabrowski K., Luquet P.* Patterns of nitrogen excretion and oxygen consumption during ontogenesis of common carp (*Cyprinus carpio*) // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. V. 39. N 8. P. 1095-1105.
- Kayser C., Hildwein G.* Evolution de la consommation d'oxygène et de l'activité du cobaye au cours du nyctémère // *Arch. Sci. Physiol.* 1974. V. 28. N 1. P. 1-23.
- Key H., Taylor H.L., Grande F.* Basal metabolism and age of adult man // *Metab. Clin. Exp.* 1973. V. 22. N 4. P. 579-587.
- Kienle M.-L., Ludwig W.* Die Beziehung zwischen Körpergrösse und Sauerstoffkonsum bei Landpulmonaten // *Ztschr. Vergl. Physiol.* 1956. Bd. 39. H. 1 S. 102-118.
- Kim W.-S., Huh H.-T., Lee J.-H., Rumohr H., Koh C.-H.* Endogenous circatidal rhythm in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae) // *Mar. Biol.* 1999. V. 134. P. 107-112.
- Kim W.-S., Huh H.-T., Huh S.-H., Lee T.-W.* Effects of salinity on endogenous rhythm of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae) // *Mar. Biol.* 2001. V. 138. P. 157-162.
- Kim W.S., Huh H.T., Je J.-G., Han K.-N.* Evidence of two-clock control of endogenous rhythm in the Washington clam, *Saxidomus purpuratus* // *Mar.*

- Biol. 2003. V. 142. P. 305–309.
- Kinnear A., Shield J.W.* Metabolism and temperature regulation in marsupials // *Comp. Biochem. Physiol.* 1975. V. A52. N 1. P. 235-245.
- Kise Y., Ochi T.* Basal metabolism of old people // *J. Lab. Clin. Med.* 1934. V. 19. N 10. P. 1073-1079.
- Kleiber M.* Body size and metabolic rate // *Physiol. Rev.* 1947. V. 27. № 3. P. 511-541.
- Kleiber M.* The fire of life. An introduction in animal energetics. N.Y.: Wiley, 1961. 454 p.
- Klekowski R.Z., Uchmanski J.* Mathematical modelling of energy flow through an animal organism // *Pol. Ecol. Stud.* 1980. V. 6. N 1. P. 33-99.
- Knight A.W., Simmons M.A., Simmons C.S.* A phenomenological approach to the growth of the winter stonefly, *Taeniopterix nivalis* (Fitch) (Plecoptera: Taeniopterygidae) // *Growth.* 1976. V. 40. N 4. P. 343-367.
- Kolipinski M.C.* The life history, growth, and ecology of four intertidal gastropods (Genus *Nerita*) of Southeast Florida. // *Diss. Abstracts.* 1964. P. 65-740.
- Kooijman S.A.L.M.* Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge: Univ. Press, 2000. 424 p.
- Kopeč S.* Über die Geschlechtsunterschiede im Körpergewicht wachsender Mäuse, Bemerkungen über die Methodik der Wachstumsuntersuchungen bei Säugetieren // *W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organ.* 1932. Bd. 126. H. 4. S. 769-798.
- Kopeč S.* Studia nad przebiegiem i naturą normalnych wahań w ciężarze ciała myszy. I. Obras dimorfizmu płciowego w przebiegu wahań // *Spraw. Pos. Tow. Nauk. Warsz. Wydz. IV. Biol.* 1937. V 30. P. 222-238.
- Kracht D.* Influence de la température sur le cycle annuel de mue et sur les caractères sexuels externes de l'écrevisse *Orconectes limosus* (Rafinesque) juvenile // *C. r. Acad. sci. Paris.* 1973. D. 277. N 24. P. 2777-2780.
- Kritsanapuntu S., Chaitanawisuti N., Santhaweesuk W., Natsukari S.Y.* Effects of

water exchange regimes on growth, survival and shell normality of the hatchery reared juvenile spotted babylon (*Babylonia areolata* Link 1807) in a recirculating seawater system // *Aquacult. Int.* 2006. V. 14. P. 587–594.

*Krüger F.* Zur Frage der Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* // *Zool. Anz.* 1961. Suppl. 24. S. 89–92.

*Krüger F.* Zur Mathematik des tierischen Wachstums. 2. Vergleich einiger Wachstumsfunktionen // *Helgoland. wiss. Meeresuntersuch.* 1973. Bd. 25. H. 4. S. 509-550.

*Krüger F.* Zur Mathematik des tierischen Wachstums. 3. Testung der Gompertz-Funktion als Wachstumsformel am Beispiel von *Siliqua patula* (Bivalvia) und *Tbunnus tbunnus* (Pisces) // *Helgöland. wiss. Meeresuntersuch.* 1978. Bd. 31. H. 4. S. 499-526.

*Laird A.K.* Dynamics of embryonic growth // *Growth.* 1966 a. V. 30. N 2. P. 263-275.

*Laird A.K.* Postnatal growth of birds and mammals // *Growth.* 1966 b. V. 30. N 3. P. 349-363.

*Laird A.K.* Evolution of the human growth curve // *Growth.* 1967. V. 31. N 4. P. 345-355.

*Laird A.K., Tyler S.A., Barton A.D.* Dynamics of normal growth // *Growth.* 1965. V. 29. N 3. P. 233-248.

*Laurence G.C.* Laboratory growth and metabolism of the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* from hatching through metamorphosis at three temperatures // *Mar. Biol.* 1975. V. 32. N 3. P. 223-229.

*Laurence G.C.* Comparative growth, respiration and delayed feeding abilities of larval cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) as influenced by temperature during laboratory studies // *Mar. Biol.* 1978. V. 50. N 1. P. 1-7.

*Laviolette P.* Sur un retard de la maturité génitale observéchez *Arion rufus* // *Bull. Soc. Linn. Lyon.* 1950. V. 19. P.52-56.

*Laws R.M.* Foetal growth rates of whales with special reference to the fin wales,

- Balaenoptera physalus* Linn. // Discovery Rep. 1959. V. 29. P. 281-308.
- Laxton J.H. Shell growth in some New Zealand Cymatiidae (Gastropoda: Prosobranchia) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1970. V. 4. P. 250-260.
- Lefevre G., Curtis W.C. Studies on reproduction and artificial propagation of freshwater mussels // Bull. Bureau Fish. 1912. V. 30. P. 105-202.
- Leporati S.C., Pecl G.T., Semmens J.M. Cephalopod hatchling and seasonal temperatures // Mar Biol. 2007. V. 151. P. 1375–1383.
- Leuschner D. Grundbegriffe der Thermodynamik. B.: Akademie, 1979. 186 S.
- Leuschner D. Thermodynamik in der Biologie. B.: Akademie, 1989. 202 S.
- Liebsch W. Die Atmung einiger Heliciden // Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. 1929. Bd. 46. H. 1-4. S. 161-208.
- Lindroth A. Sauerstoffverbrauch der Fische. 2. Verschiedene Entwicklungs- und Altersstadien vom Lachs und Hecht // Ztschr. vergl. Physiol. 1942. Bd. 29. H. 3. S. 583-594.
- Lomovasky B.J. The estuarine bivalve *Tagelus plebeius*: recent ecology and past climate. Grant report SEPG N 2218. 2003. 6 p.
- Lotka A.J. Elements of physical biology. Baltimore: Williams, Wilkins, 1925. 465 p.
- Lough R.G., Gonor J.J. Early embryonic stages of *Adula californiensis* (Pelecypoda: Mytilidae) and the effect of temperature and salinity on developmental rate // Mar. Biol. 1971. V. 8. P. 118-125.
- Lubet P. Biologie et exploitation des moules // Peche Maritime. 1969. V. 110. № 9. P. 947—995.
- Lūsis O. Postembrionic changes in the reproductive system of the slug *Arion rufus* L. // Proc. Zool. Soc. Lond. 1961. V. 137. P. 433-468.
- Lynn W.G., Brand T. von Studies on the oxygen consumption and water metabolism of turtle embryos // Biol. Bull. 1945. V. 88. P. 112–125.
- MacDowell E.C., Allen E., MacDowell C.G. The prenatal growth of the mouse // J. Gen. Physiol. 1927. V. 11. N 1. P. 57-70.
- Madhavan M.M. Respiratory metabolism and energy sources during embryogenesis

- of the aquatic hemipteran, *Spherodema molestum* (Duf) // *Physiol. Zool.* 1975. V. 48. N 3. P. 263-268.
- Majkowski J., Uchmanski J.* Theoretical foundations of individual growth equations in animals // *Pol. Ecol. Stud.* 1980. V. 6. N 1. P. 7-31.
- McCormick S.A.* Oxygen consumption and torpor in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogallus medius*): rethinking prosimian metabolism // *Comp. Biochem. Physiol.* 1981. V. A68. N 4. P. 605-610.
- McMahon R.F.* Respiratory response to periodic emergence in intertidal molluscs // *Amer. Zool.* 1988. V. 28. P. 97-114.
- Medawar P.B.* Size, shape, and age // *Essays on growth and form.* Oxford: Clarendon, 1945. P. 157-187.
- Meixner R.* von Wachstum, Häutung und Fortpflanzung von *Crangon crangon* (L) bei Einzelaufzucht // *Ber. Dtsch. wiss. Kommiss. Meeresforsch.* 1969. Bd. 20. S. 93-111.
- Michael E.D.* Growth rates in *Anolis carolinensis* // *Copeia.* 1972. V. 3. P. 575-577.
- Miller S.E., Hadfield M.G.* Developmental arrest during larval life and life-span extension in a marine mollusc // *Science.* 1990. V. 248. P. 356-358.
- Mills R.M., Brinster R.L.* Oxygen consumption of preimplantation mouse embryos // *Exp. Cell Res.* 1967. V. 47. N 1/2. P. 337-344.
- Minot S.* Senescence and rejuvenation // *J. Physiol.* 1891. V. 12. N 2. P. 97-153.
- Moran D., Wells R.M.G.* Ontogenetic scaling of fish metabolism in the mouse-to-elephant mass magnitude range // *Comp. Biochem. Physiol.* 2007. V. A148. P. 611-620.
- Moriarty F.* Starvation and growth in the gastropod *Planorbarius corneus* (L.) // *Hydrobiologia.* 1978. V. 58. N 3. P. 271-275.
- Munch-Petersen S.* An investigation of a population of the soft clam (*Mya arenaria* L.) in a Danish estuary // *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og Havunders. Ser. 3.* 1973. V. 7. P. 47-73.
- Nechaeva M.V., Vladimirova I.G., Alekseeva T.A.* Oxygen consumption as related to

the development of the extraembryonic membranes and cardiovascular system in the European pond turtle (*Emys orbicularis*) embryogenesis // Comp. Biochem. Physiol. 2007. V. A148. P. 599-610.

*Needham A.E.* The growth process in animals. London: Pitman, 1964. 522 p.

*Needham A.E.* The mathematical definition of growth // Curr. Top. Contemp. Thought. 1973. V. 9. Pt. 2. P. 591-622.

*Needham J.* Chemical embryology. V. 2. Cambridge: Univ. Press, 1931. P. 615-1253.

*Needham J.* Biochemistry and morphogenesis. Cambridge: Univ. Press, 1942. 649 p.

*Newcombe C.L.* Growth of *Mya arenaria* in the bay of Fundy region // Can. J. Res. 1935. V. 13. P. 97-137.

*Newell R.I.E., Bayne B.L.* Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* (Bivalvia: Cardiidae) // Mar. Biol. 1980. V. 56. P. 11-19.

*Nicolis G.* Fluctuations around non-equilibrium states in open non-linear systems // J. Stat. Phys. 1972. V. 6. N 2/3. P. 195-222.

*O'Farrell M., Studier E.H.* Reproduction, growth, and development in *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Ecology. 1973. V. 54. N 1. P. 18-30.

*Opaliński K.W.* Respiration of a slug, *Limax* sp. in degraded area // Pol. Ecol. Stud. (PRL). 1981. V. 7. N 1. P. 29-35.

*Ostwald W.* Über die Zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge // Vortr. Aufs. Entwickl. Organism. 1908. Bd. 5. S. 1-17.

*Page L.R.* Inflated protoconchs and internally dissolved, coiled protoconchs of nudibranch larvae: different developmental trajectories achieve the same morphological result // Invertebr. Biol. 2000. V. 119. P. 278-286.

*Palmer J.D.* Biological clocks in marine organisms. N.Y.: Wiley, 1974. 173 p.

*Pannella G., MacClintock C.* Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth // J. Paleontol. 1968. V. 42. No 5. P. 2-64.

*Parks J.R.* Theory of feeding and growth of animals. B.: Springer, 1982. 322. p.

- Parra G., Yúfera M.* Comparative energetics during early development of two marine fish species, *Solea senegalensis* (Kaup) and *Sparus aurata* (L.) // J. Exp. Biol. 2001. V. 204. P.2175-2183.
- Peil J.* Mathematische Beschreibung von Wachstumsvorgängen. 1. Überblick über mathematische Ansätze und Verallgemeinerungen // Gegenbaurs morphol. Jb. Abt. I. 1974. Bd. 120. H. 6. S. 832-853.
- Petersen H.* Methods for estimation of growth of *Collembola* in cultures and in the field, exemplified by preliminary results for *Onychiurus furcifer* (Börner). IV. Colloquium pedobiologiae "Organismes du sol et production primaire", Dijon, 14/19 IX 1970 // Ann. Zool. et Ecol. Animale. 1971. (Numéro hors-serie). P. 235-254.
- Phillips B.F.* The population ecology of the whelk *Dicathais aegrota* in Western Australia // Aust. J. Mar. Freshwater Res. 1969. V. 20. P. 225-265.
- Phillips D.W.* Life-history features of the marine intertidal limpet *Notoacmea scutum* (Gastropoda) in central California // Mar. Biol. 1981. V. 64. P. 95-103.
- Pielowski L.* The individual growth curve of the hare // Acta Theriol. 1971. V. 16. N 1-7. P. 79-88.
- Pinel-Alloul B., Magnin E.* Observations sur le cycle vital et la croissance d'*Amnicola limosa* (Say) (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia) du lac Saint-Louis près de Montréal // Canad. J. Zool. 1973. V. 51. N 2. P. 311-313.
- Pitcher T.J., MacDonald P.D.M.* Two models for seasonal growth in fishes // J. Appl. Ecol. 1973. V. 10. N 2. P. 599-606.
- Prigogine I.* Etude thermodynamique des phénomènes irréversibles. P.: Desoer, 1947. 143 p.
- Prigogine I., Nicolis G.* On symmetry-breaking instabilities in dissipative systems // J. Chem. Phys. 1967. V. 46. N 9. P. 3542-3549.
- Prigogine I., Nicolis G.* Biological order, structure and instabilities // Quart. Rev. Biophys. 1971. V. 4 N 2/3. P. 107-148.
- Prigogine I., Wiame J.M.* Biologie et thermodynamique des phénomènes irréversibles

// *Experientia*. 1946. V. 2. N 11. P. 451-453.

*Przibram H.* Quanta in biology // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. 1929. V. 49. N 3. P. 224-231.

*Przibram H.* Wachstumsmessungen an *Tenodera aridifolia* Stoll, einer Japanischen Fangheuschrecke. (Zugleich: Aufzucht der Gottensanbeteerinnen. XI. Mitteilung) // *W. Reux' Arch. Entwicklungsmech. Organ.* 1930. Bd. 122. H. 2. S. 251-279.

*Przibram H., Megusar F.* Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. 1. Länge und Masse. (Zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen. IV. Mitteilung) // *W. Reux' Arch. Entwicklungsmech. Organ.* 1912. Bd. 34. H. 4. S. 680-741.

*Pütter A.* Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI. Wachstumsähnlichkeiten // *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 1920. Bd. 180. S. 298-304.

*Rabi M., Maravi C.* Growth curves and specific growth rate of *Concholepas concholepas* (Bruguere, 1789) (Gastropoda: Muricidae) in culture experiments // *Sci. Mar.* 1997. V. 61 P. 49-53.

*Raven C.P.* Morphogenesis in *Lymnaea stagnalis* and its disturbance by lithium // *J. Exp. Zool.* 1952. V. 121. P. 1-78.

*Read D.G.* The von Bertalanffy growth model fitted to *Planigale tenuirostris* (Marsupialia: Dasyuridae) post-weaning data // *J. Zool.* 1987. V. 212. N 1. P. 1-5.

*Read K.R.H.* Respiration of the bivalved molluscs *Mytilus edulis* L. and *Brachidontes demissus plicatulus* Lamarck as a function of size and temperature // *Comp. Biochem. Physiol.* 1962. V. 7. № 1/2. P. 89-101.

*Reid D.G.* Systematics and evolution of *Littorina*. Dorchester: Roy. Society, 1996. 463 p.

*Richards F.J.* The quantitative analysis of growth // *Plant physiology - a treatise*. N.Y.: Acad. Press, 1969. P. 3-76.

*Richardson C.A., Crisp D.J., Runham N.W.* Factors influencing shell growth in

- Cerastoderma edule* // Proc. Roy. Soc. London. 1980. V. 210. P.513-531.
- Richardson C.A., Kingsley-Smith P.R., Seed R., Chatzinikolaou E. Age and growth of the naticid gastropod *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) based on length frequency analysis and statolith growth rings // Marine Biology. 2005. V. 148. 319–326.
- Richmond C.E., Woodin S.A. Effect of salinity reduction on oxygen consumption by larval estuarine invertebrates // Mar. Biol. 1999. V. 134. P. 259-267.
- Ricker W.E. Growth rates and models // Fish Physiology. Bioenergetics and growth. N.Y.: Acad. Press, 1979. V. 8. P. 677-743.
- Riddle W.A., Markerich A.L. Thermal relations of respiration in the garden spider, *Argiope aurantia*, during early development and overwintering // Comp. Biochem. Physiol. 1981 V. A69. N 4. P. 759-765.
- Rieck A.F., Belli J.A., Blaskovics M.E. Oxygen consumption of whole animal and tissues in temperature acclimated amphibians // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1960. V. 103, № 2. P. 436-439.
- Riisgard H.U., Randløv A. Energy budgets, growth and filtration rates in *Mytilus edulis* at different algal concentrations // Mar. Biol. 1981. V. 61. № 2–3. P. 227–234.
- Riisgard H.U., Randløv A., Hamburger K. Oxygen consumption and clearance in *Mytilus edulis* L. veliger larvae of different size // Ophefia. 1981. V. 20. P. 179-185.
- Rising T.L., Armitage K.B. Acclimation to temperature by the terrestrial gastropods, *Limax maximus* and *Philomycus carolinianus*: oxygen consumption and temperature preference // Comp. Biochem. Physiol. 1969. V. 30. N 6. P. 1091-1114.
- Roach A.C., Lim R.P. Variation in the population dynamics of the intertidal pulmonate gastropod *Salinator solida* Martens (Gastropoda: Amphibolidae) at Towra Point, NSW, Australia // Wetlands Ecol. Management. 2000. V. 8. P. 53–69.

- Robertson D.A.* Developmental energetics of the southern pigfish (Teleostei: Congiopodidae) // N. Z. J. Mar. Freshwater Res. 1974. V. 8. N 4. P. 611-620.
- Robertson T.B.* On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance // W. Roux' Arch. 1908. Bd. 25. H. 3. S. 581-614.
- Robertson T.B.* The chemical basis of growth and senescence. Philadelphia: Lippincott, 1923. 389 p.
- Rodriguez J.L., Sedano E.J., Garcia-Martin L.O., Pérez-Camacho A., Sánchez J.L.* Energy metabolism of newly settled *Ostrea edulis* spat during metamorphosis // Mar. Biol. 1990. V. 106. P. 109-111.
- Rohdendorf E., Slama K.* Wachstum und Sauerstoffverbrauch im Laufe der Zwischenhautungs Periode bei Imagines von *Thermobia domestica* (Packard) (Thysanura, Lepismatridae) // Zool. Jb. 1966. Bd. 72. H. 1. S. 115-122.
- Romanoff A.L.* Differentiation in respiratory activity of isolated embryonic tissues // J. Exp. Zool. 1943. V. 93. N 1. P. 1-26.
- Romanoff A.L.* Biochemistry of the avian embryo. N.Y.: Wiley, 1967. 398 p.
- Rombough P.J.* Respiratory gas exchange, aerobic metabolism, and effects of hypoxia during early life // Fish Physiology. N.Y.: Acad. Press, 1988. V. 11. Pt. A. P. 59-161.
- Romijn C., Lockhorst W.* Foetal heat production in the fowl // J. Physiol. 1960. V. 150. N 1. P. 232-249.
- Rörig G., Knoche E.* Beiträge zur Biologie der Feldmäuse // Arb. Kaiserl. Biol. Anstalt. Land- und Forstwirtschaft. 1916. Bd. 9. H. 3. S. 333-420.
- Rössle R.* Wachstum und Altern. München, 1923. 256 S.
- Roussel J.P.* Etude de la consommation d'oxygène chez *Locusta migratoria* L. // J. Insect. Physiol. 1963. V. 9. N 3. P. 349-361.
- Roy A.* Analyse des facteurs du taux de métabolisme chez la limace *Arion circumscriptus* // Rev. Canad. Biol. 1969. V. 28. N 1. P. 33-43.
- Rubbel A.* Beobachtungen über das Wachstum von *Margaritana margaritifera* // Zool. Anz. 1913. Bd 41. S. 156-162.

- Rubner M.* Über den Einfluss der Körpergröße auf Stoff- und Kraftwechsel // Ztschr. Biol. 1883. Bd. 19. S. 535-562.
- Rubner M.* Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung. München: Oldenburg, 1908. 208 S.
- Runham N.W., Laryea A.A.* Studies on the maturation of the reproductive system of *Agriolimax reticulatus* (Pulmonata: Lymacidae) // Malacologia. 1968. V. 7. N 1. P. 93-108.
- Salzer H.E.* Towards a Gibssian approach to the problems of growth and cancer // Acta Biotheor. 1957. V. 12. N 3. P. 135-166.
- Sandland R.L.* Mathematics and the growth of organisms - some historical impressions // Math. Sci. 1983. V. 8. N 1. P. 11-30.
- Sastry A.N.* Pelecypoda (excluding Ostreidae) // Reproduction of marine invertebrates, vol. V. Pelecypods and lower classes. N. Y: Acad. Press, 1979. P. 113-292.
- Scholander P.E., Flagg W., Hoch R.J., Irving L.* Studies on the physiology of frozen plants and animals in the Arctic // J. Cell. Comp. Physiol. 1953. Suppl. 1. P.1-56.
- Seibel B.A.* On the depth and scale of metabolic rate variation: scaling of oxygen consumption rates and enzymatic activity in the Class Cephalopoda (Mollusca) // J. Exp. Biol. 2007. V. 210. P. 1-11.
- Serafinski W.* Badania morfologiczne i ekologiczne nad Polskimii gatunkanii rodzaju *Sorex* (Insectivora, Soricidae) // Acta theriol. 1955. V. 1. N 3. P. 27-86.
- Seymour R.S.* (Ed.) Respiration and metabolism of embryonic vertebrates. Dordrecht: Junk, 1984. 445 p.
- Sharma G.D., Kevan D.K.* Observations of *Folsomia similis* (Collembola: Isotomidae) in Eastern Canada // Pedobiologia. 1963. V. 3. N 1. P. 48-61.
- Shigemiyu Y., Kato M.* Age distribution, growth, and lifetime copulation frequency of a freshwater snail, *Clithon retropictus* (Neritidae) // Popul. Ecol. 2001. V. 43. P. 133-140.

- Shump A.U., Shump K.A.* Growth and development of the European ferret (*Mustela putorius*) // *Lab. Anim. Sci.* 1978. V. 28. N 1. P. 89-91.
- Sikov M.R., Thomas J.M.* Prenatal growth of the rat // *Growth.* 1970. V. 34. N 1. P. 1-14.
- Silvula J.C., Mix M.C., McKenzie D.S.* Oxygen consumption of *Bufo boreas boreas* tadpoles during various development stages of metamorphosis // *Herpetologica.* 1972. V. 28. N 4. P. 309-313.
- Sisson C.G.* Veligers from the nudibranch *Dendronotus frondosus* show shell growth and extended planktonic period in laboratory culture // *Hydrobiologia.* 2005. V. 541. P. 205-213.
- Sitnikova T., Roepstorf P., Riedel F.* Reproduction, duration of embryogenesis, egg capsules and protoconchs of gastropods of the family Baicaliidae (Caenogastropoda) endemic to Lake Baikal // *Malacologia.* 2001. V. 43. N 1. P. 59-85.
- Smith B.J.* Maturation of the reproductive tract of *Arion ater* (Pulmonata, Arionidae) // *Malacologia.* 1966. V. 4. N 2. P.325-349.
- Smith S.* Studies in the development of the rainbow trout (*Salmo irideus*). 1. The heat production and nitrogenous excretion // *J. Exp. Biol.* 1947. V. 23. N 3/4. P. 257-278.
- Smith S.* Yolk utilization in fishes // *Embryonic Nutrition.* Chicago: Univ. Press, 1958. P. 33-55.
- Snyder R.L., Davis D.E., Christian J.J.* Seasonal changes in the weights of woodchucks // *J. Mammal.* 1961. V. 42. N 3. P. 297-312.
- South A.* A comparison of the life cycles of *Deroceras reticulatum* (Muller) and *Arion intermedius* Normand (Pulmonata: Stylommatophora) at different temperatures under laboratory conditions // *J. Molluscan Stud.* 1982. V. 48. P. 233-244.
- Spanner D.C.* Biological systems and the principle of minimum entropy production // *Nature.* 1953. V. 172. N 4387. P. 1094-1095.

- Spear H.S. Glude J.B.* Effects of the environment and heredity on the growth of *Mya arenaria* // Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. U. S. 1957. V. 57. P. 279-292.
- Spight T.M.* Sizes of populations of a marine snail // Ecology. 1974. V. 55. P. 712-729.
- Spight T.M., Birkeland C., Lyons A.* Life histories of large and small murexes (Prosobranchia: Muricidae) // Mar. Biol. 1974. V. 24. P. 229-242.
- Sprung M.* Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). III. Respiration // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1984. V. 18. P. 171-178.
- Sprung M., Widdows J.* Rate of heat dissipation by gametes and larval stages of *Mytilus edulis* // Mar. Biol. 1986. V. 91. P. 41-45.
- Strathmann M.F.* Phylum Mollusca, Class Bivalvia // Reproduction and Development of Marine Invertebrates of the Northern Pacific Coast. Seattle: Univ. Washington Press, 1987. P. 309-353.
- Stupfel M., Davergne M., Peramon A., Lemercerre C., Gourlet V.* Rythmes ultradiens respiratoires de quatre petits vertébrés // C. R. Acad. Sci. D. 1979. V. 289. N 9. P. 675-678.
- Surber T.* Identification of the glochidia of freshwater mussels // Bur. Fish. 1912. Doc. N 771. P. 1-10.
- Swan E.F.* Growth indices of the clam *Mya arenaria*. // Ecology. 1952. V. 33. P. 365-374.
- Swan E.F.* Growth, autonomy, and regeneration // Physiol. of Echinodermata. N.Y.-L.-Sydney: John Wiley and Sons, 1966. P. 397-434.
- Swift D.R.* The annual growth-rate cycle in brown trout (*Salmo trutta* Linn.) and its cause // J. Exper. Biol. 1961. V. 38. N 3. P. 595-604.
- Sztencel I., Lach A.* On the convergence of the comprehensive (Richards) growth function to the Gompertz function // Acta Physiol. Plant. 1980. V. 2. N 4. P. 319-321.
- Takada Y.* The migration and growth of *Littorina brevicula* on a boulder shore in Amakusa, Japan // Proc. of the third internat. symp. on littorinid biol. 1992. P. 277-279.

- Takada Y.* Variation of growth rate with tidal level in the gastropod *Monodonta labio* on a boulder shore // *Mar. Ecol. Prog.* 1995. Ser. 117. P. 103–110.
- Takada Y.* Dimorphic migration, growth, and fecundity in a seasonally split population of *Littorina brevicula* (Mollusca: Gastropoda) on a boulder shore // *Popul. Ecol.* 2003. V. 45. P. 141–148.
- Talbot F.B.* Basal metabolism of children // *Physiol. Rev.* 1925. V. 5. P. 477-517.
- Taylor C.C.* Growth equations with metabolic parameters // *J. Conseil.* 1962. V. 27. N 3. P. 366-370.
- Teissier G.* Les lois quantitatives de la croissance. P.: Hermann, 1937. 47 p.
- Theisen B.F.* Growth and mortality of culture mussels in the Danish Wadden Sea // *Medd. Danm. fisk.-og havundersog.* 1967-1969. Bd. 6. H. 1-4. S. 47-48.
- Thompson R.J., Bayne B.L.* Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. // *J. Exp. Mar. Biol.* 1972. V. 9. № 1. P. 111–124.
- Thompson D'Arcy W.* On growth and form. Cambridge: Univ. Press, 1942. 1116 p.
- Ursin E.* On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation // *Medd. Danm. fisk.-og. havundersog.*, N. S. 1963. Bd. 4. H. 1. S. 1-16.
- Ursin E.* Principles of growth in fishes // *Fish physiology. Adaptiveness in Teleosts.* L.: Acad. Press, 1979. P. 63-87.
- Vahl O.* Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* of different sizes // *Ophelia.* 1973. V. 12. № 1-2. P. 45-52.
- Van Rysselberghe P.* Towards a biological thermodynamics // *Scientia.* 1948. V. 83. N 43. P. 60-63.
- Vleck C.M., Vleck D.* Metabolism and energetics of avian embryos // *J. Exp. Zool.* 1987. Suppl. 1. P. 111-125.
- Walford L.A.* A new graphic method of description the growth of animals // *Biol. Bull.* 1946. V. 90. No 2. P. 141-147.
- Wallace J.C.* Observation on the relationship between the food consumption and metabolic rate of *Blennius pholis* L. // *Comp. Biochem. Physiol. A.* 1973. V. 45. № 2. P. 293-306.

- Wasilewski W.* Morphologische Untersuchungen über *Clethrionomis glareolus glareolus* Schreb // Ann. UMCS. Lublin. Sec. C, 1952. Bd. 7. H. 3. S. 119-211.
- Way C.M., Wissing T.* Seasonal variability in the respiration of the freshwater clams. *Pisidium variabilc* (Prime) and *P. compressum* (Prime) (Bivalvia: Pisidiidae) // Comp. Biochem. Physiol. 1984. V. 78A. P. 453-457.
- Weatherley A.H.* Growth and ecology of fish populations. L.-N.Y.: 1972. 293 p.
- White C.C., Brisbin L.I.* Estimation and comparison of parameters in stochastic growth models for barn owls // Growth. 1980. V. 44. N 2. P. 77-111.
- White C.R., Phillips N.R., Seymour R.S.* The scaling and temperature dependence of vertebrate metabolism // Biol. Letters. 2006. V. 2. P. 125-127
- Wieser W., Forstner H.* Effects of temperature and size on the routine rate of oxygen consumption and on the relative scope for activity in larval cyprinids // J. Comp. Physiol. 1986. V. B156. N 6. P. 791-796.
- Wilbur K.M., Owen G.* Growth // Physiol. of mollusca. 1964. V. 1. P. 211-242.
- Wilcox J.R., Jeffries H.P.* Growth of the sand shrimp, *Crangon septemspinosus*, in Rhode Island // Chesapeake Sci. 1973. V. 14. N 3. P. 201-205.
- Wills I.A.* The respiratory rate of developing amphibian with special reference to sex differentiation // J. Exp. Zool. 1936. V. 73. N 3. P. 481-510.
- Wilson K.M.T., Andrews A.H., Brown A.L., Cordes E.E.* Axial rod growth and age estimation of the sea pen, *Halipteris willemoesi* // Hydrobiologia. 2002. V. 471. P. 133-142.
- Wohlschlag D.E.* An Antarctic fish with unusually low metabolism // Ecology. 1963. V. 44. P. 557-564.
- Wood A.* The effect of temperature on the growth and respiration of fish embryos (*Salmo fario*) // J. Exp. Biol. 1932. V. 9. N 3. P. 271-276.
- Yamaguchi M.* Estimating growth parameters from growth rate data: problems with marine sedentary invertebrates // Oecologia. 1975. V. 20. P. 321-332.
- Yamaguchi M.* Shell growth and mortality rates in the coral reef gastropod *Cerithium nodulosum* in Pago Bay, Guam, Mariana Islands // Mar. Biol. 1977. V. 44. P.

249-263.

- Young M., Williams J.* The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in Scotland. I. Field studies // Arch. Hydrobiol. 1984 a. V. 99. P. 405-422.
- Young M., Williams J.* The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in Scotland. II. Laboratory studies // Arch. Hydrobiol. 1984 b. V. 100. P. 29-43.
- Zeuthen E.* Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the marine micro-fauna // C. r. Trav. Lab. Carlsberg. (Sér. chim.). 1947. V. 26. P. 17-161.
- Zeuthen E.* Oxygen consumption during mitosis, experiment on fertilized eggs of marine animals // Amer. Natur. 1949. V. 83. P. 303-318.
- Zeuthen E.* Metabolic respiratory rhythms in single eggs of *Psammechinus niliaris* and of *Ciona intestinalis* // Biol. Bull. 1955. V. 108. N 3. P. 366-385.
- Zeuthen E.* Cyclic in oxygen consumption in cleaving eggs // Exp. Cell Res. 1960. V. 19. N 1. P. 1-16.
- Zollikofer C., De León V.* Cranial growth models: heterochrony, heterotopy, and the kinematics of ontogeny // Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives. Netherlands: Springer, 2006. P. 89-111.
- Zotin A.I.* Thermodynamic aspects of developmental biology. Basel: Karger, 1972. 159 p.
- Zotin A.I.* Thermodynamics and growth of organisms in ecosystems // Canad. Bull. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 213. P. 27-37.
- Zotin A.I., Zotina R.S.* Thermodynamic aspects of developmental biology // J. Theor. Biol. 1967. V. 17. N 1. P. 57-75.
- Zotina R.S., Zotin A.I.* Towards a phenomenological theory of growth // J. Theor. Biol. 1972. V. 35. N 2. P. 213-225.