

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ  
(БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ)

УДК 57.017.73:57.034:57.036:591.3:594.381.5

ЭНДОГЕННЫЕ БИОРИТМЫ ИНТЕНСИВНОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ  
КИСЛОРОДА В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ  
*PLANORBARIUS CORNEUS* (PLANORBIDAE, GASTROPODA)

© 2020 г. А. А. Зотин\*

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

\*e-mail: aazotin@mail.ru

Поступила в редакцию 24.01.2020 г.

После доработки 20.03.2020 г.

Принята к публикации 24.03.2020 г.

Два эндогенных биоритма интенсивности потребления кислорода с периодами 10.8 и 4.7 нед. выявлено в позднем постларвальном онтогенезе пресноводных брюхоногих моллюсков *Planorbarius corneus* с помощью сингулярного спектрального анализа. Локальные экстремумы обоих биоритмов у разных особей приходятся на одни и те же возраста, а их периоды приблизительно одинаковы у всех исследованных животных и остаются неизменными на протяжении индивидуального развития. Оба биоритма затухающие и имеют сходную амплитуду, которая уменьшается от примерно 1.1 мкл  $O_2$ /(ч г) в возрасте до 20 нед. до 0.26 мкл  $O_2$ /(ч г) к моменту гибели. Таким образом, выявлены новые, не описанные ранее эндогенные биоритмы, связанные со скоростью метаболизма.

**Ключевые слова:** интенсивность потребления кислорода, онтогенез, биоритмы, брюхоногие моллюски, *Gastropoda*, *Planorbarius corneus*

DOI: 10.31857/S0475145020040096

## ВВЕДЕНИЕ

Энергетический обмен, как и большинство процессов, происходящих в онтогенезе животных, обладает определенными ритмами. Подобные ритмы составляют основу жизнедеятельности организмов, являются скорее правилом, чем исключением, и, по-видимому, тесно связаны с механизмами регуляции биологических процессов посредством изменения длительности периодов и амплитуды колебаний (Мина, Клевезаль, 1976; Браун, 1977; Бродский, Нечаева, 1988; Зотин А.И., 1988). Данные о ритмах энергетического обмена суммированы в монографии А.И. Зотина (1988).

Наиболее многочисленны сведения по циркадным и сезонным колебаниям основного и стандартного обмена (Строганов, 1962; Беркович, 1964; Dmi'el, 1969; Dawson, Hudson, 1970; Brett, 1972; Chiba et al., 1973; Palmer, 1974; Kinnear, Shield, 1975; Bennett, Dawson, 1976; McCormick, 1981; Пантелеев, 1983; Way, Wissing, 1984; Ляшенко, Харченко, 1989). Циркадные и сезонные ритмы интенсивности потребления кислорода, скорее всего, определяются внешними причинами и приспособлением организмов к специфическим условиям существования жизни на Земле.

Животные, однако, имеют и строго эндогенные ритмы дыхания. Наиболее известны эндо-

генные ритмы энергетического обмена, связанные с линьками у членистоногих и ряда других животных (Клейменов, 1997). Эндогенные ритмы потребления кислорода с периодом 0.5–3.0 ч были установлены у ряда живых объектов. Например, у дробящихся яйцеклеток (Zeuthen, 1960; Зотин А.И., 1966), в делящихся синхронизированных культурах амёб (Edwards, Lloyd, 1978), у взрослых ракообразных (Brown et al., 1954; Palmer, 1974), млекопитающих (Kayser, Hildwein, 1974; Stupfel et al., 1979) и человека (Horne, Whitehead, 1976).

Ранее нами были выявлены эндогенные биоритмы интенсивности потребления кислорода в позднем постларвальном онтогенезе у пресноводных брюхоногих моллюсков *Lymnaea stagnalis* (Lymnaeidae) (Зотин А.А., Клейменов, 2013).

Данная работа посвящена анализу эндогенных биоритмов интенсивности энергетического обмена в позднем постларвальном онтогенезе другого вида брюхоногих моллюсков – *Planorbarius corneus*, принадлежащих к другому семейству Planorbidae.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Моллюсков *P. corneus* L. (*Gastropoda*, *Planorbidae*) получали путем разведения в лабораторных условиях. Вылупившихся 30.09.2016 г. моллюсков

содержали в стандартных условиях: в отстоянной (не менее 2 сут) водопроводной воде в термостате при постоянной температуре 20°C поодиночке в пластиковых стаканах объемом 50 мл. Корм (лист одуванчика *Taraxacum officinale* Wigg) добавляли в избытке, то есть в таком количестве, которое моллюск не успевал потребить до замены корма на свежую порцию.

Скорость потребления кислорода измеряли с помощью оксиметра Orion Star A223 RDO/DO portable meter (“Thermo Fisher Scientific”, USA), как это описано в предыдущей статье (Зотин А.А., Кирик, 2017). Животных помещали в закрытые сосуды и инкубировали в течение 3 ч. Измерения количества кислорода в воде проводили до и после инкубации. Скорость потребления кислорода  $P$  за единицу времени  $t$  определяли по формуле:

$$P = ((a_0 - a_1) - (c_0 - c_1))/t,$$

где  $a_0$  и  $a_1$  — количество кислорода в воде до и после инкубации моллюсков соответственно;  $c_0$  и  $c_1$  — аналогичные значения в контрольных сосудах (только с водой без животных).

Для всех животных измерение скорости потребления кислорода проводили в один и тот же день в произвольном порядке с интервалом между измерениями, не превышающим 2 ч. Измерения проводили 2 раза в неделю (по понедельникам и четвергам), начиная с 3 нед. после вылупления вплоть до естественной гибели животных. После чего животных помещали в свежую воду со свежей порцией корма.

Всего исследовано 9 животных.

Общую массу тела моллюсков определяли на весах Scout Pro (Швейцария) с точностью 1 мг. Интенсивность потребления кислорода рассчитывали путем деления величины скорости потребления кислорода одной особью на массу этой особи.

Анализ полученных данных проводили с использованием метода сингулярного спектрального анализа с помощью программы “Гусеница” (версия 3.40, разработана компанией GistaT Group, Россия). Каждый временной ряд разлагали на компоненты в соответствии с формулой (Главные..., 1997; Крынев, Лукин, 2010):

$$F(t) = T(t) + \Sigma W(t) + N(t), \quad (1)$$

где  $F(t)$  — общая временная зависимость исследуемого параметра;  $T(t)$  — основной тренд (общее направление изменения исследуемого параметра);  $W(t)$  — одна или несколько волновых компонент, связанных с закономерным изменением параметра;  $N(t)$  — “шумовая” компонента, связанная со случайными вариациями, вызванными неточностью измерений, флуктуациями параметра и т.д.

Следует отметить, что программа “Гусеница”, использованная для вычленения основного тренда и биоритмов, работает только с временными рядами, то есть с рядами, в которых последовательные интервалы между измерениями времени постоянны. Поскольку измерения проводили с неравными временными интервалами, чередуя три и четыре сут, построение временного ряда на основе первичных данных оказалось невозможным. Поэтому первичные данные для каждого моллюска сглаживали с помощью кубических сплайнов с использованием программы Matlab (версия 7.3.0.267, разработана компанией The MathWorks, Inc., США). При этом мощность сглаживания выбирали по умолчанию (опция “Default”). На основании проведенного сглаживания с помощью той же программы строили временной ряд с интервалом 0.5 нед. Одновременно при этом достигалось частичное удаление случайных шумов. Построение временного ряда программным способом на основе сглаженной кривой дает вполне приемлемые результаты, если учесть, что ошибка, которую дает использованный программный метод, сопоставима с ошибкой измерения скорости потребления кислорода. Относительная ошибка, получаемая при смещении времени измерения в связи с построением временного ряда, не зависит от возраста моллюска, примерно равна относительной ошибке измерения скорости потребления кислорода и равна 2% (Thermo..., 2020). Исследование величины шумовых колебаний не входило в задачу работы.

При применении программы была выбрана опция “без центрирования”. Выбор опции “длина гусеницы” (“длина окна”) осуществляли следующим образом. Длину окна варьировали от 4 до 28 (половина количества измерений для моллюска с наименьшей продолжительностью жизни) и выбирали вариант, для которого основной тренд и ритмы разделялись наиболее отчетливо. В результате была выбрана длина окна равная 22.

Анализ основного тренда и волновых компонент проводили для каждой особи *P. corneus* индивидуально.

Период колебаний вычисляли как удвоенную разницу между значениями возрастов текущего и следующего локальных экстремумов. Амплитуду колебаний вычисляли как половину разницы между значениями интенсивности потребления кислорода в текущем локальном максимуме и следующем локальном минимуме.

“Шумовой” составляющей, связанной со случайными колебаниями измеренных параметров, считали ритмы с периодом меньше, чем промежуток между измерениями, умноженный на 4, то есть 2 нед.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Наличие биоритмов, сопровождающих основной тренд становится очевидным уже при анализе кинетики интенсивности потребления кислорода в индивидуальном развитии *P. corneus* (рис. 1а).

Более подробный анализ с помощью сингулярного спектрального анализа показывает, что изменение интенсивности обмена для каждой особи может быть разложено на следующие составляющие: основной тренд, закономерные волновые составляющие и “шумовая” составляющая.

В качестве примера на рис. 1 приведено разложение на составляющие зависимости интенсивности потребления кислорода от возраста у одного из моллюсков.

Для всех исследованных особей основной тренд показывает постепенное снижение интенсивности потребления кислорода (рис. 1а). Изменение интенсивности обмена связано с основным трендом в наибольшей степени ( $92.3 \pm 1.9\%$ ).

Закономерные периодические изменения представлены двумя биоритмами (рис. 1б, 1в) со средними значениями периодов  $10.8 \pm 1.1$  и  $4.7 \pm 0.4$  нед. ( $n = 9$ ). Вклады биоритмов в изменчивость интенсивности обмена составляют  $4.0 \pm 1.1$  и  $3.5 \pm 2.1\%$  соответственно.

Изменение периодов и амплитуд биоритмов в онтогенезе каждой особи представлены в табл. 1. При анализе данных выявляется ряд закономерностей.

1. Для всех биоритмов колебания у разных моллюсков происходят синхронно, т.е. локальные экстремумы приходятся приблизительно на одни и те же возраста.

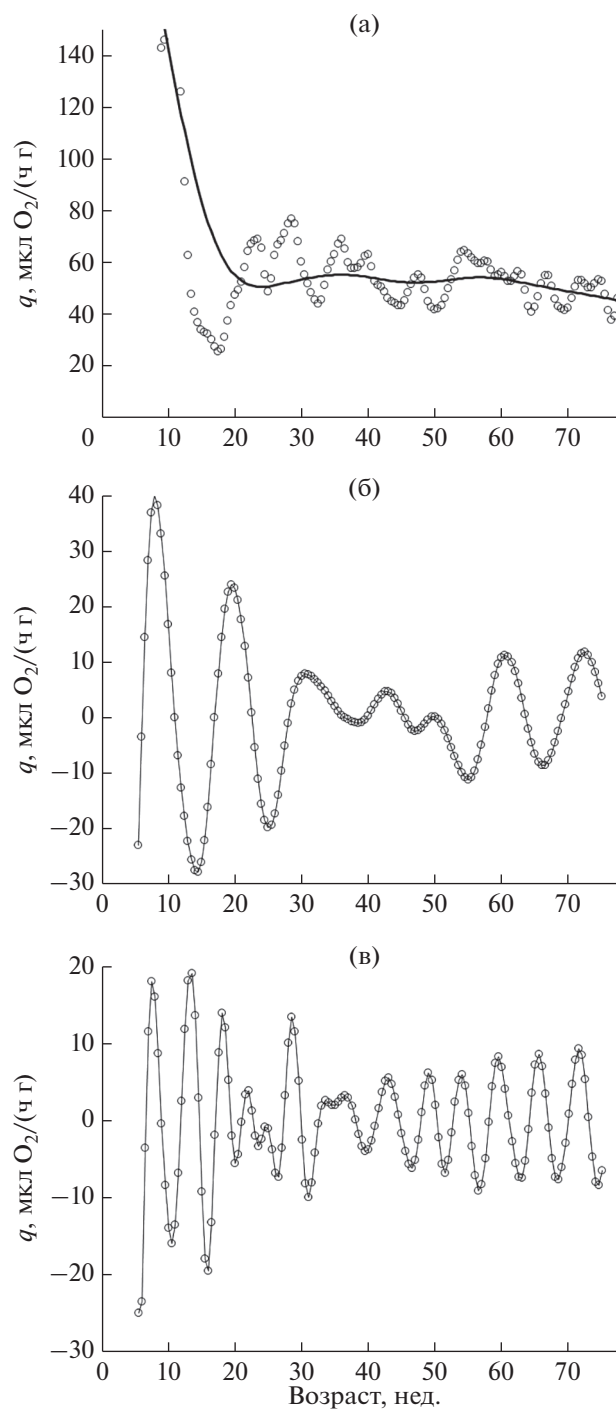
2. Периоды биоритмов на протяжении онтогенеза одной и той же особи остаются приблизительно постоянными.

3. Все биоритмы затухающие. Причем, наибольшая амплитуда колебаний приходится на первые 20 нед. развития. В дальнейшем она уменьшается, и в пределах чувствительности использованного метода ее можно считать постоянной вплоть до гибели животных.

4. Различия средних значений амплитуд для биоритмов с разными периодами не достоверны. Для моллюсков в возрасте до 20 нед. амплитуда в среднем равна  $1.1 \pm 0.3$ , для моллюсков в возрасте более 20 нед. —  $0.26 \pm 0.07$  мкл  $O_2/(ч г)$ .

## ОБСУЖДЕНИЕ

В предыдущей статье (Зотин А.А., 2019) было проведено исследование основного тренда изменения интенсивности потребления кислорода у *P. corneus*. Было показано, что после вылупления наблюдается постепенное нарастание интенсивности энергетического обмена и к 3–8 нед.



**Рис. 1.** Разложение временного ряда интенсивности потребления кислорода (особь № 8). а — изменение интенсивности потребления кислорода: кружки — исходный временной ряд, линия — основной тренд; б — низкочастотная волновая составляющая (период около 10.8 нед.); в — высокочастотная волновая составляющая (период около 4.7 нед.).

постларвального развития у *P. corneus* достигается максимум. Затем наблюдается тенденция к непрерывному снижению интенсивности потребле-

**Таблица 1.** Изменение индивидуальных параметров биоритмов интенсивности потребления кислорода в онтогенезе *P. corneus*

№ моллюска	Параметр	$P_{cp}$ $\Delta A$	Диапазон возрастов, нед.					
			1–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120
Низкочастотный биоритм								
1	$P$	$9.8 \pm 0.4$	9.3	9.0	10.4	9.7	9.5	10.7
	$A$	0.55–0.35	0.55	0.34	0.33	0.18	0.31	0.35
2	$P$	$13.0 \pm 2.6$	13.0					
	$A$	0.60	0.60					
3	$P$	$10.7 \pm 0.6$	9.5	11.0	11.0	11.0		
	$A$	0.55–0.16	0.55	0.11	0.19	0.16		
4	$P$	$9.5 \pm 1.4$	12.5	10.0	7.7	9.0		
	$A$	2.09–0.16	2.09	0.13	0.19	0.16		
5	$P$	$11.8 \pm 1.1$	13.0	13.3	10.5	11.7		
	$A$	2.14–0.09	2.14	0.30	0.14	0.09		
6	$P$	$10.4 \pm 1.9$	10.3	11.0				
	$A$	1.77–0.78	1.77	0.78				
7	$P$	$13.6 \pm 0.4$	13.0	13.0	15.0	14.0		
	$A$	1.18–0.10	1.18	0.56	0.57	0.10		
8	$P$	$11.0 \pm 0.6$	11.3	12.0	10.0	11.0		
	$A$	1.56–0.46	1.56	0.56	0.18	0.46		
9	$P$	$11.1 \pm 1.5$	11.0	13.0	9.3			
	$A$	1.14–0.32	1.14	0.71	0.32			
Высокочастотный биоритм								
1	$P$	$4.8 \pm 0.2$	4.7	6.0	4.6	4.8	4.3	4.4
	$A$	0.61–0.35	0.61	0.47	0.35	0.17	0.17	0.35
2	$P$	$4.5 \pm 0.3$	4.4	5.0				
	$A$	1.49–0.18	1.49	0.18				
3	$P$	$4.7 \pm 0.3$	5.0	4.4	5.1	4.3		
	$A$	1.63–0.18	1.63	0.42	0.26	0.18		
4	$P$	$5.1 \pm 0.2$	5.0	5.0	5.8	4.7		
	$A$	1.41–0.09	1.41	0.31	0.26	0.09		
5	$P$	$5.0 \pm 0.3$	4.5	5.5	5.1	4.9		
	$A$	0.68–0.21	0.68	0.37	0.17	0.21		
6	$P$	$5.0 \pm 0.3$	5.2	5.3				
	$A$	0.47–0.39	0.47	0.39				
7	$P$	$4.7 \pm 0.2$	4.7	4.8	5.2	4.4		
	$A$	0.76–0.13	0.76	0.27	0.12	0.13		
8	$P$	$5.3 \pm 0.2$	5.0	5.0	5.5	5.8		
	$A$	0.74–0.33	0.74	0.28	0.38	0.33		
9	$P$	$3.8 \pm 0.2$	3.8	3.5	4.1			
	$A$	0.58–0.16	0.58	0.15	0.16			

Примечания.  $P$ , нед. – период;  $P_{cp}$ , нед. – среднее значение периода для особи;  $A$  мкл  $O_2$ /(ч · г) – амплитуда;  $\Delta A$  – диапазон амплитуд. Пустая ячейка – моллюск к этому возрасту погиб.

ния кислорода вплоть до гибели моллюсков. Постоянное снижение интенсивности энергетического обмена характерно для взрослых животных (Зотин А.А., 2006, 2009, 2010).

В данной работе показано, что основная тенденция сопровождается закономерными колебательными процессами. Насколько такие ритмические процессы закономерны для разных видов животных остается неясным в связи с немногочисленностью работ, в которых выявлены эндогенные, не зависящие от среды ритмы энергетического обмена. Немногочисленность работ, по-видимому, объясняется, во-первых, трудоемкостью подобных исследований, во-вторых, отсутствием до недавнего времени компьютерных программ, позволяющих выявить и проанализировать биоритмы, в-третьих, невысокой точностью измерений, приводящих к тому, что случайный разброс чаще всего маскирует закономерные колебания.

Применение сглаживания кубическими сплайнами и сингулярного спектрального анализа позволяет выявить закономерные ритмические изменения интенсивности энергетического обмена. Эти колебания, по всей вероятности, не связаны с какими-либо периодическими изменениями во внешней среде, т.е. являются эндогенными биоритмами по следующему соображению:

– колебания интенсивности потребления кислорода наблюдаются в индивидуальном развитии моллюсков при более или менее постоянных условиях среды;

– периоды колебаний не совпадают с периодами каких-либо известных природных ритмических процессов.

Биологическое значение биоритмов для функционирования живых систем, по мнению многих авторов, связано с возможностью на их основе осуществлять регуляцию биологических процессов (Мина, Клевезаль, 1976; Бродский, Нечаева, 1988 и др.).

Причины колебаний не ясны. Мы полагаем, что обнаруженные колебания могут получить наиболее адекватное объяснение с позиций термодинамики необратимых процессов, которая рассматривает организмы как диссипативные структуры, т.е. определенным образом организованные стабильные структуры, характерной особенностью которых является повышенная по сравнению с окружающей средой диссипация энергии (Пригожин, 1960; Prigogine, Nicolis, 1967; Prigogine, 1972; Васильев, 1976; Зотин А.И., 1976; Лампрехт, 1976).

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; Шахпаронов, Павленко, 1988).

В онтогенезе животных выделяют два вида стационарных состояний: текущее, в котором организм находится в настоящее время, и конечное, к которому организм стремится на протяжении всей жизни. Первое стационарное состояние можно связать с понятием “гомеостаз”, второе – с понятием “гомеорез” (Зотин А.И., 1988).

Таким образом, наличие двух ритмов интенсивности потребления кислорода находится в полном соответствии с выводами термодинамики нелинейных систем (Малек-Мансур и др., 1980) и свидетельствует в пользу гипотезы об эндогенной природе наблюдаемых биоритмов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Выполнено в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН 2020 года.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных в экспериментах и условия ухода за ними были соблюдены.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

#### ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

Работа полностью выполнена одним автором А.А. Зотиным.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беркович Е.М.* Энергетический обмен в норме и патологии. М.: Медицина, 1964. 333 с.
- Браун Ф.* Биологические ритмы // Сравнительная физиология животных. Т. 2. М.: Мир, 1977. С. 210–260.
- Бродский В.Я., Нечаева Н.В.* Ритмы синтеза белка. М.: Наука, 1988. 240 с.
- Васильев В.А.* Стационарные диссипативные структуры // Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976. С. 186–198.
- Главные компоненты временных рядов: метод “Гусеница” / Под ред. Данилова Д.П., Жиглявского А.А. СПб: Изд-во СГПБУ, 1997. 308 с.
- Зотин А.А.* Уравнения, описывающие изменение массы и интенсивности дыхания в постэмбриональный период развития животных // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 4. С. 404–413.
- Зотин А.А.* Закономерности роста и энергетического обмена в онтогенезе моллюсков: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИБР РАН, 2009. 30 с.

- Зотин А.А. Энергетический обмен в индивидуальном развитии *Lymnaea stagnalis* (Lymnaeidae, Gastropoda). III. Поздний постличиночный онтогенез // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 6. С. 695–703.
- Зотин А.А. Энергетический обмен в постличиночном онтогенезе *Planorbarius corneus* (Planorbidae, Gastropoda) // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 5. С. 306–311.
- Зотин А.А., Кирик Е.Ф. Скорость потребления кислорода в зародышевом развитии роговой катушки *Planorbarius corneus* (Gastropoda) // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 4. С. 295–300.
- Зотин А.А., Клейменов С.Ю. Эндогенные биоритмы интенсивности потребления кислорода в индивидуальном развитии *Lymnaea stagnalis* (Lymnaeidae, Gastropoda) // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 6. С. 653–660.
- Зотин А.И. Изменение скорости продукции энтропии во время эмбрионального развития и роста // Биофизика. 1966. Т. 11. № 3. С. 554–557.
- Зотин А.И. Диссипативные структуры и  $\Psi_u$ -функции // Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976. С. 203–205.
- Зотин А.И. Термодинамическая основа реакции организмов на внешние и внутренние факторы. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Клейменов С.Ю. Энергетический обмен растущих личинок сверчка *Acheta domestica* L. по данным непрямой и прямой калориметрии // ДАН. 1997. Т. 353. № 5. С. 690–692.
- Крянев А.В., Лукин Г.В. Метрический анализ и обработка данных. М.: Физматлит, 2010. 279 с.
- Лампрехт И. Диссипативные структуры в физике, химии и биологии // Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976. С. 175–186.
- Ляшенко А.В., Харченко Т.А. Годовая динамика энергетического обмена у дрейссены // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 3. С. 31–38.
- Малек-Мансур М., Николис Г., Пригожин И. Неравновесные фазовые переходы в химических системах // Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: Наука, 1980. С. 59–83.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Пантелеев П.А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М.: Наука, 1983. 271 с.
- Пригожин И. Введение в термодинамику необратимых процессов. М.: ИЛ, 1960. 127 с.
- Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1962. 444 с.
- Шахпаронов М.И., Павленко А.А. Неравновесная термодинамика и теория периодических процессов в макросистемах. II. Химическое колебания вблизи состояния термодинамического равновесия // Журн. физ. химии. 1988. Т. 62. № 8. С. 2275–2278.
- Bennett A.F., Dawson W.R. Metabolism // Biology of Reptilia. N.Y.: Acad. Press, 1976. V. 5. P. 121–223.
- 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.
- 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. № 3. P. 477–505.
- Chiba Y., Cutkomp L.K., Halberg F. Circadian oxygen consumption rhythm of the flour beetle, *Tribolium confusum* // J. Insect. Physiol. 1973. V. 19. № 11. P. 2163–2172.
- Dawson W.R., Hudson J.W. Birds // Comp. Physiol. of Thermoregulation. N.Y.: Acad. Press, 1970. V. 1. P. 224–310.
- Dmi'el R. Circadian rhythm of oxygen consumption in snake embryos // Life Sci. 1969. V. 8. № 24. P. 1333–1341.
- 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.
- Horne Y.A., Whitehead M. Ultradian and other rhythms in human respiration rate // Experientia. 1976. V. 32. № 9. P. 1165–1167.
- 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. № 1. P. 1–23.
- Kinnear A., Shield J.W. Metabolism and temperature regulation in marsupials // Comp. Biochem. Physiol. 1975. V. A52. № 1. P. 235–245.
- McCormick S.A. Oxygen consumption and torpor in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogallus medius*): rethinking prosimian metabolism // Comp. Biochem. Physiol. 1981. V. A68. № 4. P. 605–610.
- Nicolis G. Fluctuations around non-equilibrium states in open non-linear systems // J. Stat. Phys. 1972. V. 6. № 2/3. P. 195–222.
- Palmer J.D. Biological Clocks in Marine Organisms. N.Y.: Wiley, 1974. 173 p.
- Prigogine I. La thermodynamique de la vie // La Recherche. 1972. V. 3. № 24. P. 547–562.
- Prigogine I., Nicolis G. On symmetry-breaking instabilities in dissipative systems // J. Chem. Phys. 1967. V. 46. № 9. P. 3542–3549.
- Stupfel M., Davergne M., Peramon A., Lemercerie C., Gourlet V. Rythmes ultradiens respiratoires de quatre petits vertébrés // C. R. Acad. Sci. D. 1979. V. 289. № 9. P. 675–678.
- Thermo Scientific™ Orion Star™ A223 Dissolved Oxygen Portable Meter. 2020. <https://www.fishersci.com/shop/products/orion-star-a223-dissolved-oxygen-portable-meter/p-4529337>.
- Way C.M., Wissing T. Seasonal variability in the respiration of the freshwater clams. *Pisidium variabile* (Prime) and *P. compressum* (Prime) (Bivalvia: Pisidiidae) // Comp. Biochem. Physiol. 1984. V. 78A. P. 453–457.
- Zeuthen E. Cyclic in oxygen consumption in cleaving eggs // Exp. Cell Res. 1960. V. 19. № 1. P. 1–16.

## Endogenous Biorhythms of Mass Specific Rate of Oxygen Consumption in Individual Development of *Planorbarius corneus* (Planorbidae, Gastropoda)

A. A. Zotin\*

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

*\*e-mail: aazotin@mail.ru*

Two endogenous biorhythms of mass specific rate of oxygen consumption with periods of 10.8 and 4.7 weeks were detected in the late postlarval ontogenesis of freshwater gastropod mollusks *Planorbarius corneus* using a singular spectral analysis. The local extreme points of both biorhythms in different individuals fall at the same ages. Periods of both biorhythms are approximately the same in all the animals studied and remain unchanged throughout the individual development. Both biorhythms are fading and have a similar amplitude, which decreases from about 1.1  $\mu\text{L O}_2/(\text{h g})$  up to 20 weeks to 0.26  $\mu\text{L O}_2/(\text{h g})$  at the time of death. Thus, new, not previously described endogenous biorhythms associated with metabolic rate have been identified.

*Keywords:* oxygen consumption rate, ontogenesis, biorhythms, gastropods, Gastropoda, *Planorbarius corneus*