

Сравнительное исследование кардиореспираторной функции ушастых и настоящих тюленей в цикле сон-бодрствование

Кибальников Антон Сергеевич

На правах рукописи

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КАРДИОРЕСПИРАТОРНОЙ ФУНКЦИИ УШАСТЫХ И НАСТОЯЩИХ ТЮЛЕНЕЙ В ЦИКЛЕ СОН-БОДРСТВОВАНИЕ

Специальность 03.03.01 - физиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Астрахань

2011

Работа выполнена на кафедре физиологии человека и животных факультета биологических наук Южного федерального университета, г. Ростов-на-Дону

Научный руководитель:

доктор биологических наук **Вербицкий Евгений Васильевич**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник **Ковальзон Владимир Матвеевич**

доктор биологических наук, доцент **Фельдман Бронислав Владимирович**

Ведущая организация: Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Защита состоится « 24 » декабря 2011 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.009.01 при Астраханском государственном университете г. Астрахань, пл. Шаумяна, 1. Естественный институт АГУ.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Астраханского государственного университета г. Астрахань, пл. Шаумяна, 1

Автореферат разослан « » 2011 г.



Ученый секретарь

диссертационного совета,

доктор биологических наук Ю. В. Нестеров

общая характеристика работы

Актуальность исследования. Представления о физиологии кардиореспираторной функции тюленей чрезвычайно важны для понимания процессов, за счет которых морские млекопитающие, дышащие воздухом, сумели приспособиться к жизнедеятельности в водной среде обширных пространств морей и океанов. Благодаря усилиям специалистов разных стран в настоящее время многое известно про глубины, которых достигают тюлени при нырянии (de Kleer, 1975; Галанцев, 1978; Connor et al., 2006; Матишов и др., 2010) и про механизмы, благодаря которым эти формы жизнедеятельности достигаются (Ridgway et al., 1975; Castellini et al., 1998), о рационе и процессе их питания (Крушинская, Лисицина, 1983), про физиологию их онтогенеза (Castellini, 1994; Lapiere et al., 2004 и др.), а также об особенностях реализации процессов высшей нервной деятельности (Лямин, 1986; Лямин, Мухаметов, 1998; Mukhametov et al., 1985; Масс, Супин, 2003 и др.).

Гораздо меньше известно об организации цикла сон-бодрствование тюленей, а также о том, как в динамике этого цикла реализуются сердечнососудистая и дыхательная функции (Shadwick, Gosline, 1994; Zenteno-Savin, Castellini, 1998). Основная причина указанного недостатка информации кроется в том, что далеко не все понятно, какие имеются, в чем заключаются и с чем связаны различия в организации взаимовлияний и переходов между сном и бодрствованием в разных таксономических группах тюленей. В то же время не вызывает сомнений, что реализация физиологических функций их организма отличается широчайшим разнообразием, поскольку условия обитания морских млекопитающих чрезвычайно разнообразны и охватывает большую часть морей мирового океана (Encyclopedia of Marine Mammals, 2008).

Здесь уместно подчеркнуть хорошо известные факты о том, что млекопитающим, ведущим наземный образ жизни, свойственно постепенное снижение тонуса скелетной мускулатуры в медленном сне и, особенно, во время его парадоксальной фазы вплоть до атонии, но с сохранением автоматизма регуляции кардиореспираторной функции (Коган и др. 1971; Фельдман, 1974; Вейн и др., 1985; Jouvet, 1992; Ковальзон, 1993, 2011; Вербицкий, 2003; Siegel, 2005). Именно поэтому оценке тонуса мускулатуры уделяется важная роль при дифференциации фаз сна наземных млекопитающих, включая человека (Rechtschaffen, Kales, 2002).

В отличие от наземных, морские млекопитающие, в частности, тюлени во время пребывания в воде не могут позволить себе полной обездвиженности без риска асфиксии (Мухаметов, Супин, 1982; Houck, Jefferson, 1999). В современной литературе имеются сведения о различных механизмах, которые реализуют эти животные в зависимости от того, где они находятся: на твердом субстрате (суша, лед), в водной среде, или на ее поверхности (Castellini et al., 1994; Лямин, 1994, 1998 и др.). Разнообразие условий, в которых проживают различные группы морских млекопитающих, определяет значительный интерес к исследованию физиологии кардиореспираторной функции представителей разных таксономических групп тюленей во время чередования фаз сна, а также в периоды поддержания бодрствования. Традиционно исследования морских млекопитающих проводятся в условиях неволи при моделировании естественных условий обитания животных (Галанцев, 1978; Лямин, 1986; Лямин, Мухаметов, 1998; Войнов, 2010 и др.).

Целью настоящей работы являлось сравнительное изучение кардиореспираторной функции в динамике цикла сон-бодрствование двух семейств тюленей – ушастых (*Otariidae*) и настоящих (*Phocidae*) на примере северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) и гренландских тюленей (*Pagophilus groenlandicus*), при вольерном содержании животных в условиях неволи.

Задачи, которые решались для достижения поставленной цели:

1. Провести анализ поведения и контроля электрофизиологических показателей активности центральной нервной системы ушастых и настоящих тюленей с дифференциацией бодрствования и оценкой смены фаз сна для выявления особенностей организации цикла сон-бодрствование.
2. Изучить организацию дыхательных движений и частоты сердечных сокращений по электрокардиограмме ушастых и настоящих тюленей при переходе от спокойного бодрствования ко сну.
3. Выполнить сравнительный анализ реализации кардиореспираторной функции в цикле сон-бодрствование у ушастых и настоящих тюленей с выявлением ее индивидуально-групповых особенностей.

Научная новизна

Детализированы и уточнены представления об изменениях кардиореспираторной функции во время апноэ, возникающих в бодрствовании и при развитии сна у северных морских котиков. Впервые оценены апноэ бодрствования и сна у гренландских тюленей.

Впервые путем сравнительного анализа выявлены групповые и индивидуальные черты различий и общности в изменениях дыхания, а также частоты сердечных сокращений у северных морских котиков и гренландских тюленей, как во время бодрствования, так и при развитии сна.

Обоснованы представления о нейрофизиологических характеристиках церебрального ритмогенеза на апноэ во время сна, отражающих видоспецифические черты ушастых и настоящих тюленей, необходимые для обеспечения жизнедеятельности организма в различных условиях обитания.

Теоретическая значимость. Результаты данной работы позволяют конкретизировать существующие представления о характере регуляции кардиореспираторной функции в разных таксономических группах тюленей в динамике цикла сон-бодрствование.

Проведённые исследования позволяют расширить, углубить и систематизировать представления об особенностях реализации сна у ушастых и настоящих тюленей. Выполненные наблюдения раскрыли существо связи возникновения апноэ лаастоногих с фазами сна и позволили детализировать нейрофизиологические корреляты этой взаимозависимости.

Практическая значимость. Полученные данные могут быть в дальнейшем использованы при разработке новых методов выявления и купирования ночных расстройств дыхания по типу апноэ и гипопноэ сна.

Результаты проведённого исследования использованы при подготовке практических рекомендаций по отбору тюленей при их отлове, а также по уточнению физиологии для оптимизации обучения животных при взаимодействии с человеком. Разделы работы использованы при чтении лекций по физиологии высшей нервной деятельности в ЮФУ, а также при подготовке бакалавров и магистров [биологического факультета](#) вуза.

Учитывая перспективность морских млекопитающих в составе биотехнических систем, - полученные в работе новые знания об их поведении и физиологии позволяют повысить эффективность использования животных в интересах человека.

Внедрение результатов исследования. Основные практические результаты исследования нашли применение в работе океанариумов: океанариум», г. Ростов-на-Дону и , п. Небуг, Краснодарского края.

Апробация результатов исследования. Материалы диссертации были представлены на: 5-й Российской школе-конференции «Сон – окно в мир бодрствования» (Ростов-на-Дону, 2009 г.), 6-й ежегодной научной конференции студентов и аспирантов базовых кафедр ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону, 2010 г.), 7-й ежегодной научной конференции студентов и аспирантов базовых кафедр ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону, 2011 г.), на совместном заседании кафедры физиологии человека и животных и НИИ Валеологии ЮФУ, на заседании ученого совета Института аридных зон Южного научного центра РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 печатных работ, из которых 2 статьи, в журналах, рекомендованных ВАК, 1 статья в других изданиях и 14 тезисов.

Структура диссертации. Диссертация, изложенная на 176 страницах машинописного текста, состоит из введения, 4 глав (обзор литературы, методика, результаты и обсуждение), выводов и списка литературы, содержащего 266 источников, из которых 140 – зарубежных и 126 **русскоязычных**. Работа иллюстрирована 16 таблицами и 29 рисунками.

Положения, выносимые на защиту:

1. Регуляция кардиореспираторной функции северных морских котиков и гренландских тюленей имеет характерные черты, которые связываются с обнаруженными различиями в поведении, а также в формировании бодрствования, медленноволновой и парадоксальной фаз сна.

2. Апноэ у северных морских котиков приурочены к спокойному бодрствованию и еще чаще к парадоксальному сну, тогда как у гренландских тюленей они встречаются во всех состояниях цикла сон-бодрствование. Судя по спектральным характеристикам биоэлектрической активности мозга, реорганизация нервных процессов на апноэ имеет свои, характерные отличия у котиков и тюленей.

3. Обнаруженные отличия сна и бодрствования, апноэ в дыхании и дыхательной аритмии сокращений сердца с учетом поведенческой реактивности (тревожности) раскрывают видоспецифичность регуляции кардиореспираторной функции в цикле сон-бодрствование северных морских котиков и гренландских тюленей, обеспечивающую жизнедеятельность в различных условиях обитания, позволяя первым лучше адаптироваться к более теплым, а вторым – к более холодным водам морей мирового океана.

Автор выражает благодарность за предоставленную возможность выполнения работы и помощь при проведении исследований О. И. Лямину, заведующему лабораторией Утришской морской станции Института проблем экологии и эволюции РАН, а так же А. Л. Михайлюку, заведующему Биотехническим аквакомплексом Мурманского морского биологического института КНЦ РАН.

Особая благодарность - председателю ЮНЦ РАН академику Г. Г. Матишову и директору ИАЗ ЮНЦ РАН член-корр. РАН Д. Г. Матишову за предоставленную возможность работы над диссертацией. Большую благодарность выражаю первому проректору ЮФУ по научной работе и инновациям, профессору Е. К. Айдаркину за возможность обучения в аспирантуре ЮФУ на кафедре физиологии человека и животных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена на 10 животных: 5 северных морских котиках (*Callorhinus ursinus*; «котики») в возрасте 1,5-2 года весом 20-25 кг и 5 гренландских тюленях (*Pagophilus groenlandicus*; «тюлени») в возрасте 2-3-х лет, весом 50-60 кг, которые были отловлены более года назад и адаптированы к неволе. Северные морские котики исследовались на Утришской морской станции Института проблем экологии и эволюции РАН в летне-осеннее время (зав. лабораторией, к. б.н. О. И. Лямин). Изучение гренландского тюленя выполнялось на экспериментальном полигоне Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (зав. аквакомплексом А. Л. Михайлюк). Исследования проводились в вольере с деревянным помостом, окруженным водой глубиной 5-10 см.

Оперативные вмешательства для имплантации электродов выполнялись под общей анестезией (смесь 1-3 % изофлурана с кислородом или ветранквил 1 % с ксилосилом), премедикация – атропин внутримышечно (1 мл). Состояние животных оценивалось по ректальной температуре, частотам дыхания и сердечных сокращений, по оксигенации артериальной крови. Электрокортикограмма (ЭКоГ), электромиограмма (ЭМГ), электрокардиограмма (ЭКГ) и электроокулограмма (ЭОГ) отводились через имплантированные электроды с референтным электродом в назальной кости. Постооперационный период составлял 7 суток. Биоэлектрическая активность регистрировалась через кабель усилителем «Medicor» (Венгрия) или полисомнографом «Leonardo» (Германия) с выделением ЭКоГ, ЭОГ в диапазонах 0,3-30 Гц, ЭМГ в диапазоне 0,3-70 Гц и их оцифровкой (частота квантования 200 Гц) с параллельным видеомониторингом. Спектральная мощность ЭКоГ вычислялась у северных морских котиков в левом и правом фронтально-окципитальных отведениях, а у гренландских тюленей в отведениях активности от центральной (Cs, Cd), париетальной (Ps, Pd) и окципитальной (Os, Od) областей мозга с помощью быстрого преобразования Фурье на пятисекундных эпохах анализа в диапазонах колебаний биопотенциалов: 1,4-4,0 Гц, 4,1-8,0 Гц, 8,1-12,0 Гц, 12,1-16,0 Гц и 16,1-30,0 Гц. Анализ цифровых рядов проводился в программной среде Энцефалан – 131-03 11м (МТД Медиком, г. Таганрог) и программного обеспечения «Spike 2» (лаборатория О. И. Лямина) после цифровой фильтрации в полосе 1,4-30,0 Гц. Для оценки степени межполушарной асимметрии ЭЭГ во время сна и бодрствования использовали коэффициент асимметрии (КА) по формуле: $KA = (L - P) / (L + P)$, где L и P – нормированные мощности спектров в левом и правом полушариях, соответственно. Число эпох медленного сна с абсолютным значением $KA < 0.3$ и $KA > 0.3$ использовалось как оценка продолжительности билатерально симметричного и асимметричного МС, соответственно. Соотношение числа эпох с $KA > +0.3$ и $KA < -0.3$ в диапазоне дельта-активности рассматривалось как показатель степени латерализации спектральной мощности ЭЭГ ластоногих в данном диапазоне (Косенко, 2010).

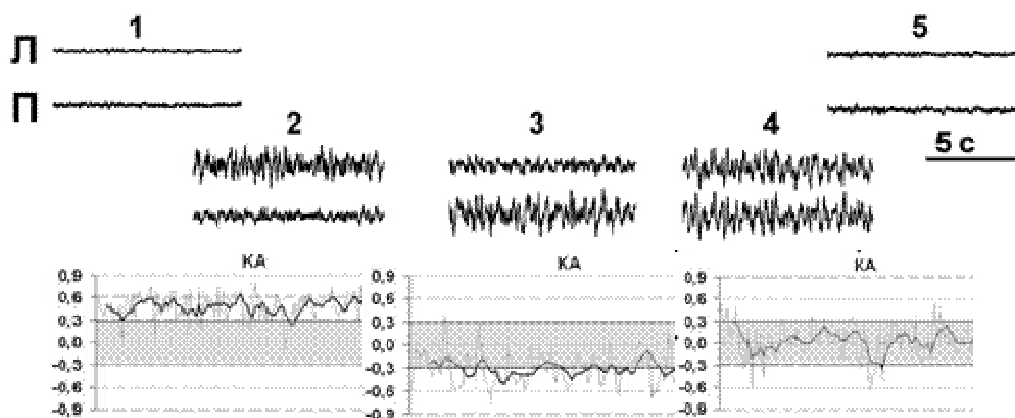
Начало вдоха и выдоха определялось на кадрах видеоконтроля по раскрытию ноздрей животных с учетом регистрируемого ороназального потока. Оконтурирование и измерение площади раскрытия ноздрей выполнялось программой Scandium (Universal SEM Imaging Platform). Увеличение (на 40 % и более) ноздрей при отрицательном ороназальном потоке вслед за выдохом считалось началом вдоха, а увеличение ноздрей при положительном ороназальном потоке, следующем за дыхательной паузой или вдохом – началом выдоха. Длительность дыхательного цикла определялась по интервалу между очередными вдохами, а задержка дыхания в 25 секунд и более оценивались как апноэ. Электрокардиограмма анализировалась в спокойном бодрствовании, асимметричном и билатеральном медленном сне и парадоксальном сне (ПС)

посредством расчета «мгновенной частоты сердечных сокращений» (мЧСС), как обратной величины от средней длительности трех последовательных RR-интервалов. (Вариабельность сердечного ритма..., 1999). О дыхательной аритмии судили по экстремумам в распределении мЧСС, вариабельность которых оценивалась вариационным размахом (R) (Баевский, 1979). Статистический анализ выполнялся методами двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA (критерий Фишера – F) и парного теста Колмогорова – Смирнова ($p < 0,01$). Значимость статистических отличий проверялась t-критерием Стьюдента с поправкой Бонферрони.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Различия в реализации цикла сон-бодрствование северных морских котиков и гренландских тюленей. Анализ поведения животных позволил отметить большую поведенческую активность Котиков 2, 4 и 5, которая проявляется в их большей агрессивности в отношении людей и своих сородичей; в активном, жадном взятии пищи; в интенсивном проявлении ориентировочного поведения. При анализе поведения гренландских тюленей так же выделялись особи, с выраженными особенностями. К таким животным относились Тюлени 2 и 3, отличающиеся от Тюленей 1, 4 и 5 более активной формой поведения и агрессивностью.

Использование параметров ЭКоГ и методов стадирования состояний цикла сон-бодрствование, разработанных в лаборатории О. И. Лямина, позволило оценить поведение ластоногих с точки зрения особенностей бодрствования и качества сна. На рисунке 1 представлены примеры ЭКоГ северного морского котика (Котик 3), соответствующие состояниям активного бодрствования (1), асимметричного медленного сна в левом (2) и правом (3) полушариях (значения коэффициента асимметрии в которых были больше +0,3 в левом и меньше -0,3 в правом полушариях [Лямин, Мухаметов, 1998]), а так же фазе билатерального (4) медленного (значения коэффициента асимметрии при этом были меньше +0,3 и больше -0,3) и парадоксального сна (5).



Примечание. Вверху: фрагменты ЭКоГ; внизу: графики значений коэффициента асимметрии ЭКоГ для 2-х видов асимметричного и билатерального медленного сна; 1-5 – спокойное бодрствование, асимметричный медленный сон в левом и правом полушариях мозга, билатеральный медленный сон, парадоксальный сон.

Рисунок 1. Примеры параметров ЭКоГ северного морского котика в спокойном бодрствовании и во сне.

Среднее количество медленного сна составило днем 11,4 %, а ночью 28,6 % от времени записи. На парадоксальный сон приходилось в среднем 4,0 % за дневное время регистрации и

8,8 % за ночное. На долю эпизодов асимметричного медленного сна приходилось в среднем 1,5 % за 12 часов дневной регистрации и 6,4 % за столько же времени регистрации ночью. Как показал более детальный анализ медленного сна, доля асимметрии ЭКоГ в процентах составляла 46,2 % днем и 47,0 % ночью. У котиков большая часть времени суток приходилась на бодрствование 47,5 %, в котором активное бодрствование занимало 25,5 %, а спокойное бодрствование – 22,0 %.

В отличие от северных морских котиков структура сна гренландских тюленей сходна со структурой наземных млекопитающих, для которых во время медленной фазы сна характерна активность дельта-диапазона в обоих полушариях одновременно, т. е. для них асимметричный медленноволновый сон не характерен. У всех гренландских тюленей в цикле сон-бодрствование большую часть времени суток занимало активное бодрствование (46,8 %). Второе место занимает спокойное бодрствование (27,2 %), третье – медленный (24,5 %) и четвертое – парадоксальный сон (2,5 %). Расчеты выполнены в процентах от времени суток. Количество медленного сна днем уменьшается и составляет в среднем 5,5 % от 12 часов регистрации. Ночью среднее количество этого сна возрастает и достигает значения 18,0 %. В то время как парадоксальный сон в светлое время суток практически отсутствует (Тюлень 3). Самое большое количество парадоксального сна днем наблюдается у тюленя 2 (1,1 %), а среднее составляет 0,5 %. Ночью же эти значения составляют в среднем 2,0 %.

Полученные нами результаты об организации сна северных морских котиков аналогичны данным более ранних исследований (Мухаметов и др., 1986). Хотя результаты о цикле сон-бодрствование гренландских тюленей несколько отличаются от результатов более ранних работ, в которых исследовались более молодые особи (Лямин с сотр., 1989; Lyamin, 1993; Lyamin et al., 1993).

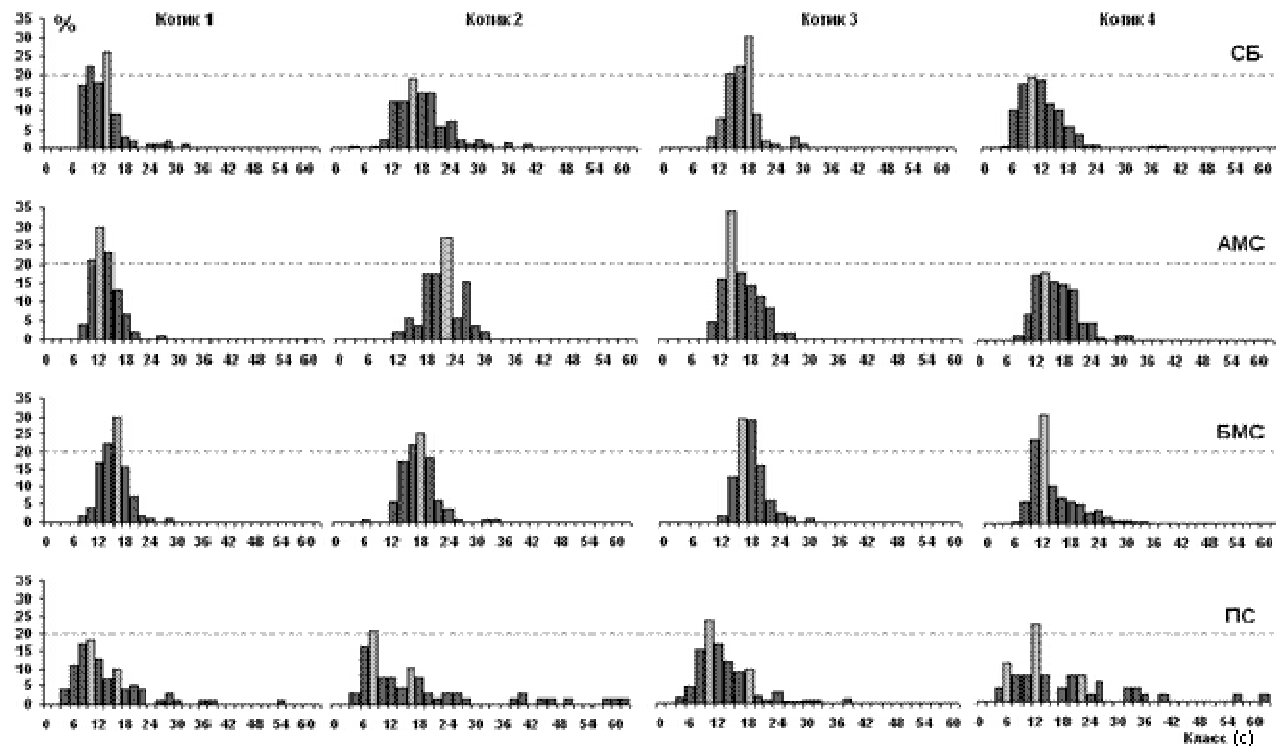
Особенности дыхания северных морских котиков в цикле сон-бодрствование. С помощью метода двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) было выявлено, что продолжительность дыхательного цикла имеет зависимость от действия факторов: «индивидуальность» и «состояние», и их сочетаний: фактор «индивидуальность» – $F=82,35$; $P<0,001$; фактор «состояние» – $F=102,93$; $P<0,001$; «индивидуальность» × «состояние» – $F=23,16$; $P<0,001$.

Анализ распределения длительности дыхательных циклов у котиков, находящихся в спокойном бодрствовании или медленном сне, позволил дифференцировать ритмичное, стереотипное дыхание (дыхательный цикл до 25 секунд) и эпизоды аритмичного дыхания, когда отдельные дыхательные циклы превышали 25 секунд за счет апноэ. Снижение частоты дыхания на ритмичных фрагментах определяется удлинением дыхательных циклов, а повышение частоты – их укорочением.

На рисунке 2 показаны распределения длительности дыхательных циклов у котиков, включая циклы с апноэ в спокойном бодрствовании, асимметричном и билатеральном медленном и в парадоксальном сне. Распределения бодрствования и медленного сна отличались мономодальной формой, отражающей ритмичный характер дыхания с дыхательным циклом 10-20 секунд. При переходе от спокойного бодрствования ($\sigma_{2cp}=20,1\pm3,2$) к билатеральному медленному сну ($\sigma_{2cp}=13,4\pm3,0$) дыхание становилось более редким.

На это указывают уплощение графиков и смещение моды распределения вправо у большинства животных (тенденция удлинения дыхательного цикла – замедления дыхания).

Однако эти изменения дыхания имели индивидуальные особенности. У Котиков 1 и 3 в спокойном бодрствовании и медленном сне выявлены отличия по сравнению с Котиками 2, 4 и 5, заключающиеся в разной частоте дыхания. Аритмия дыхания в парадоксальном сне отражалась в полимодальном виде распределения дыхательных циклов, в возникновении аритмичного дыхания с апноэ (более 60 секунд), составляющих 1-4 % от всей совокупности данных ($\sigma_{\text{ср}}=105,2\pm30,0$).



Примечание: СБ – спокойное бодрствование, AMC – асимметричный медленный сон, BMC – билатеральный медленный сон, PC – парадоксальный сон. По оси ординат – процент от общего числа циклов, по оси абсцисс – длительность дыхательных циклов от 0 до 60 секунд; шаг (классы) – 2 секунд.

Рисунок 2. Гистограмма распределения длительности дыхательных циклов у северных морских котиков во сне и бодрствовании

В таблице 1 представлен показатель вероятности появления длительных дыхательных циклов во время сна и бодрствования. У большинства котиков максимальная вероятность дыхания с апноэ отмечалась в парадоксальном сне. У четырех Котиков (1, 2, 3 и 5) вероятность аритмии дыхания была выше в спокойном бодрствовании, чем в билатеральном медленном сне.

Результаты анализа различий на ритмичных участках дыхания (без апноэ) в спокойном бодрствовании, билатеральном и асимметричном медленном сне, а также в парадоксальном сне для каждого животного показаны в таблице 2.

Для четырех животных было характерно достоверное замедление дыхания (брадипноэ) в билатеральном медленном сне по сравнению со спокойным бодрствованием (Таблица 2).

Таблица 1. Вероятность возникновения аритмичного дыхания, с появлением за счет апноэ длинных (>25 с) дыхательных циклов у северных морских котиков во время сна и бодрствования

Котик №	СБ	АМС	БМС	ПС
1	0,03 ; N=129	0,01 ; N=271	0,01 ; N=133	0,08 ; N=155
2	0,09 ; N=201	0,21 ; N=52	0,02 ; N=167	0,22 ; N=69
3	0,05 ; N=96	0,00 ; N=64	0,02 ; N=280	0,03 ; N=275
4	0,01 ; N=237	0,04 ; N=131	0,04 ; N=143	0,21 ; N=56
5	0,03 ; N=154	0,00 ; N=84	0,01 ; N=173	0,18 ; N=93
Среднее по группе	0,04±0,01	0,05±0,04	0,02±0,01	0,14±0,04

Таблица 2. Особенности параметров среднего дыхательного цикла (до 25 секунд) у северных морских котиков во время сна и бодрствования

Котик №	СБ	БМС	АМС	ПС	Сравнения			
	2	3	4	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4
1	11,6±0,3; N=125	14,9±0,2; N=132	12,5±0,2; N=268	11,0±0,4; N=134	*	*		*
2	16,4±0,3; N=182	16,8±0,2; N=164	19,2±0,4; N=41	10,9±0,7; N=57		*	*	*
3	15,7±0,3; N=92	17,0±0,1; N=273	15,3±0,4; N=67	11,8±0,2; N=266	*		*	*
4	11,3±0,3; N=235	12,8±0,3; N=233	15,3±0,3; N=126	12,2±0,8; N=45	*	*		*
5	12,4±0,3; N=147	14,1±0,2; N=168	16,7±0,2; N=75	10,4±0,6; N=79	*	*		*

Примечание: величины длительности дыхательных циклов – в секундах;

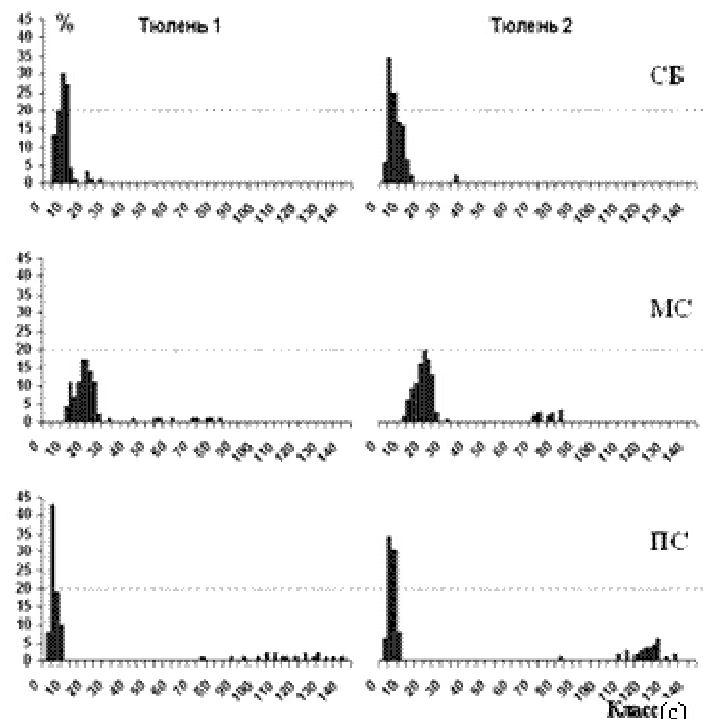
* – уровень значимости критерия Стьюдента $P < 0,01$

У Котиков 2 и 3 самое частое дыхание характерно для парадоксального сна с появлением достоверной разницы между спокойным бодрствованием и парадоксальным сном. У Котиков 2, 4 и 5 средняя длительность дыхательного цикла при переходе от билатерального к асимметричному сну увеличивается ($p < 0,01$), т. е. дыхание замедляется, в отличие от двух других котиков (1 и 3), у которых при этом наблюдается уменьшение дыхательного цикла ($p < 0,01$), что означает увеличение частоты дыхания (тахипноэ).

При анализе поведения котиков было выявлено, что дыхательный цикл увеличивается за счет апноэ на вдохе и на выдохе. Выяснилось, что на разных фазах цикла сон-бодрствование апноэ реализуется по-разному. Если в спокойном бодрствовании и в парадоксальном сне апноэ возникает на выдохе, то в билатеральном медленном сне – на вдохе. Для всех котиков было характерно увеличение длительности вдоха на фоне билатерального медленного сна по сравнению со спокойным бодрствованием. Особенно ярко различия между состояниями проявлялись в длительности выдоха, который был в 2-3 раза длиннее вдоха.

Особенности дыхания гренландских тюленей в цикле сон-бодрствование Дыхание, включающее как ритмичные, так и аритмичные участки (апноэ более 25 секунд) у группы гренландских тюленей резко отличается в спокойном бодрствовании, медленном и парадоксальном сне. Наиболее высокая вариабельность дыхания была в парадоксальном сне

(Вариационный размах (R_{cp})= $142,1 \pm 4,7$ с), а самая низкая в спокойном бодрствовании ($R_{cp}=33,2 \pm 2,1$ с). Дисперсионный анализ (ANOVA) показал, что дыхательный цикл зависит от факторов «индивидуальность» ($F=7,25$; $P<0,001$) и «состояние» ($F=7,31$; $P<0,001$), а так же от их сочетания ($F=8,16$; $P<0,001$).



Примечание: СБ – спокойное бодрствование, МС – медленный сон, ПС – парадоксальный сон. По оси ординат – % от всех дыхательных циклов, по оси абсцисс – длительность дыхательных циклов от 0 до 140 секунд, классовой интервал - 2 секунды.

Рисунок 3. Гистограмма распределения длительности дыхательных циклов у гренландских тюленей во сне и бодрствовании (Тюлени 1 и 2).

На рисунке 3 показаны гистограммы распределения дыхательных циклов в спокойном бодрствовании, медленном и парадоксальном сне у Тюленей 1 и 2. В медленном сне происходит замедление дыхания, при модальном значении длительности дыхательного цикла около 20 секунд. Большинство дыхательных циклов спокойного бодрствования не превышало 10 секунд, хотя в парадоксальном сне – их длительность сокращалась до 4 до 6 секунд. Дыхательные циклы во всех состояниях, формирующие основной экстремум на распределениях, являлись основными при дыхании этих животных. У всех тюленей в спокойном бодрствовании, медленном и парадоксальном сне наблюдались фрагменты аритмичного дыхания с апноэ продолжительностью более 25 секунд, которые отличались как между отдельными животными, так и между стадиями цикла сон-бодрствование. Количество таких аритмичных участков (дыхательных циклов) характеризовалось минимальным процентом (1-5 %) от их общего числа. Вероятность возникновения аритмичного дыхания в медленном сне превышает данный показатель в спокойном бодрствовании (Таблица 3). При переходе от медленного сна к парадоксальному вероятность появления аритмичного дыхания увеличивается еще больше. Такая тенденция наблюдается у

четырёх гренландских тюленей (2, 3, 4, 5). У Тюленя 1 эти значения почти совпадают. При анализе вероятности возникновения аритмичного дыхания у тюленей выявляются индивидуальные отличия.

Спокойное бодрствование у Тюленя 1 характеризуется наличием дыхательных циклов, длительностью $33,5 \pm 0,5$ секунд, а самые длительные дыхательные циклы у Тюленя 2 составляют $29,3 \pm 0,6$ секунд (Таблица 4). При развитии медленного сна длительность продолжительных дыхательных циклов увеличивается до $71,4 \pm 4,1$ секунд (Тюлень 3). При переходе от медленного сна к парадоксальному данный показатель увеличивается еще больше (Тюлень 2). Сравнивались значения в медленном и парадоксальном сне. Различия в длительности дыхательных циклов более 25 секунд в медленном и парадоксальном сне являются достоверными ($P < 0,05$) у четырех Тюленей (2 – 5). Проявляются так же и индивидуальные различия.

Тюлень №	СБ	МС	ПС
1	0,01 ; N=143	0,08 ; N=187	0,07 ; N=87
2	0,02 ; N=98	0,14 ; N=171	0,26 ; N=123
3	0,01 ; N=118	0,17 ; N=157	0,21 ; N=97
4	0,03 ; N=121	0,10 ; N=201	0,19 ; N=121
5	0,04 ; N=162	0,11 ; N=191	0,27 ; N=113
Среднее по группе	0,02$\pm$0,01	0,12$\pm$0,02	0,20$\pm$0,04

Таблица 3. Вероятность возникновения длительных дыхательных циклов (>25 секунд) у гренландских тюленей во сне и бодрствовании

Таблица 4. Средняя продолжительность и количество апноэ (>25 секунд) в цикле сон-бодрствование

Тюлень №	СБ	МС	ПС
1	25,0; N=1	50,7 $\pm$ 5,8; N=14	111,5 $\pm$ 9,7; N=6
2	33,5 $\pm$ 0,5; N=2	65,5$\pm$4,3; * N=24	119,4$\pm$1,6; * N=33
3	29,3 $\pm$ 0,6; N=5	71,4$\pm$4,1; * N=19	110,1$\pm$3,9; * N=27
4	25,4 $\pm$ 0,4; N=4	57,2$\pm$5,3; * N=17	113,7$\pm$4,6; * N=14
5	26,2 $\pm$ 0,5; N=6	60,3$\pm$4,6; * N=21	115,9$\pm$3,2; * N=30

Примечание: величины длительности циклов – в секундах; * – уровень значимости критерия Стьюдента $P < 0,05$

Дыхание всех исследованных тюленей в бодрствовании (Таблица 5) характеризуется достоверным увеличением частоты дыхания по сравнению с медленным сном ($P < 0,01$), что характерно и для большинства исследованных морских котиков (Таблица 2). Самое частое дыхание у тюленей наблюдается в парадоксальном сне. Данные различия являются достоверными у трех исследованных тюленей (1, 4 и 5), а у двух других (2 и 3) – на уровне тенденции. Так же на таблице 5 видно, что у Тюленей 2 и 3 наблюдается некая тенденция к увеличению частоты дыхания (уменьшению средней длительности дыхательных циклов на ритмичных рисунках дыхания) в спокойном бодрствовании, и к замедлению дыхания в медленном и парадоксальном сне.

У тюленей существенные нарушения ритма дыхания встречаются как в спокойном бодрствовании, так и во время развития сна. Дыхательные циклы, которые имели продолжительность более 25 секунд, включают задержку дыхания после фазы выдоха как во время спокойного бодрствования, так и во сне. Причем большая часть указанных изменений дыхания соответствует парадоксальному сну.

Было обнаружено, что на суше у всех исследованных ластоногих на фоне ритмичного дыхания встречаются аритмичные участки с апноэ, длительностью более 25 секунд. В цикле сон-бодрствование выявлено нерегулярное появление аритмичного дыхания различной продолжительности, вероятно, характерное для всех морских млекопитающих, и отражающее проявление так называемого «произвольного рефлекса погружения» (de Kleer, 1975; Войнов, 2010 и другие). В обеих группах ластоногих происходит достоверное замедление дыхания при переходе от спокойного бодрствования к медленному сну.

Таблица 5. Особенности параметров средней продолжительности дыхательного цикла (до 25 секунд) во сне и бодрствовании гренландских тюленей (с)

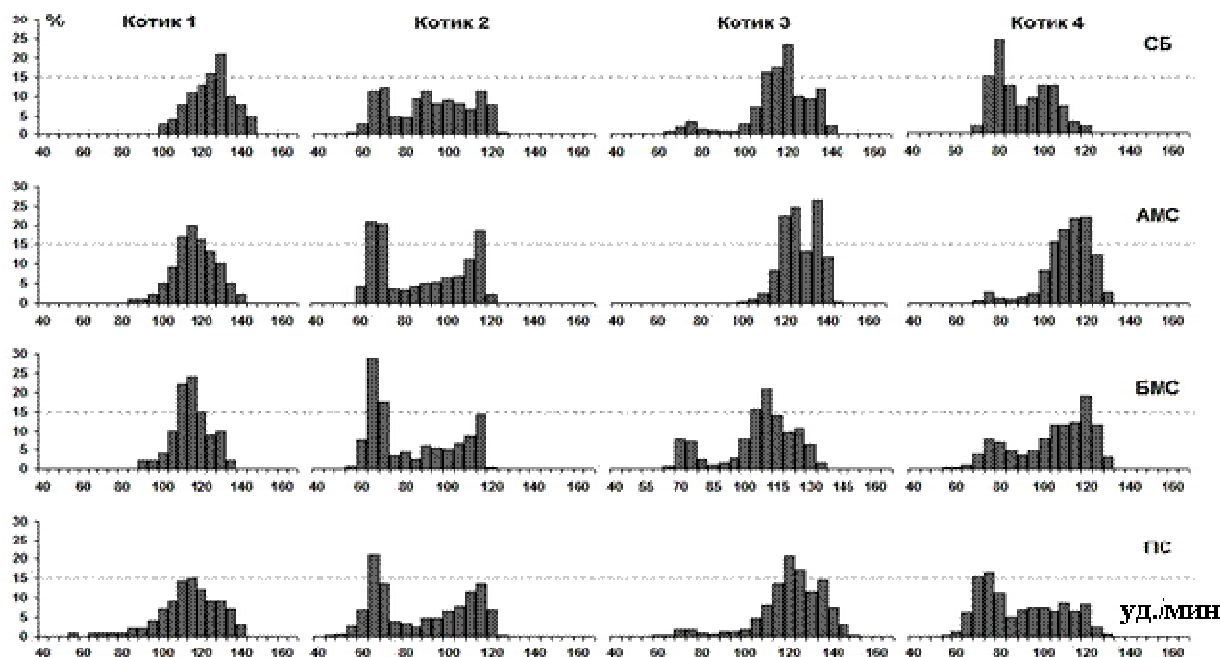
Тюлень №	СБ	МС	ПС	Сравнения		
				1-3	2-3	
1	2	3	1-2			
1	7,9±0,3 N=142	17,5±0,3 N=173	4,1±0,4 N=81	*	*	*
2	6,4±0,3 N=96	18,5±0,4 N=147	4,5±0,2 N=90	*		*
3	6,7±0,4 N=113	18,9±0,3 N=138	5,1±0,3 N=70	*		*
4	6,9±0,3 N=117	17,8±0,2 N=184	3,9±0,3 N=107	*	*	*
5	8,6±0,3 N=156	18,1±0,3 N=170	3,3±0,2 N=83	*	*	*

Примечание: величины длительности циклов – в секундах; * – уровень значимости критерия Стьюдента $P < 0,01$

У ушастых тюленей вариабельность и максимальная продолжительность апноэ достоверно увеличивается при переходе от спокойного бодрствования к парадоксальному сну, но снижается в медленном сне по отношению к бодрствованию. Тогда как у настоящих тюленей вариабельность и максимальная продолжительность апноэ достоверно увеличивается при переходе от бодрствования к медленному сну, а затем к парадоксальному сну.

Особенности электрокардиограммы северных морских котиков. Распределение мЧСС (Рисунок 4) во время спокойного бодрствования, асимметричного и билатерального медленного сна, а так же парадоксального сна показало наличие индивидуальных изменений у всех котиков. У двух Котиков (1 и 3) брадикардия во всех фазах цикла сон-бодрствование проявлялась в наименьшей степени, кроме фазы билатерального медленного сна у Котика 3, во время которой регистрируются и низкие значения ЧСС. Другие котики (2, 4 и 5) характеризуются наличием четко выраженной дыхательной брадикардии в бодрствовании, медленном и парадоксальном сне, при которой на гистограмме выделяются два экстремума: один из них

свойственен фазе выдоха и апноэ, а другой образуется на фазе вдоха. В парадоксальном сне экстремумы гистограммы более сглаженные, чем в других состояниях. У Котиков 1 и 3, так же как и в других состояниях, экстремумы характерные для фазы выдоха и апноэ минимальны (2-3 %), в отличие от Котиков 2 и 4.



Примечание: по оси ординат – процент от общего количества значений мЧСС, по оси абсцисс – значения мЧСС (классы с шагом 5 уд./мин). СБ – спокойное бодрствование, AMC и BMC – асимметричный и билатеральный медленный сон, PC – парадоксальный сон.

Рисунок 4. Гистограмма распределения мгновенной частоты сердечных сокращений (мЧСС) у северных морских котиков во сне и бодрствовании

Как видно из данных таблицы 6, у всех котиков в билатеральном медленном сне частота сердечных сокращений снижается (а у двух котиков достоверно), по сравнению со спокойным бодрствованием. Билатеральный и асимметричный медленный сон так же имеют различия у всех котиков, которые проявляются в увеличении ЧСС во время асимметричного медленного сна. При сравнении спокойного бодрствования и асимметричного медленного сна отличия в ЧСС выявлялись у всех исследованных котиков. Как в билатеральном, так и в асимметричном медленном сне у Котиков 1 и 3 средняя ЧСС больше, чем у Котиков 2, 4 и 5. Кроме того, Котикам 1 и 3 были свойственны различия по этим показателям между спокойным бодрствованием и парадоксальным сном, а также между билатеральным медленным и парадоксальным сном.

Котик №	СБ	БМС	АМС	ПС	Парные сравнения			
СБ-БМС	СБ-АМС	СБ-ПС	БМС-АМС	БМС-ПС				
1	122,8±0,3; N=1447	113,0±0,2; N=2665	118,2±0,2; N=5436	119,6±0,4; N=2225	*	*	*	*
2	89,1±0,8; N=552	81,7±0,7; N=695	85,9±0,6; N=1221	87,9±0,9; N=639		*		*
3	113,9±0,4; N=1486	104,3±0,4; N=2118	105,4±0,2; N=1123	116,7±0,3; N=2090	*	*	*	*

4	111,8±0,3; N=2264	84,7±0,3; N=1675	91,4± 0,3; N=997	98,0±0,5; N=1216		*		*	
5	110,7±0,3; N=986	95,4±0,3; N=1190	98,1±0,3; N=1032	105,8±0,5; N=891		*			

Таблица 6. Особенности параметров средней ЧСС северных морских котиков цикле бодрствование – сон (уд./мин)

Примечание: * – уровень значимости критерия Стьюдента $p < 0,01$.

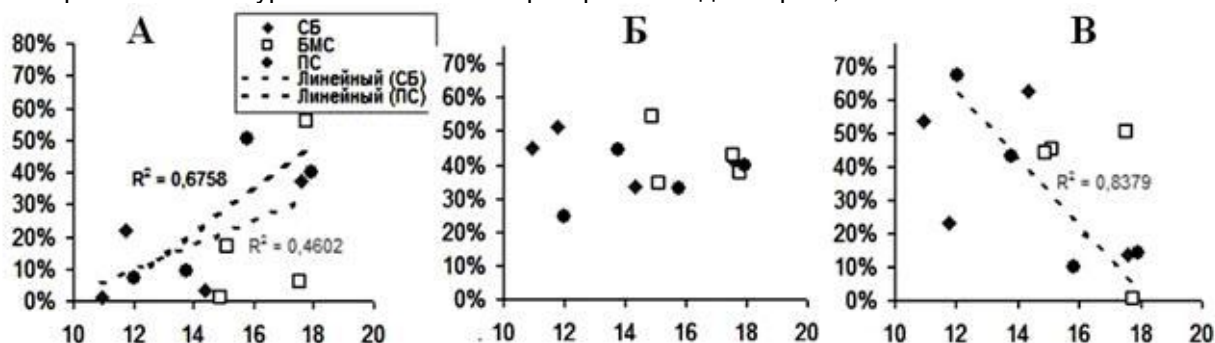


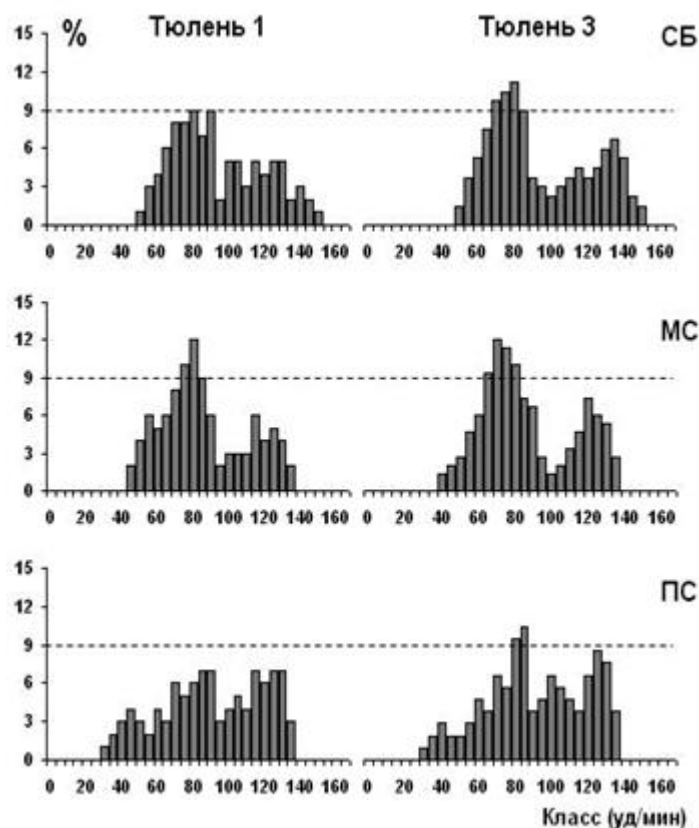
Рисунок 5. Связь между средней продолжительностью дыхательных циклов и средней частотой сердечных сокращений. (А – ЧСС<90 уд./мин; Б – ЧСС=90-120 уд./мин; В – ЧСС>120 уд./мин). R2 – коэффициент детерминации.

Так как ЧСС зависит от фазы дыхательного цикла, мы рассортировали значения мЧСС в 3 группы: <90 уд./мин, 90-120 уд./мин и >120 уд./мин. С помощью коэффициента корреляции была проанализирована зависимость усредненной ЧСС от средней продолжительности дыхательного цикла всех исследованных котиков. Как показано на рисунке 5, положительная зависимость между средней ЧСС и средней продолжительностью дыхательного цикла в группе кардиоинтервалов с частотой до 90 уд./мин наблюдается в спокойном бодрствовании ($R^2=0,4602$) и парадоксальном сне ($R^2=0,6758$) (А), а так же в группе с ЧСС более 120 уд./мин (В) только в парадоксальном сне ($R^2=0,8379$). В билатеральном медленном сне зависимость между средней продолжительностью дыхательного цикла и ЧСС выявить не удалось.

Особенности электрокардиограммы гренландских тюленей. Как и у морских котиков, кардиореспираторная функция в цикле сон-бодрствование гренландских тюленей реализуется с учетом взаимовлияния дыхательной и сердечно-сосудистой систем, с появлением при этом ритмичных и аритмичных явлений указанных систем организма

Все распределения значений мЧСС (Рисунок 6) были полимодальными во всех состояниях, вероятно, за счет того, что дыхательная аритмия у гренландских тюленей более выражена, чем у морских котиков. Кроме того, вариабельность значений мЧСС у гренландских тюленей по сравнению с морскими котиками была выше. Во всех состояниях у гренландских тюленей преобладает процент низких значений мЧСС, характерных для фазы выдоха или апноэ (брадикардия). У всех тюленей при переходе от спокойного бодрствования к медленному сну графики распределения мЧСС смещались влево, в сторону низких значений мЧСС. Так же в медленном сне, по сравнению со спокойным бодрствованием, снижается вариабельность высоких значений мЧСС, что может говорить об уменьшении представленности значений мЧСС, характерных для вдоха в связи с появлением в медленном сне апноэ. В парадоксальном сне полимодальность распределений более выражена, чем в спокойном бодрствовании и медленном

сне. В этой фазе сна на гистограммах распределения появляются еще более низкие значения мЧСС, чем в медленном сне. Так же в парадоксальном сне увеличивается процент и вариабельность высоких значений мЧСС.



Примечание: по оси ординат – процент от общего числа значений мЧСС, по оси абсцисс – количество ударов в минуту, класс – 5 уд./мин. СБ – спокойное бодрствование, МС – медленный сон, ПС – парадоксальный сон.

Рисунок 6. Гистограммы распределения мЧСС у гренландских тюленей в цикле сон-бодрствование

Анализа ANOVA показал, что ЧСС имеет зависимость от фактора «состояние» ($F=321$; $P<0,001$) и сочетания факторов «индивидуальность» $\times$ «состояние» ($F=152$; $P<0,001$). У трех из пяти тюленей достоверно увеличивается средняя ЧСС при переходе от бодрствования к медленному сну (Таблица 7). У двух других тюленей такое увеличение ЧСС не достоверно, но наблюдается в виде тенденции. У всех тюленей достоверно снижается ЧСС в парадоксальном сне, по сравнению с медленным сном и спокойным бодрствованием.

Таблица 7. Особенности параметров средней ЧСС гренландских тюленей в цикле сон-бодрствование (уд./мин) в периодах регистрации без апноэ

Тюлень №	СБ	МС	ПС	Сравнения		
				1-3	2-3	
1	2	3	1-2			
1	115,2 $\pm$ 0,3 N=984	127,2 $\pm$ 0,4 N=846	84,1 $\pm$ 0,7 N=532	*	*	*
2	116,4 $\pm$ 0,2	118,4 $\pm$ 0,3	73,5 $\pm$ 0,6		*	*

	N=1232	N=798	N=397			
3	111,5±0,4 N=891	123,8±0,3 N=976	55,1±0,9 N=512	*	*	*
4	109,2±0,3 N=754	121,5±0,2 N=935	83,7±0,5 N=341	*	*	*
5	118,6±0,5 N=1015	119,2±0,2 N=671	74,2±0,8 N=453		*	*

Примечание: * – уровень значимости критерия Стьюдента $p < 0,015$.

Нами был проведен анализ изменения ЧСС у гренландских тюленей в темное и светлое время суток в спокойном бодрствовании, медленном и парадоксальном сне. Анализировались периоды с ритмичным дыханием без продолжительных апноэ и группировались для каждого животного по времени суток и усреднялись (Таблице 8).

Как видно в таблице 8, средние значения ЧСС в светлое время суток немного превышают значения в темное время. Данная тенденция отмечается как в состоянии спокойного бодрствования, так и во сне. У всех тюленей наблюдается общая закономерность изменения ЧСС в зависимости от дня или ночи (светлый период или темный) в цикле сон-бодрствование.

У Тюленей 2, 3 и 5 различия являются достоверными ($p < 0,05$), в отличие от других тюленей, у которых значения ЧСС изменяются днем и ночью не значительно. В медленном сне так же выявлялись достоверные различия по времени суток, у Тюленей 1, 2 и 3. Что касается парадоксального сна, то достоверных различий не было ни в одном сравнении.

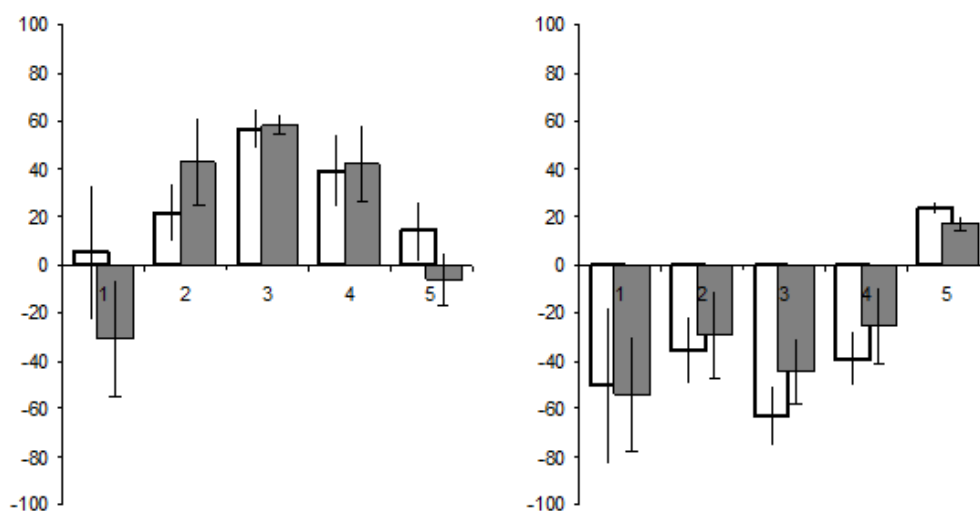
Таблица 8. Изменение параметров ЧСС в зависимости от времени суток (периоды регистрации без апноэ)

Тюлень №	Время суток	ЧСС в цикле сон-бодрствование (уд./мин)			
СБ	МС	ПС			
1	«День»	116,1±0,3 N=431	128,7±0,3 * N=412	84,5±0,7 N=241	
	«Ночь»	114,5±0,4 N=553	123,2±0,2 * N=434	82,3±0,8 N=291	
2	«День»	119,2±0,2 * N=594	119,3±0,4 * N=331	73,9±0,9 N=183	
	«Ночь»	115,4±0,3 * N=638	116,3±0,5 * N=467	72,1±1,0 N=214	
3	«День»	115,1±0,4 * N=492	125,2±0,2 * N=471	55,9±0,9 N=147	
	«Ночь»	111,0±0,3 * N=399	122,1±0,3 * N=505	54,1±1,1 N=365	
4	«День»	110,9±0,2 N=465	122,3±0,4 * N=397	84,7±1,2 N=112	

«Ночь»	109,2±0,3 N=289	120,5±0,5 N=538	83,4±0,9 N=229	
5	«День»	120,3±0,4 * N=532	119,9±0,3 N=287	76,5±0,8 N=219
«Ночь»	117,2±0,3 * N=483	118,5±0,2 N=384	75,7±1,2 N=234	
Среднее по группе	«День»	115,7±1,5	123,1±1,7	75,1±5,3
«Ночь»	113,3±1,6	120,1±1,2	72,9±5,1	

Примечание: * – уровень значимости критерия Стьюдента $p < 0,05$.

Обобщая изложенное в данном разделе, следует отметить, что у гренландских тюленей дыхательная аритмия частоты сердечных сокращений более выражена, чем у северных морских котиков, что проявляется в бимодальной форме распределения частоты сокращений сердца и в более высоком вариационном размахе гистограмм. У всех исследованных животных в динамике перехода от спокойного бодрствования к медленному сну частота сердечных сокращений достоверно снижается, что дополняет известные в литературе сведения (Berry, Gleeson, 1997). Выявлено, что для всех ластоногих во всех состояниях цикла сон-бодрствование выражена дыхательная аритмия с глубокой брадикардией на фоне апноэ.



Изменение параметров ЭКоГ северного морского котика и гренландского тюленя во время апноэ. У северных морских котиков и гренландских тюленей анализировали параметры ЭКоГ, регистрируемой перед апноэ (фон) и при развитии апноэ. У северного морского котика расчет спектральной мощности ЭКоГ проводился в парадоксальном сне, когда апноэ возникает с наибольшей вероятностью и продолжительностью (Рисунок 7), а у гренландского тюленя наиболее представительные фрагменты регистрации анализировались в состоянии неглубокого медленного сна.

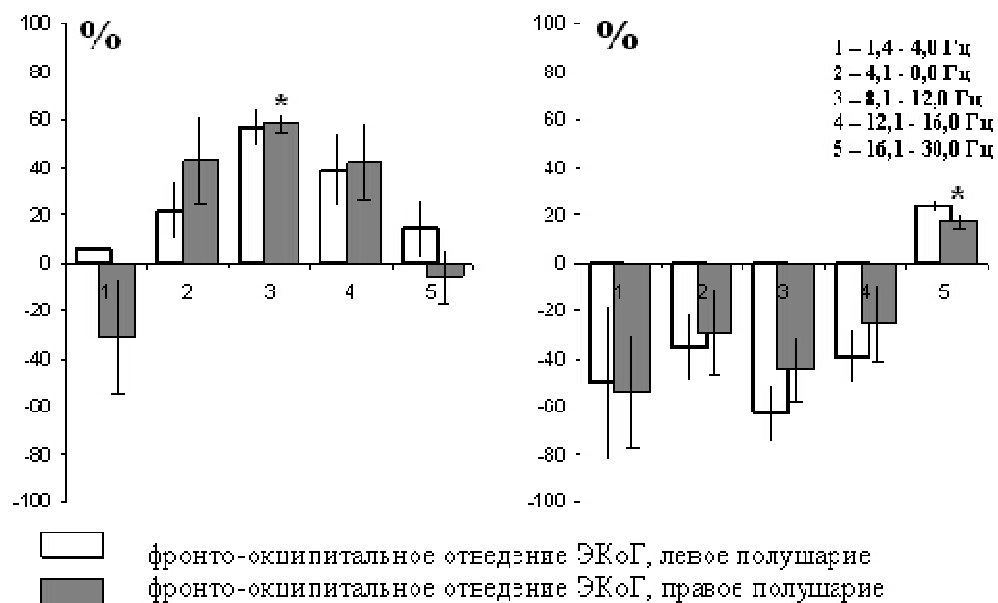


Рисунок 7. Два типа перестроек ЭКоГ при сопоставлении «апноэ/фон» у морского котика: рост мощности частот 8,1-12,0 Гц (А); рост мощности частот 16,1-30,0 Гц (Б). Процент изменения отдельных ритмических диапазонов, усредненных по группам сходных перестроек.

На рисунке 7 показана разница в отношении «фон/апноэ» в процентах от числа проанализированных эпох. Как видно, у морских котиков на фоне апноэ парадоксального сна наблюдаются два типа активационных процессов. Первый тип изменения характеризуется относительной десинхронизацией биоэлектрической активности – снижением выраженности колебаний в диапазоне 1,4-4,1 Гц с экзальтацией колебаний частот, соответствующих тета-альфа ритмическому диапазону классической ЭЭГ, что проявлялось в достоверном ($T=4,21$; $P=0,011$) росте мощности частот диапазона 8,1-12,0 Гц. Второй тип десинхронизации биоэлектрической активности проявляется в более широкой десинхронизации суммарной биоэлектрической активности и достоверным ($T=3,19$; $P=0,024$) ростом мощности низкоамплитудных высокочастотных колебаний в диапазоне 16,1-30,0 Гц, соответствующем бета-2-ритму классической ЭЭГ человека.

У гренландских тюленей, в состоянии апноэ во время неглубокого медленного сна суммарная биоэлектрическая активность характеризуется сходными изменениями во всех регистрируемых отведениях, которые, как и у котиков, проявляются в увеличении процессов десинхронизации биоэлектрической активности. Выявлено достоверное снижение выраженности низкочастотных колебаний в диапазонах 1,4-4,0 Гц ($T=2,89$; $P=0,032$) и 4,1-8,0 Гц ($T=4,17$; $P=0,028$) в обоих полушариях мозга. Выраженность колебаний диапазона 8,1-12,0 Гц, соответствующего альфа-диапазону ЭЭГ, достоверно увеличивается ($T=2,54$; $P=0,030$). Так же во всех отведениях на апноэ увеличивается спектральная плотность в обоих полушариях мозга в диапазонах 12,1-16,0 Гц и 16,1-30,0 Гц. Как и у северных морских котиков, разница в спектральной плотности между полушариями была не достоверной.

Наблюдаемые феномены соответствуют классическим представлениям об отражении в десинхронизации суммарной биоэлектрической активности, усиления активационных процессов, в организации которых принимают участия стволовые и неокортикальные структуры (Хомская, 1972; Кратин, 1977). Следует предположить, что наблюдаемые у морских котиков и гренландских

тюленей примеры перестроек ЭКоГ отражают феномены роста активации неокортекса на фоне развития длительных задержек дыхания. Эти данные дополняют и уточняют результаты об организации цикла сон-бодрствование и характеристик ЭКоГ северных морских котиков и гренландских тюленей (Lyamin, Mukhametov, 1998; Lyamin et al., 2002), в которых кардиореспираторная функция подробно не анализировалась. Не были также выявлены достоверные различия в характеристиках дыхания по мере развития цикла сон-бодрствование, лишь упоминалось о частом и регулярном дыхании на суше с продолжительностью апноэ до 20 секунд, а в парадоксальном сне – около 60 секунд.

Согласно результатам, полученным в настоящей работе у большинства исследованных животных при переходе от спокойного бодрствования к медленному сну не только достоверно снижается частота дыхания, но и урежается частота сердечных сокращений. В спокойном бодрствовании и медленном сне ЭКГ котиков характеризуется синусовым ритмом с выраженной дыхательной аритмией. Эти особенности согласуются с полученными ранее данными (Lyamin, Chetyrbok 1992; Lyamin, Mukhametov, 1998; Lyamin et al., 2002) в отношении южного, северного морских львов, южноафриканского морского котика. Речь идет о том, что наиболее продолжительные апноэ с выраженным замедлением частоты сердечных сокращений отмечаются на фоне сна животных. Как выяснилось наиболее вероятные и продолжительные апноэ выявлены в парадоксальном сне котиков (около 60 секунд), а аритмия дыхания и повышение вариабельности дыхательных циклов возможно не только в парадоксальном сне, как указывалось ранее (Lyamin, Mukhametov, 1998). Было так же обнаружено, что аритмия дыхания прослеживается и в бодрствовании и в медленном сне, причем ее вероятность у всех котиков выше в спокойном бодрствовании и парадоксальном сне, чем в билатеральном медленном сне. Следует отметить, что сложность данных состояний в отношении необходимости поддержания должного уровня бдительности на фоне асимметричного медленного сна или вероятность «эмоциональных переживаний» на фоне парадоксального сна, определяет большее разнообразие переходных процессов с выраженными индивидуальными особенностями (Вербицкий, 2003; Войнов, Кавцевич и др., 2008; Матишов и др., 2010). Было показано, что у морских котиков парадоксальный сон характеризуется существенной нерегулярностью дыхания с неритмичными продолжительными апноэ. С определенной степенью уверенности можно утверждать, что данный феномен связан с характерным для парадоксального сна минимальным тонусом поперечнополосатой мускулатуры, что, очевидно, затрудняет реализацию дыхательных движений, направленных на реализацию акта «вдоха-выдоха», а в этой ситуации, вероятно, более целесообразными являются продолжительные задержки дыхания.

Обнаруженные отличия кардиореспираторной функции ушастых и настоящих тюленей связываются с особенностями внешней среды, в которой протекает их жизнедеятельность. Условиями обитания ушастых тюленей (котиков) обычно являются умеренные климатические зоны, где воды морей замерзают только в зимнее время, т. е. когда ушастые тюлени совершают сезонные миграции (Мараков, 1974; Соколов, 1979). Лежбищный период обычно совпадает с потеплением климата. В этот период котики выходят на сушу для реализации репродуктивной функции и выкармливания детенышей. Регионы, в которых обитают настоящие тюлени, характеризуются арктическими климатическими факторами, в частности, значительный период года океан замерзает, часты внезапные понижения температуры, сильные шторма и т. д.

Значительное время настоящие тюлени вынуждены находиться под водой – в более безопасных и комфортных температурных условиях.

В литературе достаточно известны представления о возможностях ныряющих млекопитающих поддерживать постоянный сенсорный контакт с окружающим миром. Асимметричное поведение спящих дельфинов было отмечено еще в работах McBride and Hebb (1948), а так же Lilly, (1964). Более полно с привлечением электрофизиологических методов «активность спящего мозга» была раскрыта в работах Л. Н.Мухаметова с соавторами на дельфинах (Mukhametov et al., 1988), а, позже на различных группах морских млекопитающих в лаборатории О. И.Лямина (Lyamin et al., 1992, 2004, 2008a, 2008b, 2008в и др.).

Особый интерес, с нашей точки зрения, привлекает сравнительный анализ тюленей, обитающих в умеренной климатической зоне (северный морской котик), и арктических тюленей (гренландский тюлень). Первые имеют возможность контролировать окружающую среду на предмет наличия хищников или сородичей (Wade et al., 2007; Gentry, 2008) «используя» модель однополушарного медленного сна, тогда как вторые, обитающие значительную часть времени года в условиях крайне низких температур воздуха и воды, толстого ледяного покрова, вынуждены спать в толще воды. Последнее определяет отсутствие целесообразности в однополушарном сне животных. Так как снижение мышечного тонуса приводит к замерзанию организма (Шмидт-Ниельсен, 1982), реализация сна, особенно парадоксального, при котором происходит значительное снижение тонуса мускулатуры, должна происходить в более комфортных теплых условиях.

Нами подтверждается предположение (Lyamin, Mukhametov, 1998, Boyd et al., 1999, Ziegel, 2005) о том, что ластоногим сложно сформировать в условиях арктических морей состояние релаксации скелетной мускулатуры, характерное для парадоксального сна. В связи с этим, доля парадоксального сна у этих животных, спящих в водной среде, чрезвычайно мала.

ВЫВОДЫ

1. В суточном балансе сон и бодрствование у северных морских котиков встречались примерно поровну – 52,5 % и 47,5 % соответственно, сходной также была представленность активного (25,5 %) и спокойного (22,0 %) бодрствования, а медленный сон (40,0 %) преобладал над парадоксальным сном (12,5 %). Тогда как у гренландских тюленей активного бодрствования (46,8 %) регистрировалось больше за счет сокращения спокойного бодрствования (27,2 %) и сна, во время которого медленный сон достигал 24,5 %, а парадоксальный - 2,5 %.

2. В течение суток у всех ластиногих отмечалась значительная вариабельность дыхательного цикла при чередовании ритмичного и аритмичного (с длинными апноэ) дыхания. Так у котиков в отличие от спокойного бодрствования в парадоксальной фазе сна вероятность и длина апноэ были наибольшими, с резким их снижением в медленном сне. А у тюленей частота и длина апноэ закономерно нарастали при переходе от спокойного бодрствования к медленноволновой и затем к парадоксальной фазе сна, в которой за счет апноэ вариабельность дыхательного цикла тюленей была больше ($\sigma_{2cp}=1203,4\pm 37,2$), чем у котиков ($\sigma_{2cp}=105,2\pm 30,0$).

3. Всем ластиногим в цикле сон-бодрствование была свойственна дыхательная аритмия сердечных сокращений с глубокой брадикардией на фоне апноэ, наиболее выраженная у тюленей (с падением пульса до 20 уд./мин) по сравнению с котиками. Эта черта регуляции кардиореспираторной функции отражалась в бимодальном характере распределения значений частоты сердечных сокращений, а также в диапазоне вариационного размаха, который у котиков был меньше ($R_{cp}=70,8\pm 4,3$ уд./мин), чем у тюленей ($R_{cp}=103,4\pm 9,2$ уд./мин).

4. Высокая реактивность поведения подвижных, агрессивных котиков (особи 2, 4, 5) и тюленей (особи 2, 3) проявлялась слабым брадипноэ с небольшой сердечной аритмией на переходе от бодрствования к медленноволновой фазе сна и менее длинными апноэ в парадоксальной фазе сна. Тогда как низкая реактивность поведения малоподвижных и неагрессивных котиков (особи 1, 3) и тюленей (особи 1, 4, 5) в медленноволновой фазе сна сопровождалась глубоким брадипноэ и значительной аритмией сердечных сокращений, а в парадоксальной фазе - продолжительными и частыми апноэ.

5. Всем ластиногим во время продолжительных апноэ сна были характерны перестройки суммарной биоэлектрической активности головного мозга. Но у котиков перестройки на апноэ во сне затрагивали диапазон 8,1-12,0 Гц или проявлялись в десинхронизации колебаний диапазона 16,1-30 Гц. Тогда как апноэ сна тюленей сопровождалось изменениями высокочастотных, низкоамплитудных колебаний в диапазоне 16,1-30,0 Гц.

6. Обобщая результаты можно предположить, что выявленные отличия в организации сна и бодрствования, в соотношении фаз сна, в показателях дыхания (с апноэ и без), в особенностях дыхательной аритмии сердечных сокращений характеризуют видоспецифические различия регуляции кардиореспираторной функции у северных морских котиков и у гренландских тюленей в цикле сон-бодрствование, которые необходимы для жизнедеятельности организма в различных условиях обитания.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Кибальников А. С., Войнов В. Б., Вербицкий Е. В. Индивидуальные особенности кардиореспираторной функции в бодрствовании и во сне у северных морских котиков, пребывающих на суше // Вестник Южного Научного Центра. – 2011. – Т. 7. – № 2. – С. 86-93.
2. Кибальников А. С., Вербицкий Е. В., Войнов В. Б., Михайлюк А. Л. Физиология феномена апноэ во сне: от человека к морским млекопитающим // Валеология. – 2011. – № 4. – С. 25-30.
3. Кибальников А. С., Войнов В. Б., Вербицкий Е. В. Исследование дыхания и сокращений сердца в цикле сон-бодрствование у северных морских котиков, пребывающих на суше // Сборник трудов Первой международной научно-практической конференции «Высокие технологии, фундаментальные и прикладные исследования в физиологии и медицине». С.-Петербург: Издательство Политехнического университета, 2010. – С. 245-252.
4. Вербицкий Е. В., Кибальников А. С., Войнов В. Б. Исследование кардиореспираторной функции во сне и бодрствовании у северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) // «Морские млекопитающие Голарктики»: Сб. науч. трудов по материалам 6-й Междунар. конф. (11-15 октября 2010 г.). Калининград: Капрос, 2010. С
5. Lyamin O., Kibalnikov A., Kosenko P., Mukhametov L., Siegel J. Cardio-respiratory pattern of northern fur seals during sleep and waking // Journal of sleep and sleep disorders research. – 2010. – V.33. – P. A23.
6. Косенко П. О., Лямин О. И., Кибальников А. С. Влияние диазепама на сон северного морского котика // Всерос. Конф. «Морские биотехнические системы. Биологические и технические аспекты»: Тезисы докладов (9-11 сентября 2008 г.). Ростов-на-Дону. – С. 23-25.
7. Кибальников А. С., Лямин О. И. Исследование кардио-респираторной активности в цикле сон-бодрствование у северных морских котиков // 5-я Российская школа-конференция (с международным участием) «Сон – окно в мир бодрствования»: Тезисы докладов (20-22 сентября 2009 г.). Ростов-на-Дону. – С. 117-118.
8. Kosenko P. O., Lyamin O. I., Belyaev E. V., Kibalnikov A.S., Mukhametov L. M., Siegel, J. M. Selective REM sleep deprivation of the northern fur seal on land // 23rd annual meeting of the associated professional sleep societies, Seattle, USA, 2009. – P.14-15.
9. Lyamin O. I., Kosenko P. O., Belyaev E. V., Kibalnikov A.S., Lapierre J. L., Mukhametov L. M., Siegel, J. M., Selective sleep deprivation of the northern fur seal // The 18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, (October 12-16, 2009). Quebec, Canada. – P. 21-22.
10. Косенко П. О., Лямин О. И., Беляев Е. В., Кибальников А. С., Мухаметов Л. М., Лапьерр Д. Л., Сигал Дж. М. Избирательная депривация билатерального медленноволнового и парадоксального сна у северных морских котиков // 5-я Российская школа-конференция (с международным участием) «Сон – окно в мир бодрствования»: Тезисы докладов (20-22 сентября 2009 г.). Ростов-на-Дону. – С.124-125.
11. Кибальников А. С., Вербицкий Е. В., Лямин О. И. Исследование кардио-респираторной активности северных морских котиков в цикле сон-бодрствование // 13-я научная школа-конференция молодых ученых по физиологии ВНД и нейрофизиологии: Тезисы докладов (14-16 октября 2009 г.). Москва. – С. 34-35.
12. Кибальников А. С. Исследование кардиореспираторной системы северных морских котиков во время сна и бодрствования на суше // 6-я Ежегодная научная конференция студентов и аспирантов базовых кафедр ЮНЦ РАН: Тезисы докладов (19-30 апреля 2010 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. – С. 24.

13. Кибальников А. С., Войнов В. Б., Вербицкий Е. В. Индивидуальные особенности кардиореспираторной функции в цикле сон – бодрствование у северных морских котиков на суше // 7-я Всероссийская конференция «Актуальные проблемы сомнологии»: Тезисы докладов (22-23 ноября 2010 г.). Москва. – С. 33.

14. Вербицкий Е. В., Войнов В. Б., Кибальников А. С. Спектральные характеристики кардиореспираторной функции морских котиков в цикле сон-бодрствование // 3-я Всероссийская научно-практическая конференция «Функциональное состояние и здоровье человека»: Тезисы докладов (4-7 октября 2010 г.). Ростов-на-Дону. – С. 27.

15. Кибальников А. С., Вербицкий Е. В., Войнов В. Б. Спектральная мощность ЭКГ северных морских котиков в цикле сон-бодрствование на суше // 14-я Научная школа-конференция молодых ученых по физиологии высшей нервной деятельности и нейрофизиологии: Тезисы докладов (21-22 октября 2010 г.). Москва. – С. 46.

16. Кибальников А. С., Вербицкий Е. В., Лямин О. И., Войнов В. Б. Особенности вариабельности сердечного ритма на разных стадиях цикла сон-бодрствование северных морских котиков // 21-й Съезд Физиологического Общества им. И. П. Павлова: Тезисы докладов (19-25 сентября 2010 г.). Калуга. – С. 268.

17. Кибальников А. С. Исследование поведения и кардиореспираторной функции ушастых и настоящих тюленей во время сна и бодрствования // 7-я Ежегодная научная конференция студентов и аспирантов базовых кафедр ЮНЦ РАН: Тезисы докладов (19-30 апреля 2011 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2011. – С. 23-24.