

УДК 636.02+612.017

ФЕНОМЕН АРИТМИИ В ПОВЕДЕНИИ, ДЫХАНИИ И ЭКГ ГРЕНЛАНДСКИХ И СЕРЫХ ТЮЛЕНЕЙ

© 2010 г. В.Б. Войнов^{1,2}

Описаны феномены аритмии в поведении и циклических процессах сердечно-сосудистой и дыхательной систем настоящих тюленей на примере гренландских и серых тюленей, содержащихся в неволе. На фоне спокойного состояния тюленя, находящегося на суше, высока вероятность проявления фрагментов активного состояния и фрагментов с выраженным комплексом признаков т.н. рефлексов погружения. Данный комплекс проявляется в первую очередь в задержке дыхания, сопровождаемой замедлением ритма сердечных сокращений. Представленные результаты могут стать основой для дальнейших исследований, которые позволят выяснить, каким образом индивидуальная динамика формирования (созревания) феноменов дыхательной аритмии сердечного ритма, брадикардии погружения и такого феномена, как “произвольный рефлекс погружения”, могут быть оценены с позиции формирования общих адаптационных возможностей единичного животного, группы особей или популяции.

Ключевые слова: морские млекопитающие, серый тюлень, гренландский тюлень, циклические процессы, аритмия, электрокардиограмма, поведение.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то что в последние десятилетия интерес к проблемам времени в биологических системах снизился, по-прежнему исследования механизмов временной организации живых систем остается весьма актуальным. По мнению Б.С. Алякринского [1], Ю.А. Романова [2], биологические ритмы сами по себе могут быть признаны важнейшим компонентом механизмов регуляции функций организма. Причем авторами подчеркивается значимость иерархически организованных, системоспецифичных “равнопериодических” колебаний. Ряд исследователей отмечает, что ритмичность свойственна и организации внешнего поведения животных [3]. При этом отдельные исследователи, отмечая сложность биологических систем, указывают на большую значимость для их функционирования циклических процессов, проявляющихся в аритмической форме, в виде сопряженных десинхронозов. Для морских млекопитающих, в том числе и тюленей, одним из важнейших факторов, определяющих режим их функционирования, является непостоянная и нерегулярная доступность кислорода воздуха, комплекс экологических факторов,

имеющих ритмический характер. Большинство исследователей единодушно в признании значимости для биологии морских млекопитающих комплекса рефлексов, связанных с их погружениями под воду, – продолжительными и кратковременными, ритмичными и нерегулярными. Рефлексы в первую очередь организуют задержку дыхания (апноэ), формируют специфический паттерн сокращений сердца, перераспределение крови в системе сосудистого русла [4–8]. Ведущим фактором, определяющим продолжительность нахождения животного под водой, является необходимость решения задач жизнеобеспечения (поиск пищи, уход от преследования и т. д.). При этом время задержки дыхания определяется, вероятно, не только аэробным лимитом погружения (количеством необходимого для жизни кислорода), но и концентрацией в крови углекислого газа [9]. Кроме того, в ряде работ показано, что различные циклические процессы в системах кислородообеспечения животных, находящихся на поверхности воды и на суше, т. е. в условиях полного доступа к кислороду воздуха, характеризуются выраженной аритмичностью. V.S. de Kleer [10] в отношении гренландского тюленя, а позже А.Г. Купин с соавторами [11], В.П. Галанцев с соавторами [12] – для байкальского и каспийского тюленей, R. Williams, M.M. Bryden [13] – для морского леопарда, A. Pâsche, J. Krog [14] – для обыкновенного тюленя показали, что *при нахождении животных на суше ритм дыхания характеризуется продолжительными паузами, сопровождающимися снижением частоты пульса (брадикардией).*

¹ Южный научный центр Российской академии наук, 344006, Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41; тел. (863) 250-98-13, e-mail: voynov@mmbi.krinc.ru.

² Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук, 183010, Мурманск, ул. Владимирская, д. 17.

Из наблюдений за щенками гренландского тюленя Н.В. Козаком [15], обыкновенного тюленя J.L. Lariette с соавторами [16], D.K. Greaves с соавторами [17] было выявлено, что дыхательная сердечная аритмия формируется в течение первого месяца жизни щенков, причем инициирующим и тренирующим фактором авторы признают их погружение под воду. Таким образом, можно отметить, что сложная временная организация механизмов регуляции параметров внутренней среды организма тюленей не просто реализуется в качестве одного из компонентов видовой адаптации, но и формируется, *созревает* в процессе накопления отдельной особью жизненного опыта. Причем отмеченные процессы выявлены у различных групп животных, а также у человека.

Актуальным является расширение работ по конкретизации проявлений циклических феноменов у отдельных видов морских млекопитающих с целью выявления общегрупповых для всех ныряющих животных механизмов приспособления к водному образу жизни, имеющих идиоадаптивное значение. Цель данного исследования – описание аритмических проявлений циклических феноменов поведения и регуляции систем кислородообеспечения настоящих тюленей на примере гренландского и серого тюленей.

МЕТОДИКА

Исследования проводились на базе экспериментального полигона Мурманского морского биологического института, на Баренцевом море. Объекты исследования:

– гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandica* Erxleben, 1777) – 3 особи (1♀ – 1 год и 2 месяца; 1♂ – 2 года и 6 месяцев; 1♂ – 4 года);

– серый тюлень (*Halichoerus grypus* Fabricius, 1791) – 6 особей (3♀ – 6 месяцев; 1♂ – 6 месяцев; 1♂ – 17 лет; 1♀ – 6,5–7 лет).

К началу работы животные были приучены и содержались в вольере полигона около года. Для регистрации поведенческих и физиологических параметров тюленей использовался оригинальный программно-аппаратный комплекс (полиграф) [18, 19]. Комплекс создан в 2004–2005 гг. на базе Южного научного центра РАН при поддержке РФФИ (№ 040567049) и при участии специалистов Таганрогского радиотехнического университета. Комплекс размещается при помощи специальной шлейки на теле животного, позволяет регистрировать и накапливать набор параметров поведения и физиологии различных видов морских млекопитающих в условиях, приближенных к естественным условиям их обитания. По структуре полиграф представляет собой автономное устройство, реализованное на базе микроконтроллера MSP430 фирмы Texas

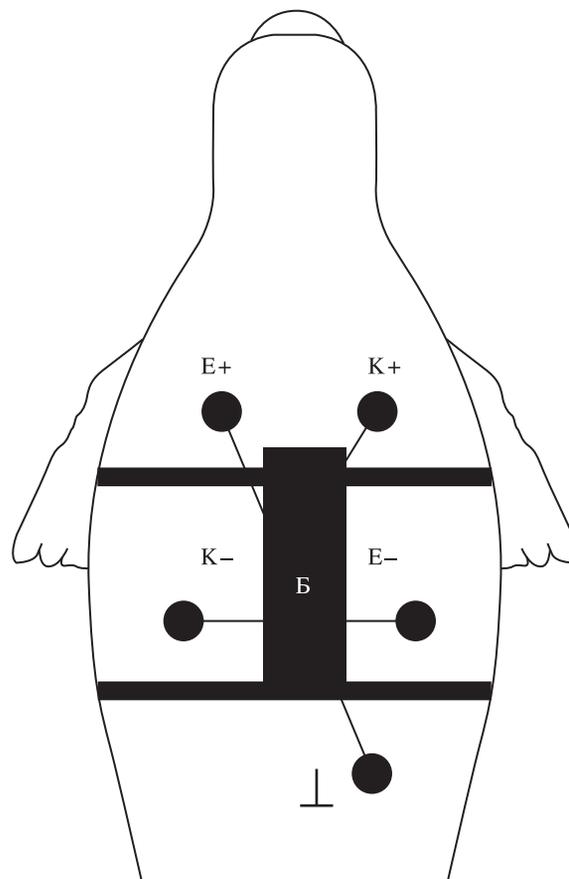


Рис. 1. Схема монтажа мобильного комплекса для физиологических исследований: основной блок (Б), две пары кардиографических электродов (K1, K2, E1, E2), электрод заземления (Л), шлейка

Instruments. Резидентное программное обеспечение реализует функции просмотра сигналов в режиме осциллографа, преобразование данных в цифровой вид и их накопление (до трех суток непрерывной регистрации), передачу данных в компьютер. Полиграф позволяет регистрировать и анализировать следующие параметры: электрокардиограмму в двух отведениях от двух пар электродов (один электрод – заземление); фотоплетизмограмму – датчик, реализованный на основе учета изменения инфракрасного потока излучения; пневмограмму (динамичная периметрия грудной клетки) – параметр внешнего дыхания; ускорения, развиваемые животным при перемещениях, рассчитываемые по данным акселерометрии в двух ортогональных плоскостях. Конструкция прибора обеспечивает его автономную работоспособность под водой на глубине до 50 метров.

Схема расположения электродов для регистрации электрокардиограммы была представлена двумя парами датчиков (E1-E2, K1-K2), электрод заземления располагался в произвольной области. Датчик периметрии грудной клетки устанавливался в области диафрагмы на эластичной ленте (рис. 1).

Наблюдения проводили в мае и в конце сентября – начале октября, при сходных метеорологических условиях: температуре воздуха +5...+10 °С (осенью – несколько выше +10 °С) и температуре воды +3...+4 °С.

Анализ оцифрованных данных осуществлялся в среде Ms Office с использованием традиционных статистических методов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из наблюдений за поведением морских животных в условиях неволи можно отметить, что и в случае свободного плавания, и в случае нахождения на поверхности (клетка на помосте вольера) для них характерна неритмичная смена двух поведенческих форм: активной и более спокойной. Для активного поведения характерны: поисковые реакции, резкие, активные движения, тревожная вокализация, выраженные агрессивно-оборонительные реакции в отношении исследователей. Для более спокойного состояния типичны: сниженная двигательная активность, спокойные продолжительные погружения под воду, стереотипное плавание в толще воды; на берегу – периоды покоя с удлинёнными дыхательными паузами. Общий “рисунок” смены этих двух форм поведения в значительной степени сходен и у гренландских, и у серых тюленей, как находящихся на берегу, так и свободно пла-

вающих животных (таблица 1). Как можно видеть в таблице 1, существенные различия между такими обобщёнными характеристиками поведения животных практически отсутствуют. Можно предположить, что поведение молодых животных несколько более разнообразно, преобладают кратковременные погружения под воду, тогда как более взрослый, долгое время живущий в неволе тюлень (серый тюлень Проша, в отличие от недавно пойманного гренландского тюленя Дикого) характеризуется менее динамичным поведением с большей долей средних и продолжительных погружений под воду. Убедительных выводов о видовых особенностях поведения исследованной группы животных, по-видимому, сделать нельзя, хотя было отмечено, что в целом поведение серых тюленей более разнообразно. Тогда как для гренландских тюленей более характерны редкие длительные погружения на фоне достаточно стереотипного режима – кратковременных погружений – всплываний.

На рисунке 2 представлены циклограммы поведения одного молодого серого тюленя Змея. Оба графика отражают стереотипность поведения животного в вольере – “ныряние – всплытие”. В обоих случаях погружения под воду более продолжительны, пребывания на поверхности более кратковременны. При повторном обследовании характерны более продолжительные погружения. Для иллюстрации нами выбраны фрагменты, характеризующие типичное поведение животного в спокойной обстановке, через два часа после приема пищи. Следует предположить, что изменения отражают процессы взросления животного. Графики отражают существенную аритмичность процесса, составляющие цикла характеризуются различной продолжительностью, длительные циклы неритмично сменяются короткими. Характерны эпизоды с частыми кратковременными погружениями: в 2006 году под водой 3–5 секунды, на поверхности 2–3 секунды; в 2007 году под водой 20–25 секунд, на поверхности – 2–3 секунды. Кроме того, имеют место стадии спокойного поведения с последовательными продолжительными погружениями до 60–120 секунд, на поверхности – до 20–30 секунд.

Как правило, животные стереотипно двигались по кругу, всплывая на поверхность брюхом вверх и погружаясь под воду головой вперед, положение животного при этом не менялось. Глаза у них часто были закрыты, ноздри для дыхания открывались на поверхности на короткое время. В ряде случаев при продолжительном нахождении на поверхности воды тюлени открывали глаза, осматриваясь по сторонам. Обычно это не было связано с появлением новых звуков, провоцирующих ориентировочную реакцию. Единичные наблюдения за поведением

Таблица 1. Индивидуальные средние соотношения коротких, средних и длительных погружений под воду (апноэ) исследованных животных

Животные	Короткие (≤ 10 с)	Средние (10 < < 30 с)	Длительные (≥ 30 с)
Серый тюлень Проша	около 7 лет*		
	81,75±1,12%	9,00±1,86%	9,25±1,49%
Серый тюлень Харза	около 8 лет		
	84,53 ±1,90%	5,16±2,03%	9,71±1,10%
Серый тюлень Тася	около 1 года		
	69,41±3,91%	10,58±4,02%	20,01±2,94%
Серый тюлень Змей	около 1 года		
	82,39±4,19%	8,58±2,57%	9,03±2,51%
Серый тюлень Вета	около 1 года		
	75,00±1,89%	16,67±2,45%	8,33±1,65%
Гренландский тюлень Дикий	около 1 года		
	88,17±3,04%	1,61±1,14%	10,22±1,90%
Гренландский тюлень Зая	около 8 лет		
	92,50±5,04%	0,61±2,14%	4,29±1,78%
	около 1 года		
Гренландский тюлень Зая	около 1 года		
	87,72±1,48%	11,34±1,21%	0,93±0,71%
Гренландский тюлень Зая	около 2 лет		
	78,63±1,23%	16,56±1,47%	4,80±2,85%

* Указан примерный возраст животных на момент проведения обследования.

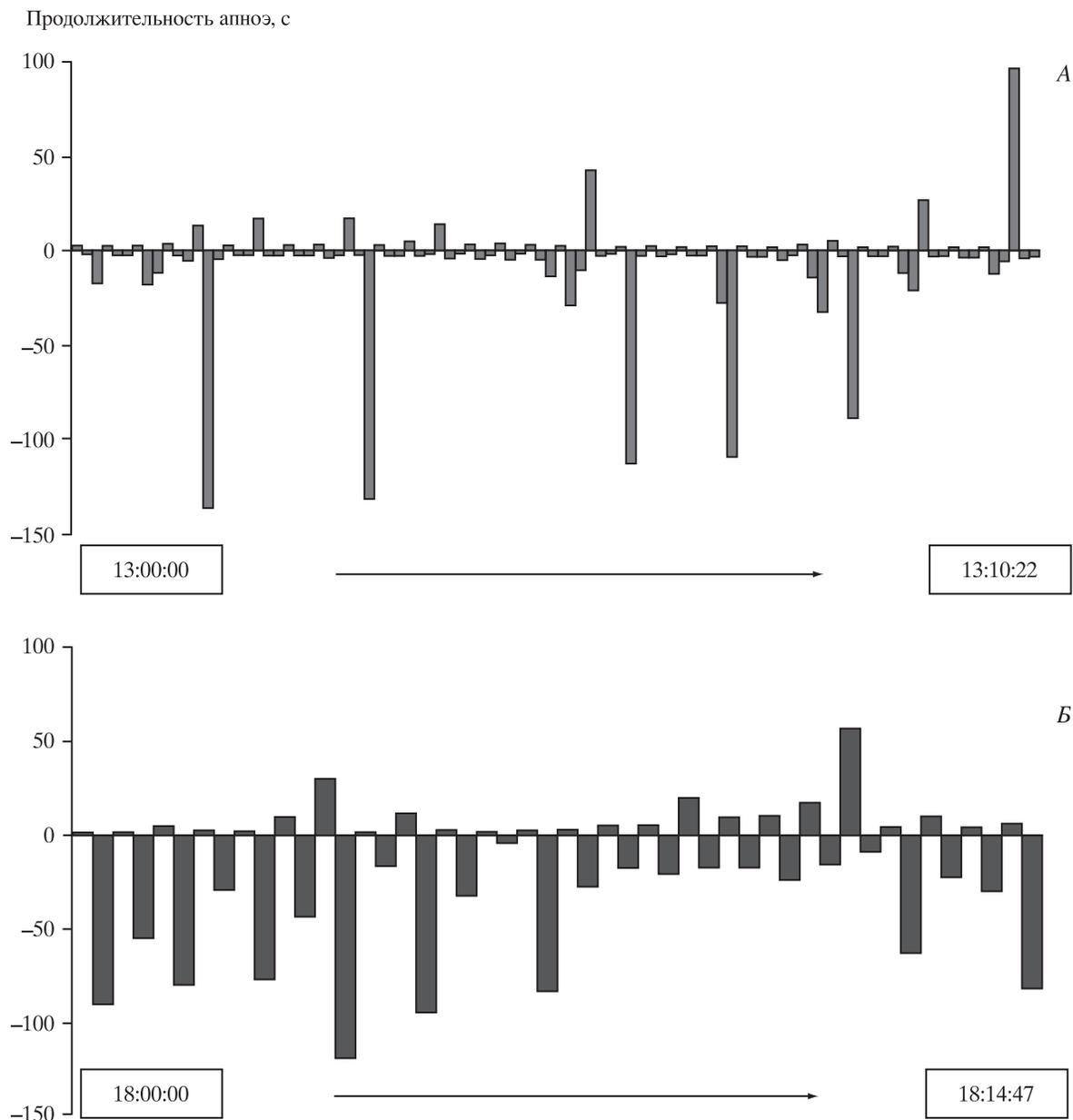


Рис. 2. Примеры циклограммы поведения, отражающие продолжительность последовательных дыхательных пауз; отрицательные значения соответствуют апноэ при нахождении животного под водой, положительные значения – апноэ при его нахождении над водой. График *А* – животному около 1,5 года; график *Б* – около 2,5 лет

свободно плавающих по акватории озера тюленей позволяют отметить еще меньшую стереотипность поведения – продолжительные погружения под воду (30–40 и более секунд) сменяются частыми и ритмичными погружениями–всплытиями.

При анализе электрокардиограммы, зарегистрированной у тюленей, находящихся на помосте вольера, выделялись два паттерна, согласующихся с поведенческими реакциями животных, которые свободно перемещались во всем объеме вольера (рис. 3). На фоне электрокардиограммы с высокой частотой сердечных сокращений (около 130 ударов в минуту) и при частом дыхании более веро-

ятно активное поведение животных, этот тип ЭКГ более характерен для исходного, напряженного состояния. И напротив, редкое дыхание с длительными задержками дыхания и низкая частота сердечных сокращений (брадикардия – частота пульса не превышает 30–40 ударов) совпадают во времени со спокойным типом поведения. Активное поведение характеризуется не только высокой частотой сердечных сокращений, но и сниженной вариабельностью сердечных сокращений – индекс напряжения [20] превосходит 100 единиц, что соответствует состоянию высокого напряжения регуляции сердечно-сосудистой системы с акцентом на значимость

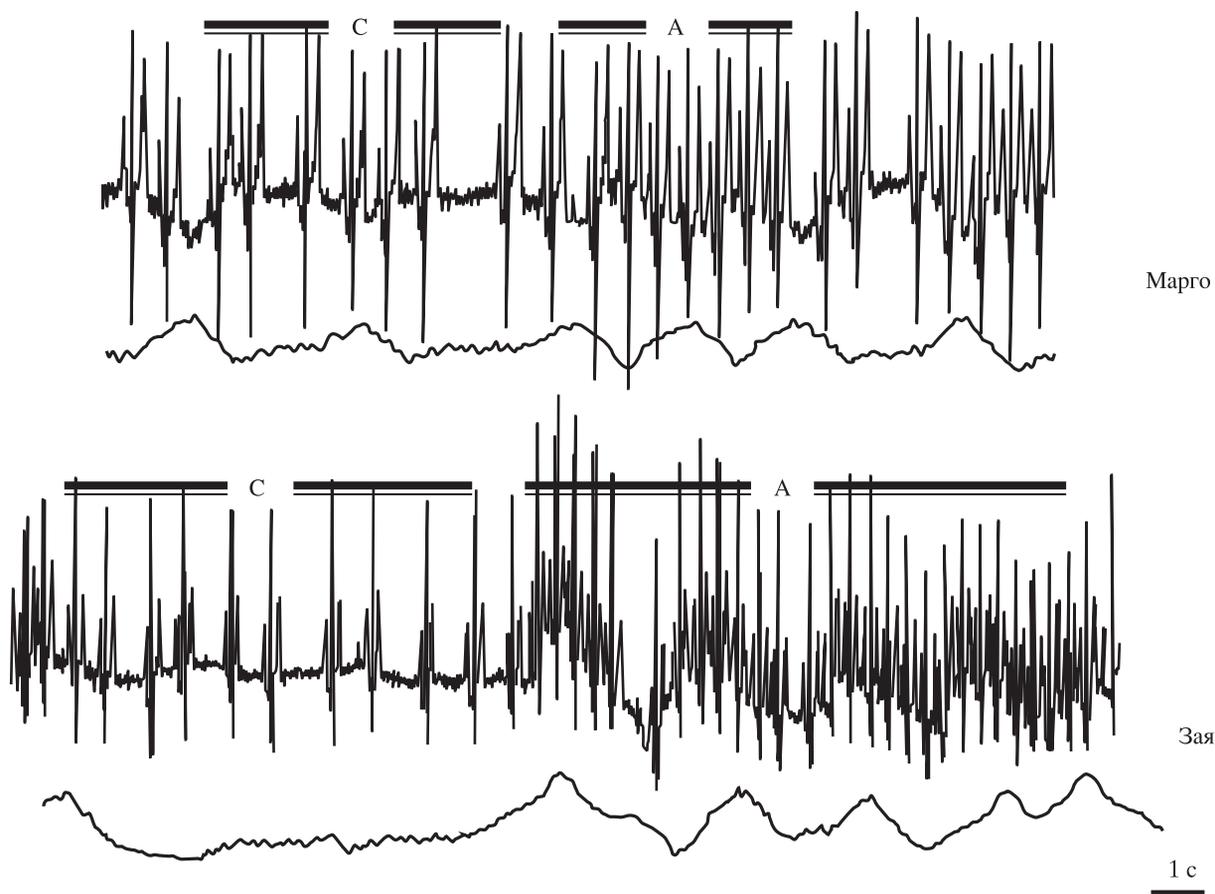


Рис. 3. Примеры электрокардиограммы и пневмограммы тюленей на фоне спокойного (С) и активного (А) состояний. Гренландские тюлени: самка Марго, самец Зая, в возрасте около полутора лет

симпатического отдела вегетативной нервной системы (рис. 4, табл. 2). При этом спокойное состояние характеризуется высокой изменчивостью длительности кардиоинтервалов. Соответственно индекс напряжения в этом случае достигает низких значений, что отражает преобладание парасимпатического контура регуляции [21]. На фоне задержки дыхания вариабельность кардиоинтервалов существенно снижается.

Таблица 2. Сравнительные характеристики параметров ЭКГ двух выделенных состояний гренландского тюленя Зая для двух представительных участков ЭКГ, количество кардиокомплексов ≥ 100

Параметр	Состояние	
	активное	спокойное
Мх – максимальное значение RR-интервала, мс	461,01	1876,13
Среднее значение пульса уд./мин.	130,00 ± 21,24	31,98 ± 18,89
Мо – мода, с	500,00	1150,00
АМо – амплитуда моды, %	49,00	16,00
Индекс напряжения, ед.	204	3

Как видно на фрагментах электрограмм обоих животных (рис. 3, 5), электрокардиограмма ластоногих может быть описана исходя из наличия признаков дыхательной аритмии, достаточно типичной и для ЭКГ человека, – на фоне вдоха частота сердечных сокращений растет, а на фоне выдоха и продолжающейся дыхательной паузы снижается. Причем в соответствии с графиками, представленными на рисунке 4, дыхательная ритмика находит отражение не только во временной структуре сердечно-

Таблица 3. Сравнительные характеристики компонентов кардиокомплексов при сопоставлении спокойного и активного состояний

Параметр	Состояние		Т-критерий, P
	спокойное	активное	
Марго			
Амплитуда R	0,266±0,034	0,235±0,012	2,18; 0,022
Амплитуда S	-0,369±0,068	-0,417±0,087	4,01; 0,011
Зая			
Амплитуда R	1,045±0,042	0,892±0,032	3,48; 0,015
Амплитуда S	-0,408±0,054	-0,485±0,072	2,02; 0,042

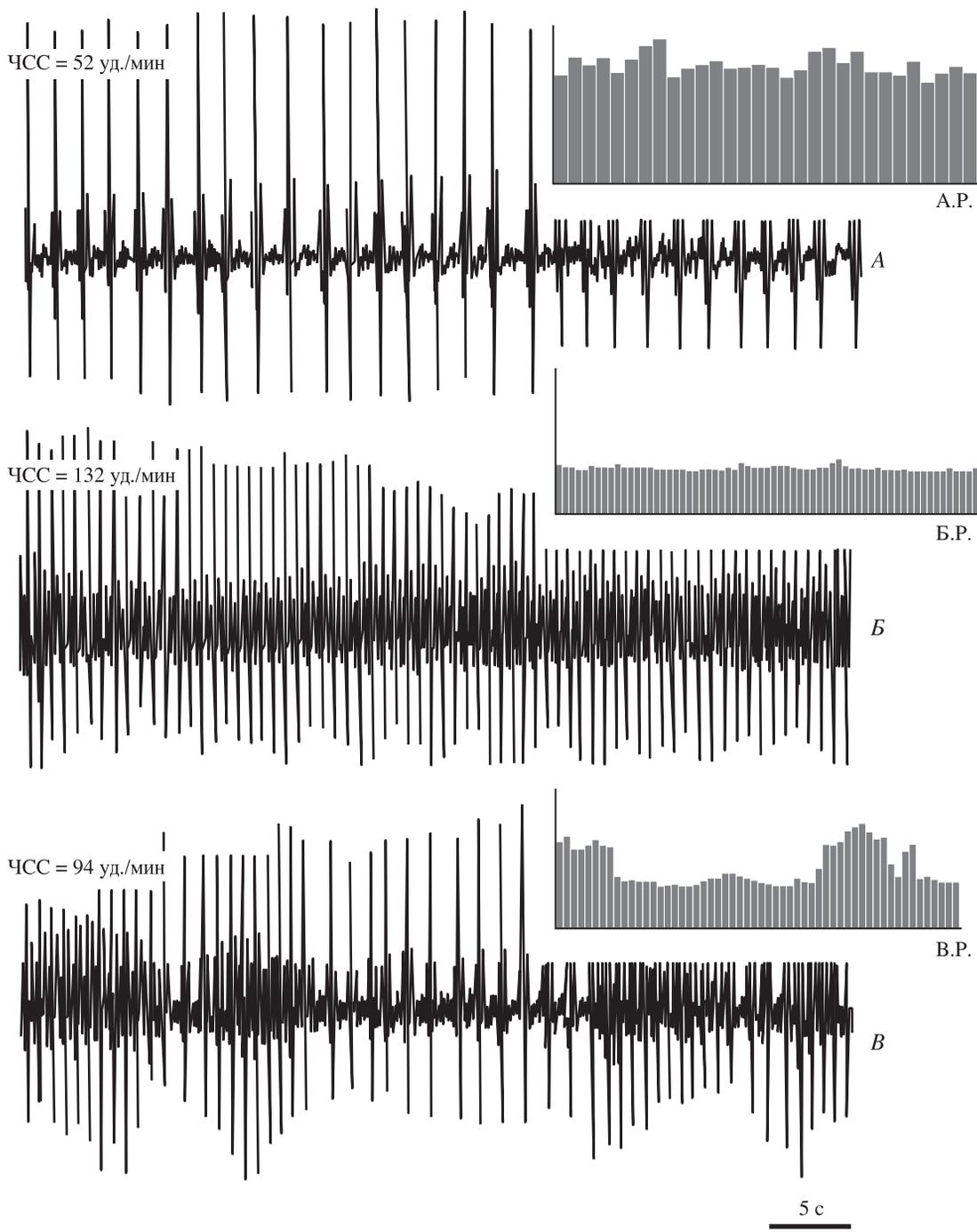


Рис. 4. Пример изменения параметров ЭКГ тюленя в динамике состояний. Последовательные участки электрограммы. Состояния: *A* – спокойное, *B* – активное, *B* – переходное. А.Р., Б.Р., В.Р. – кардиоинтервалограмма соответствующего участка ЭКГ. Гренландский тюлень Зая, самец, возраст – около года

го ритма, но и в амплитудных параметрах кардиокомплекса.

Для выделенных состояний были получены усредненные паттерны кардиокомплексов (рис. 6, табл. 3). Конфигурация кардиокомплекса отведения E позволяет наиболее полно рассмотреть биоэлектрические процессы, разворачивающиеся в векторном пространстве сердца животного. Все типич-

ные компоненты, характерные для сердца млекопитающих – *P*, *Q*, *R*, *S*, *T*, присутствуют. Полярность зубцов, основные амплитудные и временные соотношения достаточно типичны и соответствуют, в частности, параметрам, описанным в работе V.S. de Kleer [10].

Наиболее представительный *R*-зубец достигает при поверхностном наложении на спинную поверх-

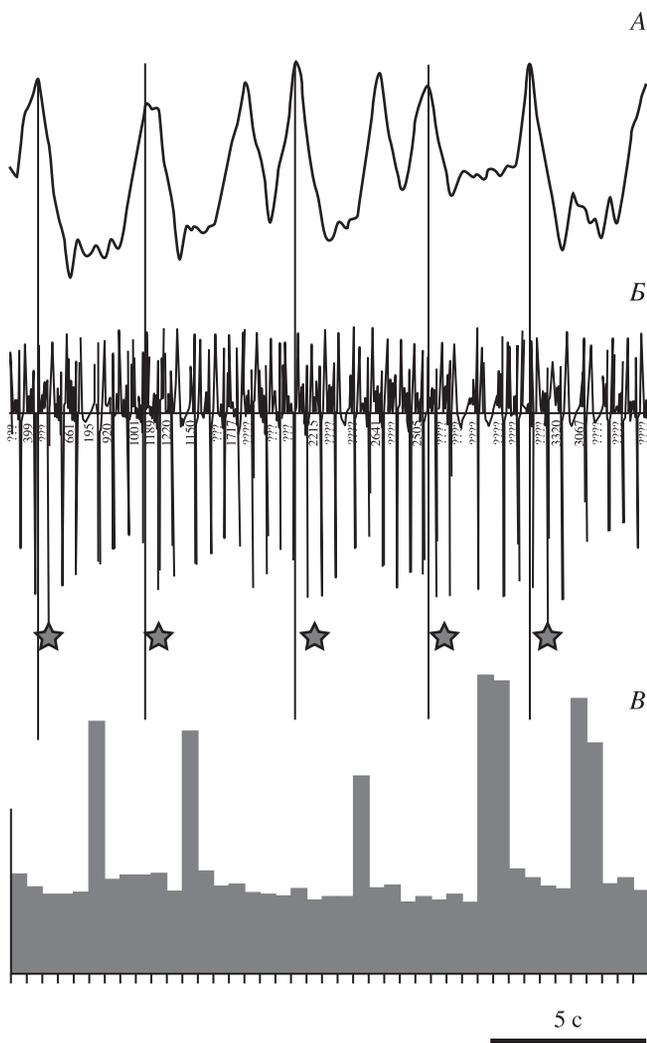


Рис. 5. Пример проявления дыхательной ритмики (А) в параметрах ЭКГ серого тюленя (Б): в амплитуде S-зубца и в длительности кардиоинтервалов (В). Активное состояние животного. Средний пульс 130 уд./мин., частота дыхания 22 дыхательных движения в минуту. Тюлень Проша, самка, возраст 7 лет. Звездочками отмечены случаи максимального совпадения фаз дыхательной ритмики, ЭКГ и кардиоинтервалограммы

ность тела животного в отведении E 0,2–1,0 мВ, что несколько меньше при грудной локализации электродов в исследованиях ЭКГ гренландского тюленя – в среднем до 1,43 мВ [10]. Как можно видеть на рисунке 4 и в соответствии с данными таблицы 2, для более активного состояния характерны снижение амплитуды компонента R и рост выраженности (снижение абсолютного значения амплитуды) S -зубца. Для представленного на рисунке 6 случая использованный T -критерий Стьюдента позволяет утверждать, что наблюдаемые изменения достоверны. Следует ожидать, что эти изменения амплитуд компонентов кардиокомплекса определяются движениями диафрагмы, принимающей участие в

А изменении конфигурации грудной клетки животных. Хотя возможно участие и более сложных механизмов, определяющих формирование активного состояния и связанных с изменением тонуса центральных активирующих влияний.

На фоне состояний с признаками активного поведения отмечается характерный для обоих животных значительный рост средней частоты сердечных сокращений, для тюленя Марго в спокойном и активном состоянии соответственно $87,48 \pm 11,57$; $159,29 \pm 22,09$ (уд./мин.), а для тюленя Заи $99,89 \pm 13,46$; $133,58 \pm 7,11$ (уд./мин.). Важно отметить, что для вышеприведенного сравнения выбирались кардиокомплексы с максимальной амплитудой R -зубца, зарегистрированные на фоне вдоха.

Таким образом, рассматриваемый эмпирический материал позволяет отметить, по-видимому, достаточно типичную для настоящих тюленей (гренландских и серых) выраженную аритмичную организацию ряда важнейших циклических процессов их организма: поведения и дыхательных движений. V.S. de Kleer [10] отмечал у гренландских тюленей, находящихся на берегу, длительные фазы задержки дыхания с характерной брадикардией, достигающей 8–12 уд./мин. Автор высказал предположение о характерном “самопроизвольном рефлексе погружения”, начинающемся и завершающемся без видимой внешней причины. Кроме того, вероятностный характер длительности очередного апноэ подчеркивался в работах многих исследователей. При исследовании особенностей поведения тюленя Уэдделла R.W. Davis с соавторами [22] описали 4 типа погружения под воду, различающихся по длительности и глубине погружений. Авторы отмечают, что смена паттернов поведения случайна и не определяется очевидными для исследователей причинами. Можно только предположить, что у тюленей при этом формируются специфические паттерны взаимодействия систем кислородобеспечения. Данное предположение созвучно с выводами М.А. Fedak с соавторами [23] о характерности для тюленей двух неритмично сменяющих друг друга режимов функционирования сердечно-сосудистой системы: брадикардии и тахикардии.

Очевидно, и это уже звучало в литературе [24], что сложная, выражено аритмичная динамика кратких и продолжительных дыхательных пауз, смена спокойного и активного состояния тюленей, отмечаемая при нахождении животных на суше, есть следствие адаптации ластоногих к ныряющему образу жизни. При нахождении животных на берегу аperiodически наблюдаются признаки так называемого самопроизвольного рефлексa погру-

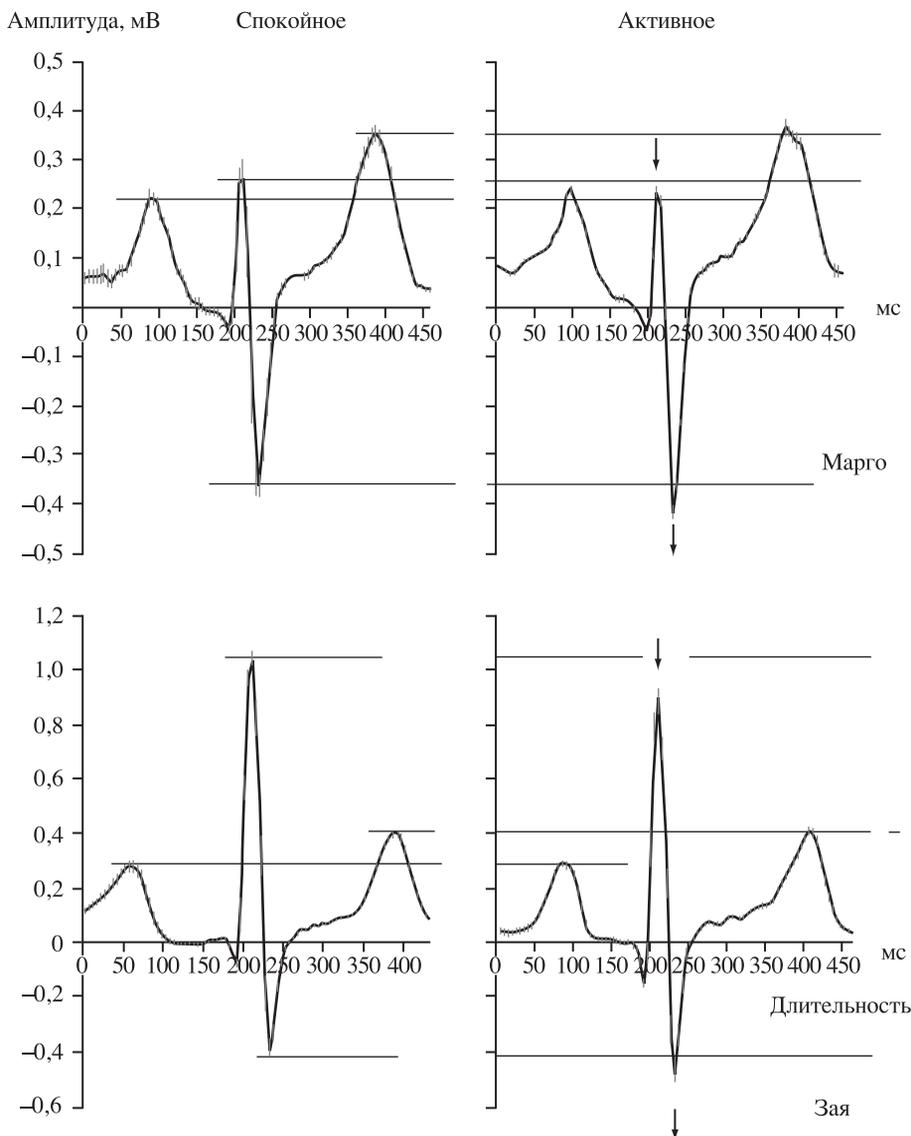


Рис. 6. Усредненные образцы кардиокомплексов, характерные для исследуемых подсостояний (спокойного и активного); гренландские тюлени: Марго, самка, Зая, самец, в возрасте около 1,5 лет. Отведение E. Усредненные комплексы выбраны на фоне вдоха. Стрелками отмечены достоверные изменения амплитуд зубцов кардиокомплекса ($P < 0,05$)

жения [10] – изменяется поведение животного, реализуется задержка дыхания, отмечается перестройка работы сердца.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Структура поведения и основных регуляторных процессов сердечно-сосудистой и дыхательной систем гренландских и серых тюленей характеризуется сложным аритмичным рисунком, определяемым адаптацией ластоногих к ныряющему образу жизни.

Основные примеры аритмичных феноменов в циклических процессах жизнедеятельности ласто-

ногих достаточно типичны для всех исследованных особей гренландского и серого тюленей. Полученные нами факты повторяют ранее отмеченные особенности организации циклических процессов в системе кислородообеспечения гренландских тюленей [10] и впервые описаны для серых тюленей.

На фоне спокойного состояния тюленя, находящегося в достаточно комфортных условиях на поверхности земли и приученного к проведению исследования, признаки снижения напряженности регуляции внутренней среды организма (более медленные и ритмичные дыхание и сердцебиение) могут проявляться лишь в виде тенденции, при высокой вероятности чередования более активного и более спокойного состояний с выраженным ком-

плексом перестроек, так называемым произвольным рефлексом погружения различной продолжительности. Данный комплекс проявляется в первую очередь в задержке дыхания, сопровождаемой замедлением ритма сердечных сокращений.

Проведенная работа является основой для дальнейших исследований, направленных на выяснение адаптационных механизмов отдельных животных, их групповых особенностей, на описание индивидуальной динамики формирования (созревания) феноменов дыхательной аритмии сердечной деятельности, брадикардии погружения и такого феномена, как “произвольный рефлекс погружения”. Следует предположить, что выраженность перечисленных феноменов аритмии регуляторных процессов может отражать общую экологическую пластичность животных, позволяющую формировать различные стратегии приспособления к экстремальным условиям крайнего севера. Полученные в исследовании данные об относительно большей адаптационной пластичности особей серого тюленя дают основание для предположения о принципиальной важности данного феномена, о значимости его для понимания общих механизмов видовой адаптации ластоногих. В частности, серый тюлень балтийской популяции, ведущий по сравнению с гренландским тюленем более оседлый образ жизни и практически не совершающий дальних сезонных миграций [25, 26], вынужден формировать более сложные и надежные приспособительные реакции в отношении значительного ряда экстремальных экологических факторов арктических морей.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты 04-05-67049, 05-04-48388а, 07-04-01553а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алякринский Б.С. Адаптация в аспекте биоритмологии. Проблемы временной организации живых систем. М., 1979. 274 с.
2. Романов Ю.А. Междисциплинарный характер исследования временной организации биологических систем и их значение для медицины. Биология и медицина: философские и социальные проблемы взаимодействия. М.: Наука, 1985. 325 с.
3. Непомнящих В.А., Гремячих В.А., Подгорный К.А. Цикличность и оптимизация поведения животных // Успехи современной биологии. Т. 115. Вып. 4. 1995. С. 432–438.
4. Casson D.M., Ronald K. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777) XIV. Cardiac arrhythmias // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*. 1975. 50 (1). P. 307–314.
5. Галанцев В.П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Л.: Наука, 1977. 191 с.
6. King J.E. *Seals of the World*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 1983. 240 p.
7. Mottishaw P.D., Thornton S.J., Hochachka P.W. The diving response mechanism and its surprising evolutionary path in seals and sea lions // *American zoologist*. 1999. 39 (2). P. 434–450.
8. Hochachka P.W. Pinniped diving response mechanism and evolution: a window on the paradigm of comparative biochemistry and physiology // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2000. 126 (4). P. 435–458.
9. Stephenson R. Physiological control of diving behaviour in the Weddell seal *Leptonychotes weddelli*: a model based on cardiorespiratory control theory // *Journal of Experimental Biology*. 2005. 208. P. 1971–1991.
10. de Kleer V.S. The electrocardiogram of the harp seal *pagophilus groenlandicus* // *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor.* 1975. Mer., 169. P. 145–153.
11. Купин А.Г., Галанцев В.П., Протасов В.А., Шерешков В.И. Особенности динамики сердечного ритма при произвольном нырянии каспийского тюленя (*Phoca caspica*) // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. (Астрахань, 5–8 сент. 1982 г.). Астрахань, 1982. С. 194–196.
12. Галанцев В.П., Коваленко С.Г., Коваль Е.З., Кузьмин А.А., Купин А.Г., Петров А.Е., Пимакин В.А., Шерешков В.И. Сравнительная характеристика изменения сердечной деятельности у ларги, каспийского тюленя и байкальской нерпы в связи с нырянием // *Физиол. мор. животных: Тез. докл. Всесоюз. конф.* (Мурманск, 1989). Апатиты, 1989. С. 121.
13. Williams R., Bryden M.M. Observations of Blood Values, Heart-Rate and Respiratory Rate of Leopard Seals (*Hydrurga-Leptonyx*) (Carnivora, Phocidae) // *Australian Journal of Zoology*. 2005. 41. P. 433–439.
14. Pâsche A., Krog J. Heart rate in resting seals on land and in water // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1980. Vol. 67(1). P. 77–83.
15. Козак Н.В. Базовые характеристики электрокардиограммы перелинявших щенков гренландского тюленя // *Соврем. состояние и перспективы исслед. экосистем Баренц., Карского морей и моря Лаптевых: Тез. докл. междунар. конф.*, Мурманск, 10–15 окт. 1995 г. Мурманск, 1995. С. 43–44.
16. Lapierre J.L., Schreer J.F., Burns J.M., Hammill M.O. Developmental changes in cardiorespiratory patterns associated with terrestrial apnoeas in harbour seal pups // *J. Exp. Biol.* 2004. 207 (22). P. 3891–3898.
17. Greaves D.K., Schreer J.F., Hammill M.O., Burns J.M. Diving Heart Rate Development in Postnatal Harbour Seals, *Phoca vitulina* // *Physiological and Biochemical Zoology*. 2005. 78 (1). P. 9–17.
18. Войнов В.Б., Синютин С.А., Синютин Е.С., Кавцевич Н.Н., Зотов А.С. Средства и способ исследования поведения и физиологии морских млекопитающих // *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 2008. Т. 145. № 3. С. 248.
19. Войнов В.Б., Кавцевич Н.Н., Михайлюк А.Л., Зотов А.С. Поведенческие и физиологические призна-

- ки адаптации серых и гренландских тюленей к ныряющему образу жизни // Доклады академии наук. 2008. Т. 420. № 2. С. 271–274.
20. *Баевский П.М.* Прогнозирование состояний на грани нормы и патологии. М., 1979. 285 с.
21. *Жемайтуте Д.И.* Вегетативная регуляция синусового ритма сердца у здоровых и больных // Анализ сердечного ритма. Вильнюс, 1982. С. 5–22.
22. *Davis R.W., Fuiman L.A., Williams T.M., Horning M., Hagey W.* Classification of Weddell seal dives based on 3-dimensional movements and video-recorded observations // *Mar. Ecol. Prog.* 2003. Ser. 264. P. 109–122.
23. *Fedak M.A., Pullen M.R., Kanwisher J.* Circulatory responses of seals to periodic breathing: heart rate and breathing during exercise and diving in the laboratory and open sea // *Can. J. Zool.* 1988. 66. P. 53–60.
24. *Castellini J.M., Rea L.D., Bharna S., Harris M.* Patterns of respiration and heart rate during wakefulness and sleep in elephant seals // *Am. J. Physiol.* 1994. 266. R863–R869.
25. *Карпович В.Н., Коханов В.Д., Татаринкова И.П.* Серый тюлень на Мурмане // Труды Полярного науч.-исследоват. и проект. ин-та мор. рыбн. хоз-ва и океанограф. 1967. Вып. 21. С. 117–125.
26. *Кондаков А.А.* Серый тюлень Мурманского побережья // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перелициала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 270–315.

THE PHENOMENON OF ARRHYTHMIA IN BEHAVIOUR, BREATH AND ELECTROCARDIOGRAM OF HARP SEALS AND GRAY SEALS

V.B. Voinov

The phenomena of arrhythmia in behaviour and cyclic processes of cardiovascular and respiratory systems of the seals by the example of gray seals and harp seals being kept in bondage are considered. Against the calm state of a seal when it is on the ground the fragments of active state and fragments of appeared complexes of changes (voluntary reflex of diving) of different duration appear. This complex becomes apparent first of all in breath-holding that is accompanied by the slowing of heart beat. The given results can become the basis for further researches that allow to find out in what way the individual dynamics of formation of respiratory arrhythmia of heart rate, bradycardia of diving, and “voluntary reflex of diving” can be estimated from the point of view of formation of common adaptive opportunities of a single animal, group of individuals, and the whole population.

Key words: marine mammals, gray seal, harp seal, cyclic processes, arrhythmia, electrocardiogram, behavior.

REFERENCES

1. Alyakrinskiy B.S. 1979. *Adaptatsiya v aspekte bioritmologii. Problemy vremennoy organizatsii zhivyykh sistem.* [Adaptation in aspect of biorhythmology. Problems of temporal organization of living systems.]. Moscow: 274 p. (In Russian).
2. Romanov Yu.A. 1985. *Mezhdistsiplinarnyy kharakter issledovaniya vremennoy organizatsii biologicheskikh sistem i ikh znachenie dlya meditsiny. Biologiya i meditsina: filosofskie i sotsial'nye problemy vzaimodeystviya.* [The interdisciplinary approach of the study in temporal organization of biological systems and its importance in medicine. Biology and Medicine: philosophical and social interaction problems]. Moscow, Nauka Publishers: 325 p. (In Russian).
3. Nepomnyashchikh V.A., Gremyachikh V.A., Podgornyy K.A. 1995. [Cyclicality and optimization of animals's behavior]. *Uspekhi sovremennoy biologii.* 115(4): 432–438. (In Russian).
4. Casson D.M., Ronald K. 1975. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777) XIV. Cardiac arrhythmias. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology.* 50(I): 307–314.
5. Galantsev V.P. 1977. *Evolyutsiya adaptatsiy nyryajushchikh zhivotnykh.* [The evolution of adaptations of diving animals]. Leningrad, Nauka: 191 p. (In Russian).
6. King J.E. 1983. *Seals of the World.* Cornell University Press, Ithaca, New York: 240 p.
7. Mottishaw P.D., Thornton S.J., Hochachka P.W. 1999. The diving response mechanism and its surprising evolutionary path in seals and sea lions. *American zoologist.* 39(2): 434–450.
8. Hochachka P.W. 2000. Pinniped diving response mechanism and evolution: a window on the paradigm of comparative biochemistry and physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology.* 126(4): 435–458.
9. Stephenson R. 2005. Physiological control of diving behaviour in the Weddell seal *Leptonychotes weddelli*: a model based on cardiorespiratory control theory. *Journal of Experimental Biology.* 208: 1971–1991.
10. de Kleer V.S. 1975. The electrocardiogram of the harp seal *pagophilus groenlandicus*. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 169: 145–153.
11. Kupin A.G., Galantsev V.P., Protasov V.A., Shereshkov V.I. 1982. [Features of heart rate dynamics in Caspian seal during arbitrary diving (*Phoca caspica*)]. *Izuchenie, okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie morskikh mlekopitayushchikh. Tezisy dokladov VIII Vsesoyuznogo soveshchaniya (Astrahan', 5–8 sent. 1982 g.).* [The study, protection and rational utilization of marine mammals. The abstracts of the 8th all-Union meeting (Astrakhan, September 5–8, 1982)]. Astrahan: 194–196. (In Russian).
12. Galantsev V.P., Kovalenko S.G., Koval' E.Z., Kuz'min A.A., Kupin A.G., Petrov A.E., Pimakin V.A., Shereshkov V.I. 1989. [Comparative characteristics of changes in cardiac activity in Largo, Caspian seal and the Baikal seal during diving]. *Fiziologiya morskikh zhivotnykh. Tezisy dokladov Vsesoyuznoy konferentsii (Murmansk, 1989).* [Physiology of marine animals. Abstracts of all-Union conference (Murmansk, 1989)]. Apatity: 121. (In Russian).
13. Williams R., Bryden M.M. 2005. Observations of Blood Values, Heart-Rate and Respiratory Rate of Leopard Seals (*Hydrurga-Leptonyx*) (Carnivora, Phocidae). *Australian Journal of Zoology.* 41: 433–439.
14. Päsche A., Krog J. 1980. Heart rate in resting seals on land and in water. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology.* Vol. 67(1): 77–83.
15. Kozak N.V. 1995. [Basic characteristics of the electrocardiogram molted pups of harp seal]. *Sovremennoe sostoyanie i perspektivy issledovaniya ekosistem Barentseva, Karskogo morey i morya Laptevykh. Tezisy dokladov mezhdunarodnoy konferentsii, Murmansk, 10–15 oktyabrya 1995 g.* [Modern state and prospects of the study of the ecosystems of the Barents, Kara and Laptev seas. Abstracts of the international conference, Murmansk, 10–15 October 1995]. Murmansk: 43–44. (In Russian).
16. Lapierre J.L., Schreer J.F., Burns J.M., Hammill M.O. 2004. Developmental changes in cardiorespiratory patterns associated with terrestrial apnoeas in harbour seal pups. *J. Exp. Biol.* 207(22): 3891–3898.

17. Greaves D.K., Schreer J.F., Hammill M.O., Burns J.M. 2005. Diving Heart Rate Development in Postnatal Harbour Seals, *Phoca vitulina*. *Physiological and Biochemical Zoology*. 78(1): 9–17.
18. Voynov V.B., Sinyutin C.A., Sinyutin E.S., Kavtsevich N.N., Zotov A.S. 2008. [Means and method of the study of the behavior and physiology of marine mammals]. *Byulleten' eksperimental'noy biologii i meditsiny*. 145(3): 248. (In Russian).
19. Voynov V.B., Kavtsevich N.N., Mikhaylyuk A.L., Zotov A.S. 2008. [Behavioral and physiological signs in adaptation of gray and harp seals to diving lifestyle]. *Doklady akademii nauk*. 420(2): 271–274. (In Russian).
20. Baevskiy R.M. 1979. *Prognozirovaniye sostoyaniy na grani normy i patologii*. [*Prediction of states between norm and pathology*]. Moscow: 285 p. (In Russian).
21. Zhemaytite D.I. 1982. [Vegetative regulation of sinus rhythm in healthy men and patients]. *Analiz serdechnogo ritma*. Vilnius: 5–22. (In Russian).
22. Davis R.W., Fuiman L.A., Williams T.M., Horning M., Hagey W. 2003. Classification of Weddell seal dives based on 3-dimensional movements and video-recorded observations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 264: 109–122.
23. Fedak M.A., Pullen M.R., Kanwisher J. 1988. Circulatory responses of seals to periodic breathing: heart rate and breathing during exercise and diving in the laboratory and open sea. *Can. J. Zool.* 66: 53–60.
24. Castellini J.M., Rea L.D., Bharna S., Harris M. 1994. Patterns of respiration and heart rate during wakefulness and sleep in elephant seals. *Am. J. Physiol.* 266: R863–R869.
25. Karpovich V.N., Kokhanov V.D., Tatarinkova I.P. 1967. [Grey seals on the Murman]. *Trudy Polyarnogo nauchno-issledovatel'skogo i proektnogo instituta morskogo rybnogo khozyaystva i okeanografii*. [*Proceedings of the Polar research and designing Institute of marine fisheries and Oceanography*]. Issue 21. Murmansk: 117–125. (In Russian).
26. Kondakov A.A. 1999. [Grey seal Murmansk coast]. *Adaptatsiya i evolyutsiya zhivogo naseleniya polyarnykh morey v usloviyakh okeanicheskogo pereglyatsiala*. [*Adaptation and evolution of living of the population of the polar seas in oceanic conditions periglacial*]. Apatity, KSC RAS Publishers: 270–315. (In Russian).