

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук (ИПЭЭ РАН)

На правах рукописи

Лямин Олег Ирикович

**СОН ВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ:
ЭКОЛОГО-ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
АДАПТАЦИИ**

Специальности:

1.5.12 – Зоология, 1.5.5 – Физиология человека и животных

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва

2024

СОДЕРЖАНИЕ

1	ВВЕДЕНИЕ	10
1.1	Актуальность темы исследования	10
1.2	Цель и задачи исследований.....	12
1.3	Научная новизна работы.....	12
1.4	Теоретическое и научно-практическое значение работы.	12
1.5	Методология исследований.....	13
1.6	Основные положения, выносимые на защиту.....	14
1.7	Апробация результатов работы.....	15
1.8	Личный вклад.....	16
1.9	Структура и объем работы.....	16
1.10	Публикации.....	16
1.11	Благодарности.....	17
1.12	Список сокращений.....	18
2	ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	20
2.1	Сон и бодрствование – два состояния всех животных.....	20
2.2	Особенности сна наземных млекопитающих и птиц.....	22
2.3	Механизмы сна млекопитающих... ..	24
2.4	Онтогенез сна.....	26
2.5	Сон и когнитивные функции.....	26
2.6	Водные млекопитающие.....	27
2.6.1	Эволюция водных и полуводных млекопитающих.....	27
2.6.2	Адаптации к жизни в воде.....	28
2.6.3	Ареалы обитания.....	29
2.7	История исследований сна китообразных.....	29
2.7.1	Поведенческие исследования и наблюдения в природе.....	30
2.7.2	Открытие однополушарного сна у дельфинов.....	31
2.7.3	Основные результаты первых исследований сна китообразных	33
2.8	Исследования сна ластоногих.....	36
2.8.1	Поведенческие исследования и наблюдения в природе.....	36
2.8.2	Электрофизиологические исследования сна.....	37

2.8.3	Результаты исследований сна ластоногих, которые были получены автором в ходе работы над кандидатской диссертацией.....	39
2.9	Заключение.....	49
3	МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	51
3.1	Общая информация о выполненных исследованиях.....	51
3.2	Объекты исследований.....	52
3.2.1	Китообразные.....	52
3.2.2	Ластоногие.....	53
3.2.3	Другие водные и полуводные млекопитающие.....	54
3.3	Методы исследований поведения и сна китообразных.....	54
3.3.1	Проведение хирургических операций по вживлению электродов для полисомнографических исследований на белухе, афалине и амазонском ламантине.....	54
3.3.2	Электрофизиологические исследования сна белухи и дельфинов афалин.....	55
3.3.3	Исследования поведения дельфинов афалин.....	58
3.3.4	Исследования поведения белух.....	60
3.3.5	Исследования поведения косаток.....	61
3.3.6	Исследования поведения дельфинов Коммерсона.....	62
3.3.7	Исследования поведения азовок.....	63
3.3.8	Исследования поведения серого кита.....	63
3.4	Методы исследований сна ластоногих.....	64
3.4.1	Проведение хирургических операций по вживлению электродов для электрофизиологических исследований сна.....	64
3.4.2	Электрофизиологические исследования сна у северных морских котиков.....	65
3.4.3	Исследование спектральных характеристик ЭЭГ у северных морских котиков...	68
3.4.4	Исследование региональных особенностей МВА и межполушарной асимметрии ЭЭГ у северных морских котиков.....	68
3.4.5	Микродиализ нейромедиаторов у северных морских котиков.....	69
3.4.6	Депривация билатерально-симметричного МС и РЕМ сна у северных морских котиков.....	70
3.4.7	Исследование когнитивных функций у северных морских котиков в условиях общей депривация сна.	71

3.4.8	Электрофизиологическое исследование особенностей сна у южных морских львов.	72
3.4.9	Электрофизиологическое исследование особенностей сна у северных морских слонов.....	73
3.4.10	Исследование особенностей поведенческого сна у байкальских тюленей.....	75
3.4.11	Исследование особенностей поведенческого сна у средиземноморских тюленей монахов....	75
3.4.12	Исследования особенностей сна у моржа.....	75
3.5	Методы исследований сна у других водных и полуводных видов.....	76
3.5.1	Исследование особенностей сна у амазонского ламантина.....	76
3.5.2	Исследование особенностей поведенческого сна у каланов.....	77
3.5.3	Исследование поведенческого сна у гиппопотама.....	78
3.6	Применение статистических критериев.....	78
4	ОСОБЕННОСТИ СНА БЕЛУХИ И ДЕЛЬФИНОВ АФАЛИН.....	80
4.1	Общая характеристика сна белухи.....	80
4.2	Общая характеристика сна дельфинов афалин.....	81
4.3	Мощность ЭЭГ во время сна у белухи и афалины.....	84
4.4	Состояние глаз и однополушарный сон у белухи и афалины.....	86
4.5	Особенности дыхания белухи во время сна.....	88
4.6	Мышечные вздрагивания во время сна и бодрствования у афалин.....	90
4.7	Обсуждение результатов.....	92
4.7.1	Однополушарный медленноволновый сон – особенность исследованных зубатых китов.....	92
4.7.2	Мощность и контрастность межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС у белухи и афалины.....	93
4.7.3	Однополушарный сон, движение и позы.....	94
4.7.4	Однополушарный сон и состояние глаз.....	95
4.7.5	Однополушарный сон и дыхание.....	97
4.7.6	Идентификация REM сна.....	97
4.7.7	Важность и ограничения метода ЭЭГ-исследований.....	99
5	ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ ПОКОЙ КИТООБРАЗНЫХ.....	100
5.1	Особенности состояния покоя дельфинов афалин.....	100
5.1.1	Типы плавания.....	100
5.1.2	Поведенческие признаки активности, покоя и сна.....	102

5.1.3	Состояния активности и покоя.....	103
5.1.4	Суточная ритмика.....	103
5.1.5	Синхронизация активности и покоя у разных животных.....	103
5.1.6	Состояния активности и покоя у детёнышей афалин и их матерей.....	104
5.1.7	Состояние глаз во время покоя.....	106
5.1.8	Основные результаты.....	109
5.2	Особенности состояния покоя белух.....	109
5.2.1	Типы плавания и состояния активности и покоя.....	110
5.2.2	Продолжительность разных форм поведения и состояний активности и покоя....	110
5.2.3	Суточная ритмика.....	111
5.2.4	Характеристика эпизодов покоя на дне бассейна.....	111
5.2.5	Элементы поведения с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих.....	112
5.2.6	Основные результаты.....	113
5.3	Особенности состояния покоя косаток.....	113
5.3.1	Типы плавания и состояния активности и покоя.....	113
5.3.2	Состояния активности и покоя у детёнышей косаток и их матерей.....	114
5.3.3	Особенности дыхания.....	115
5.3.4	Элементы поведения с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих.....	116
5.3.5	Основные результаты исследований... ..	117
5.4	Особенности состояния покоя дельфинов Коммерсона.....	117
5.4.1	Типы плавания и состояния активности и покоя.. ..	118
5.4.2	Продолжительность разных форм поведения и состояний активности и покоя... ..	118
5.4.3	Суточная ритмика.....	119
5.4.4	Особенности дыхания.....	119
5.4.5	Элементы поведения с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих.....	119
5.4.6	Основные результаты.....	120
5.5	Особенности поведения азовок.....	121
5.6	Особенности состояния покоя серого кита.....	121
5.6.1	Типы плавания и состояния активности и покоя... ..	122
5.6.2	Суточная ритмика.....	123
5.6.3	Особенности дыхания.....	123
5.6.4	Состояние глаз во время покоя.....	124
5.6.5	Элементы поведения с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих.....	124
5.6.6	Основные результаты.....	125

5.7	Обсуждение результатов.....	125
5.7.1	Основные типы плавания у китообразных.....	125
5.7.2	Медленное стереотипное плавание, состояния активности, покоя и сна.....	126
5.7.3	Зависание у поверхности воды и сон.....	128
5.7.4	Непрерывное плавание и сон.....	129
5.7.5	Покой и сон на дне.....	131
5.7.6	Сторожевая функция однополушарного сна.....	131
5.7.7	Поведенческие признаки REM сна.....	133
6	СОН УШАСТЫХ ТЮЛЕНЕЙ.....	136
6.1	Особенности сна северных морских котиков.....	136
6.1.1	Межполушарная асимметрия ЭЭГ и состояние глаз во время сна на суше.....	136
6.1.2	Спектральные характеристики ЭЭГ в стадиях сна и бодрствования.....	138
6.1.3	Региональные различия мощности и межполушарной асимметрии ЭЭГ.....	141
6.1.4	Микродиализ нейромедиаторов в коре и подкорковых структурах.....	144
6.1.5	Депривация билатерально-симметричного МС на суше.....	147
6.1.6	Депривация REM сна на суше.....	150
6.1.7	Когнитивные функции в условиях депривации сна.....	152
6.1.8	Особенности сна на суше и в воде.....	160
6.2	Особенности сна южных морских львов.....	168
6.2.1	Общая характеристика основных стадий сна и бодрствования..	168
6.2.2	Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС...	169
6.2.3	Особенности дыхания.	169
6.2.4	Основные результаты..	169
6.3	Обсуждение результатов.....	170
6.3.1	Сравнение параметров сна южных морских львов и других ушастых тюленей...	170
6.3.2	Общая характеристика стадий сна и бодрствования у ушастых тюленей.....	171
6.3.3	Межполушарная асимметрия медленных волн ЭЭГ.....	172
6.3.4	Механизмы однополушарного сна.....	175
6.3.5	Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС и состояние глаз.....	175
6.3.6	Межполушарная асимметрия ЭЭГ, позы сна и двигательная активность.....	180
6.3.7	Особенности сна морских котиков на суше и в воде.....	181
6.3.8	Депривация билатерально-симметричного МС и REM сна.....	184
6.3.9	Особенности сна морских львов.....	185
6.3.10	Когнитивные функции в условиях дефицита сна.....	186

7	СОН НАСТОЯЩИХ ТЮЛЕНЕЙ И МОРЖА.....	189
7.1	Особенности сна северных морских слонов.....	189
7.1.1	Общая характеристика стадий сна и бодрствования.....	189
7.1.2	Исследования сна северных морских слонов в океане.....	191
7.1.3	Продолжительность сна в разных условиях.....	191
7.1.4	Оценка продолжительности сна во время миграций.....	192
7.1.5	Основные результаты..	193
7.2	Особенности покоя и сна байкальских тюленей.....	193
7.2.1	Общая характеристика стадий активности и покоя.....	193
7.2.2	Количественная характеристика стадий активности и покоя..	194
7.2.3	Особенности дыхания на суше.....	194
7.2.4	Особенности покоя и сна в воде.	194
7.2.5	Основные результаты..	195
7.3	Особенности покоя у средиземноморских тюленей монахов..	196
7.3.1	Основные результаты... ..	196
7.4	Особенности покоя и сна моржа.....	197
7.4.1	Общая характеристика стадий активности и покоя.....	197
7.4.2	Количественная характеристика стадий активности и покоя..	197
7.4.3	Продолжительные периоды активности и покоя..	198
7.4.4	Параметры дыхания в состоянии покоя и REM сна на суше..	200
7.4.5	Особенности покоя и REM сна в воде.....	200
7.4.6	Общая характеристика сна на суше..	200
7.4.7	Параметры дыхания и частоты сердечных сокращений на суше.....	202
7.4.8	Особенности сна в воде.....	203
7.4.9	Основные результаты....	204
7.5	Обсуждение результатов....	205
7.5.1	Общая характеристика стадий сна и бодрствования у настоящих тюленей.....	205
7.5.2	Сон и паттерн дыхания настоящих тюленей на суше.	207
7.5.3	Сон и паттерн дыхания настоящих тюленей в воде.	208
7.5.4	Сон в природе.....	209
7.5.5	Онтогенез сна.....	210
7.5.6	Сон моржа.....	212
7.5.7	24-часовой профиль активности и покоя.....	213
8	СОН ДРУГИХ ВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.....	215

8.1	Стадии активности, покоя и сна амазонского ламантина.....	215
8.1.1	Профиль цикла активности-покоя ламантина в пруду.....	215
8.1.2	Характеристика стадий сна и бодрствования.....	216
8.1.3	Дыхание и частота сердечных сокращений.....	216
8.1.4	Основные результаты... ..	217
8.2	Стадии активности, покоя и сна калана.....	217
8.2.1	Общая характеристика стадий активности и покоя..	217
8.2.2	Количественная характеристика активности, покоя и REM сна.....	218
8.2.3	Суточный профиль активности и покоя.....	219
8.2.4	Особенности дыхания.	220
8.2.5	Основные результаты... ..	220
8.3	Стадии активности, покоя и сна гиппопотама... ..	220
8.3.1	Продолжительность стадий активности и покоя... ..	220
8.3.2	REM сон.....	222
8.3.3	Особенности дыхания..	223
8.3.4	Основные результаты... ..	223
8.4	Обсуждение результатов.....	224
9	ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	229
9.1	Однополушарный сон китообразных.....	229
9.2	Фенотипы сна китообразных.....	229
9.3	Онтогенез сна у китообразных.....	230
9.4	Сторожевая функция однополушарного сна.	231
9.5	REM сон у китообразных.....	231
9.6	Сон ушастых тюленей на суше.....	232
9.7	Переход от сна на суше ко сну в воде у морских котиков.....	233
9.8	Депривация сна на суше....	234
9.9	Депривация сна и когнитивные функции.....	234
9.10	Однополушарный сон, состояние глаз и двигательная активность у морских котиков.....	235
9.11	Межполушарная асимметрия ЭЭГ у ушастых тюленей.....	236
9.12	Сон настоящих тюленей.....	236
9.13	Сон ламантина, моржа, калана и гиппопотама.....	237
9.14	Адаптивное сокращение сна....	238
10	ВЫВОДЫ.....	240

11	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	242
12	ПРИЛОЖЕНИЕ.....	269
12.1	Таблица 1. Общая характеристика проведённых исследований (виды и количество животных, виды экспериментов).....	269
12.2	Таблица 2. Основные параметры сна китообразных по данным электрофизиологических исследований.....	270
12.3	Таблица 3. Основные параметры сна у ластоногих на суше.....	271
12.4	Таблица 4. Параметры дыхания у ластоногих на суше и в воде.....	273
12.5	Таблица 5. Основные параметры сна у северных морских котиков во время депривации билатерально-симметричного медленноволнового сна (БМС) на суше.....	274
12.6	Таблица 6. Основные параметры сна у северных морских котиков во время депривации REM сна.....	275
12.7	Таблица 7. Параметры сна у северных морских котиков на суше и в воде.....	276
12.8	Таблица 8. Продолжительность сна у северных морских слонов	277
12.9	Таблица 9. Характеристика эпизодов поведенческого сна у тюленей монахов в природе.....	278

1. ВВЕДЕНИЕ

1.1 Актуальность темы исследования

Сон или сноподобные состояния есть у всех живых существ от простых форм до плацентарных млекопитающих. Сон характеризуется, в первую очередь, как 1) состояние поведенческого покоя 2) в характерной позе 3) со сниженной способностью реагировать на внешние раздражители. Существует мнение, что нормальный по длительности и регулярности сон необходим для поддержания разных процессов и функций, которые происходят на молекулярном, клеточном и системном уровнях. Млекопитающие могут проводить в состоянии сна от 2 до 20 часов в сутки (Allison and Cicchetti, 1976; Campbell and Tobler, 1984; Siegel 2005).

В то же время состояние сна несовместимо с такими видами активности, как: кормление, миграции, размножение и поиск укрытий. Развиваясь, сон “отбирает” время у этих активных форм поведения. При этом способность животных обнаруживать и реагировать на изменяющиеся условия окружающей среды во время сна снижается, что увеличивает риск неожиданного нападения хищников, а функциональные преимущества сна у долгожизненных животных остаются неясными. Издержки сна выглядят очевидными и значительными. Вероятно, некоторая пока неизвестная выгода от сна перевешивает эти издержки, но она не совсем понятна (Allison and Cicchetti 1976; Siegel 2005, 2022; Capellini et al., 2008; Lesku et al., 2009; Ковальзон, 2024).

Сон сопровождается изменениями в работе многих систем организма животного, включая нервную, сердечно-сосудистую, дыхательную, эндокринную, иммунную и другие системы (например, Siegel 2005; Cirelli and Tononi, 2008; Vyazovskiy, 2015). Значительные межвидовые различия в продолжительности сна или в соотношении стадий сна могут отражать либо вариации потребностей организма в функциональных процессах, которые происходят во время сна, либо вариации ограничений, которые накладываются на сон внешними факторами (Siegel, 2005; Lesku et al. 2006, 2008; Capellini et al., 2008). Один из подходов в изучении сна – это сравнение параметров сна у разных видов животных с учетом особенностей биологического цикла, среды обитания и эволюционной истории вида.

Млекопитающие обитают в двух средах. Наземные спят на твёрдом субстрате (на земле, в гнезде, на деревьях и т.д.), сохраняя регулярное дыхание. Многие спят в укрытиях. У наземных млекопитающих, а также у птиц сон состоит из двух стадий, включая медленноволновый сон (МС) и “парадоксальный” (“быстрый”, сон с быстрыми вздрагиваниями глаз), или REM сон, которые чередуются в течение периода сна.

Водные млекопитающие приспособились к обитанию в водной среде или сразу в двух средах – на суше и в воде. Чтобы кормиться, они должны максимально долго находиться под водой. В то же время им нужно регулярно всплывать к поверхности воды чтобы дышать атмосферным воздухом. Спящие в воде млекопитающие (дышащие атмосферным воздухом, теплокровные и рождающие живых детёнышей) сталкиваются с многими трудностями, которые обусловлены физическими свойствами водной среды. Высокая турбулентность поверхности воды создаёт сложности в поддержании определённых поз сна и может привести к попаданию воды в лёгкие во время дыхательного акта. Теплопроводность воды многократно выше, чем у атмосферного воздуха. Поэтому животным нужно предпринимать определенные меры, чтобы снизить потери тепла в холодной воде при неподвижности и увеличить отток тепла при энергичном движении. При этом высокая теплоёмкость воды делает температурные режимы более устойчивыми и даже благоприятными, чем на суше в воздушной среде. Плотность водной среды позволяет водным млекопитающим значительные вертикальные перемещения, продолжительность и глубина которых ограничена временем всплытия к поверхности для дыхания, возрастающим с глубиной гидростатическим давлением, способностью выдерживать гипоксию и ориентироваться на глубине и некоторыми другими факторами. Возможности использования укрытий для сна в воде крайне ограничены, а при всплытии животные чаще подвергаются нападению хищников. Перечисленные выше условия и факторы фактически исключают продолжительную неподвижность в воде – ключевой признак сна у наземных млекопитающих (Allison and Cicchetti 1976; Tobler, 1995; Siegel, 2005).

Для того чтобы спать в воде, морским млекопитающим требуются определённые поведенческие и физиологические адаптации, которые должны способствовать преодолению перечисленных выше и иных трудностей и проблем. Сравнивая сходство и различия между параметрами сна водных, полуводных и наземных млекопитающих, можно установить, в какой степени параметры сна связаны с характеристиками самих животных (их анатомией, физиологией, эволюционной историей, стадиями развития), условиями обитания (экологическими факторами) и природой самого сна и его стадий. Результаты исследования имеют большой научный интерес и важны для понимания природы, механизмов и функции сна как одного из двух состояний и формы поведения всех живых существ, а также роли экологических факторов в формировании параметров сна.

1.2 Цель и задачи исследований

Целью исследований было охарактеризовать поведенческие и физиологические адаптации сна водных млекопитающих и установить роль экологических факторов в формировании этих адаптаций.

Задачами данной работы было:

1. Исследовать особенности сна у ранее неисследованных и малоизученных видов водных и полуводных млекопитающих с применением новых методов и подходов.
2. Установить возможные функции и механизмы однополушарного сна.
3. Исследовать элементы поведения китообразных, которые имеют сходство с признаками REM сна наземных млекопитающих и птиц.
4. Исследовать изменения в продолжительности и структуре сна ластоногих при переходе с суши в воду и обратно.
5. Провести сравнительный анализ основных параметров сна у китообразных и полуводных млекопитающих с учетом особенностей среды обитания.

1.3 Научная новизна работы

Были проведены исследования сна у 15 видов водных и полуводных млекопитающих, включая 6 видов китообразных, 6 видов ластоногих, а также 3 других видов водных и полуводных млекопитающих (Таблица 1, Приложение). У 11 видов сон был исследован впервые. Исследования проводились в двух направлениях – эколого-поведенческом и сравнительно-физиологическом, на стыке нескольких дисциплин, в первую очередь зоологии, физиологии, экологии и биотехнологии и состояли в изучении разных аспектов сна у неисследованных или недостаточно хорошо исследованных видов водных и полуводных млекопитающих. Особое внимание уделялось китообразным и ластоногим, а также некоторым другим видам, которые много времени проводят в воде. Ценность полученных данных и их научная значимость определяются необычными характеристиками сна водных и полуводных млекопитающих, которые кардинальным образом отличаются от сна наземных млекопитающих, включая однополушарный сон, отсутствие стадии REM сна, продолжительные задержки дыхания и способность спать во время движения, в том числе с одним открытым глазом.

1.4 Теоретическое и научно-практическое значение работы

- 1) Получены новые данные о природе однополушарного сна у китообразных и ластоногих, одной из самых необычных форм сна, которая была обнаружена у млекопитающих, а также

одной из отправных точек, лежащих в основе современных представлений о локальном и глобальном сне.

2) Получены экспериментальные данные, которые подтверждают гипотезы о функциях однополушарного сна, позволяют рассматривать сон как состояние адаптивной неподвижности, а также об универсальном характере феномена адаптивного снижения сна для реализации миграционного и репродуктивного поведения.

3) Сформулировано представление об однополушарном сне как о состоянии, во время которого бодрствующее полушарие обеспечивает реализацию многих важных функций билатерального бодрствования, включая высокий уровень бдительности и поддержание движения.

4) Сформулировано представление о двух способах сна в воде у млекопитающих и роли экологических факторов в формировании фенотипа их сна.

5) Проведен анализ возможных поведенческих признаков REM сна у китообразных, результаты которого допускают существование REM сна у китообразных в модифицированной форме.

6) Сформулированы поведенческие признаки сна китообразных и ластоногих, которые предоставляют новые возможности для классификации и интерпретации особенностей их поведения в природе и при содержании в условиях океанариумов и морских парков, а также создания оптимальных условий для содержания животных вне их естественной среды обитания.

7) Полученные результаты подчеркивают важность исследования необычного сна морских млекопитающих для понимания механизмов измененных состояний, расстройств и патологий сна у человека (нарушения дыхания во время сна, двигательные расстройства, инсомния, нарушение REM сна, парасомнии и др.).

1.5 Методология исследований

Использованные методы и подходы подробно изложены в Главе 3. Они включали методы сравнительно-физиологических и поведенческих исследований, которые позволили изучение разных аспектов сна (в первую очередь поведенческих и физиологических) у неисследованных (или недостаточно хорошо исследованных) видов водных и полуводных млекопитающих, в первую очередь у китообразных и ластоногих. Также проводили исследования механизмов сна у этих животных.

В работе применялись два основных метода исследований. Поведенческий (этологический) метод состоял в проведении наблюдений, в основном круглосуточной видеорегистрации поведения животных, а также исследовании особенностей поведения животных (например,

когнитивных функций) в связи со спецификой их сна. Электрофизиологический метод изучения сна (полисомнография) предполагает вживление (или установку) животным электродов-сенсоров для регистрации электрофизиологических параметров, таких как ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ и ЭКГ, которая проводится с помощью стационарных или размещаемых на животных регистраторов. Для этого животных помещали в лабораторные бассейны или вольеры. Учитывая сходство многих аспектов сна ушастых тюленей и зубатых китов, северный морской котик был использован как модельный вид исследования феномена однополушарного сна у морских млекопитающих.

1.6 Основные положения, выносимые на защиту

1. Три важнейших фактора, а именно: необходимость всплывать к поверхности воды для дыхания, контролировать состояние окружающей среды и поддерживать эффективную терморегуляцию сформировали фенотип (ключевые признаки) сна современных водных млекопитающих. У полуводных млекопитающих терморегуляция должна быть обеспечена в двух средах обитания: на суше и в воде. Температурные условия среды обитания и давление хищников – важнейшие экологические факторы, которые определяют способ сна в воде.
2. Однополушарный МС – основная форма сна у китообразных, а также сна в воде у ушастых тюленей. Однополушарный МС – это состояние, сочетающее свойства сна и бодрствования. РЕМ сон отсутствует у китообразных в том виде, в котором он регистрируется у наземных млекопитающих. РЕМ сон может присутствовать у китообразных в видоизмененном виде. Билатеральный МС – особенность сна настоящих тюленей.
3. В эволюции у млекопитающих сформировались два основных способа сна в воде. Первый – однополушарный МС в движении на поверхности или в верхних слоях воды, что позволяет контролировать положение в условиях турбулентности, обеспечивать регулярное дыхание и терморегуляцию. Однополушарный МС с открытым глазом и сниженное количество РЕМ сна повышают вероятность успешного реагирования на приближение хищников. Второй способ – сон во время задержек дыхания и погружений под воду, который сочетается с билатерально-симметричным МС и РЕМ сном, но предполагает регулярные всплытия для дыхания. Сон на глубине снижает риск нападения хищников, а также уменьшает неблагоприятное воздействие погодных факторов на поверхности.
4. Сокращение сна в периоды миграций и размножения – широко распространенное явление среди различных животных, включая морских и наземных млекопитающих, а также птиц. Снижение продолжительности (дефицит) сна в течение нескольких недель или месяцев не оказывает необратимого негативного воздействия на когнитивные процессы, адаптивное

поведение или физиологическое состояние животных и не всегда сопровождается выраженным компенсаторным увеличением количества сна. Снижение продолжительности сна имеет адаптивный характер и способствует накоплению жизненно важных ресурсов, улучшению общего состояния и репродуктивному успеху.

1.7 Апробация результатов работы

Результаты исследований были представлены автором в виде пленарных, устных и стендовых докладов на 47 международных и 14 всероссийских конференциях, включая: конгрессы Европейского общества по изучению сна (European Sleep Research Society, ESRS; Florence, Italy, 1994; Brussel, Belgium, 1996; Madrid, Spain, 1998); конференцию “Киты 2000” (“Whales 2000”) Американского общества по изучению китов (American Cetacean Society; Monterey, USA, 2000); конференции Американской ассоциации профессиональных обществ по изучению сна (Associated Professional Sleep Societies, APSS; Las Vegas, 2000; Chicago, 2001; Chicago, 2003; Philadelphia, 2004; Denver, 2005; Salt Lake City, 2006; Minneapolis, 2007; Baltimore, 2008; Seattle, 2009; Minneapolis, 2011; Boston, 2012; Baltimore, 2013); всероссийские конференции «Актуальные проблемы сомнологии» (Москва, 2000, 2006; Санкт-Петербург, 2008, Москва, 2010, 2012); международные конференции “Морские млекопитающие Голарктики” (Архангельск, 2000; Байкал, 2002; Коктебель, 2004; Санкт-Петербург, 2006; Одесса, 2008; Калининград, 2010; Суздаль, 2012; Санкт-Петербург, 2014; Астрахань, 2016; Архангельск, 2018); конференции Общества по морским млекопитающим (Biannual Conferences of the Society of Marine Mammology, Vancouver, Канада, 2001; Greensboro, USA, 2003; San Diego, USA, 2005; Cape Town, South Africa, 2007; Quebec, Canada, 2009, Tampa, USA, 2011; Dunedin, New Zealand, 2013; San Diego, USA, 2015); междисциплинарную конференцию «Стресс и поведение» (Москва, 2003); школы-конференции «Сон – окно в мир бодрствования» (Москва, 2003, 2011; Ростов-на-Дону, 2005, 2009, 2013); симпозиум «Морские львы: охрана и исследования в 21 веке» (“Sea Lions of the World: Conservation and Research in the 21st Century”, Anchorage, USA, 2004); международные конференции Европейской ассоциации по Водным млекопитающим (The European Association for Aquatic Mammals, EAAM; Harderwijk, Netherlands, 2005; Riccione, Италия, 2006); всероссийскую научно-практическую конференцию “Морские физиологические и биотехнические системы двойного назначения” (Ростов-на-Дону, 2005); международные конференции по нейронаукам “Neuroscience” (Atlanta, USA, 2006; San Diego, USA, 2018); съезды Физиологического общества им. И.П. Павлова (Москва, 2007; Калуга, 2010; Воронеж, 2017); совещание 1-й Международной рабочей группы по исследованиям на белухе (“Beluga whale research”, Valencia, Spain, 2007); конгрессы “Нейронаука для медицины и психологии» (Судак, 2012, 2015, 2018); всероссийскую конференцию «Совещание по эволюционной физиологии

имени академика Л.А. Орбели» (Санкт-Петербург, 2020); международный форум "Сон - 2023" (Москва, 2023); конференцию "Морские исследования и образование" (MARESEDU; Москва, 2023).

1.8 Личный вклад

Личный вклад соискателя состоит в непосредственном участии во всех этапах диссертационного исследования, которое выполнялось совместно с коллегами, включая анализ научной литературы, планирование исследований, разработку и подготовку методик исследований, организацию ухода за экспериментальными животными, проведение экспериментов (включая хирургические операции по вживлению регистрирующих электродов и проб, а также послеоперационный уход за животными), сбор экспериментальных данных, анализ и интерпретация результатов, а также написание всех публикаций (включая в соавторстве) по выполненной работе. Все выводы и положения, а также написание и оформление рукописи сделаны самим соискателем. Роль коллег, которые участвовали в проведении или подготовке экспериментов, озвучена в разделе Благодарности.

1.9 Структура и объем работы

Работа состоит из 12 глав, включая Введение, Литературный обзор, Материалы и методы, пять глав результатов исследований и их обсуждение, Заключение, Выводы, Список литературы и Приложение. Диссертация изложена на 278 страницах, включает в себя 91 рисунок и 9 таблиц, которые находятся в Приложении. Список литературы содержит 376 источников, из них 328 на иностранных языках.

1.10 Публикации

Материалы диссертации изложены в 39 публикациях, включая 30 статей в журналах из списка ВАК, 6 коллективных монографий и 3 статьи в прочих журналах, а также в 61 тезисах докладов.

В 1994 г. автором работы была написана и защищена кандидатская диссертация "Сравнительно-физиологическое исследование сна ушастых и настоящих тюленей. Специальность физиология человека и животных (Лямин, 1994).

В 2008-2010 гг. под руководством автора работы были защищены 3 кандидатские диссертации: Шпак О.В., "Поведенческие признаки сна китообразных" (2008); Пряслова Ю.П., "Экспериментальное изучение состояния покоя и асимметричного поведения некоторых морских млекопитающих" (2009) и Косенко П.О.; "Экспериментальное исследование межполушарной асимметрии электроэнцефалограммы во время медленноволнового сна у

северных морских котиков” (2010). Предварительные результаты исследований автора диссертации были частично изложены в этих кандидатских работах.

1.11 Благодарности

Автор признателен родителям, родным и близким за поддержку, терпение и понимание.

Автор выражает особую благодарность к.б.н. Льву Мухарамовичу Мухаметову за многолетнее сотрудничество, всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах исследований (ИПЭЭ РАН).

Автор выражает благодарность доктору (PhD) Джерому М. Сигалу (J.M. Siegel, Калифорнийский Университет, Лос-Анджелес, США) за многолетнее сотрудничество.

Автор искренне благодарит коллег и сотрудников, которые в разные годы участвовали в проведении экспериментов и обработке данных, включая к.б.н. П.О. Косенко (Южный Федеральный Университет, Россия), др. (PhD) Дж. Ларьерре (J. Lapierre, Университет Торонто, Канада), к.б.н. О.В. Шпак, к.б.н. Ю.П. Пряслову, др. (PhD) Дж. Кендалл-Бар (J. Kendall-Bar, Калифорнийский университет, Сан-Диего, США), А. Л. Высоцкого (A.L. Vyssotski; Университет Цюриха, Швейцария), др. (PhD) Т. Кодама (Tohru Kodama, Япония), к.б.н. С.М. Корневу, Е.А. Назаренко (ИПЭЭ РАН, Россия), др. (PhD) А. Багхвандин (A. Bhagwandin, Южная Африка), И.Ф. Павлову, к.б.н. А. Кибальникова, к.б.н. А.И. Олексенко, И.Г. Поляковой, И.С. Четырбок, А.В. Васильева.

Автор признателен д.б.н. В.М. Ковальзону (ИПЭЭ РАН, Россия) за обсуждение результатов исследований и ценные замечания на этапе подготовки диссертации и доктору (PhD) Полу Мангеру (Paul Manger, Университет Йоханесбурга, Южная Африка) за обсуждение результатов и совместную работу над несколькими статьями.

Автор благодарен сотрудникам Утришской морской станции ИПЭЭ РАН и ООО “Утришский дельфинарий”, океанариума SeaWorld (San Diego), дельфинария в г. Геленджик, зоопарка г. Тампа (США) за помощь в проведении исследований, а также многим студентам и волонтерам, которые помогали в проведении исследований и в уходе за животными за годы работы на Утришской морской станции.

Исследование было проведено при финансовой поддержке NSF (США), NIH (США), DARPA (США), РФФИ и ООО “Утришский дельфинарий”.

1.12 Список сокращений

АБ – активное бодрствование

АМС – асимметричный медленноволновый сон

АП – активное плавание

БМС – билатерально - симметричный медленноволновый сон

ВА – высокоамплитудный

В1 – активное зависание у поверхности воды

ВП – спокойное зависание

ДП – дыхательная пауза

КА – коэффициент асимметрии

КП – круговое плавание

ЛД – лежит на дне

МС – медленноволновый сон

МП – медленное плавание

НА – низкоамплитудный

ОМС – однополушарный медленноволновый сон

ПВН – повторяющиеся погружения и всплытия

ПС – парадоксальный сон

РЕМ сон – сон с быстрыми движениями глаз (парадоксальный сон)

СП – спокойное плавание

СПС – стереотипное плавание на месте

ЭЭГ - электроэнцефалограмма

ЭМГ - электромиограмма

ЭОГ - электроокулограмма

ЭКГ - электрокардиограмма

ЧСС – частота сердечных сокращений

УМС – Утришская морская станция (УМС) Института проблем экологии и эволюции им.
А.Н. Северцова Российской Академии Наук (ИПЭЭ РАН, Москва)

2. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

2.1 Сон и бодрствование – два состояния всех животных

Сон – это повторяющееся, обратимое поведение и состояние мозга и организма животных. Сон или сноподобные состояния обнаружены у всех живых существ от простых форм до человека, но их функции полностью непонятны. Существует мнение, что регулярный сон необходим для поддержания разных процессов и функций в организме животных и человека, таких как синаптическая пластичность (Tononi and Cirelli 2014), сохранение энергии и балансировка затрат на эндотермию (Benington and Heller, 1995; Berger and Phillips, 1995; Schmidt, 2014), биосинтез макромолекул (Mackiewicz et al., 2007), удаление токсичных веществ и продуктов метаболизма (Xie et al., 2013). Популярная точка зрения предполагает, что сон необходим для регуляции эмоций (Gujar et al., 2011; Baran et al., 2012) и поддержания когнитивных функций, таких как внимание, анализ информации, обучение, память (Stickgold, 2005; Cirelli and Tononi, 2008; Tononi and Cirelli, 2014). Эти гипотезы и теории отводят сну скорее восстановительную функцию (e.g., Mignot, 2008). Предполагается, что REM сон может быть важен для развития мозга, действуя как некий внутренний стимул, способствующий развитию мозга на ранних этапах онтогенеза (Roffwarg et al. 1966; Jouvet-Monier et al. 1970).

В то же время существующие гипотезы не могут объяснить огромное разнообразие фенотипов сна млекопитающих, включая различия в продолжительности сна между плотоядными, всеядными и травоядными; отсутствие уникальных признаков сна у человека по сравнению с другими млекопитающими, несмотря на наши уникальные когнитивные способности; а также большие сезонные изменения в продолжительности сна, наблюдаемые у многих видов животных. Интересно, что дефицит сна не всегда ведёт к его компенсации. На сегодняшний день ни одна из упомянутых теорий не является общепринятой, а функция сна остаётся неопределённой (Siegel, 2005, 2008, 2009, 2022; Lesku et al., 2006, 2009; Capellini et al., 2008; Ковальзон, 2024). Например, популярная гипотеза о сохранении энергии является спорной, так как экспериментальные данные свидетельствуют о том, что экономия энергии во время МС незначительна (Zepelin, 1989). Гипотеза об особой роли REM сна в консолидации памяти и обучении (например, Stickgold 2005) является предметом жарких споров (Siegel 2001, 2022).

Важное обстоятельство состоит в том, что значительная часть экспериментальных данных, лежащих в основе существующих теорий, были получены на ограниченном числе видов, включая человека, грызунов и приматов, при помощи метода депривации сна, который подразумевает пробуждение испытуемых при попытках заснуть (Rechtschaffen et al., 1983, 1989, 1999; Rechtschaffen and Bergmann, 2002; Porrino et al., 2005; Banks and Dinges, 2007). Изменения

в поведении испытуемых, их когнитивных функций и общего состояния в таких экспериментах напрямую связывали с отсутствием или сокращением сна. Такой подход вызывает критику. Последствия депривации сна могут быть связаны не только с отсутствием сна, но и удлинением бодрствования, острым стрессом, эмоциональным состоянием, реакцией животных на частые пробуждения и с другими факторами (Siegel 2001, 2022).

Другой подход рассматривает сон как естественное состояние организма (Horne, 2000, 2009; Sanchez-Vives and Mattia, 2014) или состояние адаптивной неактивности (Siegel, 2009, 2022; Ковальзон, 2024). В этой перспективе сон снижает метаболизм, уменьшает потребление энергии и обеспечивает адекватную реакцию на внешние стимулы, пока изменённые условия не будут способствовать бодрствованию. Во многих случаях этот подход помогает объяснить, почему продолжительность и структура сна так сильно отличаются у разных видов. Основная причина различий может быть во влиянии уникальных экологических условий и потребности видов в различном времени для реализации таких важных функций, как поиск пищи, кормление и размножение.

Сравнительные исследования сна. Попытки установить корреляцию между параметрами сна и анатомо-физиологическими характеристиками млекопитающих и птиц, а также условиями сна не всегда были успешными (например, Siegel, 2005; Lesku et al., 2006, 2009). Это может быть связано с тем, что данные о продолжительности сна и его стадий были получены в основном в лабораторных условиях. Они не учитывают все многообразие факторов, которые влияют на сон животных в природе. Установленные корреляционные отношения также не обязательно являются причинно-следственными связями. Как оказалось, некоторые из установленных ранее корреляций в более стандартизированных условиях не подтвердились (например, параметры сна и уровень метаболизма, масса мозга животных). В то же время продолжительность REM сна и МС сокращаются, когда животные спят в более открытых местах и более уязвимы к нападению хищников. Эти результаты предполагают, что вариации сна в первую очередь определяются экологическими факторами (Capellini et al., 2008).

Другая группа данных указывает на то, что в природе животные могут сокращать продолжительность ежедневного сна в разные периоды годового цикла, и это не влияет на их поведение и общее состояние. Новые технологии – портативные регистраторы электрофизиологических показателей (электроэнцефалограмма, электромиограмма, электроокулограмма, электрокардиограмма) и параметров двигательной активности (акселерометрия) дают возможность исследовать сон животных в природе, в том числе неинвазивными методами. Так, было установлено, что общее время сна у ленивцев (*Bradypus*

variegatus) в природе примерно в 2 раза меньше, чем в лабораторных условиях (Rattenborg et al., 2008), а африканский слон (*Loxodonta africana*) пока является "рекордсменом" по минимальному количеству сна среди наземных животных (Gravett et al., 2017). По данным акселерометрии в природе у слонов на полную неподвижность приходилось в среднем всего 2 часа в сутки, т. е. в 2.5-3 раза меньше, чем в зоопарках и цирках. Все остальное время слоны в природе были заняты поиском и поеданием пищи. Примеры вариабельности продолжительности сна есть и у птиц. Так, у больших фрегатов (*Fregata minor*) во время полётов на кормовые поля (до 10 дней, дистанция до 3000 км) на сон приходилось в среднем всего 2.9%, а на суше – 53% времени (0.7 и 12 ч, соответственно; разница 17 раз; Rattenborg et al., 2016). Как уже говорилось, одна из точек зрения рассматривает сон как состояние адаптивной неподвижности, которая исключает активность, когда она нецелесообразна или даже вредна. Такой взгляд на сон лучше объясняет различия в количестве сна у разных животных

2.2 Особенности сна наземных млекопитающих и птиц

Сон наземных млекопитающих и птиц состоит из двух стадий – медленноволнового сна (МС) и REM сна (сокращения расшифрованы при первом применении и даны в главе Введение). МС характеризуется высокоамплитудными медленными волнами в ЭЭГ (1-4 Гц), сниженным мышечным тонусом, замедленным и более регулярным дыханием и сердечным ритмом. Глубина МС характеризуется мощностью ЭЭГ в диапазоне медленных волн или медленноволновой активностью (МВА), которая растёт параллельно с порогом пробуждения. Медленные волны в ЭЭГ двух полушарий у наземных млекопитающих развиваются параллельно в симметричных отведениях двух полушарий. Большинство наземных млекопитающих спят лёжа, положив голову на землю и закрыв оба глаза. Во время сна они неподвижны, а любое движение сопровождается кратковременным пробуждением. Хищные и копытные могут спать, приподняв голову над землёй (Jouvet, 1965; Ruckebusch, 1972; Tobler and Schwierin, 1996), причём дикие копытные могут спать с открытыми глазами (Лямин и др., 2021; Lyamin et al., 2022). У жвачных МС сочетается с ритмичными движениями челюстей (жвачкой; Ruckebusch, 1972; Соколов и др., 1988; Lyamin et al., 2022). МС сопровождается сниженной частотой разряда большинства нейронов головного мозга и сниженной концентрацией нейромедиаторов известных активирующих систем мозга.

У некоторых видов птиц в МС регистрируется межполушарная асимметрия ЭЭГ, хотя выраженность асимметрии невелика (например, у кур; Peters et al., 1965; Ookawa and Takagi, 1988). У чаек и уток эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС коррелируют с асимметричным открыванием глаз (Ball et al., 1988; Amlaner et al., 1994; Rattenborg et al., 1999;

Rattenborg and Amlaner, 2010). В полушарии, контралатеральном открытому глазу, амплитуда ЭЭГ в это время переходная между МС и бодрствованием. Эпизоды покоя (неподвижности в характерной позе) с одним открытым глазом, по-видимому, широко распространены среди птиц. В то же время у других видов птиц (например, у голубей) асимметрии в развитии медленных волн не наблюдали (Tobler and Borbely, 1988). Более подробно этот вопрос будет обсуждаться в других разделах работы.

РЕМ сон у млекопитающих и человека характеризуется высокочастотной низкоамплитудной активностью в ЭЭГ, ещё более значительным, по сравнению с МС, снижением мышечного тонуса (до атонии), быстрыми вздрагиваниями глаз, скелетных мышц, ростом температуры мозга, нерегулярным дыханием и сердечным ритмом. У некоторых видов в РЕМ сне хорошо выражен гиппокампальный тета-ритм (4-8 Гц; Jouvet, 1965; Jones, 2011; Luppi et al., 2012; Siegel, 2017). РЕМ сон у крыс, кошек, собак характеризуется учащённым и нерегулярным разрядом большинства нейронов ретикулярной формации среднего мозга, покрышки моста, а также гипоталамуса (Siegel, 2017). РЕМ сон развивается, как правило, после МС. Если копытные спят в МС держа голову над землёй, то за какое-то время до РЕМ сна они кладут голову на землю (Lyamin et al., 2022; Лямин и др., 2021, 2023) или на круп (Tobler and Schwierin, 1996).

РЕМ сон регистрируется у всех плацентарных и сумчатых млекопитающих. Ситуация со сном у однопроходных (ехидна и утконос) противоречива. Одна точка зрения состоит в том, что РЕМ сна у ехидны нет. Вторая, наоборот, что РЕМ сон есть. Третья точка зрения (основанная на особенности разряда нейронов в стволе мозга) предполагает, что у ехидны есть недифференцированный сон, и он сочетает признаки МС и РЕМ сна плацентарных млекопитающих (Allison et al., 1972; Siegel et al., 1996, 1999; Nicol et al., 2000). У утконоса мышечные вздрагивания и подёргивания регистрируются одновременно с высоковольтной ЭЭГ, что также считается аргументом в пользу гипотезы об отсутствии “классического” РЕМ сна у однопроходных (Siegel et al., 1999).

У большинства видов птиц РЕМ сон не сопровождается снижением мышечного тонуса (Amlaner et al., 1988; Roth et al., 2006; Lesku et al., 2009, Rattenborg et al., 1999). Эпизоды РЕМ сна у птиц короче, обычно в пределах 10 сек (например, Ookawa and Takagi, 1968; Dewasmes et al., 1985; Buchet et al., 1986). Только у птенцов страусов эпизоды РЕМ сна могут длиться несколько десятков секунд, а у взрослых – даже несколько минут. Вздрагивания глаз, головы регистрируются у них как на фоне низкоамплитудной (типичной для бодрствования), так и высокоамплитудной (типичной для МС) ЭЭГ (Lesku et al., 2011; Lyamin et al., 2021). Такой сон

напоминает сон однопроходных млекопитающих – ехидны и утконоса (Siegel et al., 1996, 1999). Была предложена гипотеза, что эта форма сна является предшественником REM сна млекопитающих и птиц, которая сформировалась в эволюции двух классов независимо (Lesku et al., 2011). Несмотря на описанный повторяющийся паттерн быстрых движений глаз и МВА у одного из видов ящерицы (Shein-Idelson et al., 2016), убедительных данных о REM сне у низших позвоночных нет (Siegel, 2005; Rattenborg and Amlaner, 2010; Hartse, 2011; Лямин, 2018). REM сна не удалось обнаружить у черепах и по характерным параметрам разряда нейронов ретикулярной формации (Eiland et al., 2001).

За последние два десятилетия много исследований было посвящено изучению снаподобных состояний на простых модельных организмах, например на мухе дрозофиле, *Drosophila melanogaster* (Bushey et al., 2011, 2015). Эти исследования расширили представления о генетических и молекулярных механизмах, а также циркадных (циркадианных), синаптических и нейрхимических процессах сна и бодрствования (Лямин, 2018; Ковальзон, 2024).

2.3 Механизмы сна млекопитающих

Нейронные корреляты сна. Несколько нейрхимических систем мозга играют важную роль в регуляции разных аспектов состояний активности и покоя. Большинство нейронов головного мозга млекопитающих (исследования проводились в основном на грызунах и кошках) разряжаются с наибольшей частотой в бодрствовании и REM сне, и снижают частоту разряда в MC. Паттерн разряда в MC становится прерывистым – периоды активности чередуются с периодами молчания (on-off, или разряд “пачка-пауза”). К такому типу (W/ PS-on) относятся: большинство холинергических и глутаматергических нейронов в ретикулярной формации, базальной области переднего мозга и в гипоталамусе, а также небольшая пропорция ГАМКергических клеток. Частота разряда таких нейронов положительно коррелирует с уровнем активации коры мозга (Siegel, 2017, Scammell et al., 2017).

Моноаминергические нейроны (нейромедиатором служит норадреналин, серотонин и гистамин) разряжаются с наибольшей частотой в бодрствовании, снижают активность в MC и ещё больше – в REM сне (PS-off нейроны). Моноаминергическая система мозга играет важную роль в регуляции движений, мышечного тонуса и эмоционального состояния (Wu et al, 1999; Siegel 2017). Частота разряда гипокретин-содержащих нейронов в большей степени зависит от мотивационно-эмоциональной составляющей поведения в бодрствовании (Hassani et al., 2009, 2010).

MC у млекопитающих запускается и поддерживается структурами мозга, расположенными в преоптической зоне (Steriade, 2011, Jones, 2011; McGinty and Szymusiak, 2011). Именно в этих

отделах мозга находятся нейроны (преимущественно ГАМКергические и в меньшей степени глутаматергические), частота разряда которых увеличивается в МС (SWS-on нейроны).

Нейроны, разряжающиеся с наибольшей частотой в РЕМ сне, относятся к группе ГАМКергических или меланин-концентрирующий гормон (МКГ или МСН)-содержащим нейронам. Частота разряда ГАМКергических нейронов в стволе мозга, латеральном гипоталамусе и в базальных отделах переднего мозга отрицательно коррелирует с амплитудой ЭМГ (Hassani et al., 2009; 2010; Boucetta et al., 2014). ГАМКергическая система состоит из двух подсистем: первая выполняет роль главной тормозной системы мозга (преоптическая область), активация которой приводит к развитию МС, тогда как вторая (ретикулярная формация, латеральный гипоталамус, передние отделы базального мозга) – способствует развитию РЕМ сна и, в первую очередь, за счёт характерной для этой стадии сна активации коры мозга (W/PS-on клетки) и атонии (PS-on клетки). Частота разряда МСН-нейронов увеличивается в обеих стадиях сна, но в большей степени в РЕМ сне, и положительно коррелирует со снижением мышечного тонуса (Hassani et al., 2009). Характерные для РЕМ сна вздрагивания глаз и конечностей происходят параллельно с активацией холинергических нейронов в ретикулярной формации. Эти нейроны играют главную роль в запуске фазических компонентов РЕМ сна (Siegel, 2017).

Большинство корковых нейронов у млекопитающих разряжаются во время периодов деполяризации и замолкают в периоды гиперполяризации (Vyazovskiy et al., 2011; Nir et al., 2011). В МС не все нейроны коры мозга крысы, обезьяны и человека разряжаются синфазно с медленными волнами ЭЭГ, некоторые могут разряжаться как в бодрствовании. Наоборот, в бодрствовании нейроны могут разряжаться как в МС, чередуя периоды молчания и активности. Эти данные привели к формированию точки зрения о глобальном и локальном характере сна и бодрствования, а также о возможности развития сна и бодрствования в отдельных нейронах (Pigarev et al., 1997; Vyazovskiy et al., 2011; Pigarev and Pigareva, 2014).

Гомеостатическая регуляция. Концепция гомеостатической регуляции – одно из ключевых представлений о природе сна (Borbély and Achermann, 2005; Vyazovskiy, 2015). Суть её в том, что сокращение продолжительности сна сопровождается ростом потребности во сне и последующим увеличением его продолжительности и глубины. Эксперименты проводились преимущественно на грызунах, людях, на нескольких видах птиц (Rechtschaffen et al., 1983, 1989, 1999;

Schwierin et al., 1999; Tobler and Borbely, 1988; Rattenborg and Amlaner, 2010), а также на простых организмах (например, дрозофила) методом общей депривации сна или депривации РЕМ сна (Bushey et al., 2011, 2015). Механизмы гомеостаза сна были проанализированы у грызунов и у человека (например, Rechtschaffen et al, 1999; Rechtschaffen and Bergmann, 2002).

Ограничения такого подхода уже обсуждались. В последнее время накапливается все больше данных о том, что общее время сна у животных и птиц в природе может изменяться в широком диапазоне без последствий для их состояния (Gravett et al., 2017; Rattenborg et al., 2016), а превышение времени сна после возвращения в “обычные условия”, если регистрируется, не пропорционально дефициту сна.

Общая депривация сна приводит к увеличению числа попыток заснуть МС, а избирательная депривация РЕМ сна – именно РЕМ сном (Rechtschaffen et al., 1999). При определенных условиях продолжительная депривация сна может иметь последствия для здоровья и привести к летальному исходу. После общей депривации сна продолжительность и глубина МС часто увеличивается. После депривации РЕМ сна увеличивается количество и длительность эпизодов РЕМ сна. Прирост сна и его глубина не всегда пропорциональны дефициту сна. Депривации сна, как правило, проводились методом частых пробуждений. Поэтому последствия депривации сна могли быть связаны не только с отсутствием сна, но и другими факторами (Siegel 2001, 2021).

2.4 Онтогенез сна

У детёнышей незрелорождающих млекопитающих в раннем возрасте регистрируется наибольшее количество сна (например, крыса, кошка). В ходе постнатального онтогенеза общая продолжительность сна, РЕМ сна, а также длительность эпизодов сна (РЕМ и МС) сокращается. У детёнышей зрелорождающих млекопитающих (например, морская свинка, овца) снижение выражено в меньшей степени (Jouvet-Mounier et al., 1970; Ioffe et al., 1980; Szeto and Hinman, 1985). Считается, что такая динамика указывает на важную роль РЕМ сна в развитии мозга (Roffwarg et al., 1966). Данных по онтогенезу сна у птиц мало. Некоторые параметры сна с возрастом и степенью зрелости птенцов у нескольких видов изменялись также, как у млекопитающих (Ookawa and Takagi, 1968; Scriba et al., 2013; Rattenborg and Amlaner, 2010). В то же время суммарное количество и длительность эпизодов РЕМ сна у птенцов страусов в лабораторных условиях было меньше, чем у взрослых (Lesku et al., 2011; Lyamin et al., 2021).

2.5 Сон и когнитивные функции

Считается, что нормальный сон важен для поддержания когнитивных функций (внимание, анализ, обучение, память). Такое мнение сформировалось в результате исследований на людях и небольшом числе видов наземных млекопитающих (в основном грызуны и приматы) с использованием метода депривации сна (Rechtschaffen et al., 1983, 1999; Porrino et al., 2005; Banks and Dinges, 2007; Ковальзон, 2024). Об ограничениях этого метода уже говорилось. Кроме того, препятствием для сравнения результатов разных исследований является отсутствие стандартных

методик тестирования когнитивных функций, а также оценки адекватности тестов у разных видов (Lyamin et al., 2023).

Задача выбора по образцу (ВПО, *delayed matched to sample task*, DMTS) – один из самых распространенных тестов, используемых для оценки рабочей памяти (например, Adamson et al., 2000; Daniel et al., 2016; Hahn and Rose, 2020). Сравнение результатов применения разных версий теста у 25 видов, от пчелы до шимпанзе и дельфина, показало, что продолжительность рабочей памяти у животных варьирует от нескольких секунд до нескольких минут (Lind et al., 2015). Упрощенная форма ВПО – альтернативный отставленный зрительный ВПО тест. Есть 3 исследования, в которых такая форма теста применялась для оценки рабочей памяти. Объектами были бабуин (Rodriguez et al., 2011), макака резус (Porrino et al., 2005) и калифорнийский морской лев (Pack et al., 1991). У всех видов точность решения задачи была близкой при аналогичных задержках.

В более ранних исследованиях зрительной рабочей памяти у человека ВПО тестом, как правило, делался вывод, что депривация сна снижала точность и увеличивала время реакции (Lieberman et al., 2002; Nabeck et al., 2004; Alhola et al., 2007). Результаты более поздних исследований указывают на то, что рабочая память может зависеть от таких факторов как настроение, усталость, стресс и других измененных состояний мозга, первоначально вызванных лишением сна (например, Xie et al., 2019; Kim et al., 2022; Siegel, 2001, 2021). Большинство экспериментов на животных также показали ухудшение когнитивных функций при депривации сна, включая рабочую память (Piérard et al., 2007; Alhaider et al., 2010), хотя некоторые сообщали об отсутствии негативного эффекта (Vaseghi et al., 2021; Hunter 2019). Последствия депривации сна на когнитивные функции у животных во многом зависят от протокола исследований.

2.6 Водные млекопитающие

2.6.1 Эволюция водных и полуводных млекопитающих

Водные млекопитающие – сборная группа млекопитающих, которые проводят в водной среде всю или значительную часть жизни (Berta et al., 2015). В первую очередь речь идёт о представителях 3-х больших групп млекопитающих, включающих китообразных (инфраотряд Cetacea: зубатые и усатые киты; всего 94 вида), сирен (отряд Sirenia: дюгоны и ламантины; 5 видов) и хищных (отряд Carnivora), который включает ластоногих (Pinnipedia: сем. Otariidae, ушастые тюлени; Phocidae, настоящие тюлени; и Odobenidae, морж; всего 35 видов), некоторых куньих (сем. Mustelidae: калан, выдры) и медвежьих (сем. Ursidae: белый медведь). По современной классификации инфраотряды китообразных и гиппопотамовых входят в отряд парнокопытных (Artiodactyla; классификация согласно рекомендациям The Society for Marine

Mammalogy, <https://marinemammalscience.org/science-and-publications/list-marine-mammal-species-subspecies/>). К полуводным также относят и другие виды млекопитающих, такие как утконос, водяной опоссум, выхухоль, водяная полёвка, ондатра, бобр, нутрия, капибара, норка. Эти животные (за исключением утконоса и капибары) в меньшей степени связаны с водной средой, чем ластоногие, калан и гиппопотам.

Считается, что сирены и китообразные произошли примерно 50 млн лет назад (эоцен) от древних парнокопытных, а их дальнейшее разделение на усатых и зубатых китов произошло около 30-35 млн лет назад (граница эоцена и олигоцена), когда они превратились в полностью водные виды с атрофированными или специализированными задними конечностями. Ластоногие появились примерно на 20 млн лет позже от древних хищных (примерно 25 млн лет назад). Гиппопотамовые также существуют примерно 20 млн лет. Современный калан сформировался всего несколько млн лет назад (Foote et al., 2015; Berta et al., 2015).

2.6.2 Адаптации к жизни в воде

Морские, а также некоторые пресноводные млекопитающие хорошо приспособлены к жизни в водной среде, хотя они различаются по степени того, насколько они связаны с этой средой. Ластоногие, каланы, гиппопотамы и белые медведи являются полуводными (амфибиями), проводя некоторое время на суше или льду, где они рожают, линяют, отдыхают, пережидают непогоду, тогда как китообразные и сирены находятся в воде постоянно. Наиболее важные адаптации коротко перечислены в этой главе.

У водных млекопитающих изменилась форма тела. Конечности превратились в ласты, которые позволяют им передвигаться в воде и при этом сохраняют способность передвижения по суше. У китообразных и сирен задние конечности отсутствуют, и передвижение осуществляется за счет вертикальных движений мощных хвостовых плавников (Williams, 2018; Berta et al., 2015).

Адаптации кожного покрова морских млекопитающих связаны с повышенной изоляцией за счет развития жирового слоя или густого меха, а также системы противоточного теплообмена, которая помогает им справляться с холодом, а в других случаях и с перегревом. У ластоногих также есть поведенческие стратегии агрегации животных в группы и использования поз, что уменьшает площадь открытой поверхности тела и потери тепла (Castellini, 2018). Подкожный слой жира не только обеспечивает эффективную терморегуляцию, но и служит источником энергии во время периодов размножения и линьки, когда доступ к пище ограничен. Многие виды

приспособились к длительному голоданию и снижению массы тела за счет резервов жировой ткани (Berta et al., 2015; Costa and Maresh, 2018).

Морские млекопитающие обладают адаптированными сенсорными системами, которые помогают им ориентироваться, передвигаться, кормиться и контактировать друг с другом в водной среде, а у полуводных – в воде и на суше. Возможно, наиболее заметные адаптации – это высокочастотный слух и активная система эхолокации у зубатых китов, которая позволяет определять расстояние до объекта и его размер, что важно при кормлении и навигации. Усатые киты чувствительны к вибрациям и звукам, передаваемым через воду, что позволяет им общаться на большие расстояния (песни китов). Морские млекопитающие имеют хорошо развитое зрение, адаптированное к условиям низкой освещённости, а у ластоногих – к условиям водной и воздушной среды. Вибриссы помогают обнаруживать вибрации в воде, указывающие на приближение хищников или добычи. Сенсорные способности и сложные вокализации играют ключевую роль в социальном устройстве и выживании морских млекопитающих, обеспечивая им возможность устанавливать и поддерживать социальные связи внутри групп (Au, 2018; Mass and Supin, 2018; Thewissen, 2018).

Морские млекопитающие способны на продолжительные и глубокие погружения. Они превосходят наземных млекопитающих в способности задерживать дыхание, погружаться на большие глубины. Адаптации дыхательной системы, такие как гибкие ребра и увеличенный объем легких, позволяют им выдерживать огромное давление на больших глубинах. Длительные погружения этих животных осуществляются благодаря различным изменениям в системе кровообращения, включая замедленный сердечный ритм, высокую устойчивость к гипоксии и повышенной концентрации углекислого газа, сниженное потребление кислорода и перенаправление крови только к жизненно важным органам и тканям (Stewart, 2018).

2.6.3 Ареалы обитания

Китообразные, включающие усатых и зубатых китов, встречаются во всех океанах. Усатые киты предпочитают открытые морские пространства и часто мигрируют между полярными и тропическими водами, где они питаются в холодных регионах и размножаются в теплых. Зубатые киты, такие как дельфины, кашалоты, белухи и нарвалы также демонстрируют значительное разнообразие в выборе среды обитания. Эти виды встречаются в глубоких океанических водах, прибрежных зонах, а белухи и нарвалы особенно приспособлены к жизни под арктическими льдами. Кроме того, некоторые виды, такие как амазонский дельфин, адаптированы к жизни в пресноводных речных системах (Ballance, 2018).

Морские львы и морские котики встречаются практически везде, кроме полярных областей (Арктики и Антарктиды). Северные морские котики и сивучи распространены по обе стороны северной части Тихого океана, включая тропические и прохладные воды. Виды настоящих тюленей широко распространены в умеренных и полярных морях, особенно в Северной Атлантике и Антарктике. Несколько видов населяют внутренние озера (Байкал и Ладожское) и моря (Каспийское море). Несколько видов обитают в тропических водах, например, гавайский и средиземноморский тюлень-монах (Berta et al., 2015; Bowen, 2018).

Ламантины и дюгоны (сирены) обитают в тёплых прибрежных водах и реках. Они предпочитают мелководье, где обильно произрастают трава и водоросли. Дюгоны обитают в Индийском и Тихом океанах, в то время как ламантины встречаются в Атлантическом океане и пресных водах Центральной и Южной Америки (Berta et al., 2015). Гиппопотам – парнокопытное млекопитающее. По молекулярно-генетическим данным – близкий родственник китообразных (Eltringham, 1999; Berta, 2018). Каланы предпочитают прибрежные воды северной части Тихого океана, особенно в районах с большим количеством водорослей, где они находят свою пищу – морских ежей, моллюсков и ракообразных (Tinker et al., 2018). Таким образом, водные млекопитающие адаптировались к разным условиям обитания и применяют разные стратегии для успешного существования.

2.7 История исследований сна китообразных

2.7.1 Поведенческие исследования и наблюдения в природе

В начале 60-х годов прошлого века американский нейрофизиолог Джон Лилли предложил несколько гипотез об организации сна “бутылконосых” дельфинов (*Tursiops truncatus*). Он предположил, что дыхание у дельфинов контролируется на таламо-кортикальном уровне, а не в дыхательных центрах ствола головного мозга, как у наземных млекопитающих. Вследствие этого дельфины «лишены нашего бессознательного автоматического, самостоятельного дыхания», т.е. дыхание у дельфинов «почти, если не полностью, произвольное». Поэтому, как считал Лилли, дельфины не могут дышать во время сна и должны просыпаться при всплытии на поверхность для вдоха. Лилли сообщил, что дельфины часто “спят” с одним закрытым и одним открытым глазом и высказал гипотезу, что они могут сканировать окружающее пространство, по крайней мере, «половиной своих афферентных входов» (Lilly, 1961, 1964).

Уже через несколько лет гипотеза о произвольном характере дыхания у дельфинов была проверена Дж. МакКормиком (McCormick, 1969). Регулируя состав вдыхаемых дельфинами смесей, он установил, что дыхание у них регулируется периферическими и центральными хеморецепторами таким же образом, как у других млекопитающих. Он сделал вывод, что

дыхание у дельфинов «может быть автоматическим или находиться под корковым контролем, как и у других млекопитающих». Это исследование не очень известно, и идея о том, что дельфины дышат произвольно, остаётся популярной и в наше время.

Также следует отметить серию тезисов Flanigan (1974a,b, 1975a,b,c), в которых в форме абстракта были описаны аспекты покоя у нескольких видов китообразных в условиях аквариумов, включая мышечные вздрагивания.

2.7.2 Открытие однополушарного сна у дельфинов

В конце 60-х Дж. Шерлей и Е. Серафетинидес с коллегами (Shurley et al., 1969; Serafetinides 1972) провели регистрацию ЭЭГ, ЭМГ и ЭОГ у гринды (*Globicephala spp*) весом 450 кг, которую временно помещали в ванну с морской водой. ЭЭГ регистрировали с помощью инъекционных игл. Авторы описали эпизоды «частотной асинхронности и амплитудной асимметрии ЭЭГ в полушариях коры мозга гринды». При пробуждении ЭЭГ в обоих полушариях становилась низковольтной. «Биоэлектрический диссонанс между двумя полушариями» был интерпретирован как состояние спокойного бодрствования, но не сна. Было высказано предположение, что асимметрия ЭЭГ у гринды вызвана асимметрией сенсорной афферентации от глаз. Авторы сообщили о регистрации у гринды одного эпизода REM сна, который характеризовался сниженным мышечным тонусом и повторяющимися движениями глаз на фоне низкоамплитудной ЭЭГ. До сих пор это единственный зарегистрированный случай REM сна у китообразных с такими же признаками, как у наземных млекопитающих.

В 1973 г. Лев Мухарамович Мухаметов с коллегами (в первую очередь Александром Яковлевичем Супиным, Владимиром Матвеевичем Ковальзоном, Ириной Глебовной Поляковой и другими) зарегистрировали ЭЭГ у 4-х дельфинов афалин (*Tursiops truncatus*) во время экспедиции на побережье Чёрного моря в районе посёлка Большой Утриш (Краснодарский край, Анапский район; Мухаметов, 2017). На время исследований дельфинов помещали в бассейны с морской водой. Электроды для регистрации ЭЭГ (внутрикостные или эпидуральные) подключались к полиграфам с помощью эластичных проводов, которые не мешали дельфинам плавать. В 1975 г. Л.М. Мухаметов и коллеги опубликовали первую статью (Рисунок 2.1; Мухаметов и Супин, 1975). В ней было описано развитие медленных волн ЭЭГ в одном полушарии коры мозга на фоне низкоамплитудной десинхронизации ЭЭГ в другом. Такой паттерн сна сочетался у афалин с плаванием и естественным дыханием. Кроме того, в работе сообщалось об отсутствии у афалин полиграфических признаков ПС, или REM сна. В 1976 г. недалеко от посёлка Малый Утриш (40 км от г. Новороссийска) была основана Утришская морская станция (УМС) Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н.

Северцова АН СССР (ИЭМЭЖ, позже был переименован в ИПЭЭ) с целью исследования разных аспектов физиологии и поведения дельфинов, в том числе особенностей их сна (Мухаметов, 2017).

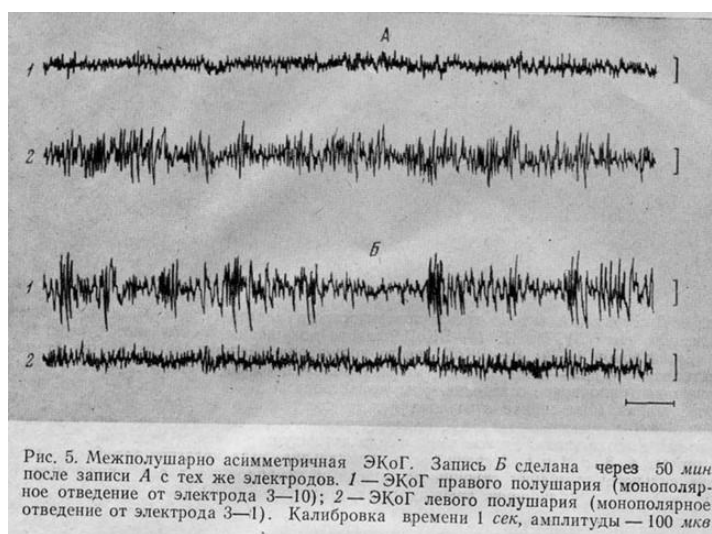


Рисунок 2.1. Межполушарная асимметрия ЭЭГ в медленноволновом сне у дельфина афалины (Мухаметов и Супин, 1975).

В 1976-1978 гг. была опубликована серия статей, описывающих параметры сна дельфинов афалин (Мухаметов и др., 1976; Mukhametov et al., 1977; Супин и др., 1978). В этих работах особое внимание уделялось “межполушарной асимметрии функциональных состояний мозга” у дельфинов. Асимметрия ЭЭГ регистрировалась у дельфинов разного возраста и пола и в разных условиях: в бассейнах на плаву, в носилках с морской водой, а также в морских вольерах. Л.М. Мухаметов и коллеги предположили, что функции десинхронизированного в МС полушария у дельфинов могут состоять в том, чтобы 1) поддерживать дыхание; 2) выполнять сторожевые функции; или же 3) десинхронизированное полушарие может находиться в состоянии РЕМ сна. Позже было дано определение однополушарного медленноволнового сна (ОМС) как состояние мозга, при котором медленноволновые паттерны ЭЭГ в одном полушарии (поочередно в правом или левом) регистрируются одновременно с десинхронизацией ЭЭГ в другом полушарии. При этом у дельфинов также регистрируются эпизоды, в которых в двух полушариях существуют две разные формы синхронизации ЭЭГ – высокоамплитудные дельта-волны в одном полушарии и медленные волны низкой амплитуды в другом. В строгом смысле слова такое состояние с выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ нельзя считать ОМС. Однако такой МС явно отличается от симметричного “билатерального” сна (БМС), характерного для наземных млекопитающих (Mukhametov, 1984). К середине 80-х годов ОМС был зарегистрирован ещё у двух видов китообразных – у морских свинок азовок (*Phocena phocena*; Мухаметов и Полякова, 1981) и амазонских речных дельфинов (*Inia geoffrensis*; Mukhametov, 1987). В 1997 г. Л.М.

Мухаметов, А.И. Олексенко и И.Г. Полякова опубликовали наиболее подробное описание сна дельфинов афалин (Мухаметов и др., 1997). В 2002 г. существование МС с выраженной асимметрией ЭЭГ у афалин было подтверждено другой группой (Ridgway, 2002).

По результатам первых электрофизиологических исследований сна у гринды, афалины, азовки и амазонского речного дельфина стало очевидным, что сон китообразных кардинальным образом отличается от сна наземных млекопитающих. Отличия заключались не только в структуре МС (ОМС), но и в сочетании сна с движением, открытым во время сна глазом и в отсутствии "классических" для наземных млекопитающих признаков РЕМ сна у дельфинов.

2.7.3 Основные результаты первых исследований сна китообразных

Топография ЭЭГ (ОМС). Одновременная регистрация ЭЭГ в разных отделах дорзальной коры мозга дельфинов и азовок позволила установить, что различия в параметрах ЭЭГ между двумя полушариями мозга были всегда более выражены, чем в одном полушарии. Изменения ЭЭГ в коре и в ипсилатеральном таламусе происходили синхронно. Был сделан вывод, что асимметричное развитие медленных волн в ЭЭГ у дельфинов характерно не только для коры больших полушарий, но и, как минимум, для корково-таламической системы (Супин и др., 1978; Мухаметов и Полякова, 1981; Мухаметов и др., 1997).

Структура (паттерн ОМС) у китообразных. Дельфины афалины были главным объектом исследований. В среднем более 88% от МС у афалин приходилось на ОМС и ещё примерно 4% времени – на “асимметричный” МС (далее АМС), во время которого в двух полушариях мозга регистрировались медленные волны ЭЭГ разной амплитуды. Остальное время (в среднем 7%), приходилось на низкоамплитудный (НА) билатеральный МС (БМС). За исключением единичных эпох, высокоамплитудный (ВА) БМС никогда не регистрировался в обычных для афалин условиях (Мухаметов и др., 1997). За сутки у дельфинов регистрировалось от 2 до 12 эпизодов ОМС (5 ± 1 в день) длительностью от 3.5 до 132 мин (42 ± 10 мин). Данные о структуре ОМС у двух других видов были только для единичных особей. У азовки и у амазонской речной инии на ОМС и АМС в сумме приходилось, соответственно, 77 и 86% от всего МС, т.е. на БМС – 23% и 14% от всего МС. У амазонских иний эпизоды ОМС могли длиться более 1 часа (Таблица 2). У всех 3 видов эпизоды ОМС чередовались в правом и левом полушариях мозга.

Сон и движение. Эпизоды ОМС регистрировались у афалин во время плавания, которое в бассейнах обычно происходило по кругу (Мухаметов и Супин, 1975). По поведенческим критериям и скорости плавания разграничить эпизоды сна и спокойного бодрствования не удалось (Мухаметов и др., 1997). Аналогичные выводы были сделаны для азовок (Мухаметов и Полякова, 1981) и амазонских речных дельфинов (Mukhametov, 1987), которые плавали

практически все время. Афадины спали, зависая у поверхности воды, на фоне едва заметных движений грудных плавников и хвостового стебля. Амплитуда медленных волн ЭЭГ в спящем полушарии и контрастность межполушарной асимметрии ЭЭГ во время зависания и медленного плавания у афадин не отличалась (Мухаметов и Супин, 1975; 1997).

ОМС и состояние глаз. У большинства исследованных наземных млекопитающих глаза во время сна обычно закрыты (Campbell and Tobler, 1984; Tobler, 1995; у копытных, Lyamin et al., 2022; Лямин и др., 2023). Закрывание одного глаза наблюдали во время медленного плавания не только у афадин (Lilly, 1964), но и амазонских иний (Олексенко и др., 1996). Электрофизиологические исследования (Serafetinides et al., 1972; Мухаметов и Супин, 1975; Мухаметов и др., 1997) подтвердили предположение о том, что во время сна дельфины могут открывать один глаз без пробуждения (Lilly, 1964). Вначале Л.М. Мухаметов с коллегами считали, что одностороннее закрывание глаз и ОМС у дельфинов — это два независимых феномена. Позже был сделан вывод, что глаз, контралатеральный полушарию с высоковольтными медленными волнами ЭЭГ, как правило, бывает закрыт (Супин и др., 1978; Мухаметов и др., 1997). Таким образом, поведенческие исследования предполагали, что дельфины во время сна могут сканировать открытым глазом состояние окружающей среды (Lilly, 1964; Олексенко и др., 1996), но электрофизиологические данные не подтверждали однозначной связи между состоянием глаз и паттернами ЭЭГ в полушариях мозга дельфинов.

Механизмы ОМС. Одним из направлений изучения сна дельфинов было исследование механизмов ОМС. Электрическая стимуляция стволовой активирующей системы мозга у животных вызывает реакцию активации мозга, которая, в зависимости от интенсивности стимуляции, проявляется в виде десинхронизации ЭЭГ, снижения амплитуды ЭЭГ или поведенческого пробуждения животного (Moruzzi and Magoun, 1949). У афадин пороги пробуждения ОМС были примерно в 1.5 раза ниже, если стимуляция проводилась ипсилатерально по отношению к спящему полушарию (Супин и Мухаметов, 1986). Был сделан вывод, что восходящие стволовые активирующие влияния у дельфинов имеют выраженный латерализованный характер.

Развитие МС у наземных млекопитающих сопровождается снижением температуры мозга, а REM сна – её ростом (Kovalzon, 1973). У дельфинов снижение температуры мозга в ОМС наблюдалось только в спящем полушарии, тогда как температура активного полушария оставалась неизменной (Ковальзон и Мухаметов, 1982). Следовательно, в ОМС функциональные состояния коры двух полушарий мозга отличались и по параметрам температуры мозга.

Общая и однополушарная депривация сна. Депривация сна у млекопитающих вызывает компенсаторное увеличение продолжительности сна, что считается признаком гомеостатической регуляции сна (Borbely, 1994; Borbely and Achermann, 2005). Необычная структура МС у дельфинов позволяет провести как общую депривацию сна, так и депривацию в одном полушарии. После общей депривации сна (до 72 часов) продолжительность МС в восстановительном периоде увеличивалась в обоих полушариях, а при односторонней (до 150 часов) – только в депривуемом (Oleksenko et al., 1992). В то же время выраженность “отдачи” сна не была пропорциональна дефициту сна в полушарии. На основании этой серии экспериментов был сделан вывод о том, что МС необходим каждому полушарию и отсутствие МС в одном полушарии нельзя компенсировать сном в другом полушарии.

Фармакологические исследования. Оказалось, что дельфины чрезвычайно чувствительны к барбитуратам. Рост амплитуды ЭЭГ начинался уже после инъекции в дозе 6 мг/кг (внутримышечно). При увеличении дозы до 12 мг/кг (всего 1/4 дозы, которая вызывает стадию хирургического наркоза у домашней кошки), билатеральные медленные волны становились высоковольтными и у дельфинов останавливалось дыхание. Реакция на бензодиазепины была иной. Инъекция седуксена в дозе 0.5-2.0 мг/кг (внутримышечно) приводила к развитию ОМС и БМС без нарушения дыхания. За несколько секунд до вдоха происходила активация одного из полушарий, и дыхательный акт происходил на фоне ОМС. Активация одного из полушарий перед вдохом рассматривалась важным аргументом в пользу гипотезы о роли ОМС в поддержании естественного дыхания (Мухаметов и Супин, 1975; Супин и др., 1978).

Парадоксальный сон. Мышечные вздрагивания, подёргивания, быстрые движения глаз – это поведенческие признаки ПС или REM сна наземных млекопитающих и человека (Aserinsky and Kleitman, 1953; Jouvet, 1965; Siegel, 2017). Результаты наблюдений указывали на то, что похожие события регистрируются в состоянии покоя у нескольких видов китообразных (афалина, белуха, косатка, амазонский речной и белобочий дельфины) (Flanigan, 1974 a, b; Flanigan, 1975 a-c; Nelson and Lein, 1994; Олексенко и др., 1996). Большинство результатов было представлено тезисно и не содержало детальной информации. Безусловно, сам факт вздрагиваний не является свидетельством REM сна, так как это состояние у большинства наземных млекопитающих характеризуется несколькими признаками, а именно: активацией ЭЭГ, сниженным мышечным тонусом и характерными быстрыми движениями глаз.

Как уже упоминалось, в 1969 г. был описан REM сон у гринды (Shurley et al., 1969). Единственный эпизод, зарегистрированный в последнюю из трёх ночей, продолжался 6 мин и сопровождался снижением мышечного тонуса и движениями глаз. Эпизод был классифицирован

как REM сон. После этой публикации на УМС был исследован сон у более чем 30 афалин, 3-х азовок и у 2-х амазонских речных иний. Подробный анализ полученных результатов содержится в статье Л.М. Мухаметова и коллег (1997). Эпизоды REM сна, описанные у гринды, позже никогда у других видов китообразных не регистрировались. По мнению Л.М. Мухаметова, это не доказывало отсутствие REM сна у дельфинов. Предполагалось, что он может присутствовать у дельфинов в видоизменённом виде (Мухаметов и др., 1997). Таким образом, в конце 1990-х гг. вопрос о REM сне у дельфинов оставался открытым. В ЭЭГ-исследованиях не удавалось зарегистрировать эпизоды REM сна, а поведенческие данные было сложно интерпретировать.

2.8 Исследования сна ластоногих

2.8.1 Поведенческие исследования и наблюдения в природе

Несмотря на большое количество работ, связанных с изучением разных форм поведения тюленей, исследованию сна уделялось мало внимания. Наблюдения проводились время от времени (методом сканирования). Щенки и молодые животные были наиболее активны в первой половине дня и вечером. Гаремные самцы ушастых тюленей могли быть активны в разное время суток. В океане северные морские котики также могли быть активны в разное время суток (например Кооупан et al., 1975; Мараков, 1974; Крушинская и Лисицина, 1983).

На лежбище у морских котиков и львов описывали "глубокий сон" в позах лёжа и сидя. В воде морских котиков часто видели отдыхающими в характерной позе на поверхности на боку (Мараков, 1974; Bartholomew and Wilke, 1956; Rand 1967). У сивучей в бассейнах были описаны эпизоды покоя – неподвижности на поверхности воды длительностью 10-15 мин, а также эпизоды залегания на дне на 1-3 мин. Сивучи могли всплывать, не открывая глаз, делали 3-5 вдохов с интервалами 3-15 сек и погружались опять (Богданова и др., 1989).

Настоящих тюленей часто описывали "спящими" на поверхности воды в позе поплавок, плавая почти вертикально у поверхности воды. Ноздри были над водой. В зоопарках настоящих тюленей часто видели неподвижно лежавшими на дне бассейнов. Зарегистрированы случаи, когда морской слон лежал на дне бассейна в течение 23 минут, а обыкновенный тюлень – более 10 минут (Bartholomew, 1954; Томилин, 1984). В море в периоды нагула, при благоприятных погодных условиях, каспийские тюлени могли оставаться на поверхности воды достаточно долго, судя по обсохшим участкам меха (Пилецкий, 1990).

Большинство настоящих тюленей населяет замерзающие водоемы. Самки рожают детенышей на прочном льду. В особенно холодные зимы тюленям приходится большую часть времени проводить в воде (Крушинская и Лисицина, 1983; Стариков, 1990; Sergeant, 1965).

Моржи предпочитают отдыхать в группах на берегу, а во время миграций – на льдинах (Томилини и Кибальчич, 1975; Крушинская и Лисицина, 1983). Моржей также видели отдыхающими в разводьях, зацепившись бивнями за лёд (Перри, 1976).

Некоторые виды настоящих тюленей совершают продолжительные миграции, которые длятся несколько месяцев. Большую часть времени они кормятся и перемещаются между кормовыми полями: морские слоны 83%-90% своего времени (Le Voeuf et al., 1986, 1989; Le Voeuf, 2021) и обыкновенные тюлени 76%-93% (Ries et al., 1997). Среднее время погружения у одной из самок морского слона составляло 21 минуту, а максимальная глубина – 653 метра. Средний интервал между погружениями составлял около 3 минут (Le Voeuf et al., 1989). Позже были зафиксированы еще более продолжительные по времени и глубине погружения у этих животных – до 1523 метров и 77 минут, соответственно (Stewart, 2018).

Означает ли это, что повторяющиеся погружения морских слонов – это усилия по кормлению, питанию и восполнению резервов организма во время лактации? Почему они погружаются ночью также глубоко как днем, когда их добыча в это время, наоборот, мигрирует ближе к поверхности (Condit & Le Voeuf, 1984)? Могут ли некоторые погружения в океане быть эпизодами сна, как и медленные погружения неподвижных и, по поведенческим критериям, спящих морских слонов в бассейнах и на мелководье в океане (Bartholomew 1954)? Или морские слоны спят урывками по несколько минут на поверхности воды между погружениями? (Le Voeuf et al., 1986, 1989). Ответы на эти вопросы будут даны позже (Mitani et al., 2010; Kendall-Bar et al., 2023).

Таким образом, по результатам наблюдений, выполненных к середине 1990-х было известно, что позы покоя в воде у ушастых и настоящих тюленей отличаются. Большую часть времени в океане животные проводят под водой, что не исключает возможности сна во время некоторых погружений.

2.8.2 Электрофизиологические исследования сна

Первое исследование сна ластоногих было выполнено на 4-х молодых серых тюленях. Регистрацию ЭЭГ, ЭОГ и ЭКГ проводили в ночное время с применением телеметрии (Ridgway et al., 1975). На бодрствование, МС и ПС (РЕМ сон) приходилось в среднем, соответственно: 73.9%, 19.9% и 6.2% времени суток. МС регистрировался на суше и в воде; чаще всего в полупогруженном состоянии (ноздри над водой, туловище под углом к поверхности). Движения были редкими. Погружаясь под воду, тюлени задерживали дыхание до 4 мин. На всплытии животные делали подряд несколько вдохов. При погружении частота сердечных сокращений (ЧСС) составляла 30-70 ударов в минуту, а на всплытии – 90-160 ударов в мин. Периоды

эпизодов МС и коротких пробуждений длились до 4 часов. Эпизоды ПС у серых тюленей развивались после СБ и всегда перед МС, и сопровождалась учащённым и регулярным пульсом, частым и регулярным дыханием. Такие эпизоды могли длиться до 1 часа. В этом состоянии животные почти не реагировали на прикосновение. ПС регистрировался на суше и на поверхности воды, и никогда под водой.

Два электрофизиологических исследования сна были выполнены на детёнышах северного морского слона (возраст 3-4 месяца). В первом случае животных фиксировали, а их головы помещали в метаболические мешки. Данные включали сеансы полисомнографии длительностью до 17 часов у 3-х щенков и были представлены в виде тезисов (Huntley et al., 1981). В МС у морских слонов регистрировались задержки дыхания до 24 мин, чередующиеся с периодами регулярного дыхания. ПС / REM сон развивался всегда после МС, циклы сна укладывались в одну дыхательную паузу (ДП). Во втором случае (Castellini et al., 1994) регистрацию проводили на 12-и животных в ночное время на суше и в воде (бассейн заполняли водой до уровня 0.5 м). Как и в первом исследовании, дыхание во время сна у всех животных становилось прерывистым. Максимальная длительность задержки дыхания была 12 минут. В воде тюлени во время сна опускали голову под воду. Периоды регулярного дыхания (в воде тюлени приподнимали голову к поверхности) не прерывали МС, а все эпизоды REM сна регистрировались в пределах одной ДП. Медленные волны в ЭЭГ всегда регистрировались симметрично в обоих полушариях. В среднем 40% ночного времени морские слоны проводили в МС и 5% в REM сне.

Наконец, четвертое исследование сна было выполнено Л.М. Мухаметовым с коллегами (1984). Сон исследовали у 4-х взрослых каспийских тюленей. Тюлени спали на суше и на поверхности воды. Ноздри они держали над водой или опускали после дыхательного акта под водой. На суше на бодрствование приходилось в среднем 82.6%, на МС – 15.3% и на ПС – 2.1% времени суток. Средняя длительность эпизода ПС была примерно 1.5 минуты. В воде тюлени спали меньше, чем на суше. У каспийских тюленей медленные волны ЭЭГ в обоих полушариях мозга также развивались одновременно, а ПС начинался после МС. Дыхательные акты у тюленей часто прерывали сон, особенно когда тюленим требовалось совершить движение (приподнять голову над водой или изменить позу сна на суше). Если тюлени во время сна не двигались, дыхательные акты не прерывали сон.

Таким образом, пионерская работа С. Риджуэя с соавторами (Ridgway et al., 1975) и три других исследования продемонстрировали, что настоящие тюлени могут спать под водой во время задержек дыхания. У каспийских тюленей и детёнышей морских слонов ЭЭГ регистрировалась в двух полушариях мозга синхронно. Во время сна тюлени были неподвижны,

но могли просыпаться для движений. Характеристики РЕМ сна у серых тюленей были необычными по сравнению с этой стадией сна у наземных млекопитающих. При этом у двух других исследованных видов РЕМ сон, если не считать длинных задержек дыхания, не отличался от РЕМ сна наземных млекопитающих.

2.8.3 Результаты исследований сна ластоногих, которые были получены автором в ходе работы над кандидатской диссертацией

С 1982 по 1989 годы автором диссертации с коллегами были выполнены исследования сна у трех видов ушастых и одном виде настоящих тюленей. По результатам этих исследований в 1994 г. была защищена кандидатская диссертация “Сравнительно-физиологическое исследование сна ушастых и настоящих тюленей” по специальности “Физиология человека и животных” (03.00.13; Лямин, 1994). Основные результаты этих исследований приводятся в заключительном разделе Литературного обзора. Они изложены более подробно, так как учитывались при анализе особенностей сна китообразных и ластоногих, а также формулировании заключений и выводов диссертационной работы.

2.8.3.1 Особенности сна северных морских котиков

Северный морской котик был первым видом ушастых тюленей, сон которого был исследован электрофизиологическим методом. Исследования проводили в течение нескольких лет на 18 северных морских котиках 3 возрастных групп: 1 группа – 4 щенка в возрасте 10-20 дней; 2 группа – 4 щенка в возрасте 2-3 месяца; 3 группа – 10 взрослых животных (молодые самцы в возрасте 2-3 года и самки старше 8 лет). У всех котиков 2-3 группы исследовали особенности сна на суше (на помосте, который находился над водой) и в воде. У щенков 1 группы – только на суше. Регистрацию проводили несколько суток. Полиграммы обрабатывали в 20-сек эпохах анализа. Методика и основные результаты исследований были опубликованы в кандидатской диссертации (Лямин, 1994) и в серии статей (Мухаметов и др., 1984; Mukhametov et al., 1985; Лямин и др. 1986; Лямин, 1987; Лямин и Мухаметов, 1998).

У морских котиков были выделены 4 состояния: активное бодрствование (АБ), спокойное бодрствование (СБ), медленноволновый сон (МС) и РЕМ сон (Рисунок 2.2). В АБ морские котики активно перемещались по бассейну. СБ считали эпизоды, во время которых котики сидели или лежали на помосте. Они могли совершать движения головой или лапами, расчесывая мех задними лапами (груминг). Глаза могли быть открыты или закрыты. Тонический компонент шейной ЭМГ, а также количество пиков в ЭОГ были сниженными. В АБ и СБ наиболее характерным рисунком ЭЭГ во всех отведениях была билатеральная десинхронизация. У некоторых животных в СБ регистрировались вспышки ритмической активности с частотой 4-8

Гц, а также 8-12 Гц. Такие вспышки чаще регистрировались в затылочных отделах коры полушарий во время закрывания глаз и заканчивались при открывании глаз (Мухаметов и др., 1984; Лямин и Мухаметов, 1998).

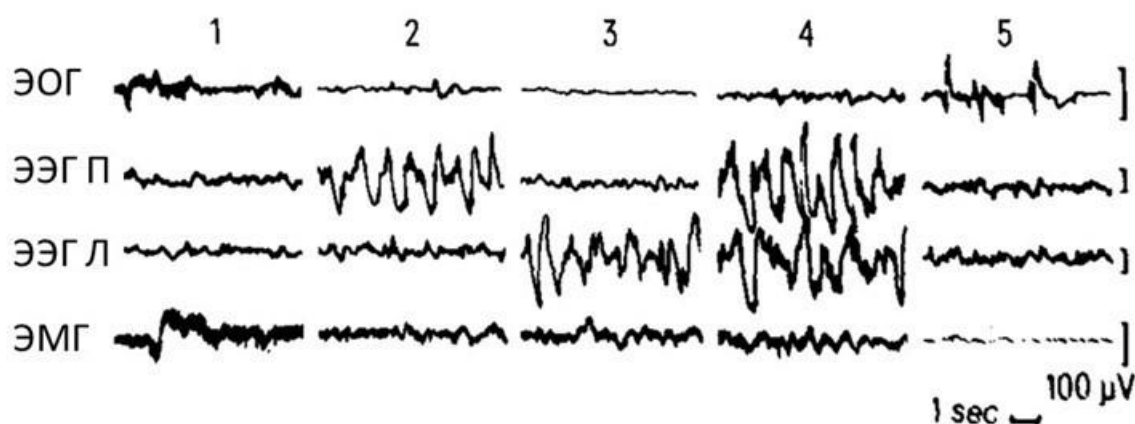


Рисунок 2.2. Полиграммы стадий сна и бодрствования у северных морских котиков. 1 – бодрствование, 2 и 3 – ОМС в правом (П) и левом (Л) полушарии, 4 – высокоамплитудный билатеральный БМС, 5 – РЕМ сон (Mukhametov et al., 1985).

Главная особенность МС у морских котиков – выраженная межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС: низкоамплитудная (НА) или высокоамплитудная (ВА) синхронизация ЭЭГ в одном полушарии может сочетаться с десинхронизацией ЭЭГ в другом полушарии или НА ЭЭГ в одном полушарии с ВА ЭЭГ в другом полушарии. Такие эпизоды напоминали однополушарный МС и асимметричный МС (далее ОМС и АМС) у афалин, азовок и амазонских речных дельфинов. В то же время значительная часть МС у морских котиков, как у наземных млекопитающих, характеризовалась симметричным развитием медленных волн ЭЭГ в обоих полушариях (билатеральный МС, или БМС; Рисунок 2.2). Тонус мускулатуры в МС варьировал в зависимости от позы и глубины сна, но, как правило, был ниже, чем в СБ. Во время БМС глазодвигательная активность отсутствовала (Мухаметов и др., 1984; Mukhametov et al., 1985; Лямин и Мухаметов, 1998).

РЕМ сон у морских котиков характеризуется билатеральной десинхронизацией в ЭЭГ, сниженным по сравнению с МС тонусом шейной мускулатуры (до атонии), вздрагиваниями глаз, вибрисс, ушей, конечностей, а также всего тела (Рисунок 2.2). У щенков 1 и 2 групп атония развивалась почти в каждом эпизоде РЕМ сна, а подёргивания могли быть настолько сильными, что приводили к пробуждению щенков. В пределах одного эпизода РЕМ сна вздрагивания чередовались с периодами их отсутствия. Все эпизоды РЕМ сна у щенков и большинство эпизодов у взрослых котиков регистрировались в позе лёжа. У взрослых эпизоды РЕМ сна иногда начинались в позе сидя. Они были короткими и сразу прерывались пробуждениями. Почти всегда эпизод РЕМ сна развивался после эпизодов МС, включая ВА БМС и реже АМС

или ОМС. У щенков 1-й группы эпизоды РЕМ сна могли также развиваться в СБ. У взрослых животных такие эпизоды были единичными (Лямин, 1987; Мухаметов и др., 1984; Лямин и Мухаметов, 1998).

Количество сна и бодрствования. У 7 взрослых морских котиков, спавших на помосте на открытом воздухе в летнее-осеннее время, на МС приходилось в среднем $23.7 \pm 3.3\%$ 24-ч и на РЕМ $4.2 \pm 0.6\%$ 24-ч. Эпизоды РЕМ сна варьировали от 20 сек до 5 мин, в среднем 3.4 ± 0.3 мин. $63.3 \pm 6.6\%$ всего МС состояло из БМС (Таблица 3). В среднем 17.2% МС приходилось на АМС и 19.5% – на ОМС (в основном на НА ОМС – 16.5%; Лямин, 1994; Лямин и Мухаметов, 1998).

Параметры дыхания и сердечного ритма. У взрослых северных морских котиков дыхание в СБ и МС было регулярным. Все ДП были в пределах 20 сек. У всех животных в РЕМ сне дыхание становилось менее регулярным, несколько ДП превышали 60 сек. Средние значения ДП у 6 животных варьировали между 7.5 и 13.7 сек и не различались между состояниями. У взрослых морских котиков в СБ, МС и РЕМ сне была хорошо выражена дыхательная аритмия сердечного ритма: ЧСС увеличивалась во время вдоха и снижалась в ДП. Средняя ЧСС (данные для 3 животных) у каждого котика несколько снижалась при переходе от СБ (115-140 ударов в минуту у разных животных) к МС (117-134 ударов в минуту) и далее РЕМ сну (106-123 ударов в минуту). В РЕМ сне на дыхательную аритмию ЧСС накладывались аритмические изменения пульса, которые происходят параллельно с фазическими компонентами в РЕМ сне (Лямин, 1994; Лямин и Мухаметов, 1998).

Межполушарная асимметрия ЭЭГ, сенсорные стимулы и движения на суше. У морских котиков на суше во время эпизодов МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ один глаз мог быть приоткрыт, но однозначную связь с межполушарной асимметрией ЭЭГ установить не удалось. В некоторых эпизодах МС, даже если уровень синхронизации ЭЭГ в полушариях визуально не различался, звуковые стимулы могли оказывать большее пробуждающее действие на одно полушарие. Похожая реакция могла наблюдаться при включении освещения. Эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС на суше также совпадали во времени с движениями животных, например: изменением позы (Лямин, 1994; Лямин и Мухаметов, 1998).

Возрастные изменения структуры сна. Наибольшее количество МС и РЕМ сна регистрировалось у щенков в возрасте 10-20 дней. Возрастными особенностями РЕМ сна щенков 1 группы также были: наибольшее снижение мышечного тонуса, короткий переходный период от МС к РЕМ сну, наибольшая интенсивность вздрагиваний в РЕМ сне и более регулярное дыхание. В первые 2-3 месяца количество РЕМ сна сократилось почти вдвое за счёт уменьшения длительности и числа эпизодов сна. Общее время МС в том же периоде не изменилось (Рисунок

2.3, Таблица 3). Взадрагивания в РЕМ сне стали менее интенсивными. В первые 10-20 дней жизни весь МС у щенков был представлен фактически БМС: в среднем 94.5% от всего МС. Эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС были короткими и редкими. У щенков 1 группы глаза в МС были всегда закрыты. В возрасте 2-3 месяца доля БМС снизилась в среднем на 25%. МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ состоял на 17.5% из ОМС (почти весь из НА ОМС) и на 7% из АМС. Примерно в это же время щенки переходят на самостоятельное кормление, а ещё через 1-2 месяца совершают свою первую миграцию в океане. В сравнении со взрослыми животными, паттерн сна у щенков в возрасте 2-3 мес характеризовался большим количеством РЕМ сна, меньшим количеством МС и меньшей долей АМС и ВА ОМС. В то же время диапазоны изменений перечисленных параметров в этих двух группах перекрывались (Лямин, 1994; Лямин и Мухаметов, 1998).

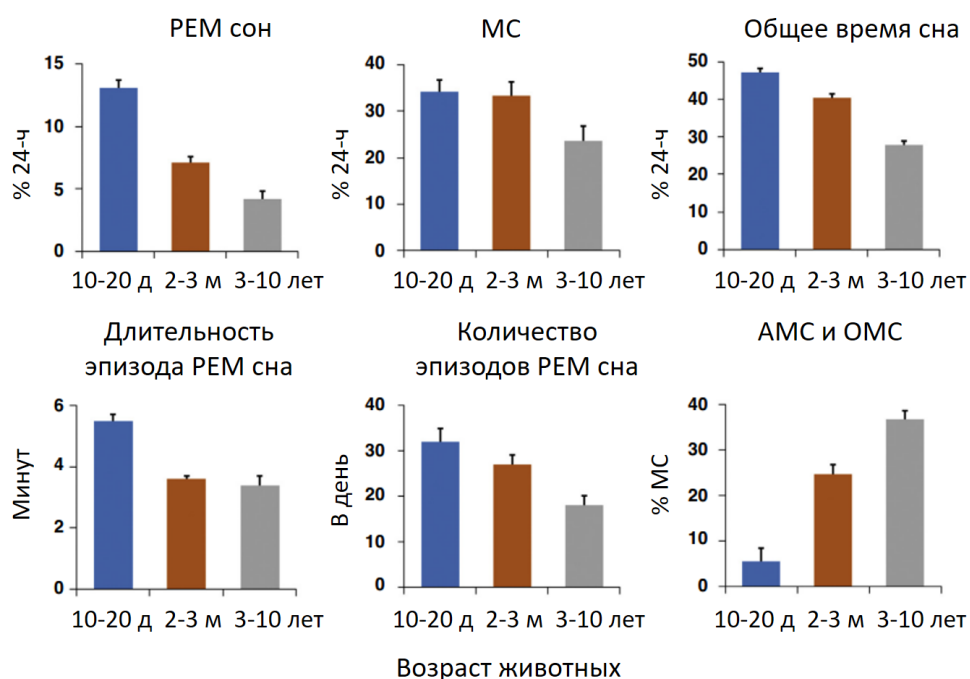


Рисунок 2.3. Параметры сна у северных морских котиков на суше. Животные: щенки в возрасте 10-20 дней (n=4), 2-3 месяца (n=4) и взрослые животные (2-20 лет, n=7). Данные – среднее и ошибка измерения (Ljamin et al., 2017).

Межполушарная ЭЭГ в МС и позы сна в воде. Особенности сна в воде у морских котиков были исследованы на 6-и животных 3-й группы и 3-х щенках 2-й группы. МС у котиков всегда регистрировался на поверхности воды. Они чаще спали на боку, держа 3 лапа над водой и совершая гребковые движения. Голова была над водой большую часть МС (Рисунок 2.4). Практически все ДП были короче 20 сек (Таблица 4). Если морской котик спал в воде на правом боку, то медленные волны в ЭЭГ правого полушария были значительно больше, чем в левом полушарии, но не наоборот. В эпизодах сна на левом боку ситуация была противоположной.

Такое же соотношение между межполушарной асимметрией ЭЭГ в МС и позой сна на боку наблюдалось и у щенков 2 группы (Лямин и др., 1986; Лямин и Мухаметов, 1998).



Рисунок 2.4. Основная поза сна в воде у северного морского котика. На фото щенок (альбинос) в возрасте 3 месяца.

В позе на боку интенсивность гребковых движений была разной. Частые и мощные гребки в СБ приводили к тому, что котик медленно плыл по кругу. В ОМС гребки были реже. У двух морских котиков был проведён подсчёт частоты движений переднего лапа в эпохах с разными стадиями ЭЭГ в двух полушариях. У обоих животных углубление сна сопровождалось снижением гребковой активности от 7-9 до 2-4 за 20 сек, но редкие движения регистрировались даже во время коротких эпизодов ВА БМС. Такой подсчёт не учитывал амплитуду и интенсивность движений лапа (Лямин, 1994; Лямин и Мухаметов, 1998).

Количество МС и РЕМ сна в воде. Шесть котиков 3-ей группы содержали на плаву от 1 до 13 суток, регистрацию вели в течение 1-2 суток с перерывами на несколько суток. В первые сутки записи на плаву количество МС у взрослых котиков сократилось в среднем в 2.5 раза по сравнению с сушей. В последующие сутки количество МС постепенно увеличивалось, но его было меньше, чем на суше. Доля АМС в воде была значительно больше, чем на суше. Щенки 2-й группы спали только на боку, доля МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ была также больше, чем на суше. В воде у морских котиков (у взрослых и щенков 2 группы) были зарегистрированы несколько эпизодов РЕМ сна длительностью до 48 сек. Щенки в воде сильно дрожали. Таким образом, щенки морского котика в возрасте 2-3 месяца могут спать в воде, но не могут долго находиться в воде.

Таким образом, у взрослых северных морских котиков МС на суше характеризовался межполушарной асимметрией ЭЭГ. Эти эпизоды напоминали ОМС и АМС у дельфинов, но фактически отсутствовали у щенков в возрасте 10-20 дней. Асимметрия ЭЭГ в МС у морских

котиков иногда сопровождалась приоткрыванием одного глаза. REM сон на суше характеризовался типичными признаками этой стадии. Дыхание было регулярным в СБ и МС (все ДП < 20 сек). В REM сне регистрировались ДП до 60 сек. Основные изменения структуры сна у щенков морских котиков в первые 2-3 месяца жизни были связаны с уменьшением REM сна, снижением выраженности его феноменов и увеличением доли АМС. У взрослых и 2-3-месячных щенков морского котика полушарие коры мозга, противоположное боку, на котором спал котик, было в состоянии бодрствования или менее глубокого сна, чем ипсилатеральное полушарие. В воде МС было значительно меньше, чем на суше, а REM сон фактически отсутствовал. Во время экспериментов животные были подключены к регистрирующей аппаратуре кабелем, который ограничивал их движение. Регистрация в воде не была непрерывной, поэтому определить причины сокращения сна в воде было сложно (Лямин и Мухаметов, 1998).

2.8.3.2 Особенности сна южноафриканского морского котика

Электрофизиологическое исследование сна на суше было также проведено у взрослой самки южноафриканского котика (Lyamin and Chetyrbok, 1992; Лямин, 1994). Полиграммы сна и бодрствования у южноафриканского и северных морских котиков были похожи (Рисунок 2.5).

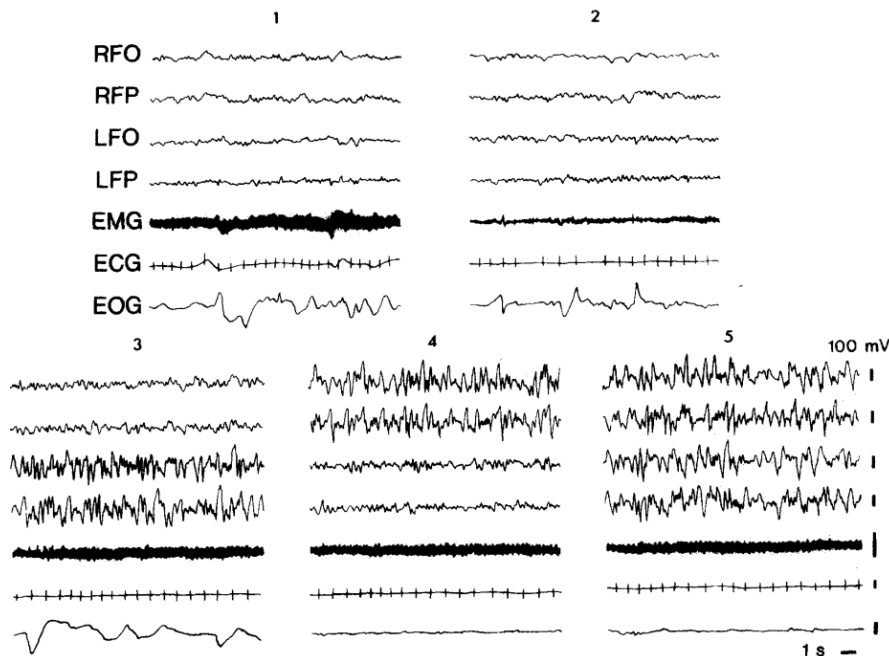


Рисунок 2.5. Полиграммы бодрствования, МС и REM сна у южноафриканского морского котика. RFO, RFP, LFO и LFP – правые и левые фронтально-окципитальные и фронтально-париетальные отведения ЭЭГ. EMG – электромиограмма (ЭМГ) шейной мускулатуры, ECG – электрокардиограмма (ЭКГ) и EOG – электроокулограмма левого глаза (ЭОГ). 1. СБ. 2. REM сон. 3-4. ОМС в левом и правом полушариях. 5. ВА BMC (Lyamin and Chetyrbok, 1992).

МС на суше у южноафриканского морского котика характеризовался выраженной межполушарной асимметрией в ЭЭГ (АМС и ОМС), а РЕМ сон – быстрыми движениями глаз, вздрагиваниями вибрисс, низкоамплитудной ЭЭГ и сниженным мышечным тонусом (Рисунок 2.5). В среднем по 2-м дням на сон приходилось треть времени суток, включая 27.4% на МС и 4.6% времени на РЕМ сон. Всего было зарегистрировано 12 и 8 эпизодов РЕМ сна. Средняя длительность эпизода была 5.0 ± 0.2 мин. На БМС приходилось 59.2% от всего МС, на АМС – почти 27% от МС. ОМС был представлен преимущественно НА ОМС (12.7% МС; Таблица 3). Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС была выражена во фронтальных, окципитальных и париетальных отделах коры полушарий. Как и у северных морских котиков, приоткрытие одного глаза в МС сочеталось с активированным состоянием контралатерального полушария, но количественно оценить корреляцию не удалось. В СБ и МС все ДП у животного были короче 20 сек. В РЕМ сне были задержки дыхания до 60 сек (Таблица 4). Южноафриканские котики в воде отдыхали в такой же позе, как северные морские котики (Рисунок 2.6; Lyamin and Chetyrbok, 1992;).



Рисунок 2.6. Поза сна в воде у южноафриканского морского котика.

Таким образом, параметры сна на суше у исследованной самки южноафриканского морского котика и северных морских котиков были очень похожи. У обоих видов не менее 40% всего МС на суше составляли эпизоды с выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ, которые напоминали ОМС у китообразных. В то же время больше половины МС на суше у обоих видов приходилась на БМС; общее время МС и РЕМ сна, длительность эпизодов РЕМ сна были сопоставимы и при этом находились в пределах обычных вариаций, характерных для наземных млекопитающих. Позы покоя (сна) в воде у южноафриканских котиков были такими же, как у северных морских котиков.

2.8.3.3 СМЛ, сон у щенков сивуча

Сон был исследован также у 2-х щенков северного морского льва, или сивуча (самка и самец, возраст 4 и 5 месяцев; Лямин, 1994; Lyamin, 2004; Lyamin and Siegel, 2019). Поведенческие и полиграфические характеристики АБ, СБ, МС и РЕМ сна у сивучат были такими же, как у морских котиков. В среднем 75% от времени суток сивучи бодрствовали. На МС приходилось $18.3 \pm 2.5\%$ времени (13-23% в разные дни) и на РЕМ сон – $6.5 \pm 0.4\%$ времени суток (5.4-9.5%). Длительность эпизода РЕМ сна достигала 17 мин, в среднем 5.5 ± 0.1 мин (Таблица 3). РЕМ сон у сивучей мог развиваться после продолжительных переходных периодов (до 15 мин), которые состояли из НА МС и СБ (Рисунок 2.7, А-Б). На суше ДП у щенков варьировали в СБ и в МС от 7 до 20 сек, а в РЕМ сне – от 3 до 85 сек (Таблица 4). Более длинные ДП в РЕМ сне совпадали с интенсивными вздрагиваниями и возрастанием аритмии ЧСС. Средние ДП в СБ, МС и РЕМ сне различались не более чем на 2 сек (Лямин, 1994; Lyamin, 2004).

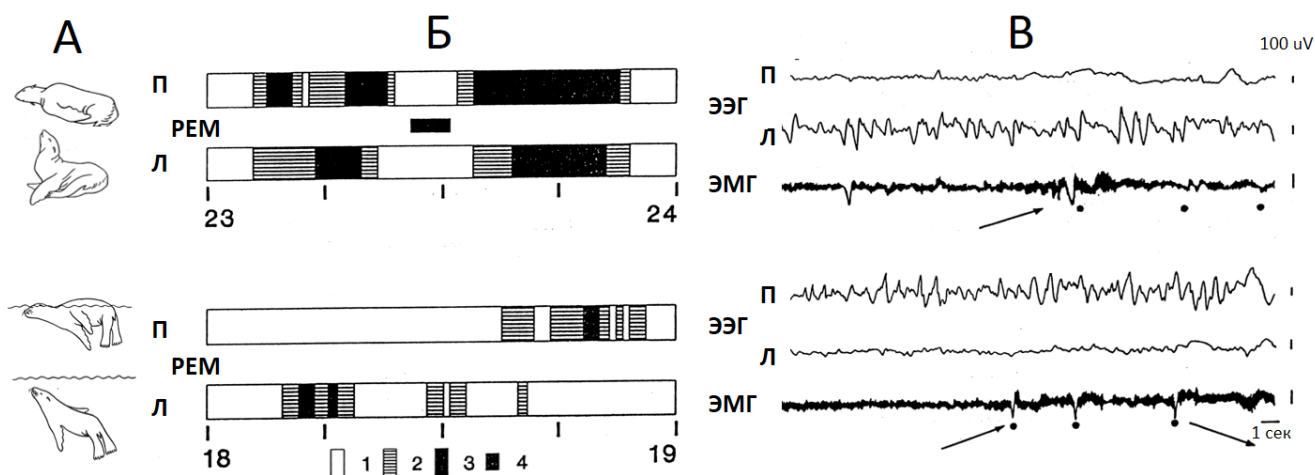


Рисунок 2.7. Сон у щенков сивучей на суше и в воде. А. Позы сна. Б. Диаграммы стадий ЭЭГ в правом (П) и левом (Л) полушариях и РЕМ сна у сивуча N2 на суше (верхняя) и в воде (нижняя). 1 – десинхронизация ЭЭГ; 2 – НА МС; 3 – ВА МС; 4 – РЕМ сон. Шкала времени в часах. В. Полиграммы МС сна в воде у сивуча N2. Два эпизода разных циклов сна. Стрелки – всплытия и погружения сивуча. Кружки – дыхательные акты (Лямин, 1994; Lyamin, 2004).

На суше на БМС у сивучат приходилось $93.4 \pm 1.9\%$ и $75.5 \pm 4.4\%$ от МС (в среднем 84%; Таблица 3). МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ был представлен преимущественно АМС и НА ОМС (в разные дни у сивуча N1 от 3 до 10% от всего МС, у N2 – от 21 до 32%; Рисунок 2.7, Б). Большинство эпизодов были короче 1 минуты (максимум 3 мин). Глаза в МС были закрыты (Лямин, 1994; Lyamin, 2004).

В воде спал только сивуч N2. МС у него был преимущественно ОМС (86% всего МС) и сочетался с движением: медленным плаванием вдоль поверхности и погружениями под воду. Амплитуда и степень синхронизации медленных волн ЭЭГ во время движения снижались

(Рисунок 2.7, В). Эпизоды МС были короче 2 минут. Большинство зарегистрированных в воде ДП были короче 30 (максимум 70) сек, во время погружений – до 110 сек (Таблица 4). Признаков РЕМ сна в воде зарегистрировано не было (Лямин, 1994; Lyamin, 2004; Lyamin and Siegel, 2019).

Таким образом, полиграммы МС и РЕМ сна у щенков северного морского льва на суше принципиально не отличались от полиграмм морских котиков. МС на суше у щенков состоял преимущественно из БМС, эпизоды межполушарной асимметрии были короткими, дыхание – регулярным. Общее время и длительность эпизодов РЕМ сна на суше у сивучат были больше, чем у взрослых котиков, но сопоставимы с параметрами РЕМ сна щенков морских котиков в возрасте 2-3 месяца. В воде сон щенка сивуча состоял преимущественно из АМС и ОМС (> 86% от всего МС) и сочетался с движением.

2.8.3.4 Особенности сна гренландских тюленей

Сон был исследован у 8 гренландских тюленей в возрасте от 10 дней до 5 месяцев. Эксперименты на 4-х щенках в возрасте 10 и 30 дней (бельки и серки, вес 31-34 кг, группы 1 и 2) проводили в районе зверобойного промысла. Животные содержались в вольерах на снегу. Ещё 4 щенка (2 самца и 2 самки, вес 20-29 кг) были исследованы в возрасте 3-5 месяцев на УМС. Результаты исследований опубликованы в нескольких статьях (Лямин и др., 1989, Lyamin et al., 1993; Lyamin 1993).

Сон на снегу и на суше. Щенки 1-2 групп большую часть времени проводили в лунках. МС регистрировался чаще в позе на животе, при этом голова была “втянута” в туловище. У всех тюленей медленные волны в ЭЭГ развивались в двух полушариях синхронно. У щенков 1-2 групп была выделена стадия дремоты – переходная между СБ и МС. РЕМ сон развивался после МС и характеризовался теми же признаками, которые есть у других ластоногих (Рисунок 2.8, А-Г). В начале РЕМ сна тюлени опускали голову на снег. Одновременно с падением тонуса или за некоторое время до него ещё в МС ЧСС урежалась, что было связано с началом задержки дыхания. Параллельно возрастала нерегулярность ЧСС, которая была максимальной во время вздрагиваний (Рисунок 2.8, Д-Е). РЕМ сон регистрировался сериями от 2 до 5 (максимум 9) эпизодов (Лямин и др., 1989; Lyamin et al., 1993).

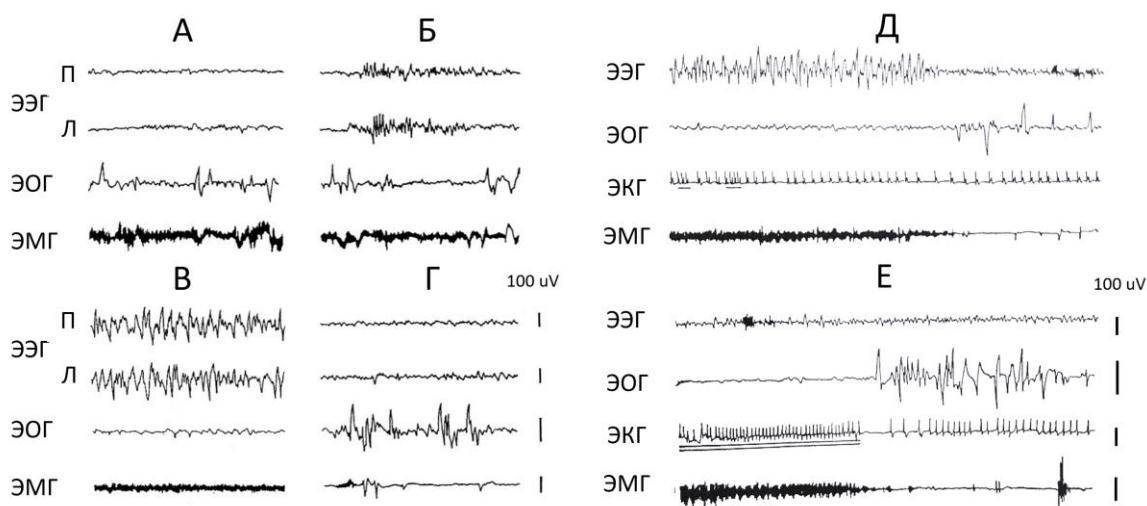


Рисунок 2.8. Полиграммы бодрствования и сна у щенков (бельков) гренландского тюленя. ЭЭГ – электроэнцефалограмма правого (П) и левого (Л) полушарий, А-Г. СБ, дремота, МС и РЕМ сон. Длительность эпизодов 20 сек. Д и Е. Переход к РЕМ сну к ВА и НА МС. Короткой чертой под ЭКГ обозначены дыхательные акты, двойной чертой – период регулярного дыхания. Длительность эпизодов 1 мин (Lyamin et al., 1993).

Если распределить эпизоды дремоты поровну между СБ и МС, то итоговые значения для МС у бельков и серок, которые содержались на снегу, составляли в среднем 40% и 28% времени суток, РЕМ сна – 8.0% и 7.4%, а общее время сна – 48% и 35% времени, соответственно. Длительность эпизода РЕМ сна была 1.7 ± 0.1 мин и 2.1 ± 0.2 мин, а число эпизодов в серии – 2.5 ± 0.3 и 2.1 ± 0.1 , соответственно (Таблица 3). Таким образом, половину времени суток бельки проводили в состоянии сна. Изменения структуры сна в первом месяце жизни гренландских тюленей характеризовались уменьшением времени дремоты, ВА МС и, как следствие, общего времени сна. Параметры РЕМ сна не изменялись (Lyamin et al., 1993). У молодых тюленей (возраст 3-5 месяцев) общее время МС и особенно РЕМ сна было значительно меньше, чем у щенков 1-2 группы. Это могло быть связано как с возрастными факторами, так и с разными экспериментальными условиями (Lyamin et al., 1993; Lyamin 1993).

Рисунок дыхания у гренландских тюленей был регулярным в СБ (все ДП < 20 сек), прерывистым в МС (задержки дыхания до 180 сек и периоды регулярного дыхания до 190 сек) и нерегулярным в РЕМ сне. Задержки дыхания в МС на снегу у щенков 1 группы были почти вдвое короче (в среднем 41.3 ± 5.3 сек, максимум 100 сек), чем у щенков 2 группы (78.2 ± 9.8 сек и максимум 179 сек). 60% всех эпизодов РЕМ сна у щенков 2 и 3 группы укладывались в одну задержку дыхания (Рисунок 2.8, Д и Е, Таблица 4). У щенков 1 группы таких эпизодов было всего 12%. У щенков 1-2 группы мгновенная ЧСС увеличивалась во время периодов регулярного дыхания (до 150 уд / мин в СБ после РЕМ сна) и уменьшалась при развитии задержек дыхания (до 30 / мин в МС; Lyamin et al., 1993).

Сон в воде. В воде МС у гренландских тюленей регистрировался на поверхности и под водой, а РЕМ – под водой, лежа на дне. Во сне животные были неподвижны, но пробуждались при движениях. Дыхание в МС могло быть регулярным или прерывистым. Во время задержек дыхания тюлени оставались у поверхности воды или медленно погружались под воду и опускались на дно бассейна на время до 150 сек. У самого старшего тюленя, который содержался в воде всего одни сутки, количество МС и РЕМ сна в этот день было таким же, как на суше. Дыхание у него было преимущественно нерегулярным, двигательная активность в МС отсутствовала. Все эпизоды РЕМ сна были зарегистрированы на дне бассейна. Средняя длительность эпизодов в воде (71 ± 9 сек, $n=16$) и на суше (60 ± 6 сек, $n=26$) не отличалась. У 3-х других тюленей общее время МС в первые дни в воде сократилось в несколько раз, РЕМ сон отсутствовал. У двух тюленей, которые содержались в воде 8 и 13 дней, количество МС в последующие дни было почти таким же, как на суше. У одного из них продолжительность РЕМ сна на 8-й день была все еще значительно ниже (в 2.5 раза), чем на суше. У второго на 13-й день в воде общее время РЕМ сна было всего на 1/3 меньше, чем на суше (2.3% и 3.2% времени суток). Средняя длительность эпизода РЕМ сна в воде у этих тюленей в последних сутках записи была 80.3 ± 8.0 сек ($n=11$) и 77.4 ± 7.1 сек ($n=23$), т.е. такая же, как на суше (Lyamin, 1993).

Таким образом, у гренландских тюленей, как и у каспийских тюленей (Мухаметов и др., 1984), МС был только билатерально симметричным (БМС). Как на суше (на снегу), так и в воде дыхание во время сна было прерывистым. Длительность ДП увеличивалась с возрастом. В воде гренландские тюлени спали на поверхности и под водой во время задержек дыхания. При этом они были неподвижны, но пробуждались для всплытия и дыхания. Эпизоды РЕМ сна в воде происходили в пределах одной ДП.

2.9 Заключение

В начале 1970-х годов был открыт ОМС – одна из наиболее необычных форм сна млекопитающих. К концу 1980-х годов особенности сна были исследованы в общей сложности у 4-х видов зубатых китов, 3-х видов ушастых тюленей и 4-х видов настоящих тюленей. Имеющаяся информация была неполной, что объясняется объективными трудностями проведения исследований на морских млекопитающих. Данные были получены на животных разного возраста и в разных экспериментальных условиях. Все ЭЭГ-исследования были выполнены в лабораторных условиях. Сон у многих видов водных и полуводных млекопитающих с необычным образом жизни и систематическим положением не был исследован.

ОМС был зарегистрирован у всех исследованных китообразных и ушастых тюленей, а БМС – у 3 из 4 настоящих тюленей. Это вовсе не означало, что ОМС является особенностью всех китообразных и ушастых тюленей, а БМС — только настоящих тюленей. Например, эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС были зарегистрированы у некоторых видов птиц. Эпизоды асимметричного состояния глаз регистрировались параллельно с эпизодами ОМС / АМС у китообразных и морских котиков, но корреляция между ними не была очевидной. Соотношение между ОМС и двигательной активностью также было установлено только для морских котиков, но не для китообразных. Функция ОМС не была понятна, а механизмы ОМС были исследованы недостаточно. Другая проблема – ситуация с REM сном у китообразных. Поведенческие данные, полученные при исследовании нескольких видов китообразных в аквариумах и парках, были важным дополнением, но таких наблюдений было очень мало.

Было очевидно, что переход с суши в воду сопровождается у настоящих и ушастых тюленей изменениями в структуре сна, но продолжительность регистрации была слишком короткой и прерывистой, чтобы однозначно охарактеризовать такие изменения и установить факторы, которые их определяют. Имеющиеся данные были предварительными. Морские млекопитающие в природе совершают продолжительные миграции. Неизвестно, как изменяется сон у ластоногих в воде по сравнению с сушей во время длительного пребывания в акватории, когда животные большую часть времени активны. Оставался открытым вопрос, в какой степени изменения структуры сна и потенциальный дефицит сна могут влиять на когнитивные функции этих животных.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1 Общая информация о выполненных исследованиях

Научный план всех экспериментов и исследований был согласован и одобрен Комиссиями по биоэтике ИЭМЭЖ и ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова в соответствии с действовавшими правилами. С 2002 по 2016 гг. план исследований также проходил экспертизу и был одобрен Комиссией по проведению исследований на животных (Animal research committee) Калифорнийского университета в г. Лос-Анджелес (UCLA, США) и / или Научной корпорацией Сепалведа при Администрации по делам Ветеранов США (VA GLAHS Sepulveda Research Corporation, USA), а также Национальной службой по морскому рыболовству США (National Marine Fishery Service, USA).

Выбор видов определялся целью и задачами исследований с учётом доступности вида, соображений этического характера, возможностью создания необходимых условий для содержания и проведения экспериментов на животных каждого вида, а также стоимостью исследований. В следующих разделах дана подробная информация по исследованным животным каждого вида и условиям экспериментов.

Исследования проводились по двум направлениям. Сравнительно-физиологическое, или эколого-физиологическое направление состояло в изучении сна у неисследованных (или недостаточно хорошо исследованных) видов водных и полуводных млекопитающих, в первую очередь, у китообразных и ластоногих, а также у некоторых других видов, которые много времени проводят в воде. Вторым направлением было изучение механизмов сна морских млекопитающих.

Применялись два основных метода исследований. Поведенческий метод состоял в проведении наблюдений, в основном круглосуточной видеорегистрации, а также исследований некоторых связанных со сном аспектов поведения при содержании животных в морских парках, океанариумах и в лабораторных бассейнах (например, депривация сна или изучение когнитивных функций). Это неинвазивный метод. Исследования проводятся в максимально комфортных для животных условиях или в природе. В случае морских млекопитающих визуальные наблюдения могут быть единственным способом получения информации об особенностях сна животных. Ограничение метода состоит в том, что поведение не всегда даёт представление о физиологическом состоянии животных.

Электрофизиологический метод (полисомнография) – надёжный и часто единственный способ охарактеризовать параметры сна у животных. Он предполагает вживление животным

(или установку на кожу) электродов-сенсоров для регистрации электрофизиологических параметров, таких как ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ и ЭКГ. Электроды вживлялись во время хирургических операций, которые проводились с применением общей анестезии и анальгезии. Регистрация параметров проводилась с помощью регистраторов, которые подключались к электродам с помощью кабеля с проводами. Для этого животных помещали в бассейны и вольеры. Применялись также нейрохимические методы исследований. Некоторые эксперименты (микродиализ нейромедиаторов) можно было выполнить только в клетках. Другой способ регистрации (после 2005 г.) состоял в использовании портативных регистраторов (даталоггеров), которые устанавливались на животных. Этот метод позволил проводить исследования в просторных бассейнах. Одно из них было проведено в естественных условиях (на северных морских слонах). Электрофизиологические исследования могут быть выполнены не на всех видах животных или особях вида (например, на детёнышах).

В диссертационной работе представлены результаты исследований на китообразных (проводились с 1993 по 2008 гг.), на амазонском ламантине (в 1990 г.) и на полуводных млекопитающих (с 1989 по 2022 гг.). Значительная часть экспериментов была выполнена на Утришской морской станции (УМС) ИПЭЭ РАН (Краснодарский край), включая эксперименты на северных морских котиках, морже, каланах, байкальских тюленях, а также дельфинах афалинах, белухе и азовках. Исследования на сером ките, косатках, дельфинах Коммерсона проводили в океанариуме SeaWorld (Сан-Диего, США), на северных морских слонах – в Калифорнии (Санта-Круз, США), на южных морских львах – в национальном парке Паракас (Перу), на амазонском ламантине – на биостанции в г. Икитос (Перу). Наблюдения и видеорегистрацию поведения афалин, белух и морских котиков также проводили в дельфинариях Москвы, Геленджика, Ростова-на-Дону и Тель-Авива (Израиль), а поведения гиппопотамов – в зоопарке г. Тампа (США). Видеозаписи поведения тюленей монахов были сделаны в Средиземном море.

3.2 Объекты исследований

Основные исследования, результаты которых включены в диссертационную работу, были выполнены на представителях 15 видов водных и полуводных млекопитающих, включая 6 видов китообразных, 6 видов ластоногих, а также 3 видах других водных и полуводных млекопитающих (Таблица 1).

3.2.1 Китообразные

Из 6 исследованных видов китообразных 5 видов относятся к группе (подотряду) зубатых китов (Odontoceti) и 1 вид – к усатым китам (Mysticetii). Среди зубатых китов впервые

электрофизиологическим методом был исследован сон у белухи (*Delphinapterus leucas*, сем. Нарваловые, или *Monodontidae*) – одного из 2 видов зубатых китов, которые могут жить подо льдом. С применением портативных даталоггеров были исследованы аспекты сна у свободно передвигающихся черноморских афалин (*Tursiops truncatus*, сем. Дельфиновые, или *Delphinidae*). Поведенческие признаки сна были исследованы у самого крупного вида зубатых китов – у косатки (*Orcinus orca*, сем. Дельфиновые), а также у 2 самых мелких представителей этого отряда – у азовки (*Phocoena phocoena*, сем. Морские свиньи, или *Phocoenidae*) и дельфина Коммерсона (*Cephalorhynchus commersonii*, сем. Дельфиновые). Онтогенетические аспекты сна были детально исследованы у афалины и косатки. Впервые дано описание поведенческих признаков сна у представителя усатых китов – детёныша серого кита (*Eschrichtius robustus*, сем. Серые киты, или *Eschrichtiidae*). Подробная информация о перечисленных видах есть в статьях Balanace (2018), Fordyce (2018), Chivers (2018).

3.2.2 Ластоногие

Исследования были выполнены на животных 6 видов, которые представляли все 3 семейства группы ластоногих: ушастые тюлени (*Otariidae*), настоящие тюлени (*Phocidae*) и моржовые (*Odobenidae*). Полисомнографические исследования проводились на 2-х видах ушастых тюленей, включая северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) и южного морского льва (*Otaria byronia*); на 1-м виде настоящих тюленей, северном морском слоне (*Mirounga angustirostris*); и на морже (*Odobenus rosmarus*). У 2-х видов сон был исследован впервые (южный или южноамериканский морской лев и морж). Поведенческие исследования проводились на 4 видах: впервые на байкальском тюлене (*Pusa sibirica*), средиземноморском тюлене монахе (*Monachus monachus*), морже, а также на северных морских котиках. Информация о перечисленных видах есть в статьях (Chilvers, 2018; Phocids, Hammill, 2018; Lydersen, 2018).

Северные морские котики совершают ежегодные продолжительные миграции, во время которых они не выходят на сушу 6-10 месяцев. Морские котики меньше по размерам, чем морские львы, которые в значительно большей степени связаны с береговой линией (Мараков, 1974; Gelatt and Gentry, 2018; Chilvers, 2018). Среди исследованных настоящих тюленей один вид обитает в замерзающих водоёмах (байкальский тюлень), а два других (северный морской слон и тюлень монах) обитают в умеренно-континентальной и тропической зонах (Hammill, 2018). Северные морские слоны, как и северные морские котики, совершают ежегодные миграции, проплывая за 7 месяцев до 10000 км. Морж, как и большинство настоящих тюленей, обитает в арктической зоне. Это единственный вид семейства моржей. Среди исследованных ластоногих

есть представители самых крупных (северный морской слон, морж) и самых мелких тюленей (байкальский тюлень; Chilvers, 2018; Hammill, 2018; Lydersen, 2018).

3.2.3 Другие водные и полуводные млекопитающие

Исследования сна были выполнены еще у 3 видов. Поведенческие признаки сна были исследованы у амазонского ламантина, калана и гиппопотама. У амазонского ламантина сон был также исследован электрофизиологическим методом.

Амазонский ламантин (*Trichechus inunguis*) — пресноводное растительноядное млекопитающее семейства ламантиновых (*Trichechidae*), отряд сирены (*Sirenia*), обитающее в р. Амазонка. Ламантины могут превышать 2.5 м при весе до 500 кг. Животные большую часть времени проводят под водой (Berta et al., 2015; Bonde, 2018). Калан (*Enhydra lutris*)— хищное морское млекопитающее семейства куньих (*Mustelidae*). Каланы обитают в северной части Тихого океана. Самцы могут весить до 40 кг, самки – до 30 кг. Каланы большую часть времени проводят в прибрежной зоне, на сушу выходят редко. Детеныши чаще рождаются в воде. Каланы кормятся морскими беспозвоночными, моллюсками и рыбой (Tinker et al., 2018). Гиппопотам (*Hippopotamus amphibius*) – это один из двух видов представителей семейства *Hippopotamidae* и одно из самых крупных современных млекопитающих. Значительную часть времени они проводят в воде (Eltringham, 1999).

3.3 Методы исследований поведения и сна китообразных

3.3.1 Проведение хирургических операций по вживлению электродов для полисомнографических исследований на белухе, афалине и амазонском ламантине

Главные этапы проведения хирургических операций по вживлению электродов для регистрации ЭЭГ коры головного мозга дельфинам были разработаны Л.М. Мухаметовым и А.Я. Супиным и подробно описаны в публикациях (Мухаметов и Супин, 1975; Супин и др., 1978). В наших исследованиях такая же операция была успешно проведена на одной белухе, а также на 4 дельфинах афалинах.

Всем животным за 30-40 мин до операции давали с рыбой диазепам в дозе 1.5-2.0 мг на кг, что приводит к развитию у дельфинов ВА МС. При этом у дельфинов сохранялось автономное дыхание (Супин и др., 1978; Мухаметов и др., 1997; Мухаметов и Полякова, 1981). ЭЭГ электроды изготавливали из нержавеющей проволоки диаметром 1-2 мм. Каждый электрод клеивали эпоксидной смолой внутрь трубки из нержавеющей стали диаметром 4 мм с наружной резьбой. Электрод припаивали к кабелю, который подключали к усилителю биопотенциалов. Перед введением электрода кожу и мышцы в месте введения электрода обезболивали раствором новокаина или лидокаина. Через 10 минут кожу и подкожный жировой слой протыкали

заострённой трубкой до поверхности черепа (Рисунок 3.1). Сквозь трубку в кости просверливали отверстие, в которое вкручивали стерильный электрод. Для этого использовали другую трубку. Каждому животному вживляли 2-3 пары ЭЭГ электродов симметрично в окципитальные, париетально-височные и фронтальные области двух полушарий, а также один индифферентный электрод в утолщение лобной кости. Электроды вживляли внутрикостно или эпидурально. ЭКГ часто регистрировалась с одного из ЭЭГ электродов относительно индифферентного электрода. Несколько дней после операции белухе делали инъекции антибиотика. Другие детали описаны в публикациях (Lyamin et al., 2002a; 2004).

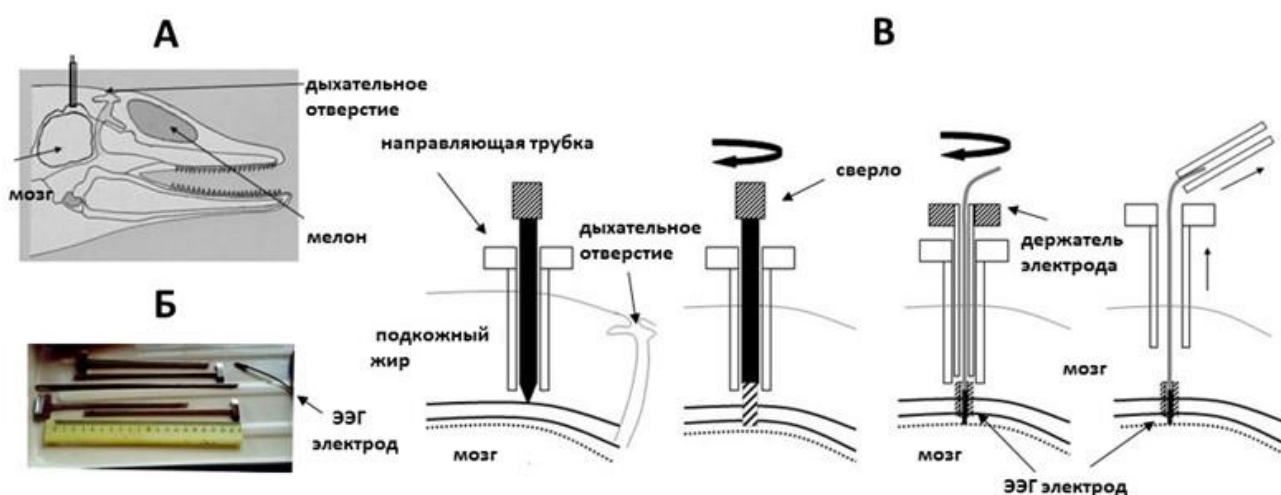


Рисунок 3.1. Методика вживления электродов для регистрации ЭЭГ у дельфинов. А. Общая схема. Б. Инструменты. В. Последовательность вживления электрода.

Вживление ЭЭГ электродов ламантину проводили таким же способом, как дельфинам и белухе. Животному были вживлены по два ЭЭГ электрода эпидурально над симметричными фронтальными и окципитальными отделами коры двух полушарий и таким же способом ещё два электрода в кость левого надглазничного выступа для регистрации ЭОГ. Электромиограмму (ЭМГ) регистрировали игольчатыми электродами из нихромовой проволоки. Индифферентный электрод располагался в утолщении лобных костей. Другие детали операции описаны в публикациях (Мухаметов и др., 1994).

3.3.2 Электрофизиологические исследования сна белухи и дельфинов афалин

Электрофизиологическая часть работы была выполнена на четырех взрослых афалинах и одной белухе на УМС. До начала экспериментов все животные прошли период адаптации к бассейнам. Все самостоятельно ели рыбу. Методика исследований описана в данном разделе, а также в статьях (Lyamin et al., 2002a; 2004). Задачи исследований сформулированы в Главах результатов исследований.

Общая схема проведения экспериментов. Эксперименты на белухе 1 и дельфине 1 проводили в бассейне размером 4х4 м с морской водой (серия 1), а на 3-х других дельфинах (2-4) – в бассейнах 4х9 м (серия 2). Бассейны находились на открытом воздухе. Уровень воды был 1.2 м. Животные содержались по одному. Их поведение круглосуточно регистрировали на видео. За 1-2 недели до операции на белуху и дельфинов надевали шлейку, на которой после операции закрепляли кабель с проводами или портативный регистратор. Регистрацию ЭЭГ, видеозапись поведения и состояния глаз начинали сразу после операции и продолжали 4 дня.

Для того чтобы регистрировать состояние глаз, в серии 1 подвижность белухи и дельфина ограничивали. Для этого к шлейке привязывали концы тросов, которые другой стороной фиксировались к углам бассейна. Животные могли плавать на небольшом участке в центре бассейна (Рисунок 3.2). Состояние глаз регистрировали несколькими видеокамерами. Параллельно регистрировали ЭЭГ двух полушарий коры мозга. Данные второго и третьего дней были использованы для количественной характеристики их сна, а также корреляции между состоянием глаз и стадиями сна. Во 2 серии дельфины свободно плавали по бассейну. Регистрация ЭЭГ проводилась закреплённым на шлейке даталоггером. Продолжительность экспериментов на разных животных была 4-12 дней.

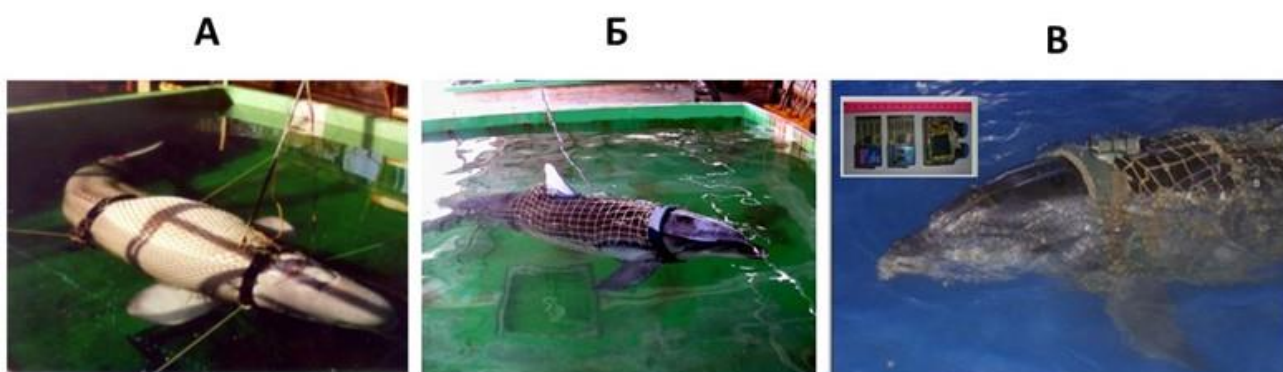


Рисунок 3.2. Регистрация ЭЭГ у белухи и дельфина афалины. А,Б. Полисомнография у белухи и афалины при ограниченной подвижности животных стационарными усилителями. В. Полисомнография у свободно передвигающейся афалины даталоггером (на шлейке). На вставке разные модели даталоггеров. Фотографии Лямина О.И.

Регистрация ЭЭГ, поведения и состояния глаз. В 1-й серии экспериментов ЭЭГ электроды через гибкий кабель были подключены к 8- или 16-канальному усилителю (Медикор, Венгрия). ЭЭГ регистрировали биполярно от двух пар симметричных электродов, которые располагались во фронтальном, париетальном и окципитальном отделах коры двух полушарий. Полоса пропускания усилителя была 0.3-30.0 Гц. Усиленный в 1000 раз сигнал оцифровывали с частотой 100 Гц (белуха) или 200 Гц (дельфин) и сохраняли с помощью аналого-цифрового преобразователя CED 1401+ и программного обеспечения Spike 2 (CED, Великобритания) на

жёсткий диск компьютера. Во 2-й серии ЭЭГ регистрировали даталоггером Neurologger1 (Evolocus LLC, США). Время непрерывной работы регистратора было 4.5 дня, поэтому 1 раз в 4 дня регистраторы меняли. На это уходило 15-20 мин. Данные конвертировали в формат Spike 2. Поведение животных и состояние глаз регистрировали с помощью видеосистемы, которая включала видеомэгнитофон (Panasonic AG6730E, Япония), мультиплексор (WJ-FS20), а также несколько видеокамер с поворотным устройством от разных производителей (0.1-0.3 люкс, разрешение >460 линий, зум x 20).

Температура, освещение и другие особенности проведения экспериментов. Воду в бассейне меняли утром и вечером (в 8-9 и 19-20 часов). После этого животных кормили рыбой. В ночное время бассейн освещали (электр. лампа 100 вт. в 3 м над уровнем воды). В серии 1 эксперименты проводили на дельфине в августе-сентябре, на белухе – в сентябре-октябре. Температура воздуха и воды варьировали от 15° до 25°С и от 16° до 20°С, соответственно. Эксперименты серии 2 проводили в октябре-декабре. Температура воздуха и воды варьировали от 5° до 15°С и от 13° до 16°С, соответственно (в течение суток в пределах 10°С и 5°С).

Обработка результатов. При просмотре видеозаписей поведения дельфинов и белухи выделяли преобладающий тип активности или покоя в каждой 30-сек эпохе (применяя 50% критерий). Полиграммы классифицировали (стадировали) в 30-секундных эпохах анализа, как и в ранних исследованиях (Мухаметов и Супин, 1975; Mukhametov et al., 1977; Мухаметов и Полякова, 1981; Mukhametov, 1984; Мухаметов и др., 1997). Стадию ЭЭГ в каждом полушарии классифицировали как: 1) десинхронизация ЭЭГ, 2) низкоамплитудная (НА, или низковольтная) медленноволновая синхронизация ЭЭГ или 3) высокоамплитудная (ВА, или высоковольтная) синхронизация ЭЭГ. В стадии 2 НА медленноволновая синхронизация ЭЭГ должна была превышать амплитуду ЭЭГ в стадии 1 как минимум в 2 раза не менее 50% времени, а в стадии 3 ВА медленноволновая синхронизация ЭЭГ максимальной амплитуды должна была занимать также не менее 50% времени. МС классифицировали как НА однополушарный МС (НА ОМС, стадия 1 в одном и стадия 2 в другом полушариях), ВА ОМС (стадия 1 и стадия 3), асимметричный МС (АМС, стадия 2 и стадия 3), НА билатерально-симметричный МС (БМС, стадия 2 в обоих полушариях) и ВА БМС (стадия 3 в обоих полушариях).

В серии 1 мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2-4.0 Гц рассчитывали в 5-сек эпохах для симметричных отведений правого и левого полушарий (медленноволновая активность или МВА) с помощью программы Spike 2 и усредняли для 30-сек эпох без двигательных артефактов.

Расчёт продолжительности стадий сна и бодрствования у белухи и дельфина был сделан для двух дней. У белухи данные были обработаны визуально (было описано выше). У афалины

стадирование ЭЭГ было сделано “полуавтоматическим методом”. Для этого во всех эпохах без артефактов были рассчитаны нормированные значения МВА (относительно средних значений в СБ, всего 30 равномерно распределённых по 2 дням эпох СБ). После этого для нескольких периодов ВА ОМС в правом и левом полушариях результаты визуального стадирования были сопоставлены со значениями МВА (83-574 эпох со стадиями 1, 2 и 3). Анализ показал, что 1) критерий “МВА ≤ 2.5 ” позволяет выделить 91% эпох, в которых ЭЭГ была визуально классифицирована как стадия 1; а 2) критерий “МВА > 2.5 ” – 97% эпох, в которых стадия ЭЭГ была 2 или 3; 3) критерии “МВА ≤ 15 ” и “МВА > 15 ” – 75% эпох со стадией ЭЭГ 2 и 3. На следующем этапе все эпохи, зарегистрированные у дельфина за 2 дня, были классифицированы по параметру МВА.

Данные о состоянии глаз обрабатывали двумя способами (серия 1). В первом случае при просмотре видеозаписей в 5-сек эпохах: глаз “открыт”, если он был открыт не менее 3 сек времени эпохи, и “закрыт”, если он был закрыт не менее 3 сек. После этого данные экстраполировали на 30-сек эпоху. Считали, что глаз “открыт”, если он был открыт в 4-х или более 5-сек эпохах, и закрыт, если он был “закрыт” в 4-х или более последовательных шести 5-сек эпохах. В других случаях состояние глаза считали промежуточным (“прикрыт”). Во втором случае изображение левого или правого глаза выводили на экран монитора по очереди каждые 5-сек. Состояние глаз кодировали в реальном времени по описанным критериям. Соответственно, для каждой 30-сек эпохи считали, что глаз “закрыт”, если он был закрыт в двух из трех 5-сек эпохах, и “открыт”, если он был открыт в 2-х из 3-х 5-сек эпохах. Результаты обработки двумя способами практически совпадали (расхождение несколько процентов). Данные о состоянии глаз соотносили с рисунком ЭЭГ в двух полушариях.

В серии 2 основное внимание уделяли выделению элементов поведения, которые у наземных животных регистрируются в эпизодах РЕМ сна (вздрагивания головы, туловища и глаз). Время событий на видеозаписях сопоставляли со стадией сна - бодрствования в каждой эпохе. Стадии ЭЭГ выделяли как в серии 1. Другие детали описаны в результатах.

3.3.3 Исследования поведения дельфинов афалин

Поведенческие исследования и наблюдения были проведены на 15 взрослых афалинах и 4-х детёнышах в четырех дельфинариях и на УМС. В эти дни доступ к дельфинам был ограничен. Методика исследований подробно описана в публикациях (Мухаметов и Лямин, 1997; Лямин и др., 1999; Lyamin et al., 2007a).

Исследования на животных 1 группы (4 взрослых афалины, дельфины 1-4, одна самка и 3 самца) проводили в дельфинарии в г. Тель-Авив (Израиль). Дельфинов на период наблюдений

пересаживали по одному в вольер размером 6х4 м, который был расположен в бассейне размером 23х12 м и глубиной 4.5 м. Бассейн находился под открытым небом. В ночное время (с 18 до 6 часов) бассейн освещали. Температура воды в разные дни варьировала от 12 до 17°C, температура воздуха – от 10 до 20°C. Животных кормили утром и вечером (в 8 и 17 часов). Наблюдения проводили круглосуточно 3 или 4 дня через подводное стекло. Поведение дельфинов регистрировали в реальном времени с помощью программы, которая позволяла кодировать нажатием разных клавиш различные формы поведения (активное и круговое плавание, зависание у поверхности воды), состояние глаз (открыт, закрыт, прикрыт), а также дискретные элементы поведения (дыхательные акты, дефекации, прыжки, удары хвостом по воде, рвоту, зевоту, звуковую активность, раскрытия рта, выделение пузырьков воздуха, манипуляции с предметами, ориентировочные реакции, неподвижность, одиночные и серийные вздрагивания, движения глаз, эрекции, посторонние шумы и другие события).

Исследования на афалинах 2 группы (4 взрослых афалины, одна самка и 3 самца, дельфины 5-8) проводили в Московском филиале «Утришского дельфинария». Все дельфины содержались вместе с белухой (номер 2) в бассейне размером 30х15 м и глубинами от 2 до 6 м. Температура воды была 16-20°C. Днём бассейн освещался естественным светом. В ночное время включали неяркое освещение (примерно 100-200 Люкс на уровне воды). Животные были адаптированы к этим условиям. Видеозапись проводили раз в неделю круглосуточно (всего 4 дня; видеосистема была описана выше). При просмотре видеозаписей поведение дельфинов классифицировали по типу плавания (формам поведения) в 1-мин эпохах анализа, применяя 50%-й критерий (описание в Главе 3.3.2).

Третья группа включала 4-х самок афалин и их детёнышей, 2-х взрослых небеременных самок и одного самца (всего 11, дельфины 9-19). Пара У содержалась на УМС в круглом бассейне диаметром 13 м и глубиной 4.5 м. В первые 2 месяца после родов мать с детёнышем были одни. Воду в бассейне меняли через день. Дельфинов кормили 3-4 раза в день между 8 и 20 часами, в остальное время не беспокоили.

Пары дельфинов содержались в филиалах «Утришского дельфинария» в г. Геленджик (пары Г1 и Г2) и в г. Ростов-на-Дону (пара Р) в прямоугольных бассейнах примерно таких же размеров, как в Московском дельфинарии. Режим освещения и температура воды в бассейнах были такими же, как в серии 2. В обоих дельфинариях животных тренировали и кормили 3-4 раза в день. Днём в дельфинариях были посетители и проводились представления. В ночное время (с 20 до 7 часов) животных не беспокоили.

У дельфинов 3 группы видеозапись и наблюдения за поведением матерей и детёнышей проводили в дневное и ночное время, начиная с нескольких часов после рождения до 13-и месячного возраста детёнышей. Общее время наблюдений составило для пары Р – 27 часов (3 ночи), возраст детеныша 1 и 2 месяца; для пары Г1 – 108 часов (12 ночей), возраст детеныша от 3 дней до 1 года и 7 недель; для пары Г2 – 81 час (9 ночей), возраст от 2 дней до 13 недель; для пары У – 92 часа (днем и ночью), возраст детеныша от 1 до 51 дня. Система видеорегистрации была как в серии 2.

Параллельно видеорегистрации поведения пар матерей и детенышей была сделана видеозапись поведения самки Г2 за 2 месяца до родов, а также двух взрослых самок (Г3 и Г4) и одного самца (Г5) в течение двух ночей. Типы плавания выделяли при просмотре видеозаписей в реальном времени, учитывали изменения в поведении длительностью не менее 10 секунд. Всплытия и дыхательные акты матерей и детёнышей считали синхронными, если интервал между вдохами был не более 5 сек. Дыхание характеризовали по дыхательным актам, которые в первые 20 минут в начале каждого часа с 1 до 5 часов (всего 2 ночи, 10 интервалов у каждого животного).

Наблюдения за состоянием глаз проводили у пар У и Г2 с первой недели после родов до 3-месячного возраста детёнышей. Состояние глаз у дельфинов документировали 2 подготовленных наблюдателя во время всплытий животных к поверхности воды для дыхания (74% всех случаев) или при проплывах недалеко от наблюдателей (26%). За все время состояние глаз было зарегистрировано для пары У: у детёныша – 870 раз (в среднем 35 раз/ч) и у матери – 600 раз (44 раза/ч). У пары Г2 состояние глаз было зарегистрировано: у детёныша – 1140 раз (72 раза/ч) и у матери – 1570 раз (50 раз/ч). Состояние глаз у матери и детёныша считали зарегистрированным одновременно, если это было сделано с интервалом <15 сек (в среднем 11 сек у пары У и 7 сек у пары Г2). Общее время наблюдений за состоянием глаз было: 53 часа у пары У и 48 часов у пары Г2. Учитывая присутствие посетителей в дельфинариях в дневное время, обрабатывали только данные для ночного времени с 22 до 7 часов. Дополнительная информация содержится в статье Lyamin et al. (2007a).

3.3.4 Исследования поведения белух

Были проведены 2 серии исследований, которые включали круглосуточные наблюдения и видеорегистрацию поведения 3-х взрослых белух (номер 2-4, все самцы, вес > 600 кг, белухи 2-4). Исследования проводили в Московском филиале ООО “Утришский дельфинарий” в дни, когда не было представлений. Методика видеорегистрации была такой же, как при полисомнографических исследованиях. Условия содержания, состав и температура воды в

бассейнах были такими же, как при исследованиях поведения дельфинов 2 группы. Методика исследований изложена в данном разделе, а также статье Lyamin et al. (2002b).

Круглосуточные наблюдения и видеорегистрацию поведения проводили на 3 белухах (серия 1). Белуха 2 содержалась с 4 афалинами (дельфины 5-8). Белухи 3 и 4 содержались в вольере, который занимал примерно 1/4 другого бассейна размером 28x12 м и глубиной 2 м. При просмотре видеозаписей поведение белух классифицировали по типам плавания в 1-мин эпохах, применяя 50%-критерий. У 3 и 4-й белухи было проведено 3 дня круглосуточной видеозаписи и у белухи 2 – 4 дня.

Ночное поведение исследовали у белухи 2 в течение 8 ночей (с 20 до 10 часов; серия 2). В 19 часов белуху переводили в отсек размером 8x5м и глубиной 2 м. Белуха была хорошо адаптирована к этим условиям. Поведение классифицировали в 20-сек эпохах, а дискретные события (вздрагивания, дыхательные акты, движения глаз, состояние глаз) – документировали в реальном времени. Анализ элементов поведения, которые могли иметь отношение к РЕМ сну, был проведён в последние 3 ночи.

3.3.5 Исследования поведения косаток

Видеорегистрацию поведения 4-х взрослых косаток и 2-х детёнышей проводили в океанариуме SeaWorld (г. Сан-Диего, США). Две косатки были отловлены в Тихом океане, две родились в океанариуме. Оба детёныша также родились в океанариуме. Методика исследований описана в данном разделе, а также в статье Lyamin et al. (2005a) и в сборнике конференции (Lyamin et al., 2003).

Основные наблюдения были проведены на двух парах матерей и детёнышей косаток. Также иногда проводили наблюдения за двумя взрослыми косатками (самец старше 20 лет и самка в возрасте 4 года). В первые дни после рождения детёныша 1, пара содержалась в демонстрационном бассейне (объём > 8000 м³, максимальная глубина 12 м). В остальное время пары находились в другом бассейне с подводным окном длиной 15 метров (объём > 6000 м³, глубина до 10 м; Рисунок 3.3).



Рисунок 3.3. Комплекс бассейнов в океанариуме SeaWorld в г. Сан-Диего. К демонстрационному бассейну в форме полукруга примыкают 2 прямоугольных бассейна, правый соединяется через канал с другим полукруглым бассейном с подводным окном, в котором раньше содержался серый кит. В левом ряду – видеосъемка через смотровое окно, в правом – с наблюдательных пунктов над бассейнами. Фотографии косаток Лямина О.И.

В первые дни после рождения (пара 1: возраст 5 дней; пара 2: возраст 1-2 дня) видеозапись и наблюдения проводили круглосуточно через подводное окно и с наблюдательных пунктов над бассейнами, а в последующий период – в основном в ночное время (Рисунок 3.3). В дневное время (с 9 до 21-23 часов) в парке были посетители и проводились 2-5 представлений в демонстрационном бассейне. Практически все дневное время косатки были активны. В ночное время животных не беспокоили. Ночью бассейны освещались неярким светом. Температура воды была 13-15°C. Поведение животных регистрировали несколькими видеокамерами. Одна камера располагалась над бассейном и обеспечивала панорамный вид. Две другие камеры были расположены под водой или у смотрового окна. Поведение косаток в периоды покоя или медленного плавания также регистрировали портативной видеокамерой и протоколировали.

3.3.6 Исследования поведения дельфинов Коммерсона

Видеорегистрацию поведения 3-х взрослых дельфинов Коммерсона (две самки и самец) проводили в океанариуме SeaWorld (г. Сан-Диего, США). Животные содержались в парке 14 лет. Видеорегистрацию проводили круглосуточно 3 дня. Для этого использовали 2 видеокамеры. Дельфины содержались в бассейне размером 13x13 м и глубиной 4 м с большим смотровым окном. Их кормили три раза в день (в 8, 12 и 16 часов). В дневное время (с 9 до 18 часов) бассейн освещался естественным светом, а в ночное – через подводное стекло. Доступ посетителей в дни наблюдений был закрыт. По результатам видеорегистрации поведение дельфинов разделили на несколько типов плавания. При стадировании учитывали эпизоды, длительность которых была более 5 секунд. Одновременно отмечали дыхательные акты, вздрагивания туловища и подёргивания, остановки, а также эрекции и другие дискретные события. Методика исследований подробно описана в статье Шпак и др. (2009).

3.3.7 Исследования поведения азовок

Наблюдения за поведением взрослой азовки и её детёныша проводили на УМС. Животные были отловлены в Чёрном море. Вес самки был 44 кг, длина 146 см. Вес детёныша – 19 кг, длина – 98 см. По морфометрическим показателям возраст детёныша был 3-4 месяца. Азовки содержались в бассейне размером 4х9х1.2 м с морской водой, который находился на открытом воздухе. Тёмное время суток было с 20 до 5 часов. В ночное время бассейн освещали. Температура воды была 22-24°C, температура воздуха – от 20 до 30°C. Самку кормили утром и вечером (в 8 и 18 часов). Детёныш кормился молоком матери, а также начинал есть мелкую рыбу. Поведение животных регистрировали непрерывно с помощью программы, как это делали у афалин 1 группы. Всего провели 3 серии наблюдений с интервалом 1 неделю, каждая серия включала 3 дня. Доступ людей к бассейну в период наблюдений был ограничен. При стадировании учитывали эпизоды, длительность которых была 5 секунд или более. Методика и результаты описаны в тезисах конференции Oleksenko and Lyamin, (1996).

3.3.8 Исследования поведения серого кита

Видеорегистрацию поведения молодой самки серого кита в возрасте 1 год проводили в океанариуме SeaWorld (г. Сан-Диего, США). Детёнышем (возраст примерно 1 неделя, вес 500 кг) кит был обнаружен на мелководье Тихого океана недалеко от г. Лос-Анжелес (США). Кита перевезли в океанариум, кормили крилем и мелкой рыбой. В возрасте 13 месяцев кит был выпущен в океан, его вес был 10 тонн. Методика исследований изложена в данном разделе, а также в статьях (Lyamin et al., 2000a; 2001).

Видеорегистрацию проводили круглосуточно 9 дней. Животное находилось в бассейне объёмом > 6000 м³ и глубиной более 10 м и канале размером 10х10 м и глубиной 3 м (Рисунок 3.4). В тёмное время с 18 до 6 часов бассейн освещался. Кит был адаптирован к такому освещению. Днём с 9 до 19 часов в парке были посетители, которые наблюдали за китом через подводное окно. В соседнем бассейне проводились представления с участием косаток. В ночное время кита не беспокоили. Животное кормили 2 раза в день в 8-9 и в 15-16 часов.



Рисунок 3.4. Детёныш серого кита в океанариуме SeaWorld в г. Сан-Диего. На фотографиях кормление кита смесью в возрасте 1-2 месяцев, кормление мелкой рыбой и проплыв кита у смотрового окна в возрасте > 7 месяцев. Кит содержался в бассейне, который был связан каналом с главным комплексом (Рисунок 3.3). Фотографии SeaWorld.

Видеорегистрацию проводили несколькими камерами (2 подводных и 3 над бассейном). Большую часть времени кит находился в канале. Подводные камеры были установлены на противоположных сторонах канала, и голова кита была хорошо видна с обеих сторон. Если кит погружался на дно канала, то голова была видна с одной стороны (справа). Видеозаписи первых 6 дней использовали для количественной оценки продолжительности разных типов плавания кита. Данные следующих трёх дней использовались для анализа состояния глаз кита во время покоя. Выделение типов плавания проводили в 20-сек эпохах (эпизоды всплытия и погружения, длительностью от 8 до 12 сек, учитывали в секундах). Кроме того, отмечали дыхательные акты животного, а также другие элементы поведения (вздрагивания головы, туловища и конечностей, движения и изменения в состоянии глаз).

3.4 Методы исследований сна ластоногих

3.4.1 Проведение хирургических операций по вживлению электродов для электрофизиологических исследований сна

Анестезия. Хирургические операции на ластоногих проводили под общей анестезией. До 2003 года применяли хлоралозу. Для взрослых северных морских котиков доза первой инъекции была 35-50 мг/кг и для южных морских львов – 25-35 мг/кг внутримышечно. За полчаса до инъекции всем животным вводили 1-2 мл 0.1% раствора атропина (в/м). Как правило, стадия хирургического наркоза развивалась через 1-1.5 часа после инъекции хлоралозы. Если этого не происходило, делали дополнительную инъекцию 2-3 мг/кг. Спонтанное дыхание у животных как правило сохранялось во время всей операции. В случае остановки дыхания проводили механическую вентиляцию. Стадия хирургического наркоза длилась от 4 до 12 часов. Ещё через несколько часов животные начинали двигаться.

Начиная с 2003 г. операции на северных морских котиках, а также операцию у моржа проводили с применением изофлурановой анестезии (1-3 % в газовой смеси) после премедикации золетиллом (4-5 мг/кг в/м). Во время анестезии у моржа была остановка дыхания и большую часть операции применялась механическая вентиляция. Через 1-2 часа после окончания анестезии морские котики и морж могли передвигаться, а на второй день их поведение выглядело обычным (Косенко и др., 2012).

Вживление электродов. Операцию начинали после достижения глубокого наркоза. За 10 минут до операции животным вводили анальгетики (3-5 мл 2% новокаина или до 1 мл 2%

лидокаина подкожно по средней линии головы; с 2003 г. также 2.0 мл 5% раствора римадила в/м одновременно с инъекцией золетила). Для регистрации ЭЭГ всем животным в симметричные отделы дорзальной поверхности черепа вживляли от двух до пяти пар винтов из нержавеющей стали (диаметр 1-2 мм, длина 3-5 мм). В носовые кости по средней вживляли такой же винт, который служил индифферентным электродом. Для регистрации ЭОГ (электроокулограмма) вводили такие же винты в надглазничные выросты черепа. Для регистрации ЭМГ (электромиограмма) в мышцы шейной мускулатуры вживляли многожильные проволоки из нержавеющей стали в тефлоновой изоляции (наружный диаметр 0.3-0.5 мм). Для регистрации ЭКГ (электрокардиограммы) такие же провода подводили под кожей в область грудной клетки. Для сбора микродиализата животным вживляли до 4 пар направляющих канюль со стилетами в симметричные области двух полушарий или в подкорковые структуры (диаметр 0.5 мм; СМА Microdialysis AB, Solna, Швеция). Длина направляющих для корковых канюль была 12 мм, а для подкорковых – 40, 45 или 50 мм. Все провода от электродов припаивали к микроразъему, который крепили к черепу акриловой пластмассой. Во время операции контролировали температуру тела, частоту сердечных сокращений и дыхания, а у морских котиков и моржа уровень оксигенации крови (после 2005 г). После операции животным давали антибиотики и обезболивающие препараты (бициллин, байтрил и римадил в/м или с кормом). Детали разных этапов операции описаны в публикациях (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2002c, 2008b,c, 2016, 2018; Lapierre et al., 2007, 2013).

Установку дисковых (накладных) ЭЭГ электродов северным морским слонам проводили после седации животных телазолом (0.1 мг/кг). Чтобы предотвратить попадание воды под электроды, на них сверху наклевали слой неопреновой резины. Методика детально описана в публикациях (Kendall-Bar et al., 2022, 2023).

3.4.2 Электрофизиологические исследования сна у северных морских котиков

Электрофизиологические исследования были выполнены на 36 северных морских котиках, включая молодых самцов в возрасте 2-4 года и самок от 4 лет и старше. Вес животных был от 18 до 40 кг. Все были отловлены на лежбищах о-ва Беринга.

Эксперименты начинали через 4-7 дней после операции. Критерием восстановления животного считали нормальное поведение и самостоятельное кормление. Регистрацию электрофизиологических параметров (ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ, а в некоторых случаях ЭКГ) начинали сразу после подключения животных к кабелю и регистрирующей аппаратуре. Первые 24-часа считали адаптационными. Полисомнографию и видеорегистрацию проводили непрерывно

несколько дней с перерывами в зависимости от задачи исследования. Работа с одним животным продолжалась от нескольких дней до 3 месяцев (у взрослых).

Сон на суше и в воде. Исследования сна у морских котиков проводили в бассейне 4x4 м в лабораторном помещении. Бассейн заполняли водой до уровня 10-15 см. На дно устанавливали помост так, чтобы его поверхность была над водой. В этих условиях животные спали на помосте сидя (реже лёжа на дне бассейна; сон на суше). Морских котиков содержали на плаву от 1 до 14 дней (сон в воде). Уровень воды в бассейне был не менее 1 м. Помоста убрали.

Температура, освещение и другие условия. В разные годы эксперименты проводили с апреля по декабрь. Бассейны на открытом воздухе ночью освещались (примерно 200 Люкс на уровне воды с 20 до 7 часов утра). Температура морской воды в бассейнах варьировала от 15°C до 25°C в зависимости от месяца, в течение дня – в пределах 5°C. Температура воздуха – от 10°C до 30°C и в пределах 10°C, соответственно. В помещении свет включали в 8 часов (300-400 Люкс) и выключали в 20 часов, диапазон изменений температуры был от 15 до 25°C, дневной перепад <4°C. Морских котиков кормили свежеразмороженной рыбой в 8 и 18 часов. После кормления воду в бассейне меняли.

Регистрация электрофизиологических параметров и поведения. Регистрацию ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ, ЭКГ проводили с помощью: 1) полиграфов на бумаге (ЭЭГП-4П, Россия и Медикор, Венгрия; 4,8 или 16 каналов, до 1989 г.); 2) многоканальных усилителей (Медикор, Венгрия; Энцефалан 19/26, Россия; AM-Systems 1500, США) и АЦП CED 1401+ и программного обеспечения Spike 2 (CED, Великобритания) на жёсткий диск компьютера; а также 3) портативных даталоггеров (Neurologger1-3, Evolocus, США; после 2008 г.; Рисунок 3.5). Полоса пропускания усилителей (1-2 способ) была для ЭЭГ, ЭОГ и ЭКГ 0.3-30.0 Гц и для ЭМГ – 10-30 Гц, частота оцифровки – 100, 200 или 250 Гц. Все электроды через кабель (длина от 2 до 3.5 м) были подключены к аппаратуре, которая была расположена в помещении рядом с бассейном. Даталоггеры (8 каналов, вес в герметичном корпусе 100-200 грамм; способ 3) устанавливали на платформе из неопреновой резины, которую наклеивали (SealCement, США) к шерсти на спине у морского котика. Полоса пропускания даталоггера в диапазоне 0.5 до 200 Гц была постоянной, частота оцифровки – 500 Гц. Длина кабеля была не более 40 см, что уменьшало количество двигательных артефактов. Поведение животных регистрировали круглосуточно (разные типы дистанционно управляемых видеокамер с зумом). Во время эпизодов покоя и сна камеры наводили так, чтобы крупным планом видеть голову и глаза животных.



Рисунок 3.5. Регистрация электрофизиологических параметров у ластоногих (у северного морского котика, южного морского льва, северного морского слона и моржа). Дatalogгеры (Neurologger 1-3) обозначены стрелками. Фотографии Лямина О.И. и Jessica Kendall-Bar (морской слон).

Выделение стадий сна и бодрствования и анализ поведения. Поведение северных морских котиков классифицировали в 20-сек эпохах, выделяя стадии активного бодрствования (АБ), спокойного бодрствования (СБ), МС и РЕМ сна. Применяли 50%-й критерий. ЭЭГ делили на 3 стадии, а МС классифицировали как НА и ВА ОМС, АМС и БМС, как у китообразных. Поведение и состояние глаз у морских котиков анализировали при просмотре видеозаписей и записей в протоколах экспериментов. По видеозаписям состояние глаз классифицировали в 5-сек эпохах и потом экстраполировали на 20-сек эпохи, применяя 50% критерий. Другой способ состоял в посекундном подсчёте времени состояний глаза. Продолжительность открытого и закрытого состояния глаза в 20-сек эпохе сопоставляли со стадией сна или МВА в левом и правом полушариях.

Мощность ЭЭГ в симметричных отведениях правого и левого полушарий рассчитывали у взрослых морских котиков в 5-сек эпохах в диапазоне 1.2-4.0 Гц (МВА), как у китообразных. МВА в 3 или 4-х эпохах без артефактов усредняли и экстраполировали на 20-сек эпоху. Спектральную композицию ЭЭГ рассчитывали с шагом в 0.8 Гц в диапазоне 1.2-16 Гц или с шагом 4 Гц в диапазонах 1.2-4.0, 4-8, 8-12 и 12-16 Гц. В некоторых исследованиях МС выделяли полуавтоматическим методом по значениям МВА.

Для количественной оценки степени межполушарной асимметрии ЭЭГ использовали коэффициент асимметрии ($KA = (Mл - Mп) / (Mл + Mп)$, где Мл и Мп – мощность в левом и правом полушарии). Для оценки степени латерализации мощности ЭЭГ в частотном диапазоне рассчитывали пропорцию 20-сек эпох с $KA > +0.3$ и < -0.3 для диапазона. Количественной мерой асимметрии считали процент эпох с абсолютным значением $KA > 0.3$ (оценка доли АМС) и

КА>0.6 (оценка доли ОМС). Методика проведения экспериментов и обработки данных у северных морских котиков подробно описана в публикациях (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2004, 2008b,c, 2016, 2018; Lapierre et al., 2007, 2013; Kendall-Bar et al., 2019).

3.4.3 Исследование спектральных характеристик ЭЭГ у северных морских котиков

В этой серии рассчитывали спектральные характеристики ЭЭГ коры полушарий у морских котиков (Lyamin et al., 2008b). Работа выполнена на 4-х взрослых морских котиках, которым были вживлены по 3 пары ЭЭГ электродов в симметричные отделы фронтальной, париетальной и окципитальной коры полушарий. У каждого животного регистрация проводилась 3 ночи с 20 до 8 часов утра. Они находились в вольере (1.5x1.5 м) в помещении с контролируемым уровнем шума, температуры (20-25°C) и освещения (<50 Люкс с 20 до 8 и 400 Люкс с 8 до 20 часов). Животных адаптировали к вольеру 2-3 ночи. ЭЭГ, ЭМГ и ЭОГ регистрировали полиграфом Медикор и CED 1401+ (оцифровка 200 Гц). Использовали данные 2-х последних ночей. ЭЭГ стадировали визуально в 20-сек эпохах фронтально-окципитальных отведений. Выделяли стадии СБ, МС и РЕМ сон. Для эпох рассчитывали мощность ЭЭГ в диапазонах 1.2-4.0, 4-8, 8-12 и 12-16 Гц (Spike 2.0). Значения нормировали к средней мощности в том же диапазоне в РЕМ сне. МС делили на НА и ВА по критерию “МВА >2 и <10” и “МВА >=10”, соответственно. Для эпох рассчитывали КА мощности ЭЭГ для симметричных отведений каждого диапазона. Для анализа спектральной композиции ЭЭГ рассчитывали мощности в диапазоне от 1.2 до 16 Гц с шагом 0.8 Гц. Расчёты сделали для 60-и случайно выбранных 20-сек эпох СБ, МС и РЕМ сна.

3.4.4 Исследование региональных особенности МВА и межполушарной асимметрии ЭЭГ у северных морских котиков

Работа была выполнена на 3-х взрослых морских котиках, которым были вживлены 4-5 пар ЭЭГ электродов в симметричные отделы фронтальной, париетальной и окципитальной коры больших полушарий (Lyamin et al., 2012). У каждого животного регистрация проводилась 3 ночи с 18 до 9 часов. Животные находились в клетке размером 0.8x0.8x1.0 м в лабораторном помещении с контролируемым уровнем шума, значениями температуры и освещения (в серии 1, см. выше). ЭЭГ, ЭМГ и ЭОГ регистрировали монополярно полиграфом Энцефалан 19/26 (250 Гц). Для анализа были использованы данные 3-й ночи. ЭЭГ стадировали в 20-сек эпохах фронтально-окципитальных отведений. Визуально выделяли СБ, АМС (в этом исследовании АМС объединяли с ОМС), БМС и РЕМ сон. У двух котиков рассчитывали МВА и КА МВА в 3-х или 4-х симметричных отведениях. МВА нормировали к средней МВА в том же отведении в эпизодах ВА БМС, перед РЕМ сном. Эпизоды АМС в левом и правом полушарии (ЛАМС и ПАМС) с абсолютным КА >0.3 использовали для дальнейшего анализа.

3.4.5 Микродиализ нейромедиаторов у северных морских котиков

Эксперименты были проведены на 20-и взрослых морских котиках на УМС. Методика подробно изложена в этом разделе, а также в статьях: Lapierre et al., 2007, 2013; Lyamin et al., 2016. Утром в день эксперимента животному давали поверхностный изофлурановый наркоз. К разъёму на голове подключали кабель для регистрации электрофизиологических параметров. Стилеты в направляющих для канюль заменяли на канюли. Для сбора микродиализата из коры использовали канюли длиной 12 мм, а для сбора из подкорковых структур — длиной 30-55 мм (диаметр 0.5 мм, CMA-12, 30, 40 или 55 Elite Microdialysis Probe; CMA Microdialysis AB). После этого морского котика пересаживали в клетку (0.8x0.8x1.0 м), которая находилась в лабораторном помещении с контролируемым уровнем шума, значениями температуры и освещения (описано выше). Всех животных адаптировали к клетке заранее. Через час после введения канюль поведение котиков было “обычным”. Заранее было установлено, что короткая изофлурановая анестезия не влияет на параметры сна уже через 4-6 часов.

Длительность эксперимента составляла в среднем 42 часа, что определялось временем работы канюль (36-72 часов). Канюли перфузировали специальным раствором (Perfusion Fluid CNS; CMA Microdialysis AB) через тефлоновые трубки (1,5 м, TJT-10-150HS; Eicom Corporation, Япония) микропомпой (ESP-64; Eicom, Япония) со скоростью 1-1.5 микролитра в минуту. Микродиализат начинали собирать через 4 часа в пробирки с 5.0 мкл антиоксидантного раствора. Пробирки находились в охлаждающем устройстве при температуре 4°C (EFR-82 Cooling Unit; Eicom, Япония). Время сбора образца было 10 мин. В конце каждого часа партия из 6 образцов замораживалась до -80°C до анализа.

Концентрации нейромедиатора в образце определяли, сравнивая высоту пиков или площадь под кривыми на хроматограммах. Время пиков составляло для ацетилхолина 13.7 мин, серотонина – 3.5 мин, гистамина – 16.0 мин и для норэпинефрина – 9.0 мин (Рисунок 3.6). Протоколы экспериментов по сбору микродиализата, а также все этапы определения концентрации ацетилхолина, серотонина, гистамина и норадреналина в диализате методом высокоточной жидкостной хроматографии с электрохимической детекцией (HTRC-500, EICOM, Япония) или флуоресцентной детекцией (GL-7453 FL Detector, GL Sciences; Япония) были адаптированы к условиям экспериментов специалистами EICOM (Япония).

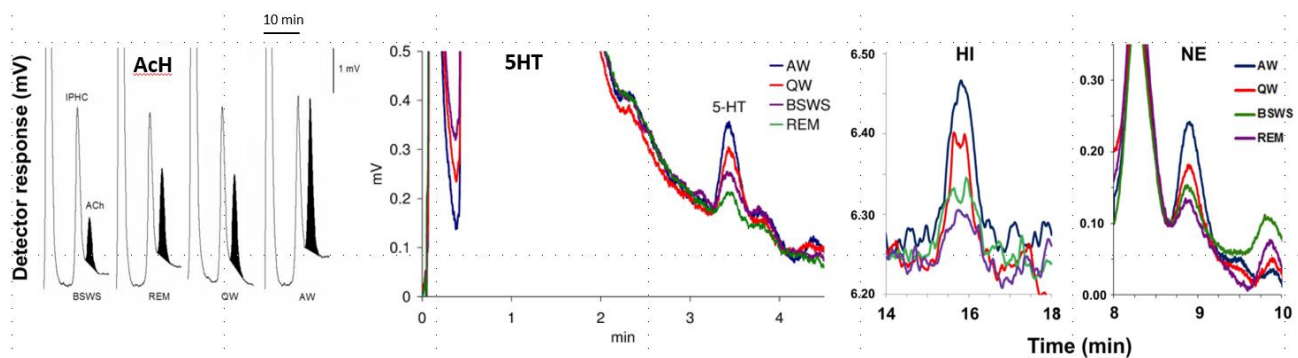


Рисунок 3.6. Хроматограммы пиков ацетилхолина (АсН), серотонина (5НТ), гистамина (НН) и норадреналина (НЕ) в микродиализате головного мозга у северных морских котиков. По ординате – напряжение (mV). По оси абсцисс – время от начала определения (минуты). AW – активное бодрствование, QW – спокойное бодрствование, BSWS – БМС и REM сон (Lapierre et al., 2007, 2013; Lyamin et al., 2016).

Во время эксперимента ЭЭГ двух полушарий, ЭМГ, ЭОГ регистрировали усилителями Медикор или AM-Systems 1500 и оцифровывали CED 1401+ (200 Гц). Полиграммы стадируют в 20-сек эпохах, выделяя АБ, СБ БМС, ЛАМС, ПАМС и REM сон. Для 10-мин эпизодов с рассчитанной концентрацией нейромедиатора определяли время, проведенное животным в этих состояниях. После этого 10-мин эпизоды классифицировали как эпизоды АБ, СБ, БМС, ЛАМС, ПАМС или REM сон, если на одно из состояний приходилось не менее 75% времени. Всего было 4693 таких эпизодов. Микродиализат был собран с 81 канюли у 20 животных. Концентрация гистамина была определена в 625 образцах, норадреналина – в 1139, серотонина – в 2250 и ацетилхолина – в 679 образцах. Все образцы объединили в 4 группы: корковые, таламические, гипоталамические и образцы из хвостатого ядра. Концентрацию характеризовали абсолютным значением нейромедиатора, а также в процентах от средней концентрации для всех образцов данной канюли в ВА БМС или СБ. Концентрации нейромедиаторов в пробах сравнивали для эпизодов: 1) с билатерально-симметричными состояниями ЭЭГ (АБ, СБ, БМС и REM), 2) с разными видами активного поведения (АБ), а также 3) в асимметричном МС (ЛАМС и ПАМС).

3.4.6 Депривация билатерально-симметричного МС и REM сна у северных морских котиков

Методика проведения экспериментов подробно изложена в этом разделе, а также в нескольких публикациях (Lyamin et al., 2008b; Lyamin et al., 2009; Косенко, 2010). Было проведено 2 серии исследований. В каждой использовали 4 взрослых животных. Животные находились в лабораторном помещении в вольере размером 3x3 м по одному. Уровень воды был 5 см. Над водой находился помост. Эксперименты начинали после 3-х дней адаптации к вольеру и проводили по схеме: 3 контрольных дня, 3 дня депривации ВА БМС (серия 1) или REM сна (серия 2) и 2 дня восстановительного периода. Электрофизиологические параметры (ЭЭГ коры двух полушарий, ЭОГ, ЭМГ) регистрировали усилителем Медикор и CED 1401+ (частота 200

Гц). Электроды подключали к аппаратуре через гибкий кабель. Поведение животных регистрировали на видео.

В контрольный и восстановительный период животных не беспокоили. В период депривации их будили, если у них начинались эпизоды БМС (серия 1) или РЕМ сна (серия 2; критерий 10 секунд). Для этого проигрывали аудиозаписи вокализаций разных морских котиков. Всего использовали 30 криков длительностью 20-30 сек, пиковая интенсивность 50-60 Дб. Разные крики предъявляли в случайном порядке. Котики реагировали ориентировочной реакцией или реакцией пробуждения в полиграмме (снижение амплитуды МВА при депривации ВА БМС или возрастание амплитуды ЭМГ при депривации РЕМ сна). Животных кормили 2 раза в день (в 8 и 18 часов). Температурные условия и режим освещения были описаны. Экспериментальные условия изменяли в 8 часов утра. Обработка полиграмм и видеозаписей проводилась также, как и в других экспериментах.

3.4.7 Исследование когнитивных функций у северных морских котиков в условиях общей депривация сна

Методики исследований описаны в данном разделе, а также более подробно в публикациях: Лямин и др. (2015) и Lyamin et al. (2023). В серии 1 морских котиков (две взрослые самки) обучали выбирать больший из двух белых кругов, которые предъявляли над водой на тёмном экране. Круг диаметром 20 см предъявляли в паре с одним из четырёх меньшего диаметра на расстоянии 1 м от стартовой позиции в бассейне с водой (пары 20–17, 20–18, 20–19 и 20–19.5 см, расстояние между центрами 40 см). Круги менял экспериментатор. Животные обозначали выбор касанием мордой рычагов под кругами. Правильный выбор подкрепляли кусочком рыбы. Тренировки проводили 2 раза в день: утром (с 7 до 9 часов) и вечером (с 18 до 20 часов). Расположение кругов (справа или слева от животного) меняли в случайном порядке. Пары предъявляли в порядке уменьшения различий между кругами, т.е. усложняя задачу. Каждую пару предъявляли по 20 раз. Депривацию сна начинали после того, как морской котик делал не более 5 ошибок для пары кругов размером 20 и 17 см в четырёх последовательных тренировках. Последние 6 тренировок считали контрольным периодом.

В серии 2 у морских котиков (2 взрослые самки и самец) сначала вырабатывали навык выбирать ранее показанный предмет (образец) при его последующем предъявлении в паре с другим (сравниваемым) предметом с задержкой 4-5 секунд. На выбор давали 10 секунд. У каждого животного использовали одни и те же предметы: квадраты разного размера, круг и треугольник, крест и круг. Образец и пару предметов предъявляли на расстоянии 1 м от стартовой позиции животного. Расстояние между центрами фигур было 40 см. Положение

образца и второго предмета относительно животного меняли в случайном порядке. Правильный выбор подкрепляли кусочком рыбы. Тренировки проводили 2 раза в день: утром (с 7 до 9 часов) и вечером (с 18 до 19 часов). После того как котик начинал выбирать образец при задержке 4-5 секунд с вероятностью 40-60%, вводили ещё 2 задержки: 5-10 и 15-25 сек. Тренировку разбивали на 3 блока по 24 предъявлений пар с задержками от минимальной до максимальной. Блоки шли в порядке увеличения длительности задержки, т.е. усложнения задачи. Критерием обучения был правильный выбор образца с процентом ошибок меньше, чем при случайном выборе предмета из двух при минимальной задержке в пяти из шести последовательных экспериментах. Для 24 предъявлений это не более 31% ошибок при расчётной вероятности случайного выбора 33%. После этого начинали депривацию, а последние 6 тренировок считали контрольной серией.

В обеих сериях животных содержали по одному в круглых бассейнах (диаметр 4 м) с морской водой (глубина 1.8 м) под открытым небом. Рядом с бассейном находился помост. Эксперименты проводили летом и осенью. В контрольный и восстановительный периоды (3 и 2-3 дня) морские котики имели доступ к помосту и могли спать как на суше, так и в воде. Депривацию сна проводили 108 часов. Каждый раз, когда котик пытался принять характерную позу сна в воде или вылезал на помост, к бассейну подходил человек. Как правило, этого было достаточно, чтобы котик начинал активно плавать или чиститься. Процент правильных реакций и латентный период реакции рассчитывали при покадровом просмотре видеозаписей (точность измерений 35 мс). Продолжительность стадий активности и покоя рассчитывали по видеозаписям, применяя 50% критерий.

3.4.8 Электрофизиологическое исследование особенностей сна у южных морских львов

Электрофизиологические исследования были проведены на 3-х годовалых самках южного морского льва. Животные (все самки, вес 32-36 кг) были отловлены на острове Сан-Голлан (San-Gollan, Перу). Все начали есть рыбу на 2-й день после отлова. Эксперименты проводились в Национальном парке Паракас (Перу). Методика исследований изложена в статье Lyamin et al. (2002c). Во время регистрации животных содержали по одному в вольерах округлой формы диаметром 3 м. На бетонном полу были установлены ванны с морской водой размером (1×0.8×0.2 м). Полисомнографические исследования начинали через 3-4 дня после операции. Регистрировали ЭЭГ в симметричных отведениях двух полушарий, ЭОГ и ЭМГ 4-канальным полиграфом ЭЭГ-4П. Продолжительность регистрации составляла у одного животного 4 дня, у двух других – по 3 дня. Животных кормили свежей рыбой в 9 и 19 часов. Исследования проводились в декабре-феврале. Температура воздуха в период исследований варьировала от 18 до 35 °С, в течение одного дня – от 15 до 20°С. Температура воды в ванной была 20-25°С.

Дополнительное освещение включали с 19 до 7 часов (электр. лампа 100 Вт на высоте 3 м). Полиграммы обрабатывали в 20-сек эпохах. Критерии были те же, как у северных морских котиков.

3.4.9 Электрофизиологическое исследование особенностей сна у северных морских слонов

Исследование было выполнено на 13 молодых северных морских слонах в Северной Калифорнии в США (Santa Cruz's Long Marine laboratory и Año Nuevo State Park, CA). Возраст животных был от нескольких месяцев до 2.5 лет (самки весом от 116 до 200 кг). Все методические аспекты исследования подробно изложены в статьях Kendall-Bar et al., 2022, 2023.

Для регистрации ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ и ЭКГ использовали накладные электроды (Grass, США) (Рисунок 3.5 и 3.7). ЭЭГ регистрировали биполярно от 4 пар, установленных над фронтальными и париетальными отделами дорзальной поверхности головы. Положение для них выбирали с учётом толщины кожи, мышц и подкожного жира, а также черепа у животных такого же возраста. ЭОГ электроды устанавливали медиально от орбит правого и левого глаз, ЭМГ электроды – на дорзальной поверхности шеи и ЭКГ электроды – на уровне передних лап. Все электроды крепили к коже и герметизировали несколькими слоями неопреновой резины и клея (SealCement, США). Регистрацию электрофизиологических параметров и ускорения проводили даталоггером (Neurologger 3), который находился в водонепроницаемом корпусе. С помощью других логгеров регистрировали внешнее давление (глубину погружения), температуру, освещение, а также параметры движения (ускорение и магнитное поле) и положение животных (GPS-координаты; WildLife Computer, США). Частота оцифровки электрофизиологических параметров была 500 Гц, а других параметров – 36 Гц.

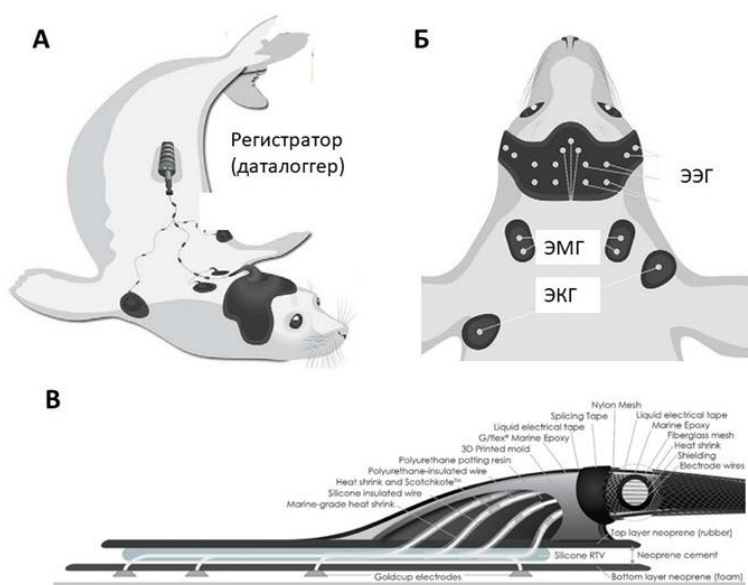


Рисунок 3.7. Регистрация электрофизиологических параметров у северных морских слонов. А,Б. Общая схема расположения регистрирующих электродов и даталоггера. В. Продольное сечение через “шапочку”, включая накладные электроды и несколько слоёв разных материалов (неопреновая резина, силикон, нейлоновая сетка, провода; Kendall-Bar et al., 2022, 2023).

Полисомнографические исследования были выполнены:

1) В лаборатории. Регистрацию проводили у 5-и животных в лаборатории морских исследований при Университете Калифорнии в г. Санта-Круз. Животные спали на суше (всего 12.6 дней данных) и в бассейне размером 4.9x3.0x1.4 м (всего 6.3 дня).

2) На лежбище и в лагунах. Регистрацию проводили у 6-и тюленей в естественных условиях в парке Аньо Нуэво, Калифорния. Животные в этот период могли спать на лежбище (всего 14.3 дня) и в мелких лагунах (всего 205.5 часов, или 8.3 дня). Один тюлень уплыл в океан и вернулся на лежбище через 44 часа.

3) В океане. Регистрацию проводили у 2-х тюленей (возраст >24 месяца; всего 8.1 дня данных). Животных перевезли на 60 километров к югу от лежбища и выпустили на пляже на полуострове Монтерей, Калифорния. Они вернулись на лежбище через 4 и 5 дней.

Даталоггеры находились на животных от 2.5 до 5 дней (всего 52 дня). Электрофизиологические данные конвертировали в EDF-формат, ЭКГ сигнал удаляли методом анализа независимых компонентов (Independent Component Analysis, ICA). Для визуального стадирования данные фильтровали. Полоса пропускания фильтров была: для ЭЭГ/ЭОГ – 0.3-3.0 Гц, для ЭМГ – 10-100 Гц, для ЭКГ – 0.3-75 Гц. На основании анализа полиграмм выделяли состояния АБ, СБ, МС и РЕМ сон в 30-сек эпохах, применяя 50% критерий. МС делили на поверхностный (медленные волны в диапазоне 0.5-4.0 Гц максимальной амплитуды занимают менее 50% эпохи анализа, регистрируются сонные веретена или К-комплексы) и глубокий МС (медленные волны максимальной амплитуды регистрируются в течение как минимум половины эпохи). Спектральную мощность ЭЭГ рассчитывали в диапазоне от 0.5 до 4.0 Гц в 30-сек эпохах анализа.

Записи полиграмм и параметров двигательной активности в океане (всего 8.1 дня) были использованы для определения пороговых значений двигательной активности и глубины погружения для идентификации поведенческого сна. С 2004 по 2019 годы в лаборатории морских исследований при Университете Калифорнии в Санта-Крузе были собраны данные о перемещении 334 взрослых самок северного морского слона в период миграций (Robinson et al., 2010; Adachi et al., 2014). Для этого использовались разные модели спутниковых передатчиков и регистраторов глубины погружения (Wildlife Computers, Redmond, WA, USA or Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK; обработка данных 1 раз в 4 или 8 сек). На 14 из этих самок также

устанавливались акселерометры для регистрации частоты гребковых движений и эпизодов кормления. Предварительная обработка данных выполнялась даталоггером Little Leonardo (Токуо, Япония) в 5-сек интервалах. Параметры ускорения были использованы для идентификации стадий сна и бодрствования (см. результаты). Поведение животных на лежбище регистрировали видеокамерами, а у одного – в океане установленным на животном портативным видеорегистратором. Виды активности и позы анализировали посекундно.

3.4.10 Исследование особенностей поведенческого сна у байкальских тюленей

Два детёныша байкальского тюленя были отловлены на озере Байкал и доставлены на УМС. Оба тюленя начали есть рыбу до начала наблюдений. Методика исследований описана в сборнике конференции (Nazarenko et al., 2001). Видеорегистрацию проводили летом, когда тюленям (самец и самка) было примерно 1.5-2 (серия 1), 2.5-3.0 (серия 2) и 6 месяцев (серия 3). Каждая серия включала 3 дня видеорегистрации и наблюдений. Тюлени содержались вместе в бассейне с морской водой размером 4x1.5x1.2 м под открытым небом. В сериях 1 и 2 исследовали сон на суше (уровень воды 10 см), а в серии 3 – в воде (уровень воды 60 см). Над водой устанавливали платформу. Освещение было естественным (светлое время с 6 до 20 часов). Ночью бассейн освещали (электр. лампа 100 Вт 3 м над водой). Животных кормили мелкой рыбой 3-4 раза в день. Воду меняли в 9 часов. Поведение животных классифицировали в 1-мин эпохах, применяя 50%-критерий.

3.4.11 Исследование особенностей поведенческого сна у средиземноморских тюленей монахов

Поведенческие признаки сна были описаны у 6 взрослых тюленей монахов в природе (Средиземном море, прибрежная зона Греции) по видеозаписям, которые были получены от наблюдателей. Методика исследований изложена в статье Karamanlidis et al. (2017). По 6-и видеозаписям длительностью от 3-10 минут каждая, которые были сделаны в море подводными пловцами или наблюдателями в Средиземном море, было сделано описание поведенческого сна у 6 взрослых тюленей. Все записи были сделаны в дневное время.

3.4.12 Исследования особенностей сна у моржа

Моржи были отловлены в Чукотском море. Исследования проводились на УМС. На начало исследований возраст животных был 1.5-3 года, а вес 130-220 кг. Все были самками. Поведенческие исследования проводились на всех 4 животных, полисомнографические – на четвёртом морже. Методика исследований подробно изложена в этом разделе и в статьях (Pryaslova et al., 2009; Лямин и др., 2012.)

Поведенческая серия. Все животные (самки, возраст 1.5-3 года; вес 120-210 кг) содержались по одному в прямоугольных бассейнах с морской водой на открытом воздухе: моржи 1 и 2 в

бассейнах размером 4×2х1.3 м, моржи 3 и 4 – в бассейне размером 4х4х1.3 м. Бассейны были оборудованы помостами. Поведение регистрировали круглосуточно несколькими видеокамерами. Наблюдения проводили в течение 9, 7, 12 и 4 дней (моржи 1-4, соответственно). Моржа 3 также держали на плаву 3 дня для более детального исследования особенностей сна в воде. Воду в бассейнах меняли ежедневно с 7 до 9 часов. Моржей 1–3 кормили рыбой и кальмарами три раза в день (в 8, 13 и 17 часов). Моржа 4 кормили специальной смесью через зонд 3-4 раза в день по ветеринарным показаниям. Морж прибавлял в весе. Исследования проводили с апреля по август. Режим освещения был естественным (светлое время с 6-7 до 18-20 часов). Ночью бассейн освещали (30 Люкс на уровне платформы). Температура воздуха в течение дня варьировала от – 2 до +25°С, воды – от +5 до 22°С. Дневные изменения были 10 и 3°С, соответственно. Поведение классифицировали в 1-мин эпохах, применяя 50% критерий. Выделяли эпохи АБ, СБ, покой и REM сна.

Электрофизиологические исследования. Исследование было выполнено на морже 4 после поведенческой серии. Моржу под общей анестезией были вживлены электроды для регистрации ЭЭГ двух полушарий головного мозга, ЭМГ шейной мускулатуры, ЭОГ и ЭКГ (операция описана в Главе 3.4.1). Полисомнографию проводили в бассейне с морской водой размером 4х4 м в лабораторном помещении – на суше (уровень воды 10 см и помост) и в воде (уровень воды – 1.6 м, без помоста). Регистрацию на суше проводили усилителем Медикор и CED 1401+. Электроды были подключены к усилителю через кабель. В воде регистрацию проводили даталоггером (Neurologger 1), который размещали у моржа на спине на шлейке. Видеозапись проводилась круглосуточно несколькими видеокамерами. Режим освещения и температуры был таким же, как при исследованиях на морских котиках в лабораторном бассейне. Полиграммы, зарегистрированные в течение 5 дней на суше и 3 дней в воде, были обработаны визуально в 20-сек эпохах и синхронизированы с поведением. Критерии были те же, как у северных морских котиков.

3.5 Методы исследований сна у других водных и полуводных видов

3.5.1 Исследование особенностей сна у амазонского ламантина

Ламантин был отловлен в Амазонке в возрасте около 1 года и еще год содержался в пруду на биостанции Кистокоча Института исследований перуанской Амазонии (г. Икитос, Перу). На начало экспериментов вес животного был 63 кг, длина – 150 см. Методика исследований изложена в нескольких статьях (Mukhametov et al., 1990, 1992; Мухаметов и др., 1994).

Были проведены две серии экспериментов. В серии 1 в течение 3 дней непрерывно регистрировали передвижение ламантина в пруду (площадь 0,5 га, глубина до 2 м). В озере

регулярно доставляли подкормку. К хвостовому плавнику животного был привязан поплавок на тонкой верёвке длиной 2 м. В ночное время на поплавке зажигалась лампочка. Горизонтальную и вертикальную координаты поплавок определяли теодолитом раз в две минуты. По координатам рассчитывали пройденный путь. Также регистрировали дыхательные акты и видимые изменения в поведении (например, кормление на мелководье). Во второй серии провели электрофизиологическое исследование сна у того же животного. Во время регистрации ламантин находился в бассейне с водой размером 2.2x1.4x0.6 м, в который он был пересажен за 3 дня до операции. Уровень воды был 50 см. Бассейн располагался в помещении. Регистрацию ЭЭГ двух полушарий мозга, ЭМГ шейной мускулатуры, ЭОГ, ЭКГ проводили непрерывно почти 5 суток после операции с помощью 8-канального энцефалографа Медикор. Электроды были подключены к полиграфу через кабель. ЭКГ регистрировали бесконтактно с помощью электродов, расположенных по углам бассейна. Освещение было естественным через большие окна. В ночное время бассейн освещали (электр. лампой 100 Вт на высоте 3 м над водой). Ламантина кормили в 9 и 17 часов. Воду меняли после утреннего кормления.

Полиграммы обрабатывали визуально. Изменения рисунка ЭЭГ или поведения длительностью <5 сек не учитывали. Выделяли 3 стадии ЭЭГ (десинхронизация, поверхностная и глубокая синхронизация). Началом МС считали появление медленных волн в ЭЭГ одного из полушарий с амплитудой, превышающей среднюю амплитуду десинхронизированной ЭЭГ в 1.5 раза. Началом РЕМ сна считали снижение амплитуды ЭМГ на фоне десинхронизации в ЭЭГ. В первые 2 дня после операции РЕМ сна не было. Количественная обработка была выполнена для 3 и 4-го дней регистрации.

3.5.2 Исследование особенностей поведенческого сна у каланов

Два молодых калана (самец и самка) были отловлены на Командорских островах и доставлены на УМС. Эксперименты проводили на УМС в мае-августе. Первые три недели каланы содержались вместе в бассейне с морской водой (диаметр 12 м, высота стенок 3.5 м). К концу этого периода оба начали есть кальмаров, мидий и рыбу. Методика подробно изложена в статье Lyamin et al. (2000). Возраст животных на начало экспериментов считали 6-8 месяцев. Их вес был 15 и 20 кг. В серии 1, которая продолжалась 36 часов, оба калана находились вместе в круглом бассейне диаметром 12 м и высотой стенок 3 м. Уровень воды был 1 м. Над водой находился помост. Поведение животных характеризовали на основании 15-сек наблюдений в конце каждой 5-й минуты 36-часового периода. В последующих сериях самка была в бассейне одна: во 2-3 сериях в том же бассейне, а в 4-5 сериях – в прямоугольном бассейне 4x4 м. Каждая серия включала 3 дня. Уровень воды в бассейнах был 1 м, а над водой находился помост. Во 2-5

сериях поведение животного протоколировали в реальном времени с помощью программы (как у дельфинов в серии 1). Бассейны располагались под открытым небом. Светлое время было с 6 до 20 часов. Ночью бассейн освещали (электр. лампой 150 Вт 4 м над водой). Животных кормили 3 раза в день моллюсками, кальмарами и мелкой рыбой. Температура воздуха в это время варьировала от 15 до 35°C, температура воды – от 15 до 25 °С. Дневные изменения температуры не превышали 10 и 4 °С, соответственно. Воду меняли ежедневно с 8 до 10 часов. Критерии выделения стадий поведения описаны в результатах.

3.5.3 Исследование поведенческого сна у гиппопотама

Видеорегистрацию и наблюдения за поведением пары взрослых гиппопотамов и их месячного детёныша проводили в зоопарке г. Тампа (Флорида, США). Методика описана в материалах конференции (Lyamin and Siegel, 2005). Самка (возраст 5 лет), самец (10 лет) и их детеныш (2 месяца) содержались в вольере с бассейном (Рисунок 3.8). В дневное время возле вольера были посетители. Светлое время суток было с 7 до 18 часов. В ночное время вольер освещался неярким светом. В период наблюдений температура воздуха варьировала от 10 до 22 °С. Животных кормили утром и вечером. Детёныш питался молоком матери. Поведение животных классифицировали в 1-мин эпохах анализа применяя 50%-критерий. Критерии выделения стадий поведения описаны в результатах.



Рисунок 3.8. Гиппопотамы в зоопарке г. Тампа (Busch Gardens Tampa Bay). Фотографии Лямина О.И. и Busch Gardens Tampa Bay.

3.6 Применение статистических критериев

Данные в тексте представлены как среднее \pm ошибка измерения. Статистический анализ выполняли с использованием программы SigmaPlot версия 11 и выше. Различия между двумя выборками оценивали с помощью парного или непарного Т-критерия или непараметрического критерия Манна-Витней (Mann-Whitney Rank Sum Test) в зависимости от результатов теста на нормальность распределения. Различия между дисперсиями оценивали по критерию Фишера.

Различия между несколькими выборками оценивали дисперсионным анализом ANOVA и последующим попарным сравнением (Tukey's post hoc multiple-comparison tests) или непараметрическим ANOVA на рангах. Корреляцию между парными значениями оценивали коэффициентом корреляции (Pearson product moment correlation test). Значимость различий двух или нескольких относительных показателей (частот, долей) оценивали критерием χ^2 . Вероятность случайного события (выбора) выбора рассчитывали с помощью биномиального критерия (пакет ЭКСЕЛ). Различия считали значимыми для $P < 0.05$.

4. ОСОБЕННОСТИ СНА БЕЛУХИ И ДЕЛЬФИНОВ АФАЛИН

Задачами этой серии экспериментов было: 1) исследовать особенности сна белухи; 2) исследовать спектральные характеристики МС у белухи и афалины, 3) установить соотношение между стадиями МС и состоянием глаз у белухи и афалины, 4) установить соотношение между мышечными вздрагиваниями и паттерном ЭЭГ у афалины; 5) идентифицировать элементы поведения у белухи, которые могут быть признаками REM сна. Исследования были выполнены на 1-й белухе и 4-х афалинах. Основные результаты исследований опубликованы в статьях: Lyamin et al. (2002a, 2004, 2008a), Lyamin (2012), Лямин и Мухаметов, (2013), Lyamin and Siegel (2019). Предварительные результаты исследований частично изложены в кандидатской диссертации О.В. Шпак (2008), которая была выполнена под руководством автора.

4.1 Общая характеристика сна белухи

В нашей работе был впервые исследован сон у белухи (Lyamin et al., 2002a, 2004). Большую часть времени белуха чередовала зависание у поверхности с погружениями под воду на время до 7 мин. Всплывая к поверхности, она делала серию вдохов с короткими интервалами. АБ (активное бодрствование) характеризовалось высокой двигательной активностью и нечастой вокализацией. В СБ (спокойном бодрствовании) движения были замедленными. В двух суточных сеансах у белухи на МС (медленноволновый сон) приходилось в среднем 43% и на бодрствование (АБ и СБ) – 57% времени суток, соответственно (Таблица 2). Большая часть МС (83%) сопровождалась выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ (Рисунок 4.1). 68% эпох были классифицированы как ОМС (однополушарный МС; стадия ЭЭГ 1 в одном полушарии и стадия 2 или 3 в другом) и 15% – АМС (асимметричный МС; стадия 2 в одном полушарии и стадия 3 в другом). Остальные 17% МС были представлены НА БМС (низкоамплитудный билатеральный МС, стадия 2 в обоих полушариях). Две 30-секундные эпохи по формальному критерию были классифицированы как ВА БМС (высокоамплитудный БМС; 0.2% МС, или 60 сек в сутки; стадия 3 в обоих полушариях не менее 50% времени), но в этих эпизодах межполушарная асимметрия ЭЭГ была также очевидной. По итогам двух дней различия во времени МС в полушариях составили 2% (в левом 26.0% и в правом 28.0% времени). Периоды ОМС в полушариях чередовались. В течение 2-х суток у белухи было 26 эпизодов МС длительностью от 10 до 81 мин (44 ± 4 мин). За 2 дня у белухи было зарегистрировано несколько вздрагиваний в СБ или МС. Они напоминали вздрагивания, которые регистрировались у белухи 2 во время покоя на дне бассейна. Дыхательные акты во время зависания могли прерывать или не прерывать медленные волны в ЭЭГ. Всплытия к поверхности воды, наоборот, чаще сопровождалась снижением МВА.

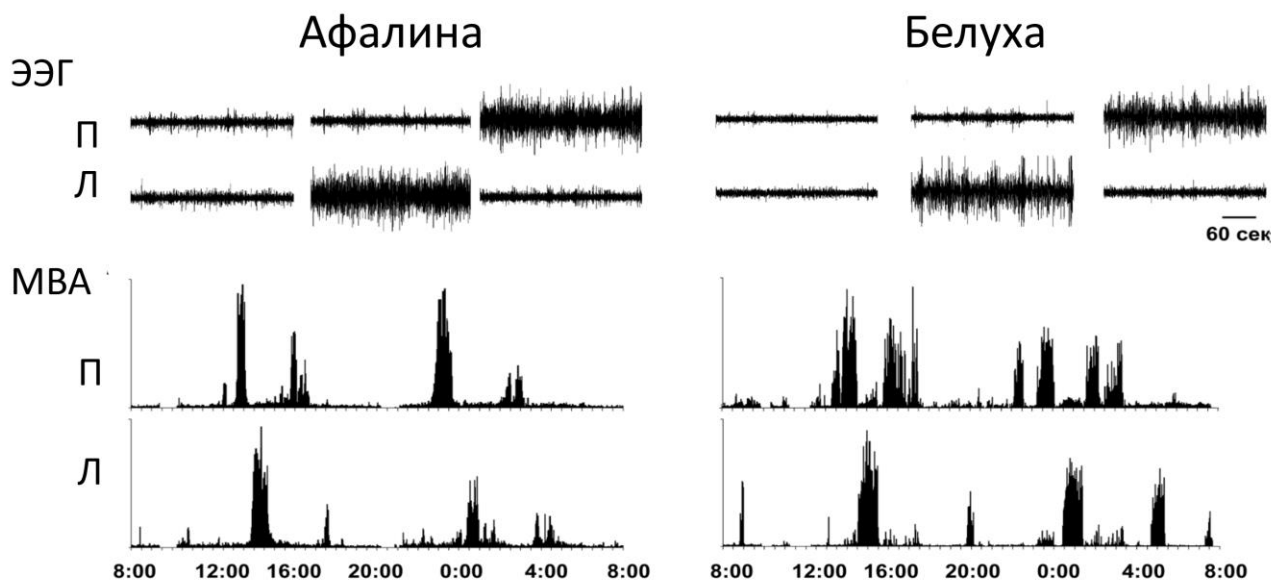


Рисунок 4.1. Однополушарный медленноволновый сон у афалины и белухи. Верхний ряд – ЭЭГ правого (П) и левого (Л) полушарий. Нижний ряд. МВА – медленноволновая активность (мощность ЭЭГ, 1.2-4.0 Гц) в процентах от максимального значения за сутки (Лямин и Мухаметов, 2013; Lyamin and Siegel, 2019).

Таким образом, у белухи основной формой сна был ОМС, ВА БМС отсутствовал, а очевидных признаков РЕМ сна зарегистрировано не было. ОМС сочетался со сниженной двигательной активностью, но периодов неподвижности фактически не было.

4.2 Общая характеристика сна дельфинов афалин

Сон был исследован у 4 дельфинов афалин. Дельфин 1 содержался в таких же условиях, что и белуха. Его поведение было таким же, как у белухи. На МС и бодрствование приходилось в среднем по 50% времени (Таблица 2). Сон был представлен МС, признаков РЕМ сна не было. Почти 80% МС приходилось на эпизоды ОМС, 9% – на АМС и оставшиеся 12% МС – на НА БМС (Рисунок 4.1). Ни одной эпохи ВА БМС выделено не было. По итогам двух дней продолжительность МС в левом полушарии была в 1.5 раза больше, чем в правом (36% и 24% времени суток, соответственно). В первый день различия в количестве МС в двух полушариях были двукратными, но во второй день не превышали 10% (Lyamin et al., 2004).

Ещё у 3-х афалин регистрацию ЭЭГ проводили даталоггерами (дельфины 2-4). Животные содержались в просторном бассейне и могли свободно перемещаться по всей акватории. Мы установили, что на МС у них приходилось 22-34% от времени регистрации, т.е. меньше, чем у дельфина 1. МС был представлен ОМС (>90% всего МС). Периоды сна в двух полушариях чередовались (Рисунок 4.2). Средняя длительность эпизода ОМС у дельфинов 2 и 3 была

примерно 50 мин, а максимальная – 99 и 78 мин, соответственно (Таблица 2; Lyamin et al., 2005b; Lyamin et al., 2008a).

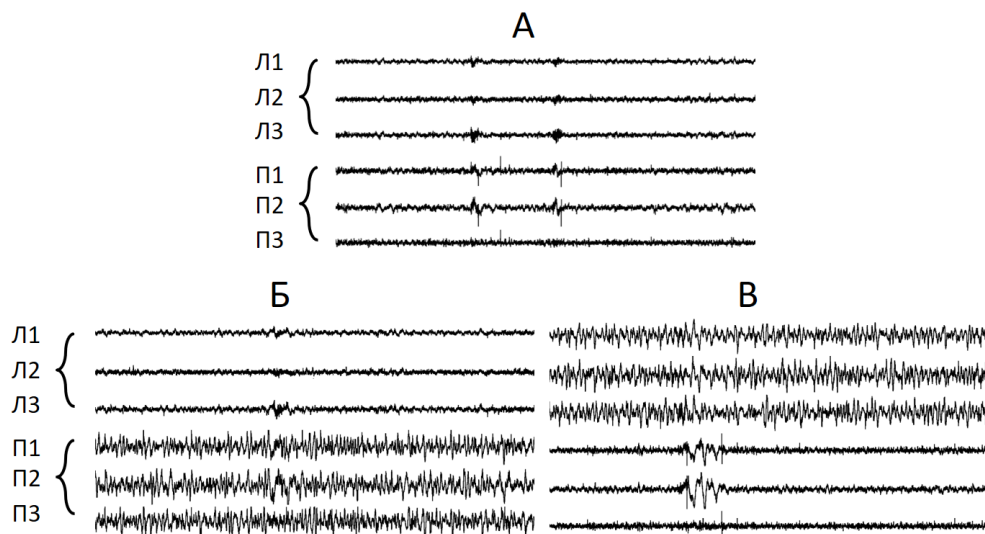


Рисунок 4.2. Полиграммы бодрствования сна у афалины. Регистрации ЭЭГ от 3-х пар симметричных биполярных отведений левого (Л1-Л3) и правого (П1-П3) полушарий даталоггером. А. Бодрствование. Б. ОМС в правом полушарии. В. ОМС в левом полушарии. Длительность эпизодов 1 минута (по результатам исследований Lyamin et al., 2005b, 2008a).

У всех 3 афалин ОМС регистрировался как во время плавания, так и зависания у поверхности воды (Рисунок 4.3).

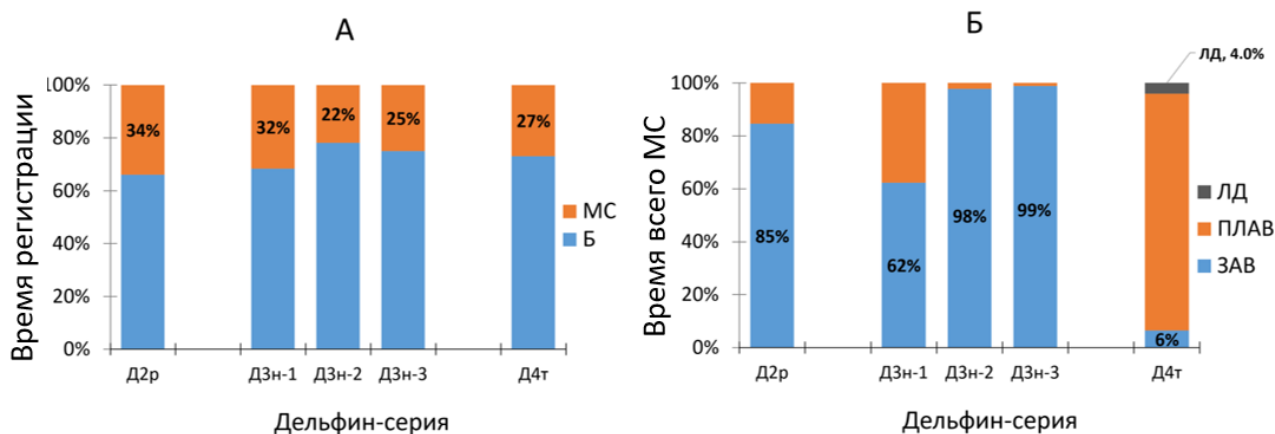


Рисунок 4.3. МС у свободно передвигающихся афалин во время разных форм поведения. А. Общее время сна и бодрствования у афалин 2-4 (Д2р, Д3н, Д4т, соответственно). Регистрация даталоггерами. Время регистрации: 32 часа у дельфина 2; 65, 64 и 70 часов в 3 сериях у дельфина 3; и 12 часов у дельфина 4. Б – распределение МС по разным формам поведения: ЗАВ – зависание у поверхности, ПЛАВ – плавание и ЛД – лежит на дне (Lyamin et al., 2005b).

Соотношение времени МС во время зависания и плавания у животных было разным. У дельфина 2 и 3 в первые 3 дня на зависание приходилось 85 и 62% всего МС, а остальной МС был зарегистрирован во время плавания. У дельфина 3 в 4-9-е дни после вживления электродов практически весь МС (до 99%) приходился на зависание. Полной неподвижности длительностью

более нескольких секунд во время зависания не было, а контрастность ОМС во время плавания и зависания была сопоставимой. Дельфин 4 спал в основном в движении (90% всего МС), плавая по кругу по часовой стрелке. Проплывы под водой на задержках дыхания в 2-3 минуты чередовались с несколькими выдохами-вдохами с интервалами 20-30 секунд. Ещё 6% МС у этого животного пришлись на зависание у поверхности воды и 4% – на покой на дне бассейна (Lyamin et al., 2005b).

Эпизоды ОМС на дне бассейна у афалин были зарегистрированы впервые (Рисунок 4.4). Три эпизода ОМС в одном и том же полушарии следовали один за другим после серии из 5 погружений в бодрствование. Длительность эпизодов ОМС на дне была 120, 150 и 210 сек, хотя продолжительность погружений была одинаковой: 200-210 сек. Каждый эпизод прерывался пробуждением перед всплытием. После нескольких вдохов дельфин погружался. Время развития медленных волн ЭЭГ в спящем полушарии сокращалось, а скорость нарастания их амплитуды увеличивалась от эпизода к эпизоду (Lyamin et al., 2005b, Lyamin et al., 2008a).

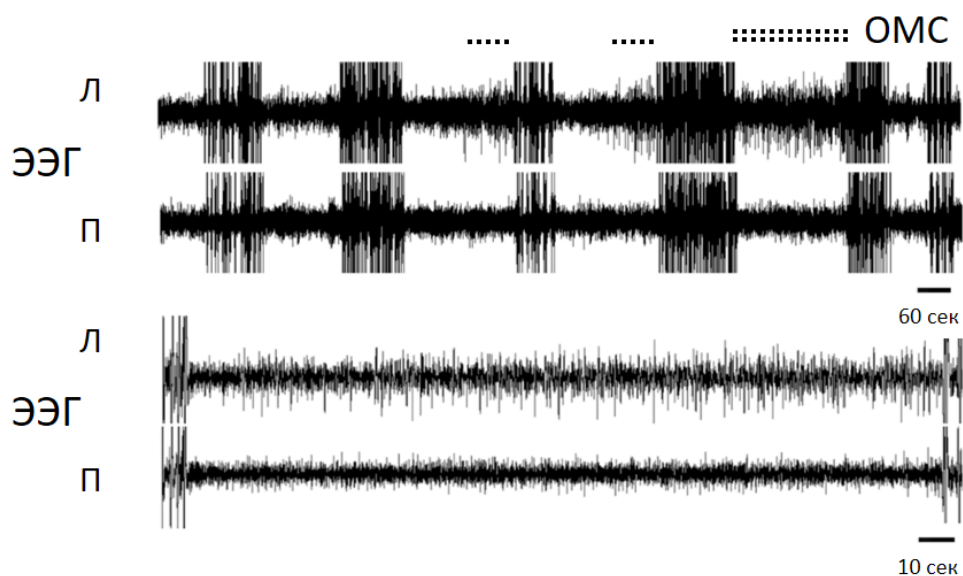


Рисунок 4.4. Три эпизода однополушарного сна (ОМС) у афалины на дне бассейна. ЭЭГ левого (Л) и правого (П) полушарий. Нижний фрагмент – последний из 3 эпизодов ОМС, отмеченный двойной пунктирной линией на верхней полиграмме (Lyamin and Siegel, 2019).

Таким образом, композиция ОМС у афалин не отличалась от композиции ОМС у белухи и не зависела от экспериментальных условий. Длительность эпизодов ОМС у афалины и белухи была сопоставимой. ОМС у афалин может сочетаться с плаванием, зависанием у поверхности воды и покоем на дне бассейна.

4.3 Мощность ЭЭГ во время сна у белухи и афалины

В нашей работе был впервые проведён анализ мощности медленноволновой ЭЭГ (1-4 Гц), или МВА (показатель глубины МС) у китообразных. Основные результаты изложены в этой главе.

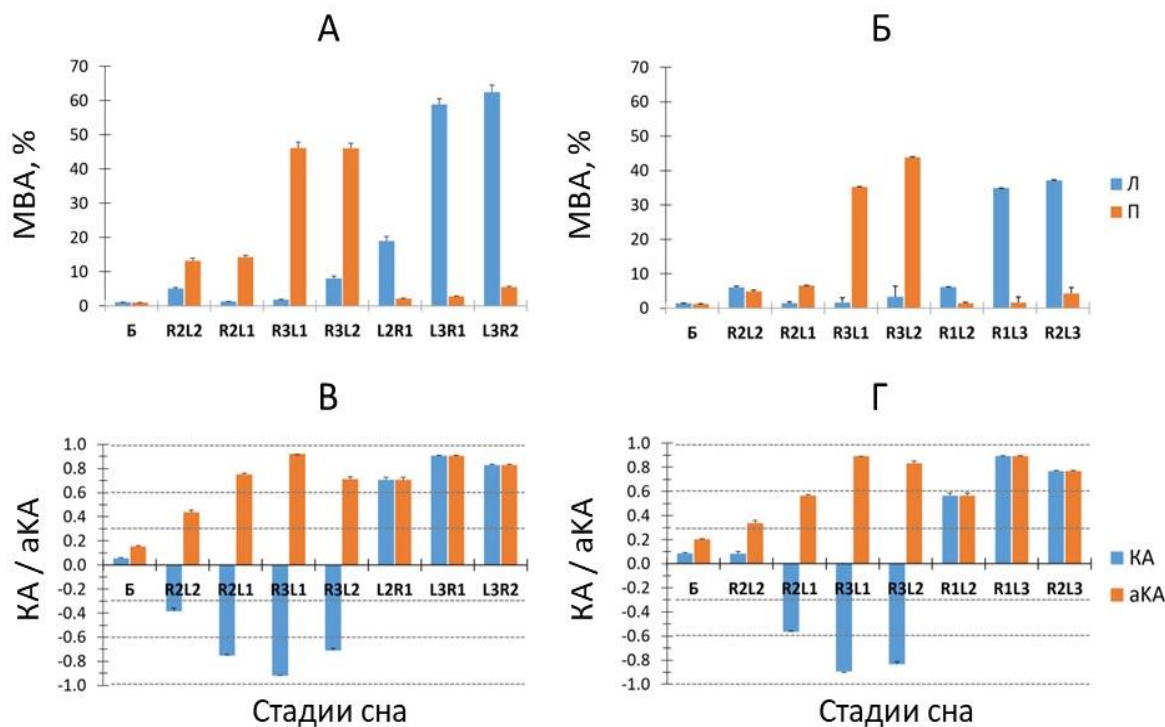


Рисунок 4.5. Медленноволновая активность у белухи и афалины. А и Б. МВА у белухи и афалины в процентах от среднего значения в СБ (обозначено как Б). В и Г. Коэффициент асимметрии (КА). L и R – левое и правое полушарие. Стадии ЭЭГ – 1, 2 и 3. Данные – среднее \pm ошибка измерений. Число эпох СБ у белухи – 1216, у дельфина – 334; эпох МС – у белухи от 85 до 402, у дельфина – от 44 до 305 (по результатам анализа в этой главе).

У белухи в НА ОМС МВА в спящем полушарии была в среднем в 14 и 19 раз больше, чем в СБ (в правом и левом полушариях, соответственно; Рисунок 4.5, А; R2L1 и L2R1). В ВА ОМС значения МВА были в среднем в 48 и 59 раз больше, чем в СБ (R3L1 и L3R1). В бодрствующем полушарии с развитием ОМС МВА также увеличивалась: в НА ОМС в среднем в 1.3 и 1.8, а в ВА ОМС – в 2.1 и 2.7 раз по сравнению с МВА в СБ. В результате соотношение МВА в спящем и бодрствующем полушариях составило в НА ОМС в среднем в 9 и 11 раз, а в ВА ОМС – 22 и 26 раз (в правом и левом полушариях).

У дельфина относительная МВА в МС в спящем полушарии была несколько меньше, чем у белухи: в НА ОМС в среднем в 6 раз и в ВА ОМС – в 35 раз больше, чем в СБ (Рисунок 4.5, Б; R2L1 и L2R1, R3L1 и L3R1, соответственно). Прирост МВА в бодрствующем полушарии у афалины был минимальным и одинаковым в НА и ВА ОМС: в среднем в 1.5-1.7 раз. Соотношение МВА в двух полушариях составило в НА ОМС в среднем 5, а в ВА ОМС – 21 раз

(одинаково в ОМС в правом и левом полушариях). Максимальные относительные значения МВА в ОМС были у белухи 146, а у дельфина – 100 единиц. Таким образом, у белухи и афалины мощность МВА в спящем полушарии увеличивалась в НА ОМС в среднем в 6-19 раз, а в ВА ОМС – в 35-60 раз по сравнению с СБ. Параллельный прирост МВА в бодрствующем полушарии не превышал 2.7 раз.

При переходе от ВА ОМС к АМС, средняя МВА в более глубоко спящем полушарии заметно увеличивалась только у дельфина и только в правом полушарии – от 35 до 44 раз (на 25%). У белухи в обоих полушариях, а у афалины в левом полушарии прирост МВА в более глубоко спящем полушарии не превышал 6% (Рисунок 4.5, А и В; R3L1 и R3L2). Параллельный прирост МВА в бодрствующем полушарии составил в среднем в 3 раза у белухи (для правого и левого полушария), и в 2 раза у дельфина. Даже в случае прироста в 4.4 раза (белуха, АМС в правом полушарии), МВА в более глубоко спящем полушарии была в 7 раз больше, чем в менее глубоко спящем. Следовательно, переход от ВА ОМС к АМС сопровождался закономерным ростом МВА только в менее глубоко спящем (бодрствующем) полушарии.

У белухи средние значения МВА в полушариях в эпохах БМС отличались в 2.5 раза (в правом полушарии больше, чем в левом). Другими словами, БМС у белухи по параметрам МВА мало отличался от НА АМС в правом полушарии. У дельфина прирост МВА в БМС в обоих полушариях был сбалансированный (в 5 раз в левом и 6 раз в правом полушариях по сравнению с МВА в СБ; Рисунок 4.5, А и Б; R2L2). МВА в обоих полушариях была сопоставима с МВА в НА ОМС в том же полушарии. БМС у белухи представлял собой НА ОМС, а у дельфина – НА БМС.

Контрастность асимметрии можно охарактеризовать одним показателем – КА (см. Главу 3.3.2). По абсолютному значению КА варьирует от 0 до 1, а знак показывает направление латерализации (+ и – означает больше в левом и правом полушариях, соответственно). Как показано на Рисунок 4.5, В и Г), у афалины средний абсолютный показатель КА в СБ и БМС были близкими – меньше 0.1, в НА ОМС – 0.57, в ВА ОМС – 0.90 (для левого и правого ОМС практически одинаковые). Переход от ВА ОМС к АМС сопровождался снижением КА примерно на 0.1 (от 0.89 до 0.77 и от 0.90 до 0.83 – для МС в левом и правом полушариях, соответственно). У белухи в БМС показатель КА был в среднем -0.38, что означает большее среднее значение МВА в правом полушарии. Это согласуется с выводами по результатам визуальной обработки (см. Главу 4.2). В НА ОМС значения КА в правом и левом ОМС были -0.75 и +0.71, в ВА ОМС – по абсолютному значению больше 0.9: -0.92 и +0.91, соответственно. Другими словами, контрастность МВА у белухи в НА ОМС была больше, чем у дельфина, что согласуется с

соотношением средних значений МВА в двух полушариях. В то же время, и это значительно важнее, что у обоих животных контрастность асимметрии в ВА была выше, чем в НА ОМС. При переходе от ВА ОМС в правом полушарии к АМС показатель КА уменьшился примерно на 0.2, а для МС в левом полушарии, как у дельфина – на 0.1. Таким образом, по показателю КА у обоих животных контрастность асимметрии МВА в ВА ОМС была выше, чем в НА ОМС, а контрастность в НА БМС была ниже, чем в НА ОМС. Обобщение полученных данных дано в разделе 4.7.2.

4.4 Состояние глаз и однополушарный сон у белухи и афалины

В исследованиях на белухе и на афалине впервые была установлена связь между состоянием двух глаз и ЭЭГ в двух полушариях: глаз, противоположный спящему полушарию был чаще закрыт или прикрыт, а глаз, противоположный бодрствующему полушарию – чаще открыт (Рисунок 4.6).

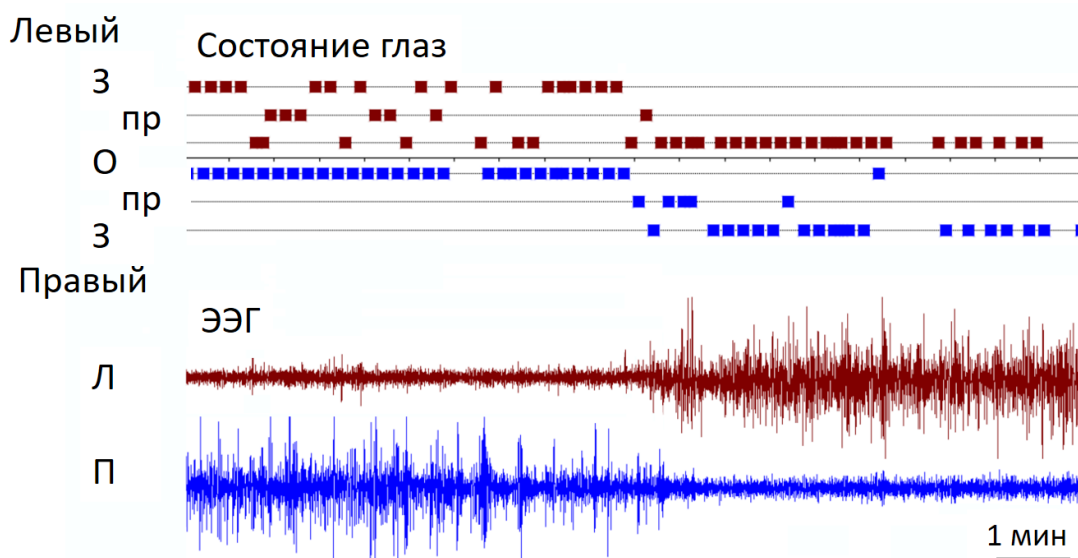


Рисунок 4.6. Соотношение между ЭЭГ в двух больших полушариях коры мозга и состоянием глаз у белухи. Состояние левого и правого глаза: О – открыт, З – закрыт и пр – промежуточное. ЭЭГ: Л – левое и П – правое полушарие (Lyamin et al., 2004, 2008a; Lyamin and Siegel, 2019).

По результатам 2-х дней наблюдений, левый глаз у белухи был закрыт или прикрыт в сумме 86% времени МС в правом полушарии (закрыт 40% и прикрыт 46% времени), а правый глаз – 83% времени МС в левом полушарии (закрыт 52% и прикрыт 31%) (Рисунок 4.7). У афалины левый глаз был закрыт или прикрыт 92% времени МС в правом полушарии (закрыт 55% и прикрыт 37%), а правый в сумме – 95% (60% и 35%, соответственно) МС в левом полушарии. В то же время, у обоих животных глаз, контралатеральный бодрствующему полушарию, был открыт или прикрыт практически все время (95-98% времени бодрствования). Различия между

состояниями двух глаз в ОМС у белухи и афалины были значимы (критерий χ^2 , $p < 0.001$, $df=2$; Lyamin et al., 2002a; 2004).

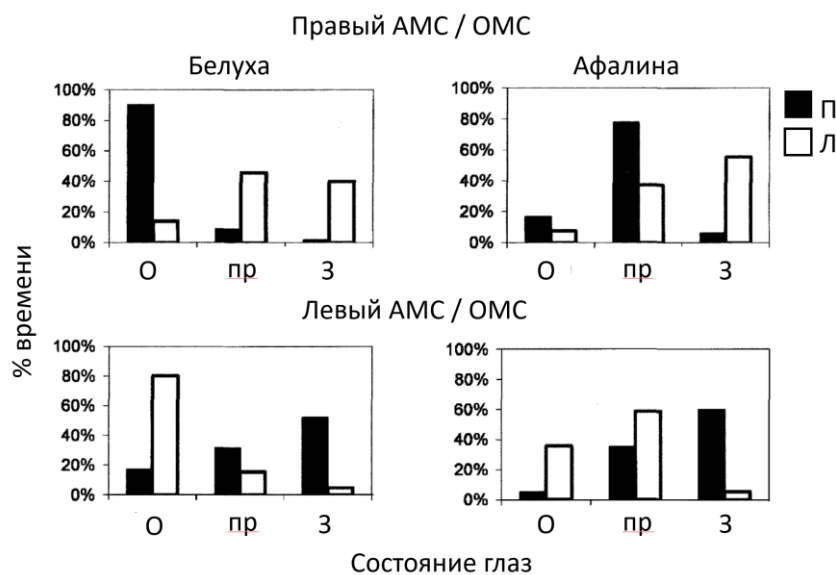


Рисунок 4.7. Количественная связь между асимметричным и однополушарным сном и состоянием глаз у белухи и афалины. Состояние правого (П) и левого (Л) глаза: О – открыт, З – закрыт и пр – промежуточное. Ордината – процент 30-сек эпох данного состояния глаза от общего числа эпох (два дня регистрации) (Lyamin et al., 2004).

Несмотря на очевидную связь между состоянием глаз и ЭЭГ в обоих полушариях, быстрые изменения у белух и афалин не всегда были синхронизированы с ЭЭГ. Например, белуха могла открыть глаз, контралатеральный спящему в ОМС полушарию, на 10-40 секунд, но это сочеталось с незначительным параллельным снижением амплитуды волн ЭЭГ (Рисунок 4.8, А) или же происходило с задержкой до 1-1.5 мин (пробуждение на Рисунке 4.8, Б). Такие же случаи регистрировались и у афалины (Lyamin et al., 2004; 2008a).

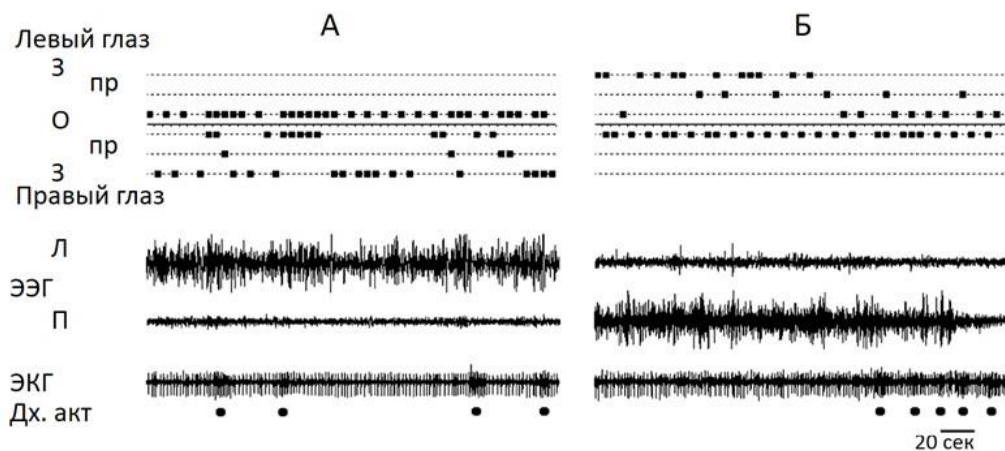


Рисунок 4.8. Соотношение между состоянием глаз и ЭЭГ во время однополушарного сна у белухи в коротких интервалах времени. А и В. Эпизоды ОМС в левом (L) и правом (R) полушариях и состояние

двух глаз (Л – левый; П – правый). Состояние глаза: О – открыт, С – закрыт, пр – промежуточное. Черные кружки под ЭКГ – вдохи (Lyamin et al., 2008a).

Было также установлено, что у белухи и дельфина открытое состояние обоих глаз было признаком СБ с вероятностью примерно 80% (Рисунок 4.9). Асимметричное состояние глаз с вероятностью 91% у белухи и 80% у дельфина было признаком МС. Более того, 74% и 80% этих эпох (у дельфина и у белухи) составляли именно ОМС и АМС. Одновременно закрытое состояние глаз в АМС или ОМС у исследованных животных было исключительно редким событием (<2% времени у белухи и 1.6% у дельфина; Lyamin et al., 2004; 2008a).

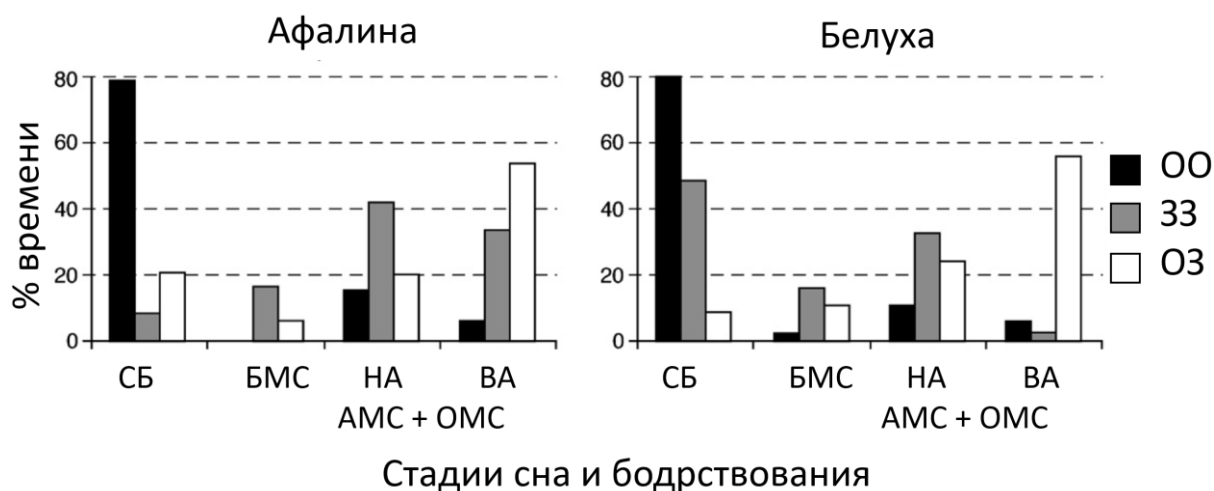


Рисунок 4.9. Соотношение между стадией сна и бодрствования и состоянием глаз. Ордината — процент 30-сек эпох с данным состоянием глаз за 2 дня регистрации. Абсцисса – СБ и МС (БМС, НА и ВА АМС и ОМС). Состояние глаз: 00 — оба глаза открыты, 33 — оба глаза закрыты и 03 — один глаз открыт, а другой глаз закрыт (Lyamin et al., 2008a).

4.5 Особенности дыхания белухи во время сна

Характер (паттерн) дыхания у белухи можно назвать прерывистым: периоды частого и регулярного дыхания, во время которых белуха дышала с интервалом 15-20 сек (до 18 вдохов подряд), чередовались с ДП длительностью более 60 сек (Рисунок 4.10). В это время белуха оставалась у поверхности или погружалась и даже опускалась на дно. Такой паттерн дыхания был характерен для АБ, СБ и МС. В некоторых случаях заметного снижения амплитуды ЭЭГ (МВА) в ОМС в связи с дыхательным циклом не было (непрерывный МС). Белуха обычно зависала у поверхности воды, движения плавников были минимальными. В других случаях каждый эпизод регулярного дыхания сопровождался уменьшением амплитуды ЭЭГ и сон разбивался на фрагменты (прерывистый МС). В случае АМС снижение амплитуды МВА во время регулярного дыхания могло происходить в одном (менее глубоко спящем) или обоих полушариях. В такие периоды во время продолжительных ДП белуха погружалась под воду (Lyamin et al., 2002a, 2007b, 2008a; Шпак, 2008).

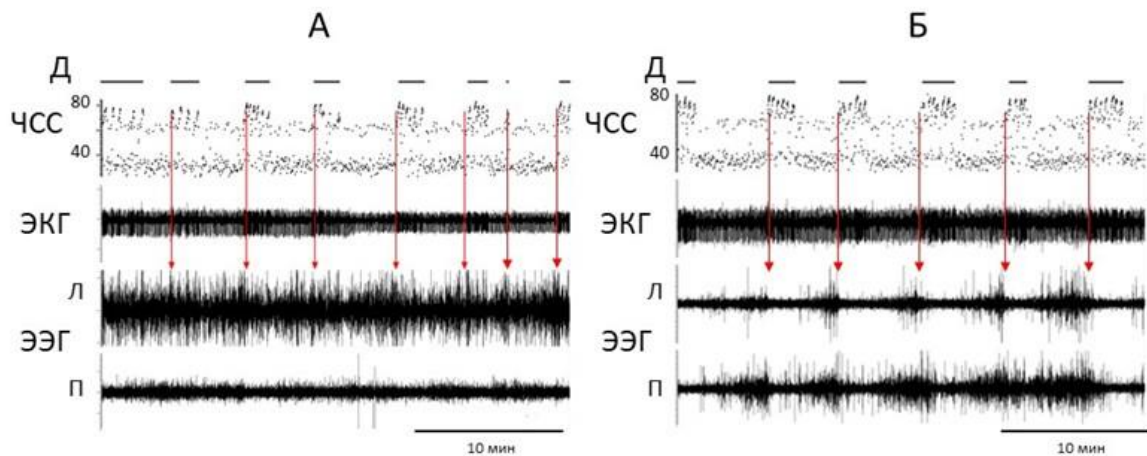


Рисунок 4.10. Дыхание белухи во время сна. А. Эпизод непрерывного ОМС. Б. Эпизод МС, который прерывается во время периодов регулярного дыхания. Д – периоды регулярного дыхания, пробелы – задержки дыхания. ЧСС – мгновенная частота сердечных сокращений. ЭЭГ левого (Л) и правого (П) полушарий (По результатам исследований Lyamin et al., 2002a, 2007b, 2008a).

Мы установили (результаты дополнительного анализа в этой главе, а также в Шпак, 2008), что при переходе от АБ к СБ и далее к МС число продолжительных ДП у белухи увеличивалось. Так, в АБ почти 70% всех ДП >1 мин были в интервалах от 1 до 2 мин. При переходе к СБ и МС процент таких ДП сократился вдвое (до 42 и 30 %, соответственно), а процент более длинных (3-7 мин) увеличился (12% в АБ, 37% – в СБ и 44% – в МС; Рисунок 4.11, А). Параллельно увеличилась средняя длительность ДП >1 мин (Рисунок 4.11, Б; ANOVA на рангах, $N = 31.797$, $P = <0.001$). Частота дыхания в период регулярного дыхания и число вдохов в АБ, СБ и МС не отличались (Рисунок 4.11, В и Г). Таким образом, дыхание белухи в ОМС было более замедленное, чем в бодрствовании. Параметры дыхания в периоды регулярного дыхания не отличались. У белухи МС может прерываться во время всплывтий для дыхания.

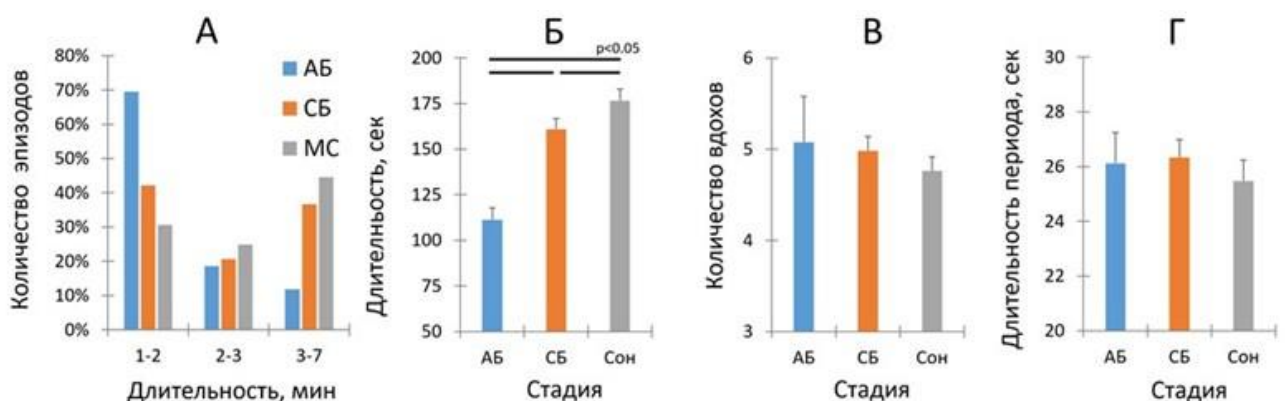


Рисунок 4.11. Параметры дыхания у белухи во время сна и бодрствования. А. Процент дыхательных пауз (ДП) разной длительности. Б. Длительность ДП > 1 мин в разных стадиях. В и Г. Число вдохов и длительность периода регулярного дыхания в разных стадиях. Данные – среднее \pm ошибка измерений. Объем выборки для задержек дыхания: АБ – 59, СБ - 218 и МС – 157. Для периодов регулярного дыхания: 38, 174 и 127, соответственно. $p < 0.05$ значимость попарных различий (после ANOVA на рангах; рисунок по результатам анализа в этой главе).

ЧСС у белухи изменялась во время дыхательного цикла (Рисунок 4.10). В период регулярного дыхания мгновенная ЧСС была от 60 до 80 ударов / минуту. Одновременно с задержкой дыхания и погружением мгновенная ЧСС урежалась до 15-20 ударов в минуту и учащалась уже за несколько секунд до всплытия. Профиль ЧСС во время погружения в СБ и МС визуально был одинаковым (Lyamin et al., 2007b).

4.6 Мышечные вздрагивания во время сна и бодрствования у афалин

Главная задача этой части работы состояла в том, чтобы установить, в какой степени мышечные вздрагивания у афалин могут быть связаны со стадиями сна и бодрствования. Исследования проводили на 2-х дельфинах. ЭЭГ регистрировали портативными даталоггерами. Предварительные результаты анализа были опубликованы (Lyamin et al., 2005b; 2008a). Результаты дополнительного анализа соотношения между мышечными вздрагиваниями и стадиями сна и бодрствования представлены в этой главе (Рисунки 4.12 и 4.13).

Мы установили, что общее число вздрагиваний у дельфинов отличалось в 2 раза: у дельфина 2 было зарегистрировано 47 вздрагиваний головы или туловища за 2 дня и у дельфина 3 – 59 вздрагиваний за 8 дней, т.е. 24 и 7.5 в день, соответственно. Большинство вздрагиваний были одиночные: 85% у дельфина 1 и 60% у дельфина 2. Остальные были серийные: всего 7 и 24 серий, соответственно. В среднем примерно 3 серии в день у каждого животного. Серия состояла из 2 - 4 вздрагиваний, длительность серии была 2-5 сек.

У дельфина 2 проанализировали распределение вздрагиваний по стадиям. 32% всех вздрагиваний были зарегистрированы в бодрствовании (не менее чем за 30 минут до ОМС или после него) и 47% – в ОМС. Почти все вздрагивания были одиночные (20 из 22). Наконец, 10 вздрагиваний (21%) пришлось на первые 30 минут после окончания ОМС).

Дополнительный анализ показал, что наибольшее число всех вздрагиваний у дельфина 2 в ОМС и после него были зарегистрированы в последние 20 мин ОМС и первые 10 мин после эпизода ОМС (Рисунок 4.12, А; “все”). На этот интервал времени пришлось почти 70% всех вздрагиваний (21 из 32). Если предположить, что каждое вздрагивание – независимое событие, то вероятность регистрации вздрагиваний в любом из этих 3 интервалов превышала вероятность случайного попадания в этот интервал (одиннадцать 10-мин интервалов, вероятность случайного события $0.5/11=0.045$; для 4 или более вздрагиваний на интервал, 13%, $p=0.042<0.05$; биномиальный критерий).

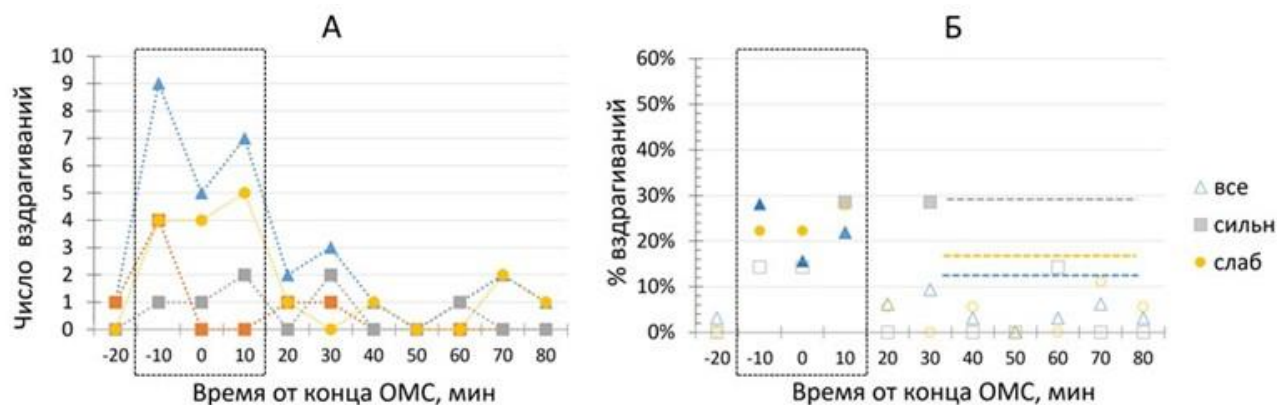


Рисунок 4.12. Время вздрагиваний относительно окончания эпизода ОМС у афалины. А, Б – количество и процент разных вздрагиваний в 10-мин интервалах относительно окончания эпизода ОМС у афалины 2. Абсцисса – левая граница 10-мин интервала. Закрашенные маркеры на диаграмме Б – случаи, в которых процент вздрагиваний превышал порог случайного вздрагивания в 10-мин интервале (пунктирная линия; Биноминальный критерий, $p < 0.05$; рисунок по результатам анализа в этой главе).

Распределение слабых одиночных вздрагиваний было примерно такое же, как общее число вздрагиваний: большинство приходилось на последние 20 мин ОМС и первые 10 мин после ОМС (72% всех слабых вздрагиваний). Процент вздрагиваний в этих интервалах был больше, чем в случае случайного попадания ($22-28\% > 17\%$, вероятность случайного события, $p < 0.038$; Рисунок 4.12, Б; “слаб”). В то же время сильные одиночные вздрагивания были с равной вероятностью представлены в 10 мин интервалах ОМС и после него (Рисунок 4.12, Б; вероятность случайного события $< 29\%$; “сильн”).

Серийных вздрагиваний (которые имели больше сходства со вздрагиваниями в РЕМ сне у наземных млекопитающих) было зарегистрировано 7 у афалины 2 и 23 у афалины 3 (всего 1 и 3 в день, соответственно). У дельфина 2 серийные вздрагивания были зарегистрированы в ОМС или в первые 30 секунд после него. У дельфина 3 таких вздрагиваний было 60%, а остальные 40% были зарегистрированы в СБ (как минимум за 30 мин до или 30 мин после ОМС).

На заключительном этапе анализа мы сопоставили у обоих дельфинов процент серийных вздрагиваний в 10 мин интервалах относительно конца эпизода ОМС (Рисунок 4.13). Границы периода (-30 и + 40 мин, всего 7 интервалов) были заданы попаданием хотя бы одной серии в крайние 10-мин интервалы. У обоих афалин вероятность попадания вздрагиваний в первые 10 мин после окончания ОМС была больше вероятности случайного события ($p < 0.001$; 57% для дельфина 2 и 43% для дельфина 3). Кроме того, у дельфина 3 попадание серий в интервал от 21 до 30 мин после ОМС также не было случайным (29%, $p = 0.02$). У дельфина 2 латентный период 5 серий, которые произошли после ОМС составлял 0-352 сек, в среднем 91 сек.

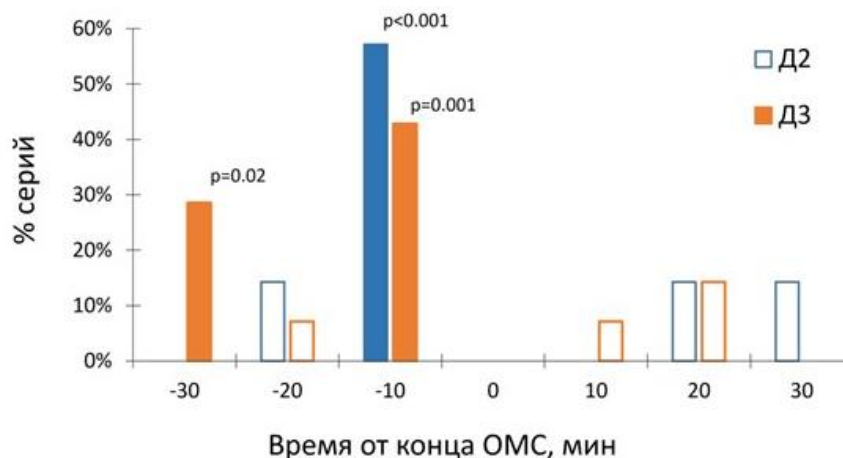


Рисунок 4.13. Время серийных вздрагиваний относительно конца эпизода ОМС у двух афалин (Д2 и Д3). Ордината – процент от общего числа серий для 10-мин интервалов, за 40 мин до и 30 мин после окончания эпизода ОМС. Абсцисса – левая граница 10-мин интервала. Закрашенные столбики – процент вздрагиваний, который значительно превышает вероятность случайного попадания вздрагиваний в интервал (Биноминальный критерий, $p < 0.05$; рисунок по результатам анализа в этой главе).

Таким образом, у обоих дельфинов серийные вздрагивания чаще регистрировались в первые 10 мин после окончания ОМС, т.е. в то время (после МС), когда у млекопитающих регистрируется РЕМ сон. Серийные вздрагивания в ОМС можно считать случайным событием.

4.7 Обсуждение результатов

4.7.1 Однополушарный медленноволновый сон – особенность исследованных зубатых китов

Белуха стала 5-м видом зубатых китов, у которых сон был исследован электрофизиологическим методом (Luamin et al., 2002a, 2004). Основной формой сна у белухи был ОМС. На него приходилось в среднем почти 70% времени сна. Остальной МС характеризовался выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ, включая АМС (15%) и значительную часть НА БМС (17%). Композиция МС и контрастность ОМС у белухи была сопоставима с данными для афалины независимо от экспериментальных условий, а также с параметрами ОМС у азовки и амазонского речного дельфина (ОМС: 67-88%; АМС: 4-15%; НА БМС: 7-22%; Таблица 2). Судя по описанию, МС у гринды и афалин, которые были исследованы другими группами, также сопровождался выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ (Serafetinides et al., 1972; Ridgway et al., 2002). ВА БМС, характерный для наземных млекопитающих и человека, никогда не регистрировался ни у белухи, ни у представителей других исследованных китообразных более нескольких десятков секунд. Даже в этом случае амплитудные различия медленных волн ЭЭГ между полушариями были очевидными как визуально, так и по мощности ЭЭГ (МВА). Периоды ОМС чередовались в двух полушариях, а их средняя длительность была 40-55 мин (Таблица 2). Полученные нами данные на белухе и афалине также согласуются с точкой зрения о равных потребностях двух полушарий мозга в МС

(или отсутствии латерализации МВА) у исследованных видов китообразных, хотя в отдельные дни продолжительность и амплитуда медленных волны ЭЭГ в одном из полушарий могла быть значительно больше, чем в другом (Мухаметов и др., 1997). Таким образом, чередующийся в полушариях ОМС – это основная форма сна у представителей всех 5-и исследованных зубатых китов и сходства в параметрах МС у исследованных видов больше, чем различий между ними.

Все 5 видов китообразных, сон которых был исследован, относятся к разным семействам зубатых китов. Они отличаются по размерам, поведению, продолжительности и глубине погружений, а также по ареалам обитания. У афалин и, скорее всего, у белух ОМС – основная форма сна вне зависимости от поведения (плавание, зависание у поверхности воды и, возможно, залегание на дне) и уровня двигательной активности (от передвижения до неподвижности; см. ниже). Предположение о ВА БМС у кашалотов во время неподвижного зависания в океане (Miller et al., 2008) противоречит экспериментальным данным. Мы предполагаем, что ОМС характерен и для других зубатых китов, а БМС у них НА и на него приходится незначительная часть времени всего сна. В эволюции основные признаки ОМС должны были сформироваться у общего для всей группы предка (Lyamin et al., 2008a; Лямин и Мухаметов, 2013; Lyamin and Siegel, 2019).

4.7.2 Мощность и контрастность межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС у белухи и афалины

В нашей работе впервые дана характеристика МС дельфина и белухи по интенсивности МВА – показателю глубины этой стадии сна (Borbely 1994; Huber et al., 2000; Schwierin et al., 1999; Vyazovskiy et al., 2000, 2002, 2004). Он давно используется при исследованиях сна человека и лабораторных животных, но никогда не применялся у дельфинов. Используя его, нам удалось получить новую информацию о природе ОМС:

1). НА и ВА ОМС у дельфина и белухи отличаются по глубине МВА фактически только в спящем полушарии (в 5-20 и 35-60 раз по сравнению с СБ). Учитывая, что у белухи и дельфина прирост МВА в менее глубоко спящем полушарии (называется “бодрствующим”) не превышает 2 раза, эти стадии действительно правомерно называть “однополушарным сном” (ОМС). Такой сон кардинально отличается от МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ у других животных и у человека, а также у птиц (обсуждается в других разделах).

2). У белухи и у дельфина МВА в спящем полушарии достигала в ВА ОМС максимума, а переход к АМС сопровождался ростом МВА только в бодрствующем (менее глубоко спящем) полушарии. Другими словами, АМС – это более глубокая стадия по степени генерализации сна в мозге, но не в “спящем” полушарии.

3). БМС у китообразных – это НА МС, который также сопровождается выраженной межполушарной асимметрией. ВА БМС – аналог “дельта-сна” человека, который характеризуется сопоставимой мощностью (интенсивностью МС) ЭЭГ в симметричных отделах коры мозга, в обычных условиях у китообразных никогда не регистрировался.

4). ОМС это процесс первоочередного развития сна в одном полушарии и запаздывания в развитии МВА в другом полушарии. ВА ОМС – это стабильное и самодостаточное состояние, которое может довольно долго длиться без развития АМС. В этом состоит важное отличие ОМС китообразных от МС с выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ у других морских млекопитающих и у некоторых птиц (подробно в других разделах).

5) В нашем исследовании был опробован КА для сравнения выраженности асимметрии у разных видов, однополушарно спящих китообразных с билатерально спящими наземными млекопитающими, а также полуводными млекопитающими и птицами (см. другие разделы работы, а также Lyamin et al., 2008b; Rattenborg et al., 2016).

4.7.3 Однополушарный сон, движение и позы

Характерная поза сна, состояние поведенческого покоя (отсутствие движений, неподвижность), более высокие пороги пробуждения, а также способность быстро переходить в состояние бодрствования – ключевые признаки сна наземных млекопитающих (Campbell and Tobler 1984; Tobler, 1985; Siegel 2005; Ковальзон, 2024). При этом у всех ранее исследованных китообразных (афалина, азовка, амазонский речной дельфин) ОМС регистрировался во время плавания, а азовки и речные дельфины плавали без остановки (Мухаметов и Полякова, 1981; Mukhametov, 1987). В наших исследованиях МС сочетался с плаванием у всех афалин, которые могли свободно перемещаться по бассейну, но доля такого сна отличалась (от 2 до 90% всего МС). При отсутствии признаков активности надёжно разграничить эпизоды ОМС и СБ у афалин по скорости плавания действительно невозможно, как и у азовок и амазонских иний (Мухаметов и др., 1997; Oleksenko and Lyamin, 1996). У белух ОМС также сочетался с движением, хотя характер двигательной активности был другим (перемещение в вертикальной плоскости). Другой тип поведения у афалин, а также у белухи, который сочетается с ОМС – это зависание у поверхности воды. Полной неподвижности во время зависания у афалин и у белухи фактически не бывает. В первую очередь речь идёт о движении грудных плавников и движениях хвостового стебля. В то же время контрастность межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС у белухи, МВА в спящем и бодрствующем полушариях, а также непрерывность МС зависели от двигательной активности. Таким образом, возможность сочетать ОМС с монотонными стереотипными движениями – важнейшая особенность сна у всех исследованных китообразных, но характер

соотношения между параметрами МС и уровнем двигательной активности у них требует дополнительных исследований.

В нашем исследовании удалось впервые зарегистрировать у афалины ОМС во время покоя и полной неподвижности на дне бассейна. Хотя такого сна было мало, сам факт его регистрации очень важен. Эпизоды покоя на дне бассейнов у афалин регистрировали и в других аквариумах (McCormick, 1969; Sekiguchi et al., 2003). Такое же поведение мы регистрировали у 2 видов зубатых китов (у косатки и, что важно, белухи), а также у серого кита (см. следующую главу). Таким образом, ОМС может регистрироваться у дельфинов афалин как на фоне движения, так и на фоне полной неподвижности на дне бассейна во время задержек дыхания. Возможность развития у афалин ОМС во время неподвижности даёт основание полагать, что 1) так могут спать и другие виды китообразных, а 2) сочетание сна и движения – не единственная функция ОМС.

4.7.4 Однополушарный сон и состояние глаз

Уже первые электрофизиологические исследования подтвердили предположение (Lilly, 1964), что афалины могут спать, закрывая только один глаз. В то же время корреляции между состоянием глаза и паттерном ЭЭГ в полушариях достаточно долго не удавалось установить (Супин и др., 1978; Мухаметов и др., 1997). В наших исследованиях была установлена связь между состоянием глаз у белухи и афалины и параметрами ЭЭГ в двух полушариях в ОМС: глаз, контралатеральный спящему полушарию, был большую часть времени закрыт или прикрыт, а глаз, контралатеральный бодрствующему – чаще открыт. Особенность установленной корреляции между этими феноменами (в 30-сек эпохах, а не посекундно) не является противоречием, а скорее указывает на причинно-следственные отношения между состоянием глаз и паттерном ЭЭГ в полушариях. Открытый глаз в ОМС может быть следствием активированного (бодрствующего) состояния одного из полушарий, которое участвует в анализе зрительной информации и тем самым поддерживает более высокий уровень бдительности. Альтернативная точка зрения, согласно которой ОМС – следствие асимметричной афферентации от двух глаз (Serafetinides et al., 1972) является менее вероятной. Проверять эту гипотезу, Ridgway (2002) закрывал глаза дельфина поочерёдно на протяжении 20-минутных интервалов. Устранение зрительной афферентации не приводило к изменениям в ЭЭГ противоположного полушария коры мозга. Было также установлено, что открытое состояние обоих глаз у дельфина и у белухи с высокой вероятностью соответствовало состоянию бодрствования, а асимметричное состояние глаз (один открыт и другой закрыт) – ОМС в полушарии, противоположном закрытому глазу. Следовательно, одностороннее закрывание глаза можно считать достаточно надёжным индикатором сна китообразных, а открывание обоих глаз – признаком бодрствования.

Степень корреляции достаточна для определения спящего полушария в ОМС и приблизительной оценки продолжительности ОМС у белухи и афалины. На основании состояния глаз нельзя надёжно разграничить СБ, НА ОМС и НА БМС. В отличие от наземных млекопитающих, одновременное закрывание двух глаз, по-видимому, не характерно для сна китообразных.

Заманчиво предположить, что анатомическим субстратом такой корреляции между ОМС и состоянием глаз является полный перекрёст зрительного нерва у китообразных (Tarpley et al., 1994) и сравнительно небольшие (по сравнению с другими наземными млекопитающими) размеры мозолистого тела (Tarpley and Ridgway, 1964). Это предположение на первый взгляд хорошо согласуется с тем, что межполушарная асимметрия медленных волн ЭЭГ регистрируется у некоторых видов птиц, для которых также характерен полный перекрёст зрительного нерва, а также отсутствие мозолистого тела (Rattenborg et al., 1999). Хотя выраженность асимметрии у птиц несопоставима с ОМС у китообразных, соотношение между активированным / более глубоко спящим полушарием и открытым / закрытым глазом у птиц такое же, как у белухи и афалины (Amlaner and Bal, 1994; Rattenborg et al., 1999, 2000, 2001). В то же время, забегая вперед, такая же связь была обнаружена у ушастых тюленей, у которых полного перекреста, как и у других хищных, скорее всего, нет (Lyamin et al., 2008a). Степень межполушарной асимметрии ЭЭГ у животных с практически полной атрофией (или врождённым отсутствием) мозолистого тела также несопоставимо меньше (Vyazovskiy et al., 2004), чем в ОМС у китообразных.

Данные, полученные при исследованиях сна белухи и дельфина афалины – это экспериментальное подтверждение гипотезы о сторожевой функции ОМС у китообразных, а именно: поддержание визуального контроля за состоянием окружающей среды и высокого уровня бдительности (Lilly, 1961; 1964). Дополнительным подтверждением этой гипотезы является также то, что многие виды китообразных в состоянии поведенческого покоя и сна закрывают только один глаз. В то же время поддержание визуального контроля – это, скорее всего, не единственная функция ОМС у китообразных. Так, асимметричное состояние глаз в ОМС отмечали у амазонских иний (Mukhametov, 1987), у которых зрение слабое. Эти дельфины живут в мутной воде и ориентируются в основном на слух (Pilleri, 1979). Считается, что эхолокация – это важнейший канал получения информации у всех зубатых китов (Au, 2018). У афалин большая часть коры полушарий представлена именно слуховой корой (Супин и др., 1978; Попов и Супин, 2013). Не исключено, что активированное (бодрствующее) в ОМС полушарие выполняет у китообразных роль акустического сканера окружающего пространства, повышая эффективность визуально-акустического мониторинга окружающего пространства во время сна.

4.7.5 Однополушарный сон и дыхание

У белух и азовок под действием диазепама развивался ВА БМС, но такой сон всегда переходил в ОМС перед дыхательным актом. К сожалению, двигательная активность в этих экспериментах не регистрировалась. Было высказано предположение, что ОМС (активное состояние хотя бы одного полушария) необходим животным для обеспечения цепочки рефлексов, которые ведут к дыхательному акту (Супин и др., 1978; Мухаметов и др., 1997).

В наших исследованиях было проанализировано соотношение между сном, дыханием и движением у белухи. Прерывистое дыхание регистрировалось у белухи как в бодрствовании, так и в МС. С развитием МС задержка дыхания увеличивалась. В этом есть определённое сходство с наземными млекопитающими, у которых длительность ДП во время сна также увеличивается (например, Jouvet, 1965; Reese, 2004; Rishniw et al., 2012). В обоих случаях дыхание в МС становится реже и более стереотипным. Эти данные не противоречат точки зрения, что дыхание у китообразных регулируется стволовым дыхательным центром (McCormick, 1969), как это происходит у наземных млекопитающих.

Интересны также новые данные о структуре МС у белух во время зависания у поверхности воды и при погружениях-всплытиях. Перед всплытием МВА в одном или обоих полушариях снижалась, а контрастность асимметрии ЭЭГ увеличивалась. Активация коры полушарий перед вдохом могла быть связана как с самими движениями, так и с подготовкой к всплытию. В контексте гипотезы о “сознательном дыхании” у китообразных (Lilly, 1964) важен факт регистрации ОМС у афалины во время задержек дыхания и неподвижности под водой. Эти данные могут быть истолкованы двояко: 1) дельфины контролируют свое состояние в течение всей задержки дыхания под водой, в том числе благодаря ОМС, и 2) дельфины просыпаются перед всплытием, в то время как ОМС во время неподвижности под водой выполняет другую функцию. Обсуждение связи ОМС у китообразных с параметрами дыхания будет продолжено.

4.7.6 Идентификация РЕМ сна

Практически у всех исследованных видов млекопитающих и птиц сон состоит из двух дифференцированных стадий: МС и РЕМ сон. Исключение составляют ехидна и утконос (однопроходные), у которых ситуация с РЕМ сном не ясна (Allison et al., 1972; Siegel et al., 1996, 1999; Nicol et al., 2000). Главные признаки дифференцированного РЕМ сна – сочетание быстрых движений (вздрагиваний) глаз, активации в ЭЭГ и сниженного мышечного тонуса. В ранее выполненных исследованиях такие эпизоды РЕМ у афалин не регистрировались (Мухаметов и др., 1997).

Ключевой признак REM сна – вздрагивания глаз (Aserinsky and Kleitman, 1953). У некоторых животных вздрагивания глаз в REM сне могут быть фактически непрерывными на протяжении большей части эпизода и границы эпизодов можно определить без других признаков (например, у морских котиков, Лямин и Мухаметов, 1998; копытных, Lyamin et al., 2022; страусов, Lyamin et al., 2021). От регистрации ЭОГ у дельфинов пришлось отказаться из-за травматичности и сложности вживления электродов в надглазничные выступы. У афалин глаза в воде видны плохо. У белухи глаза были видны лучше, но вздрагивания за 2 дня регистрации были единичными, что могло быть следствием непродолжительного периода регистрации.

Другой признак REM сна – мышечные вздрагивания. У некоторых животных они могут быть настолько интенсивными, что даже приводят к их пробуждению (например, у щенков северных морских котиков, Лямин и Мухаметов, 1998; у африканских слепышей, Bhagwandin et al., 2011). У людей вздрагивания иногда могут регистрироваться в МС, но в REM сне их становится значительно больше (Carskadon and Dement, 2000; Rivera-García et al., 2011). В то же время у других видов наземных млекопитающих мышечные вздрагивания в REM сне регистрируются редко (например, у слона, жирафа, оленей; Tobler, 1992; Tobler and Schwierin, 1996; Lyamin et al., 2022; Лямин и др., 2023).

Вздрагивания мышц и движения глаз наблюдали время спокойного зависания у афалин и белух. Результаты были опубликованы в форме абстракта; количественная характеристика не приводилась (Flanigan, 1974a,b; 1975a,b,c). В нашей работе основное внимание было направлено на описание и количественную характеристику именно этих признаков, что стало возможным с доступностью систем видеорегистрации. Мы впервые охарактеризовали временную корреляцию между вздрагиваниями головы и туловища и паттерном ЭЭГ в двух полушариях у свободно плавающих афалин (Lyamin et al., 2005b; Раздел 4.4.6). Общее число вздрагиваний головы и реже туловища у афалин было больше, чем в ранее проведённых наблюдениях, когда животных содержали в бассейнах меньшего размера, а их подвижность была ограничена (Мухаметов и др., 1997), но все равно небольшим по сравнению с их числом в REM сне у многих видов наземных млекопитающих. Небольшое число вздрагиваний афалин могло быть связано и с недостаточной адаптацией дельфинов к изменившейся ситуации (короткий период после операции).

Важный результат наших исследований состоит в том, что вздрагивания у афалин чаще регистрировались после ОМС, т.е. именно в то время, когда у наземных животных регистрируется REM сон. Такие вздрагивания (особенно серийные) могли быть признаками REM сна или же “REM-сон подобного состояния”. Увеличение числа мышечных вздрагиваний у афалин после ОМС, когда у наземных животных обычно регистрируется REM сон, является

новым аргументом в пользу существования у них стадии REM сна, хотя и не доказывает его наличие. Аналогично отсутствие вздрагиваний не доказывает отсутствие стадии REM сна.

REM сон у дельфинов может не сопровождаться одновременной активацией ЭЭГ, падением мышечного тонуса и вздрагиваниями глаз. Примеры такого REM сна известны среди наземных млекопитающих, у других водных и полуводных млекопитающих и у птиц. Электрофизиологические исследования сна китообразных были выполнены всего у 5 видов, а детально – только у афалины. Важно знать, на сколько вздрагивания характерны для других видов китообразных. Ответ на этот вопрос был получен в поведенческих исследованиях. Обсуждение этой темы будет продолжено в других разделах.

4.7.7 Важность и ограничения метода ЭЭГ-исследований

Электрофизиологический метод исследований позволяет точно идентифицировать сон и его стадии. С помощью этого метода был исследован сон у 5 видов китообразных и установлены важные корреляции между физиологическими и поведенческими аспектами их сна. На земле обитает более 90 видов китообразных. ЭЭГ исследования сна не могут быть выполнены на всех видах по методическим, логистическим и этическим соображениям. Поэтому этологические исследования и наблюдения за животными с учётом уже известных корреляций могут помочь прогнозировать паттерн сна у ещё неисследованных видов и изучать поведенческие аспекты сна в условиях, близких к естественным.

5. ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ ПОКОЙ КИТООБРАЗНЫХ

5.1 Особенности состояния покоя дельфинов афалин

Основными задачами исследований было: 1) охарактеризовать поведение, типы плавания, состояния активности и покоя у дельфинов афалин; 2) исследовать особенности формирования поведения, а также состояний активности и покоя у детёнышей афалин и их матерей в первый год жизни (постнатального онтогенеза) детёнышей; 3) идентифицировать элементы поведения, которые могут иметь сходство с признаками REM сна наземных млекопитающих. Основные результаты исследований опубликованы в нескольких статьях: Мухаметов и Лямин (1997), Лямин и др. (1999), Lyamin et al. (2005a, 2007a, 2008a). Результаты исследований частично изложены в кандидатских диссертациях О.В. Шпак (2008) и Ю.В. Прясловой (2009), которые были выполнены под руководством автора.

5.1.1 Типы плавания

Подробное описание поведения дельфинов афалин с акцентом на особенности их двигательной активности, поз, а также возможных признаков активности, покоя и сна было сделано для животных 1-2 группы (см. Материалы и Методы). В бассейнах у животных были выделены 5 видов форм поведения, или типов плавания (Мухаметов и Лямин. 1997; Лямин и др., 1999; Lyamin et al., 2008a; Шпак, 2008).

Активное плавание (АП) у афалин характеризовалось переменной скоростью и траекторией. АП сопровождалось элементами социального, игрового и полового поведения и акустической активностью.

Круговое плавание (КП) чаще происходило вдоль поверхности воды по траектории близкой к круговой. Обязательным критерием КП был хотя бы один полный круг. Афалины чаще плавали вентральной стороной вниз. Скорость и степень монотонности (стереотипии) КП были разными: дельфины могли повторно всплывать для вдоха в одном и том же месте, чередуя несколько всплытий подряд с короткими интервалами (15-20 сек) и проплывами под водой продолжительностью до 4-5 мин, или чередовали круги разного размера и даже делали короткие остановки. У дельфинов 2 группы максимальная длительность эпизода КП была 1.5 часа, хотя средняя длительность не превышала 8 мин. Семь из 8 афалин большую часть времени плавали против часовой стрелки (в среднем от 92 до 100% КП). Одна афалина плавала только по часовой стрелке. Три дельфина 1 группы, у которых на КП приходилось 44-68%, проплывали в день от 80 до 100 км (Лямин и Мухаметов, 1997).

Погружения и всплытия на месте (ПВН) включали повторяющиеся передвижения в вертикальной плоскости без значительных перемещений в горизонтальном направлении. Такие эпизоды регистрировались только у дельфинов группы 1.

Зависание у поверхности воды характеризовалось отсутствием значительных перемещений вдоль бассейна. Зависание делили на активное и спокойное по выраженности активного поведения (вокализация, брызгается водой и т.д., 50% критерий). Во время спокойного зависания у афалин почти все время были видны движения плавников. У афалин 2 группы максимальная длительность эпизода зависания была 50 мин (Лямин и др., 1999).

К эпизодам лежит на дне (ЛД) относили случаи, когда афалины касались дна вентральной или дорзальной стороной туловища. Многие эпизоды сопровождалось признаками активности. Они регистрировалось у всех 4 афалин группы 2. Число эпизодов варьировало от 2 до 40 в сутки. Средняя длительность эпизода была 1.7 ± 0.2 мин ($n=4$), а максимальная – 3-5 минут. В этом же бассейне находилась белуха, которая также лежала на дне (см. ниже).

Три из выделенных типов плавания (АП, КП и зависание) регистрировались у всех дельфинов (Рисунок 5.1). На них приходилось до 98% времени. У 3 из 4 дельфинов 1 группы преобладало КП (44-68% времени, для всей группы – 43%), а на АП и зависание приходилось примерно по половине оставшегося времени. У дельфинов 2 группы большая часть времени приходилось на АП и зависание (примерно по 40%), которое в основном было спокойным зависанием (в среднем >70%). ПВН и ЛД регистрировались в основном только у одной афалины из каждой группы (10% и 5%, соответственно; у остальных было меньше 1% времени суток; Мухаметов и Лямин, 1997; Лямин и др., 1999; Шпак, 2008).

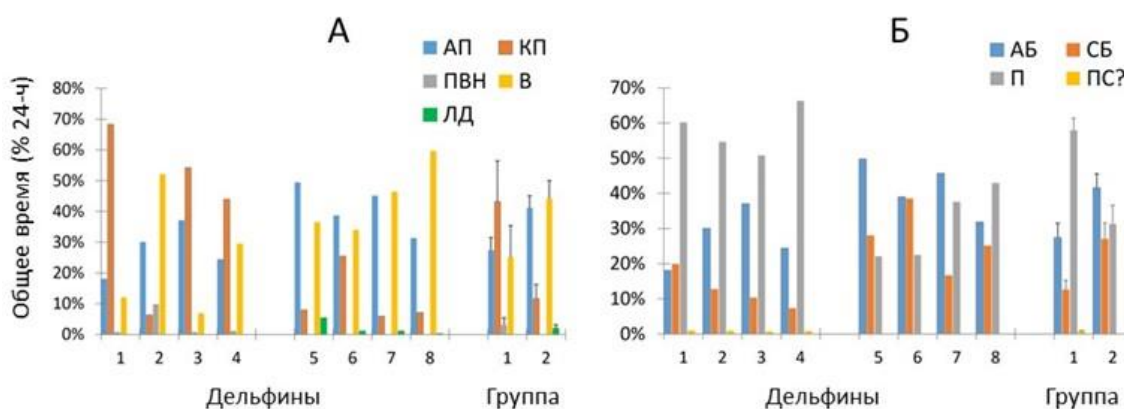


Рисунок 5.1. Продолжительность типов плавания и состояний активности и покоя у афалин (группы 1 и 2). А. Типы плавания – АП, КП, ПВН, В (зависание), ЛД. Б. Стадии активности и покоя – АБ, СБ, П (покой) и ПС? (“эпизоды с признаками ПС”). Данные – среднее для 2 или 4 дней (1 и 2 группа) у каждого животного или все группы \pm ошибка измерений (по результатам исследований Мухаметов и Лямин, 1997; Лямин и др., 1999; Шпак, 2008).

5.1.2 Поведенческие признаки активности, покоя и сна

Элементами активного поведения у дельфинов были прыжки, удары хвостовым стеблем по поверхности воды, ускоренное плавание, громкие выдохи, манипуляция с предметами, пускание пузырей, вокализация и др. Большинство регистрировалось в АП, остальные – во время зависания. Эпизоды неподвижности во время зависания были редкими (Рисунок 5.2). У дельфинов 1 группы длительность эпизодов неподвижности была обычно 1-2 (до 7) секунд, а суммарная – от 10 до 684 секунд в сутки, т.е. меньше 10 мин (Мухаметов и Лямин, 1997).

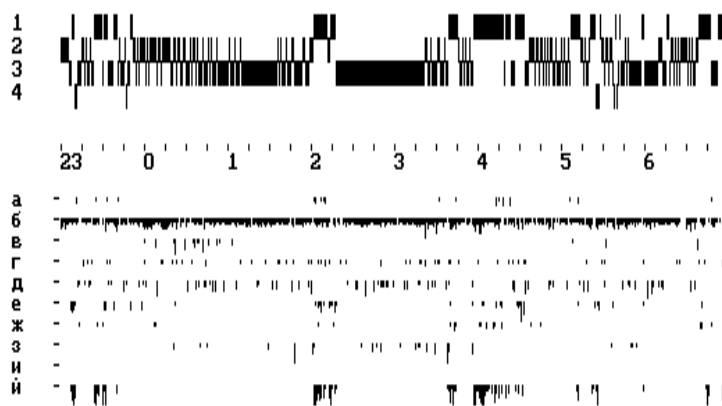


Рисунок 5.2. Пример регистрации разных элементов поведения и типов плавания у афалины. 1,2,3 и 4 – типы плавания (АП, КП, В, ПВН, соответственно). Время суток в часах. Строчные буквы: а – пузыри воздуха, б – вдохи, в – прохождение определённого места в вольере, д – дефекация, д – неподвижность, е – движение челюстей, ж – ориентировочная реакция, з – вздрагивание головы или туловища, и – быстрые движения глаз, й – свисты (Мухаметов и Лямин, 1997).

Вздрагивания глаз у дельфинов наблюдать сложно. Тем не менее, несколько вздрагиваний были зарегистрированы, когда животные медленно проплывали рядом с наблюдателями. Глаза во время вздрагиваний чаще были закрыты. Мышечные вздрагивания и подёргивания, быстрые движения глаз – признаки REM сна у многих видов наземных млекопитающих. Они были детально исследованы у афалин 1 группы. Вздрагивания у афалин регистрировались в области головы, шеи, плавников, а также всего туловища. Их число у разных животных составляло от 15 до 98 в день. Вздрагивания чаще были одиночными и реже серийными. Серии вздрагиваний могли длиться несколько секунд и повторяться с определёнными интервалами. Вздрагивания регистрировались во время зависания (у 3-х афалин) или КП (у одного). Несколько раз серийные вздрагивания у медленно плывущего дельфина сопровождалась потерей ориентации: дельфин наткнулся на сетевое ограждение и даже переворачивался через голову. В нескольких случаях во время серии подергиваний происходили дыхательные акты, а один раз были слышны слабые свисты дельфина. Вздрагивания происходили чаще во второй половине ночи после периода покоя. В первую ночь после пересадки дельфина в вольер их было меньше, чем в последующие (Мухаметов и Лямин, 1997).

У некоторых млекопитающих в РЕМ сне происходят эрекции. В наших исследованиях у трёх самцов афалин число эрекции варьировало от 2 до 31 за сутки, а длительность эрекции – от 4 до 102 сек. У всех самцов эрекции регистрировались во время зависания (70-84%). Общее время эпизодов “ПС?” (т.е., 20-сек эпохи покоя, которые включали вздрагивания и эпизоды дезориентации) варьировало в разные дни от 0.2 до 1.3% от времени суток (2.9-18.7 мин в день), в среднем $0.8 \pm 1.1\%$ (или 11.5 мин, $n=10$). Практически все эпизоды состояли из одной 20-сек эпохи (1.1 ± 0.1 эпохи или 23 ± 1 сек; Мухаметов и Лямин, 1997).

Таким образом, у афалин во время медленного плавания и зависания регистрировались мышечные вздрагивания, эпизоды дезориентации, а у самцов – эрекции. Они напоминают элементы РЕМ сна у наземных млекопитающих.

5.1.3 Состояния активности и покоя

АП у афалин было АБ. Остальные типы плавания могли быть как СБ, так и покоем. СБ считали любой эпизод КП, зависания или ПВН, если в 20-сек эпохе был хотя бы один из элементов активности. Эпохи без признаков активности считали покоем. Эпохи КП или зависания со вздрагиваниями относили к “ПС?”. Эпизоды ЛД считали СБ, так как большинство сопровождалось элементами активности. В результате у афалин 1 группы превалировало состояние покоя (в среднем 60% от 24-ч), а у животных 2 группы продолжительность 3-х основных состояний была сопоставимой (27-42% от 24-ч). На стадию “ПС?” у афалин 1 группы приходилось $0.8 \pm 0.1\%$ (0.2-1.3%) времени суток (Рисунок 5.1, Б; Мухаметов и Лямин, 1997; Лямин и др., 1999; Шпак, 2008).

5.1.4 Суточная ритмика

У афалин 1 группы распределение почасового количества АБ было бимодальным: основной пик приходился на утренний - дневной период (с 07 до 13 часов) и второй – на первую половину ночи (с 22 по 24 часа; Мухаметов и Лямин, 1997). Большая часть покоя и фактически все эпизоды ПС? регистрировались ночью (с 0 до 6 часов). У афалин 2 группы АБ было больше с 6 до 14, а покоя (спокойное зависание) – с 14 до 2 часов (Лямин и др., 1999). Таким образом, дневные периоды АБ у дельфинов совпадали с периодами кормления животных или присутствием людей, а периоды покоя – с периодами, когда животных не беспокоили.

5.1.5 Синхронизация активности и покоя у разных животных

У животных 2 группы, которые содержались в одном бассейне, периоды АП развивались синхронно: почасовое количество достоверно коррелировало у всех пар в каждом из 4 дней. В

отличие от АП, время зависания коррелировало у некоторых пар и не в каждый день (Рисунок 5.3). Например, время активного зависания коррелировало у пар 5-6 и 7-8 в 3 днях из 4, а спокойного зависания – у пары 5-7 во всех 4 днях и пары 6-8 – в 3 днях. Периоды КП у разных пар коррелировали не более чем в половине дней. Среди пар были две, у которых степень корреляции поведения была максимальной (пара 5-6, единственная самка и один самец; среднее число типов плавания, для которых почасовое количество коррелировало в разные дни – 3.6, максимум – 5 и минимальной (пара 6-7, два самца; коэффициент 1.3). Эпизоды ЛД у дельфинов регистрировались в то же время, что и у белухи, которая содержалась в том же бассейне (Шпак, 2008). Таким образом, эпизоды АБ были синхронизированы у всех дельфинов, а эпизоды покоя – в парах по предпочтению (или избеганию). ЛД у дельфинов было синхронизировано с таким же поведением у белухи.

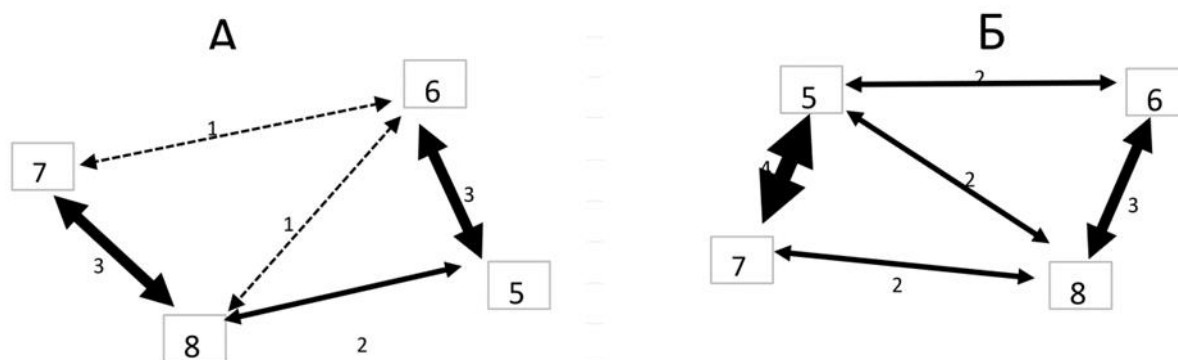


Рисунок 5.3. Синхронизация зависания у поверхности воды у 4 афалин. А и Б – активное и спокойное зависание. Стрелки указывают на номера животных (группа 2). Толщина стрелок пропорциональна числу дней, в которых корреляция почасового количества зависания у этой пары была значимой ($p < 0.05$). Число суток с внешней стороны стрелки. Серия включала 4 дня (по результатам исследований Лямин и др., 1999 и Шпак, 2008).

5.1.6 Состояния активности и покоя у детёнышей афалин и их матерей

Одна из задач серии 3 состояла в исследовании поведения детёнышей афалин и их матерей (4 пары Р, Г1 и Г2, и У). Для сравнения сделали видеозапись поведения самки (Г2) в последний месяц беременности и в тех же условиях – поведения 2-х небеременных ранее рожавших самок (Г3 и Г4) и взрослого самца (Г5). У взрослых афалин (Г2-Г5) большая часть ночного времени (с 22 до 7 часов) приходилась на зависание или КП: $63.1 \pm 4.9\%$ и $8.1 \pm 4.1\%$ времени, соответственно. Остальное время ($28.8 \pm 1.1\%$) они были активны (АП, Рисунок 5.4 А и Б; Lyamin et al., 2005a, 2007a).

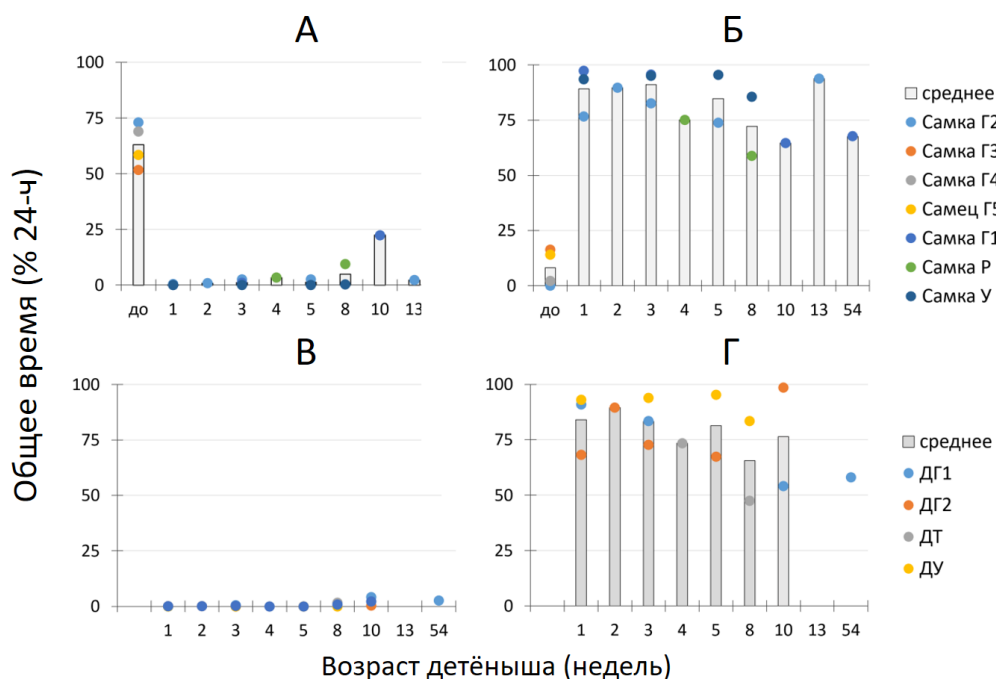


Рисунок 5.4. Продолжительность зависания и кругового плавания у детёнышей и взрослых афалин. А, Б – зависание и КП у взрослых афалин, а В и Г – у детёнышей, соответственно. Данные для одной или среднее для нескольких ночей в данном возрасте. “до” – 1-2 недели до рождения детёныша Г2 (по результатам исследований Lyamin et al., 2005a, 2007a).

Все 4 самки с детёнышами первые 5-8 недель после родов фактически находились в непрерывном движении (КП или АП; Рисунок 5.4, А и Б; Lyamin et al., 2005a, 2007a). Одна самка (У) плавала непрерывно первые 8 недель (несколько остановок на 12-36 сек. на 8-й неделе; $0.1 \pm 0.1\%$ времени регистрации). У трёх других афалин (Г1, Г2 и Р) в первые 2 недели время зависания у поверхности воды не превышало 0.9% ночного времени ($0.5 \pm 0.3\%$; почти в 130 раз меньше, чем у 3 самок без детёнышей), а в первые 5 недель не более 3.4% ($1.6 \pm 0.5\%$; в 40 раз меньше). Время покоя у 2-х из 3-х самок (Г1 и Р) увеличилось, начиная с 8-10 недель. Оно составляло $9.5-22.4\%$ (возраст детёнышей – 8, 10 и 54 недели; $15.3 \pm 3.8\%$; в 4 раза меньше, чем у самок без детёнышей). В то же время у одной самки (Г2) в 13-ю неделю общее время покоя оставалось таким же низким, как в 3 и 5-ю недели (2.3% , почти в 30 раз меньше, чем у самок без детёнышей). Продолжительность КП у матерей было примерно на одном уровне в течение всего периода наблюдений.

Первые 5-8 недель детёныши непрерывно следовали за матерями. Продолжительность покоя у поверхности воды в первые 5 недель составляла $0.2 \pm 0.1\%$ времени, т.е. была в 8 раз меньше, чем у матерей ($1.6 \pm 0.5\%$ времени; Рисунок 5.4, В и Г). В возрасте 10 недель продолжительность зависания у детёныша Г1 была 4.1% , т.е. в 5 раз меньше, чем у его матери (22.4%). Длительность эпизодов покоя у детёнышей была короче (большинство эпизодов < 30 сек., максимум 66 сек.), чем у матерей (303 сек; Пряслова, 2009).

В первые две недели после родов матери и детёныши всплывали для дыхания и погружались синхронно (до 98% всплытий с интервалом ≤ 5 сек). В остальных случаях детёныши всплывали одни, а их матери продолжали движение, не меняя траектории. У двух пар в первую неделю после родов средняя ДП у детёнышей и матерей не отличалась, Пара У и Г1). В период со 2-й по 15-ю неделю процент более длинных ДП (>40 сек) у матерей был больше, чем у детёнышей (все 8 периодов). Средняя ДП (>40 сек) у матери была больше, чем у детёныша (все 8 периодов; $p < 0.05$, Т-тест; Lyamin et al., 2007a).

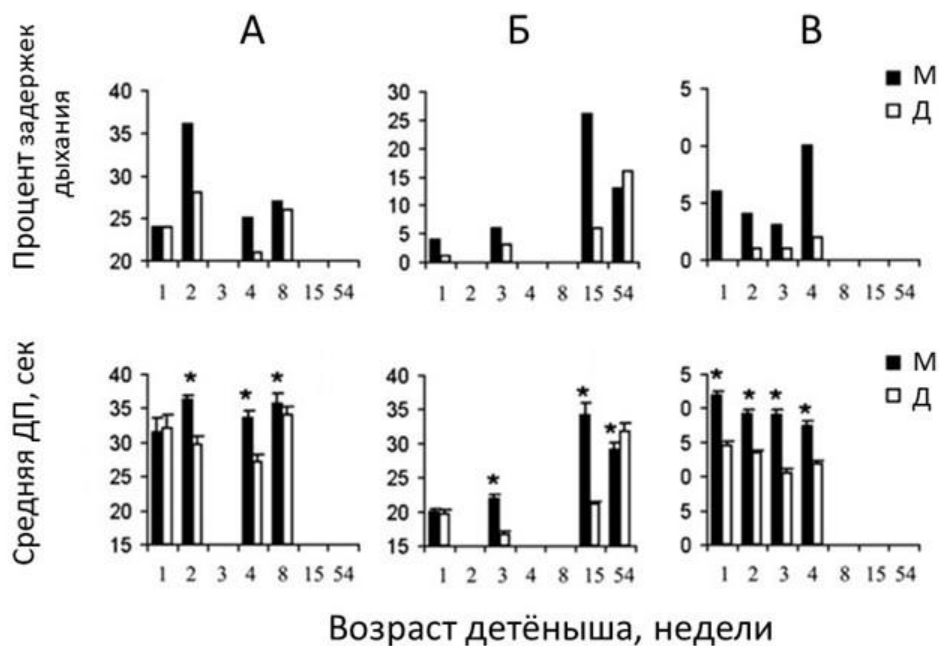


Рисунок 5.5. Параметры дыхания у афалин матерей и их детёнышей. Верхний ряд – процент ДП длительностью более 40 сек. Нижний – средняя ДП \pm ошибка измерения. А, Б и В – пары У, Г1 и Г2. Черные столбики – матери, белые – детёныши. * – значимые различия ($p < 0.05$) между матерями и их детёнышами (Lyamin et al., 2007a).

Таким образом, как минимум первые 5-8 недель после родов афалины матери и их детёныши находились в движении и редко зависали на поверхности. В первые 15 недель детёныши чаще всплывали к поверхности воды для дыхания, чем их матери.

5.1.7 Состояние глаз во время покоя

В ходе экспериментов на афалинах 1 группы удавалось видеть один или оба глаза во время КП или зависания: один глаз мог быть закрыт, а другой открыт. Длительность эпизодов достигала десяти минут. Оба глаза могли быть закрыты, но такие эпизоды были редкими. Количественную обработку сделать не удалось. В той же серии двум афалинам во время проплывов (КП) мимо подводного окна предъявляли "шахматную доску" (35x35 см, клетка 7x7 см). Ориентировочная реакция животных была мгновенной, если доску предъявляли со стороны открытого или прикрытого глаза (7 предъявлений одному и 10 – другом дельфину).

Выраженность реакции не зависела от степени закрытия /открытия глаза. Для контроля решётку предъявляли со стороны закрытого глаза (6 и 7 раз). В таких случаях реакции не было (Лямин и Мухаметов, 1997).

В 3-й серии регистрировали состояние глаз у двух пар (мать-детеныш) при всплытии или проплывах рядом с наблюдателем (Рисунок 5.6). В течение всего периода наблюдений не было случаев, чтобы оба глаза у матерей или их детёнышей были закрыты. У самок глаза, как правило, были все время открыты: у самки У в 92-98% всех случаев, а у самки Г2 в 95-100% (в разные периоды). В остальных случаях один глаз был прикрыт и редко закрыт (<0.4% случаев).

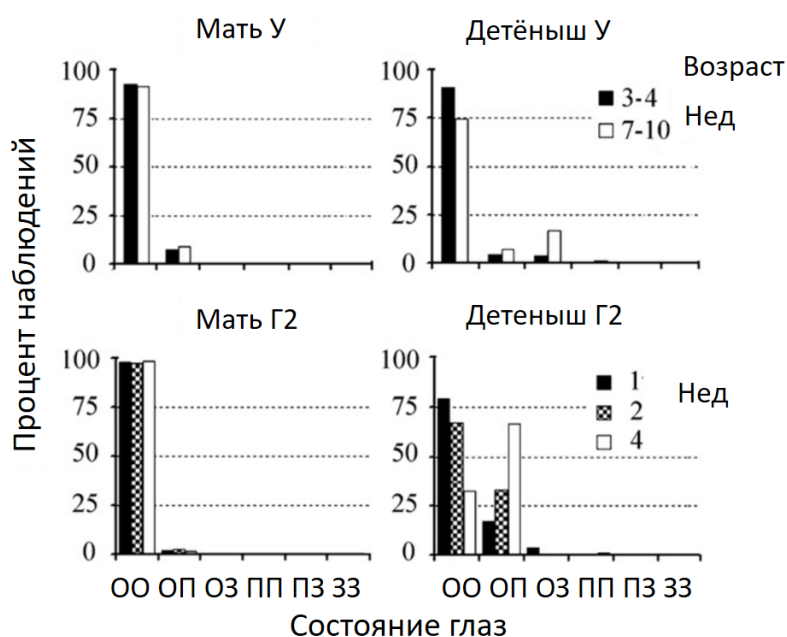


Рисунок 5.6. Состояние глаз у афалин матерей и их детёнышей во время всплытий для дыхания и спокойного кругового плавания. Пары У и Г2. Высота столбиков – состояние глаз в процентах от общего числа наблюдений для данного возраста детёнышей (недели). Состояния глаза: О – открыт, П – прикрыт, З – закрыт (Lyamin et al., 2007a).

У детёнышей при всплытии для вдоха глаза также чаще были открыты (рисунок 5.6). У детёныша У (наблюдения в светлое время суток) в возрасте до 1 месяца процент всплытий с открытыми глазами (90%) был почти таким же, как у матери (93%). В возрасте 2-2.5 месяца доля таких всплытий у детёныша уменьшилась до 75%. В остальных случаях (10 и 25%) один глаз у детёныша был открыт, а второй прикрыт или закрыт. Детёныш Г2 (наблюдения в ночное время) в первый месяц жизни также чаще всплывал с открытыми глазами: в среднем $59.5 \pm 14.1\%$ (3 периода). В остальных случаях один глаз был чаще прикрыт ($38.7 \pm 14.6\%$), редко закрыт ($1.4 \pm 1.1\%$) и в нескольких случаях глаза были прикрыты ($0.4 \pm 0.3\%$ случаев). В первом месяце процент всплытий с открытыми глазами снизился (от 78 до 30%), а с одним открытым и другим прикрытым – увеличился (от 18 до 68%; Lyamin et al. 2007a).

Все афалины матери плавали по кругу преимущественно против часовой стрелки: матери – $91.8 \pm 2.4\%$ от времени всего КП, детёныши – $92.8 \pm 1.7\%$ ($78-99\%$ у разных пар). Все детёныши чаще плавали сбоку от матерей ($92.7 \pm 2.8\%$ времени, $p=4$). Время плавания детёнышей с левой и правой стороны от матери были одинаковым (для 3 пар; парный Т-тест; $p>0.05$; Lyamin et al., 2007a; Прясллова, 2009).

У детёнышей во время КП глаза были открыты реже, чем у матерей. Плавая против часовой стрелки, детёныш чаще прикрывал или закрывал правый глаз, если находился возле правого (“наружного” от центра круга) бока матери, и левый глаз – если возле левого (“внутреннего”) бока матери. Когда мать с детёнышем меняли направление КП на противоположное (по часовой стрелке), детёныш чаще прикрывал или закрывал левый глаз, если находился с левой стороны от матери, и правый глаз – если плавал с правой стороны от матери (Рисунок 5.7).

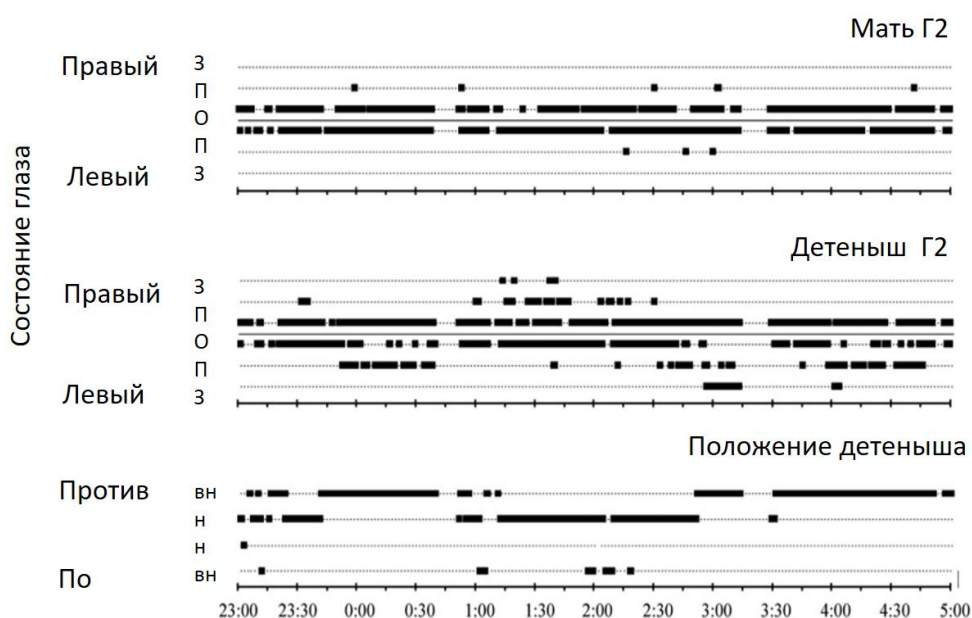


Рисунок 5.7. Состояние глаз у матери и детёныша афалины во время кругового плавания. Пара Г2. Состояние правого и левого глаза: О – открыт, П – прикрыт, З – закрыт. Против и по часовой стрелке – направление КП. Положения детёныша: вн – внутреннее, нар – наружное (Lyamin et al., 2007a).

Количественная обработка показала, что во время КП детёныша У глаз, который был направлен на мать, был открыт в $93-97\%$ (среднее для двух глаз $95.0 \pm 1.4\%$, $n=4$), а у детёныша Г2 – в $99-100\%$ (99.5 ± 0.2 , $n=6$) наблюдений. Противоположный глаз, направленный на стену или в центр бассейна, был открыт реже: в среднем 83% ($68-93\%$; $82.5 \pm 5.4\%$) и 62% ($35-90\%$; $60.2 \pm 9.5\%$) наблюдений у детёнышей У и Г2, соответственно. В остальных случаях глаз детёныша, направленный в сторону от матери, был прикрыт ($12 \pm 4\%$ и $38 \pm 9\%$) или закрыт ($5 \pm 1\%$ и $1 \pm 1\%$ случаев у детёныша У и Г2, соответственно; среднее для 3 периодов). Состояние обоих глаз у детёнышей значимо зависело от направления глаза (2-факторный ANOVA, $F_{1,4}=7.72$,

$p=0.05$), но не от глаза ($F_{1,4}=0.02$, $p=0.89$; Lyamin et al., 2007a). У обеих матерей во время КП глаза были почти все время открыты. Таким образом, первые 10 недель при всплытии для дыхания глаз детеныша, направленный на мать, большую часть времени был открыт. Афалины-матери всплывали с двумя открытыми глазами.

5.1.8 Основные результаты

У дельфинов афалин по характеру двигательной активности можно выделить 3 основных формы поведения (или типа плавания): АП, КП и зависание у поверхности воды. Два других – ЛД и стереотипное плавание на месте вверх-вниз (ПВН) регистрировались реже. Продолжительность основных типов плавания у животных могла быть связана как с размерами доступной акватории, так и индивидуальными особенностями (возраст, пол и др.). Зависание и стереотипное плавание (КП и ПВН) могут быть и бодрствованием, и покоем, т.е. и СБ, и сном. Во время покоя у афалин 1 группы регистрировались мышечные вздрагивания, эпизоды дезориентации, у самцов – эрекции, которые напоминают элементы РЕМ сна наземных млекопитающих. Общее время таких эпох составило $0.8 \pm 0.1\%$ ($0.2-1.3\%$, $n=4$) времени суток. Режим суточной активности афалин в условиях аквариумов и морских парков в основном определяется активностью людей возле бассейнов. Активное бодрствование у всех животных в группе синхронизировано, а для периодов покоя (сна) животные могут устанавливать группы (пары). После рождения детёнышей матери переходили к непрерывному плаванию, которое длилось от 5 до 8 недель, и редко зависали на поверхности. Детёныш в первые недели постоянно следует за матерью; при этом он всплывает для дыхания чаще, чем мать. Следовательно, в этот период матери и детеныши спят только в движении. Состояние глаз у афалин в КП может быть асимметричным (открыт-закрыт). При этом животные всегда реагируют на зрительные раздражители со стороны открытого глаза. Во время всплытия глаза у детёнышей чаще были открыты. При асимметричном состоянии открытый глаз детёныша чаще был направлен на мать. У матерей во время всплытий к поверхности воды глаза были почти всегда открыты.

5.2 Особенности состояния покоя белух

Основными задачами исследований было: 1) охарактеризовать поведение, типы плавания и состояния активности и покоя у белух; 2) идентифицировать элементы поведения, которые могут иметь сходство с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих. Основные результаты опубликованы в статье Lyamin et al. (2002b) и частично изложены в кандидатской диссертации О.В. Шпак (2008), которая была выполнена под руководством автора.

5.2.1 Типы плавания и состояния активности и покоя

Исследования были выполнены на 3 белухах (животные 2-4, см. Глава 3.3.4). На основании характера двигательной активности у белух были выделены следующие типы плавания: АП, КП, стереотипное плавание у стенки бассейна (СПС), зависание у поверхности воды и ЛД. У белухи 2, которая содержалась в одном бассейне с афалинами (группа 2), АП включало хаотичное плавание, контакты с дельфинами, а также игровое поведение с предметами. Взаимодействия между белухами 3 и 4, содержащимися вместе, были редкими. КП регистрировалось только у белухи 2. Оно происходило как по всей акватории, так и в отдельных частях бассейна, в основном против часовой стрелки ($95 \pm 0.1\%$ всего времени КП в 4 суточных сеансах). КП сопровождалось признаками активности. СПС характеризовалось повторяющимися всплытиями и погружениями на глубину около 1 м на месте. Зависание относили к активному или пассивному (ВП) по тем же критериями, как у афалин. Эпизоды ЛД и связанные с ними эпизоды всплытий и погружений регистрировались только у белухи 2. На дне белуха лежала на спине (Рисунок 5.8, А; Lyamin et al., 2002b; Шпак, 2008).

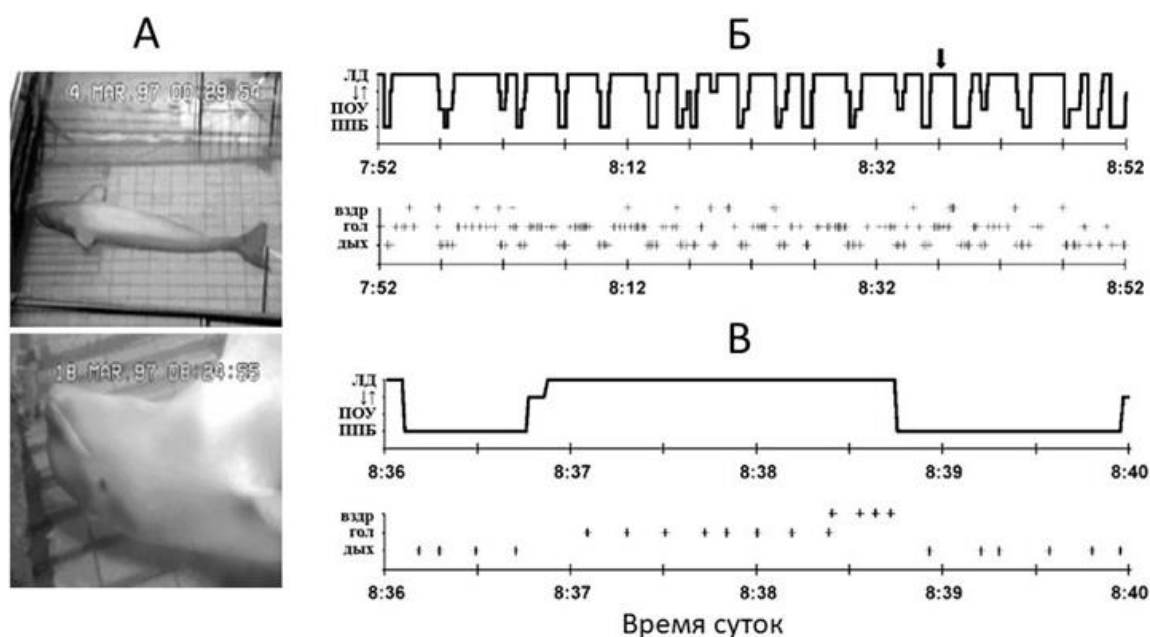


Рисунок 5.8. Профиль активности белухи. А. Покой на дне (ЛД) у белухи 2. Б. Поведение белухи в течение 1-час периода. В. Увеличение 14-мин эпизода (отмечен на рис. Б. стрелкой). ↓↑– всплытия и погружения, ПОУ и ППБ – активное плавание у перегородки и в вольере. Вздр. – вздрагивания, Гол. – движения головы в ЛД, Дых. – дыхательные акты (Lyamin et al., 2002b).

5.2.2 Продолжительность разных форм поведения и состояний активности и покоя

На основании дополнительных расчётов было установлено, что общее время АП отличалось у белух более чем в 10 раз (2.5–28% времени суток), а зависания – примерно в 4 раза (от 12 до 50%; эпизоды могли длиться более 10 мин). АП и зависание регистрировалось у всех

белух (Рисунок 5.9, А). СПС регистрировали у белух 3 и 4. Его количество могло отличаться в 10 раз (от 6 до 60% времени). КП регистрировалось только у белухи 2. КП часто было синхронизировано с периодами КП у дельфинов, но эпизоды были короче (до 16 мин). На КП приходилось в среднем 10% времени суток. ЛД также регистрировалось только у белухи 2: от 33 до 59%, в среднем $45 \pm 5\%$ времени суток ($n=4$). Длительность большинства эпизодов ЛД была 6-11 минут. Средняя длительность – 395 ± 16 сек ($n=400$), а максимальная – 15.5 мин. Длительность эпизодов всплывтий и погружений составляла 5-47 секунд (Lyamin et al., 2002b; Шпак, 2008). К АБ отнесли все эпизоды АП, а также КП у белухи 2 (Рисунок 5.9, Б). На него приходилось от 2 до 38% времени суток. Покоем считали эпизоды ВП и ЛД: от 20 до 50% времени. У белухи 3 поведение состояло преимущественно из СБ (75%). Продолжительность разных типов плавания и выделенных состояний у белух существенно отличалась, как и у дельфинов (Рисунки 5.9 и 5.1).

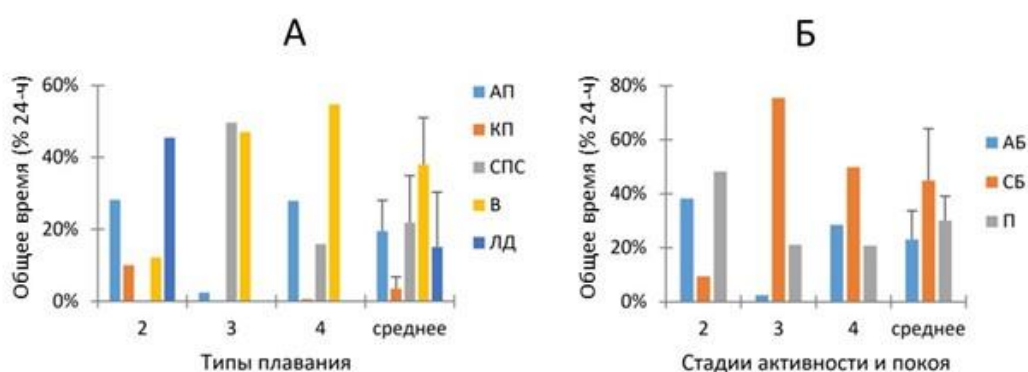


Рисунок 5.9. Суммарная продолжительность типов плавания и состояний активности и покоя у белух. Данные – средние \pm ошибка измерений для 4 (белуха 2) и 3 дней (белухи 3 и 4). А. Типы плавания: АП, КП, СПС, В - зависание, ЛД. Б. Стадии активности и покоя: АБ, СБ, П – покой (по результатам исследований Lyamin et al., 2002b и Шпак, 2008).

5.2.3 Суточная ритмика

У белухи 2 и 4 большая часть АБ приходилась на дневное время (с 6-7 до 16 часов), а большая часть СБ и покоя – на ночное время. У белухи 3 поведение было представлено в основном СПС. Оно было равномерно распределено в течение суток. Суточный профиль активности белух, как и афалин, во многом определялся присутствием людей (Lyamin et al., 2002b; Шпак, 2008).

5.2.4 Характеристика эпизодов покоя на дне бассейна

Необычное для китообразных поведение ЛД было детально исследовано у белухи 2 (Lyamin et al., 2002b). Для этого белуху пересаживали в маленький отсек, где её можно было видеть крупным планом (Рисунок 5.8, А). Как и в главном бассейне, белуха лежала на дне на спине. Голова была приподнята. Почти все время были видны небольшие движения головы, плавников

и хвостового стебля. Эпизоды полной неподвижности были короткими (<10 секунд). За ночь регистрировалось от 162 до 284 эпизодов ЛД (219 ± 17) длительностью от 20 до 492 секунд, в среднем – 131 ± 1 сек ($n=1752$; Рисунок 5.8, Б и В). Из них 40% были короче 1.5 мин, 52% – от 1.5 до 5 мин, и 8% – более 5 мин. В данных условиях на ЛД у белухи приходилось $66.7 \pm 2.6\%$ ночного времени ($n=8$), примерно в 2 раза больше, чем в главном бассейне. Остальное время приходилось на АП, КП против часовой стрелки (в среднем 25%), а также всплытия и погружения (7% времени). В это время белуха делала несколько вдохов с короткими интервалами (<20 сек). Большую часть этого поведения можно считать активным зависанием или СПС, которые регистрировались у белух 3 и 4. (Рисунок 5.9, А). Следовательно, весь покой у белухи 2 был представлен эпизодами ЛД, и белуха могла спать только в это время.

5.2.5 Элементы поведения с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих

Во время эпизодов ЛД у белухи 2 регистрировались характерные вздрагивания головы и всего туловища (Рисунок 5.8, Б и В; Lyamin et al., 2002b). Они могли следовать друг за другом и напоминали подёргивания, характерные для РЕМ сна наземных млекопитающих. В 4-8-ю ночь было зарегистрировано в среднем 127 ± 17 (84-182) вздрагиваний за ночь. 37% и 55% вздрагиваний были классифицированы как слабые и сильные вздрагивания головы, соответственно, и 8% – как вздрагивания туловища. Вздрагивания также классифицировали как одиночные или серийные (интервал не более 10 сек). Всего было выделено 97 серий. В 60% случаев серия состояла из 2 вздрагиваний, в 38% – из 3-4, и 2% – включали 5-6 вздрагиваний. Среднее число вздрагиваний в серии было 2.5 ± 0.1 ($n=97$), а длительность серии – 4.8 ± 0.5 секунд (2-21, $n=97$). В трёх ночах на серии вздрагиваний приходилось $0.5 \pm 0.1\%$ (0.3-0.7%) времени покоя или $0.4 \pm 0.1\%$ времени ночи. Эпизоды покоя со вздрагиваниями были примерно на 1/3 длиннее эпизодов без вздрагиваний (170 ± 6 сек, $n=141$ и 119 ± 10 сек, $n=513$, соответственно, $P < 0.001$, Т-тест). Число вздрагиваний в последние 20 сек эпизода покоя было в 2.5 раза больше (39 из 160), чем в случае, если бы вздрагивания были распределены равномерно по всему эпизоду (всего 14). Эпизоды покоя со вздрагиваниями могли чередоваться с эпизодами без вздрагиваний (18 интервалов за 3 ночи длительностью 21–37 мин). Временами у белухи также регистрировались движения и вздрагивания глаз, но точно подсчитать их число было невозможно (невысокое разрешение камер и меняющаяся прозрачность воды). Во время вздрагиваний один глаз у белухи был чаще прикрыт или закрыт (83% всех наблюдений). Таким образом, мышечные вздрагивания у белухи чаще регистрировались в сериях и происходили с определённой периодичностью во время покоя на дне бассейна.

5.2.6 Основные результаты

У белух были выделены 5 типов плавания: АП, КП, СПС, зависание и покой на дне бассейна (ЛД). Продолжительность разных типов плавания у разных животных отличалась почти в 10 и зависела от условий содержания и степени адаптации животных. Покой ЛД регистрировался у одной белухи, в основном ночью. На ЛД приходилось в среднем $45 \pm 5\%$ от времени суток, средняя длительность эпизодов была 395 сек и максимальная – 15.5 минут. Двигательная активность в ЛД была минимальной. В конце эпизодов ЛД у белухи регистрировались одиночные и серийные мышечные вздрагивания: до 6 в серии, длительностью до 21 сек. Вздрагивания имели признаки периодичности с интервалом 21-37 мин. Суммарное время таких серий составляло в среднем всего 0.4% ночного времени.

5.3 Особенности состояния покоя косаток

Основными задачами было: 1) охарактеризовать поведение, типы плавания, а также состояния активности и покоя у косаток; 2) исследовать особенности формирования поведения, а также состояний активности и покоя у детёнышей косаток и их матерей в первый год после рождения детёнышей; 3) идентифицировать элементы поведения, которые могут иметь сходство с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих. Основные результаты исследований опубликованы в статье Lyamin et al. (2005a), а также в материалах конференции (Lyamin et al., 2003). Результаты исследований частично изложены в кандидатской диссертации О.В. Шпак (2008), которая была выполнена под руководством автора.

5.3.1 Типы плавания и состояния активности и покоя

У косаток выделили 4 основные формы поведения или типа плавания: АП, КП, зависание и ЛД (Рисунок 3.3). АП включало плавание с переменной скоростью и траекторией, обтирание о стены и камни, игру с остатками рыбы и чайками, контакты с другими животными и с посетителями через смотровое окно. КП могло содержать некоторые виды активности или же быть стереотипным и замедленным. Зависание у поверхности или в толще воды можно было разделить на “активное” и “пассивное” (В1 и ВП, соответственно). Во время эпизодов ВП движения хвостового стебля или грудных плавников были сведены к минимуму или отсутствовали. При этом в канале (глубина 2 м) хвост косатки мог касаться дна. Все взрослые косатки лежали на дне (ЛД), как правило, на животе. Эпизоды ЛД регистрировались в канале и в глубокой части на глубине более 10 м. Состоянием АБ у косаток считали АП и активное зависание, состоянием СБ – эпизоды КП с признаками активности, состоянием покоя – все эпизоды ЛД, ВП и замедленного КП (Lyamin et al., 2003; Шпак, 2008).

5.3.2 Состояния активности и покоя у детёнышей косаток и их матерей

Результаты исследований, которые представлены в следующих двух разделах работы (5.2.3-5.2.4), были опубликованы в статье Lyamin et al. (2005a), материалах конференции Lyamin et al. (2003), частично изложены в кандидатской диссертации О.В. Шпак (2008), а также являются результатом дополнительного анализа, выполненного автором работы.

До рождения детёнышей беременные самки и взрослые косатки большую часть ночного времени отдыхали у поверхности воды (ВП и реже на дне). Сразу после рождения детёныша самки переходили к непрерывному плаванию (Рисунок 5.10, А). В первые дни после рождения детёныша пара мать детёныш 1 плавала более 99% времени (36 часов непрерывных наблюдений). У пары 2 непрерывное плавание регистрировалось 3 недели после родов. После этого плавание становилось более монотонным, скорость уменьшалась. На 4 неделе у обеих пар продолжительность плавания уменьшилась: у косатки 1 до 80% и у косатки 2 до 95% времени. Начиная с 6 недели, суммарное время плавания варьировало у самки 1 от 65 до 90% времени регистрации, а у самки 2 – от 70 до 92%. В течение всего периода наблюдений общее время плавания у детёнышей было больше, чем у их матерей.

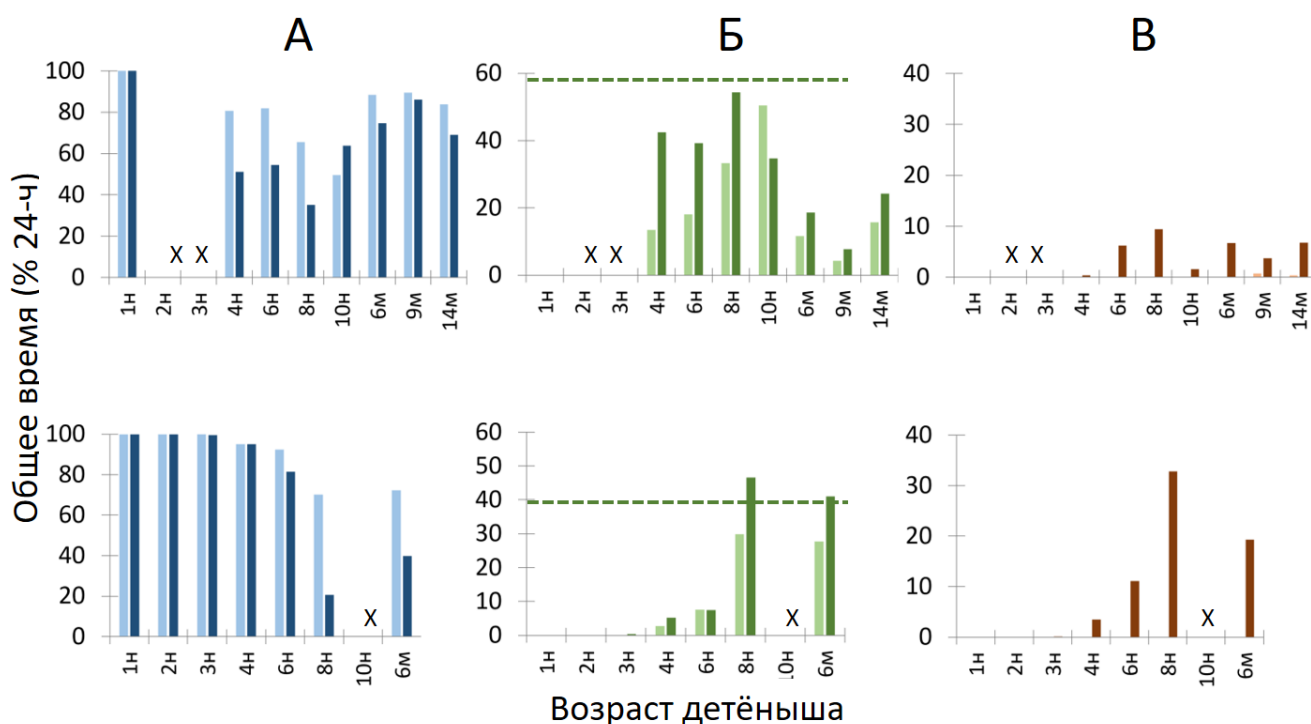


Рисунок 5.10. Суммарная длительность разных типов плавания у матерей и детёнышей косаток. А. Непрерывное плавание. Б. Зависания у поверхности воды. В. Залегания на дно. Верхний ряд – пара 1 и нижний – пара 2. Высота столбиков – процент от времени наблюдений (одна или несколько ночей). Светлый тон – детёныш, тёмный – его мать. X – в эти периоды наблюдения не проводились. Пунктирная линия на Б – продолжительность покоя у взрослой небеременной самки (верхний ряд, 58%)

и матери 2 (нижний ряд, 38% времени наблюдений; среднее по 2-м ночам) за 2 недели до родов (по результатам исследований Lyamin et al., 2003; 2005a; Шпак, 2008).

Первая остановка (зависание) у матери 2 была в возрасте детёныша 14 дней, а матери 1 – 4 недели (Рисунок 5.10 Б). Это были несколько эпизодов за ночь, длительностью до 30 сек. Детёныши в это время плавали вокруг матерей. Спустя неделю у матери 2 было уже 9 эпизодов зависания за 2 ночи длительностью до 129 сек. У обеих детёнышей первые эпизоды зависания были зарегистрированы в возрасте 4 недель. Эпизоды ВП у детёныша 1 были зарегистрированы в возрасте 6 месяцев. Они были короче, чем у матери (Рисунок 5.11 А,Б). У детёныша 2 в первые 6.5 месяцев эпизоды ВП не регистрировались. В первые 6-8 недель после рождения детёныша длительность эпизодов зависания и их суммарное время увеличивалось. За весь период наблюдений на все эпизоды зависания у матери 1 приходилось максимум 54.4% времени (возрасте детеныша 8 недель) и у детеныша 51.0% (10 недель), у матери 2 – максимум 46.6% времени, а у детеныша – 29.9% времени (возраст детеныша 8 недель).

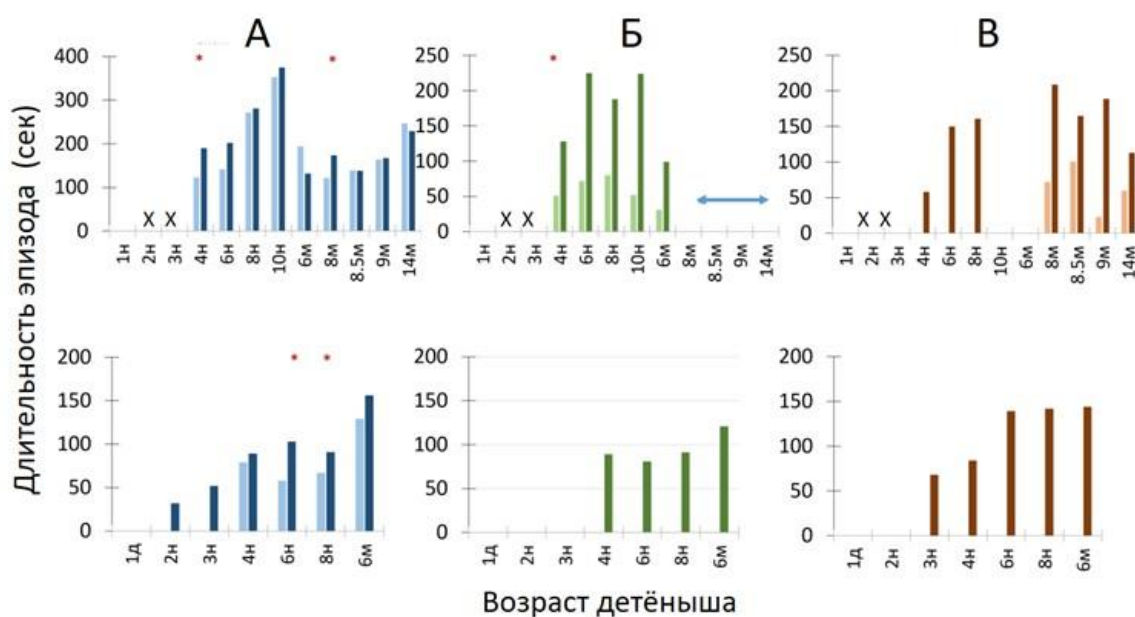


Рисунок 5.11. Средняя длительность эпизодов разных типов плавания у матерей и детёнышей косаток. А. Зависание. Б. Спокойное зависание. В. Лежит на дне. Верхний ряд – пара 1 и нижний – пара 2. Светлый тон – детёныш, тёмный – его мать. Стрелка – в этих периодах не выделяли. * – значимость различий длительности эпизодов между матерью и детёнышем (Т-тест, $p < 0.05$; по результатам исследований Lyamin et al., 2003; 2005a; Шпак, 2008).

Как и зависание, ЛД «исчезало» у матерей после рождения детёнышей как минимум на 2 недели (Рисунок 5.10 В; Рисунок 5.11, В). Первые эпизоды ЛД у самок имели длительность примерно 1 минуту (у самки 1 – 58 ± 2 , $n=3$, возраст детёныша 4 недели; у самки 2 – 68 ± 18 сек, $n=4$, возраст 3 недели; максимум 101 сек). Общее время ЛД у обеих самок к концу 8 недели увеличилось примерно до 10% от времени регистрации, а средняя длительность эпизодов ЛД у самки 1 – до 209 ± 29 сек и у самки 2 – до 144 ± 12 сек. Самые длинные эпизоды ЛД были у самки

1 – 600 сек (возраст детёныша 8.5 мес, всего на ЛД приходилось 9.4% от ночного времени) и у самки 2 – 624 сек (6.5 мес, 32.8% времени). В то время как матери лежали на дне, детёныши плавали на поверхности. Несколько эпизодов ЛД также были зарегистрированы ещё у 2 взрослых косаток, когда они содержались вместе с парами: у взрослого самца (возраст более 10 лет, Рисунок 3.3), а также у молодой самки (дочери косатки 1). Длительность эпизодов была не менее 5-и минут.

Первые эпизоды ЛД у детёныша 1 были зарегистрированы в возрасте 8 мес (Рисунок 5.10, В, Рисунок 5.11, В). Их длительность была от 1 до 3 мин. Уже через 1 неделю был зарегистрирован эпизод ЛД длительностью 5 мин. У детёныша 2 эпизодов ЛД в период регистрации не было. Таким образом, непрерывное плавание у матерей и детёнышей косаток продолжалось как минимум 2-3 недели после родов.

5.3.3 Особенности дыхания

Дыхание косаток во время КП было прерывистым: серии регулярного дыхания с интервалами 15-20 сек чередовались с ДП длительностью более 60 сек. В первые дни после рождения детёнышей рисунок дыхания в парах был синхронным. Например, у детёныша 1 в возрасте 5 дней 70 из 77 вдохов (в течение 45 мин) были синхронны с вдохами матери. В остальных случаях детёныш всплывал для дыхания один, а мать продолжала плыть под водой. После вдоха детёныш догонял мать. По мере взросления детёныша дыхание матери становилось реже.

У матери 1 в возрасте детёныша 5 дней средняя длительность ДП была 39 ± 2 сек, а в возрасте 8 недель – 73 ± 13 сек. У детёныша средняя ДП за тот же период не изменилась: 35 ± 2 сек и 38 ± 6 сек, соответственно. Параллельно уменьшилась синхронность дыхания детёныша с дыханием матери: от 95% до 64% в первые 8 недель от рождения детёныша. У матери 2 в первую неделю после рождения детёныша средняя ДП была 47 ± 2 сек, а в конце 4 недели – 72 ± 8 сек (периоды регистрации 25-75 мин). У детёныша за этот же период времени ДП увеличилась меньше – 48 ± 3 и 56 ± 7 сек, соответственно. Степень синхронизации дыхательных актов у матери и детёныша уменьшилась всего на 4% (с 94 до 90%). Таким образом, после рождения детёныша у косаток матерей дыхание учащалось, а детёныши чаще дышали синхронно с ними. С ростом детёныша синхронность снижалась.

5.3.4 Элементы поведения с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих

Наиболее удобные условия для наблюдений за животными были у пары 1. Мать и детёныш зависали в той части бассейна (канале), где они были хорошо видны с расстояния 3-4 м. У

детёныша 1 во время спокойного зависания (ВП) регистрировались одиночные и серийные вздрагивания. Серийные вздрагивания длились до 3 сек и регистрировались реже. Общее число вздрагиваний у детёныша уменьшалось с возрастом: серийных от 13 за ночь в возрасте 6 недель до 2 за ночь в 6.5 месяцев, а одиночных за тот же период от 34 до 11 за ночь. Вздрагивания у матери регистрировались значительно реже: от 1 до 6 в течение 4 ночей (в среднем 2.4 за ночь). Все они были одиночными. У обеих детенышей и матери 1 несколько вздрагиваний были зарегистрированы во время медленного КП. У детёныша 1 (в ВП) и у взрослого самца (в АП и ВП) было зарегистрировано несколько эрекций (Lyamin et al., 2003; Шпак, 2008).

5.3.5 Основные результаты исследований

У косаток были выделены 4 основных типа плавания: активное плавание (АП), круговое плавание (КП), зависание и покой на дне (ЛД). У косаток не было стереотипных форм плавания “на месте”. Состоянием покоя у косаток можно считать все эпизоды ВП, ЛД и замедленного КП. У беременных самок покой был представлен эпизодами зависания и ЛД. Сразу после рождения детёныша матери переходили к непрерывному плаванию, которое длилось от 1 до 3-х недель. Большая его часть была АП. Начиная с 4-й недели, самки останавливались у поверхности или отдыхали на дне. У детёнышей эпизоды покоя на поверхности появились в то же время. Их длительность в первые 6-8 месяцев была короче, чем у матерей. Эпизоды ЛД отсутствовали у детенышей как минимум первые 6 месяцев. Максимальная длительность эпизода ЛД у матерей была 625 сек, в сумме до 32.8% от ночного времени. Плавая рядом с матерями, детёныши чаще дышали синхронно с ними, но временами всплывали для дыхания по одному. С ростом детеныша длительность ДП у самок увеличилась, синхронность их дыхания снижалась. Мышечные вздрагивания были зарегистрированы у обеих детёнышей во время зависания и КП. Вздрагивания были одиночными и серийными. У одной из матерей регистрировались редкие одиночные вздрагивания. Таким образом, первые 3 недели детеныши косаток и их матери, также как и афалины, находятся в непрерывном движении, большая часть которого – быстрое плавание. Во время зависания у детеныша регистрировались элементы поведения, которые имеют сходство с признаками РЕМ сна.

5.4 Особенности состояния покоя дельфинов Коммерсона

Основными задачами этой части работы было: 1) охарактеризовать поведение, типы плавания, а также состояния активности и покоя у дельфинов Коммерсона; 2) идентифицировать элементы поведения, которые могут иметь сходство с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих. Исследования были выполнены на 3-х животных. Основные результаты опубликованы в нашей статье Шпак, Лямин и др. (2009), а также в статьях Lyamin et al. (2008a)

и Lyamin and Siegel (2019). Результаты частично изложены в кандидатской диссертации Ю.В. Шпак (2008), которая была выполнена под руководством автора.

5.4.1 Типы плавания и состояния активности и покоя

Поведение дельфинов Коммерсона разделили на 5 основных типов плавания: АП (активное плавание), КП (круговое плавание), спокойное хаотичное плавание (СП), медленное плавание (МП) и зависание на поверхности воды. АП, как и у других видов, характеризовалось переменной скоростью и траекторией, контактами с другими особями, вокализацией, короткими эпизодами ускоренного плавания, кормлением. КП подразделяли на быстрое и медленное. Средняя скорость составляла 1.3 ± 0.1 и 0.8 ± 0.2 м/сек, соответственно (для 3-х животных, по 20 замеров, парный t-тест, $p < 0.02$). Все дельфины Коммерсона плавали преимущественно по часовой стрелке (не менее 98% времени КП). Спокойное хаотичное плавание (СП) представляло собой медленное плавание, как правило, у дна бассейна по неопределённой траектории без других признаков активности. Ещё два типа плавания – МП и зависание сопровождалось частым и регулярным дыханием: от 2 до 6 вдохов с короткими интервалами. МПУ происходило на глубине до 2 метров, а зависание – на поверхности воды. Признаки активного поведения в это время отсутствовали. Зависание было представлено короткими эпизодами (< 20 сек). Все эпизоды АП у дельфинов Коммерсона были АБ. СБ считали все эпизоды быстрого КП, МП и зависания. Двигательная активность в это время была значительно меньше, чем в АП. Покоем считали все эпизоды медленного КП (наибольшая монотонность) и СП (наименьшая скорость; Шпак и др., 2009).

5.4.2 Продолжительность разных форм поведения и состояний активности и покоя

В сумме на КП и АП у дельфинов Коммерсона приходилось в среднем 87% времени суток: на КП – 53% (от 43 до 64% в разные дни) и на АП – 34% от времени суток (от 27 до 42%). Эпизоды непрерывного АП могли длиться до 2 часов, а КП – всего от 15 до 126 сек. На медленное и быстрое КП приходилось в среднем 10% и 43% всего КП. Медленное и быстрое КП отличалось не только по скорости, но и по числу кругов, которые дельфины проплывали на одной ДП (Рисунок 5.12). У двух самок большую часть быстрого КП составляли эпизоды с 1-м кругом на ДП, а медленного КП – 3 круга на ДП. У самца большинство эпизодов КП были эпизодами с 3 кругами на ДП. На остальные 3 типа плавания (СП, МП и зависание) у дельфинов Коммерсона приходилось в среднем 14% времени суток. На СП приходилось 4% времени суток. Средняя длительность эпизодов была примерно 70 сек, хотя некоторые периоды СП длились до 17 минут. В среднем ещё 7% времени приходилось на зависание и МП. В сумме на медленное КП и СП (состояние покоя) приходилось в среднем всего 13% времени суток. Длительность большинства

эпизодов зависания (91-97%) и МП (не менее 80%) была короче 20 сек (оба типа плавания сопровождались частым дыханием). Таким образом, дельфины Коммерсона проводили в постоянном движении 96-98% времени суток.

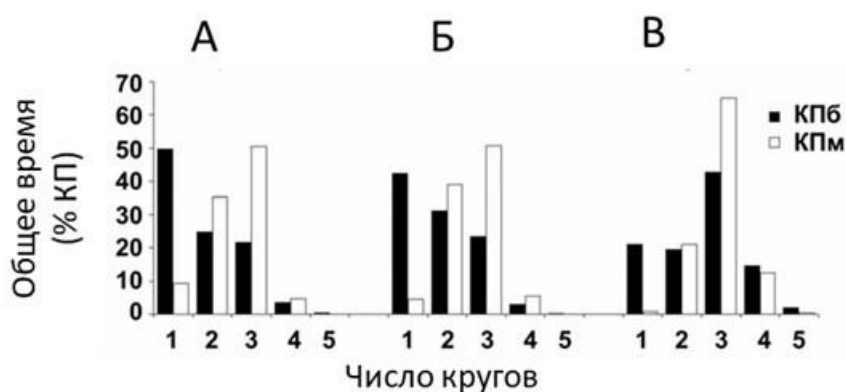


Рисунок 5.12. Суммарная продолжительность эпизодов быстрого и медленного кругового плавания у дельфинов Коммерсона. А-В. Дельфины О, Б (обе самки) и Х (самец). По оси абсцисс – количество кругов, которое дельфины проплывали на одной ДП. По оси ординат – продолжительность КП за 2 суток. КПб и КПм – быстрое и медленное круговое плавание (Шпак и др., 2009).

5.4.3 Суточная ритмика

У всех дельфинов АП регистрировалось утром и днём (6-17 часов). В это время возле бассейна могли быть служащие или посетители парка. Быстрое КП регистрировалось в течение всего дня, а медленное КП – вечером и ночью (95% с 16 до 6 часов). Почасовое количество АП, КП и СП коррелировало у всех 3 пар ($P < 0.001$; Шпак и др., 2009).

5.4.4 Особенности дыхания

У дельфинов Коммерсона 75-90% всех ДП были меньше 30 сек. Максимальная ДП длилась 107 сек. У всех животных средняя ДП во время КП была практически одинаковой – 25 сек. Во время эпизодов МП и зависания (большинство < 20 сек) дельфины совершали подряд от 1 до 5 вдохов, а 80% ДП были короче 10 сек. Не менее 80% ДП были короче 10 сек. Частота дыхания у дельфинов зависела от типа плавания (однофакторный ANOVA: $F_{3,8} = 37.93$, $p < 0.001$). Парные различия были значимыми между АП, КП и МП ($p < 0.01$; Шпак и др., 2009).

5.4.5 Элементы поведения с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих

У всех дельфинов Коммерсона во время КП и СП регистрировались вздрагивания головы и туловища. У самца и самки О за 3 суток было зарегистрировано 35 и 31 вздрагиваний, у самки Б в те же дни всего 13 вздрагиваний. У самца вздрагивания чаще регистрировались ночью (89% всех вздрагиваний), а у самок – и ночью, и днем. 66% всех ночных вздрагиваний регистрировались на фоне медленного КП, остальные – в СП. 23% вздрагиваний происходили с интервалами менее 20 сек, т.е. представляли собой серии. В течение 3-х дней у самца было

зарегистрировано 5 эрекции: один раз в СП, трижды – в медленном КП и один раз – во время быстрого КП. Дважды эрекции произошли сразу после вздрагиваний и один раз – между двумя вздрагиваниями, разделёнными 4 минутами. Плавая у дна, дельфины иногда прекращали гребки на время до 12 сек (Рисунок 5.13). Продолжая плыть по инерции, они могли завалиться на бок, опустить голову вниз (“клевали носом”), а иногда переворачивались головой вниз и хвостом вверх. Через несколько секунд работа плавников возобновлялась, и дельфины сразу всплывали для дыхания. Всего было зарегистрировано 29, 47 и 51 таких остановок и переворотов у дельфинов О, Б и Х, соответственно. Дополнительный анализ показал, что суммарная длительность таких эпизодов не превышала 5 минут или 0.4% времени суток. В среднем 75% таких эпизодов были зарегистрированы в КП, остальные в СП. Всего 83% приходилось на ночное время: с 18 до 7 часов (Шпак, 2009; Lyamin et al., 2008a; Lyamin and Siegel, 2019).

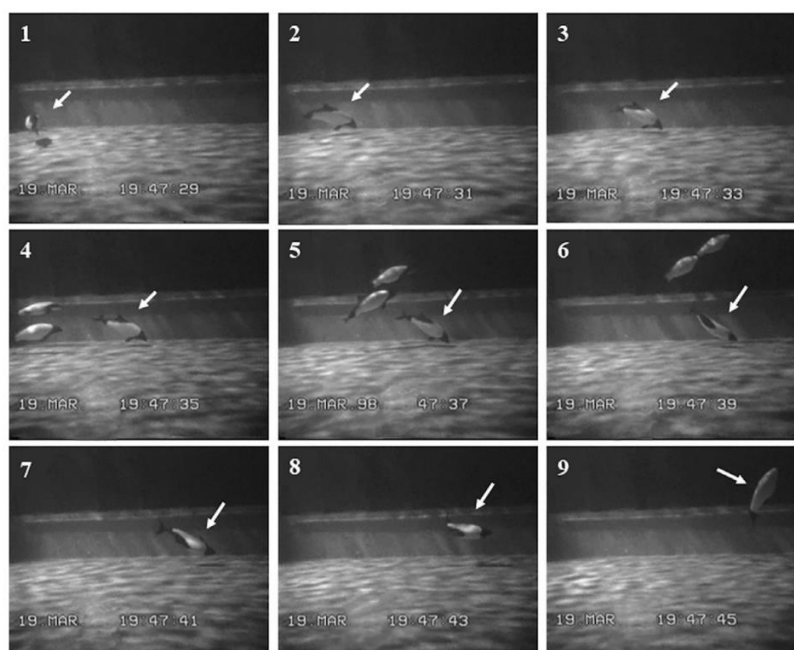


Рисунок 5.13. Эпизоды “замедлений” и “остановок” у дельфинов Коммерсона. Фотографии с интервалом 2 сек. Дельфины плывут с разной скоростью. Дельфин, обозначенный стрелкой, фактически оставался на месте 10-12 секунд (кадры 4-8), а затем быстро всплыл к поверхности воды (Lyamin and Siegel, 2019).

5.4.6 Основные результаты

У дельфинов Коммерсона выделили 5 основных типов плавания: АП, КП, СП, МП и зависание на поверхности воды. Поведение дельфинов Коммерсона было представлено в основном плаванием (>97% времени, АП, КП и МП). Эпизоды зависания были короче 20 сек и сопровождались частым дыханием. Покоем считали эпизоды СП и КП. На него приходилось в среднем 13% времени суток. Большинство ДП (>75%) были короче 30 сек, максимальная – 107 сек. Наиболее частое и регулярное дыхание было характерно для МП и коротких эпизодов

зависания (>80% ДП короче 10 сек) между эпизодами КП и АП. Во время медленного КП и СП у дельфинов Коммерсона были зарегистрированы вздрагивания, а у самцов эрекции, а также эпизоды замедлений, нарушения позы, дезориентации. Суммарное время таких эпизодов было меньше 5 мин за сутки. Таким образом, дельфины Коммерсона фактически находятся в непрерывном движении. Во время медленного плавания у них регистрируются элементы поведения, которые имеют сходство с элементами РЕМ сна.

5.5 Особенности поведения азовок

Основными задачами этой части работы было: 1) охарактеризовать поведение, типы плавания, а также состояния активности и покоя у азовки и её детёныша; 2) идентифицировать элементы поведения, которые могут иметь признаки РЕМ сна наземных млекопитающих. Основные результаты исследования опубликованы в материалах конференции Oleksenko and Lyamin (1996).

Азовка и её детёныш в течение всего периода наблюдений находились в постоянном движении, детёныш все время следовал за матерью. Поведение можно было разделить на 2 типа: активное плавание с переменной скоростью и траекторией (АП) и спокойное стереотипное плавание с постоянной скоростью (СП). АП у самки также включало кормление. АП детёныша включало игровое поведение с предметами и мелкой рыбой, которую он иногда проглатывал. Траектория СП была круговой или имела форму “восьмёрки”. Как правило, животные плавали по большей части бассейна. Скорость в СП была заметно меньше, чем в АП. Кормление детёныша молоком происходило во время СП матери. На АП приходилось у матери 49.5 ± 2.3 , у детёныша – $54.2 \pm 1.6\%$ времени суток, а на СП – $50.5 \pm 2.3\%$ и $45.6 \pm 1.6\%$ времени, соответственно ($n=9$ дней). Кратковременные остановки на поверхности регистрировались только у детёныша (<0.2% суток). В это время он был активен. Степень синхронизации поведения животных была высокой – $95.1 \pm 0.7\%$. Вздрагиваний, которые были описаны у афалин, белухи и косаток, ни у матери, ни у её детёныша зарегистрировано не было. Таким образом, азовки (мать и её детёныш) находились в непрерывном плавании 24 часа в сутки.

5.6 Особенности состояния покоя серого кита

Основными задачами было: 1) охарактеризовать поведение, типы плавания, а также состояния активности и покоя у серого кита; 2) идентифицировать элементы поведения, которые могут иметь сходство с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих. Результаты исследования опубликованы в статьях: Lyamin et al. (2000a, 2001). Предварительные результаты

исследований частично изложены в кандидатской диссертации Ю.В. Шпак (2008), которая была выполнена под руководством автора.

5.6.1 Типы плавания и состояния активности и покоя

У детёныша серого кита были выделены 5 основных типов плавания: АП (по бассейну и в канале), зависание на поверхности или в толще воды (с признаками активности и без – В1 и ВП), эпизоды покоя на дне бассейна (ЛД) и повторяющиеся всплытия и погружения (ПВП; Рисунок 5.14).

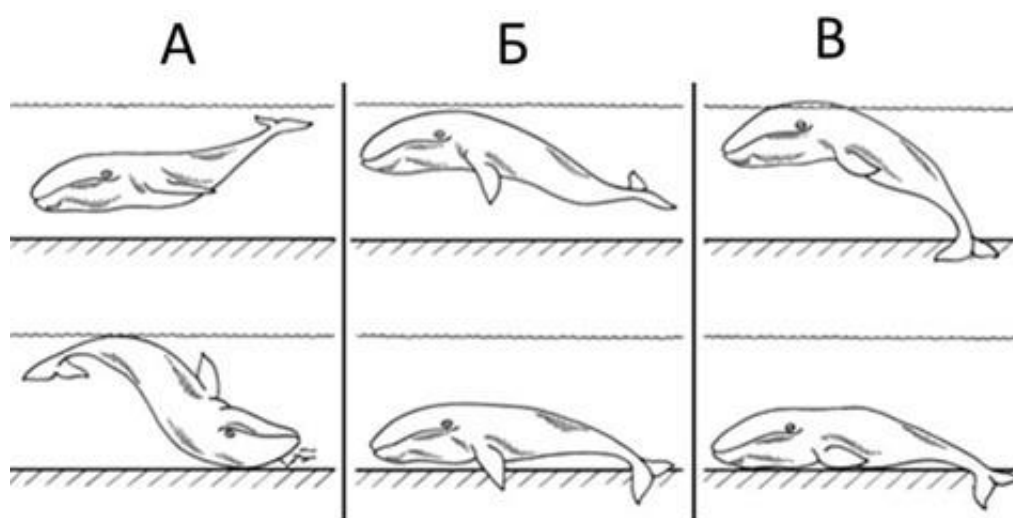


Рисунок 5.14. Типы плавания (формы поведения) у серого кита. А – активное плавание (АП). Б – активное зависание у поверхности или у дна бассейна (В1). С – спокойное зависание у поверхности (ВП) и залегание на дно (ЛД) (Lyamin et al., 2001).

АП происходило в основном бассейне (глубина примерно 10 м) или в его мелководной части (канале, глубина 2 м). Оно включало кормление (сбор корма, который высыпали на дно), элементы игрового и ориентировочного поведения (на посетителей), обтирание о стены бассейна. На него приходилось $37.9 \pm 1.3\%$ времени суток (среднее для 6 дней). Все эпизоды зависания были зарегистрированы в мелководной части. В1 регистрировали у поверхности воды и у дна, а эпизоды ВП – на поверхности. При этом лопасть хвоста лежала на дне, а грудные ласты были прижаты к туловищу. Глаза могли быть открыты или закрыты. Всего на эпизоды В1 и ВП приходилось $8.8 \pm 0.5\%$ и $28.0 \pm 1.7\%$ времени, соответственно. Эпизоды ЛД регистрировались в канале. Кит лежал на дне на животе – $13.2 \pm 1.7\%$ времени суток. Грудные плавники были прижаты к бокам, движения головы и хвостового стебля отсутствовали. Эпизоды ПВП предшествовали эпизодам ЛД и следовали за ними. Каждое всплытие сопровождалось вдохом, после этого кит опускался примерно на 1 м и опять всплывал. Других признаков активности не было. На все эпизоды ПВП приходилось в сумме $8.6 \pm 0.4\%$ времени (Lyamin et al., 2000a; 2001).

У кита все эпизоды АП считали АБ, эпизоды В1 и ПВП – СБ, эпизоды ВП и ЛД – покоем. На АБ и покой приходилось в среднем примерно по 40% времени суток, остальное время (18%) было СБ. Чередующиеся эпизоды АБ в канале и в бассейне могли длиться более 1 часа. Покой на 67% состоял из эпизодов ВП (на поверхности) и на 33% – ЛД. Длительность эпизодов ВП могла достигать 98 минут (363 ± 36 сек, $n=400$). Большинство эпизодов ЛД (96%) были короче 3 мин, но некоторые длились более 6 мин (в среднем 115 ± 3 сек, $n=596$, максимум 431 сек; Lyamin et al., 2000a, 2001).

5.6.2 Суточная ритмика

АБ превалировало в период с 6 до 16 часов, а состояние покоя с 21 до 4 часов утра. С 10 до 16 часов в парке были посетители. После 7 утра в парке начинались подготовительные работы. Эпизоды ВА у поверхности и у дна, а также эпизоды ЛД были примерно равномерно представлены в течение суток. Эпизоды ВП регистрировались в основном в ночное время, когда кита не беспокоили (Lyamin et al., 2000a).

5.6.3 Особенности дыхания

Во время АП (АБ) практически все ДП (90%) были короче 1 мин. Средняя ДП была 29.1 ± 0.5 сек ($n=1615$; Рисунок 5.15, А). Дыхание у кита было наиболее частым и регулярным во время эпизодов ПВП и активного зависания (В1) у поверхности воды: 82% всех ДП были от 10 до 25 сек (Рисунок 5.16, Б). Средняя ДП составляла в ПВН 21.8 ± 0.5 сек ($n=407$, максимум 50 сек), в В1 на поверхности – 26.9 ± 1.4 сек ($n=136$, максимум 100 сек). Наиболее продолжительные ДП регистрировались во время эпизодов ЛД – 147.4 ± 5.0 сек ($n=377$, максимум 460 сек), В1 под водой – 92.5 ± 2.5 сек ($n=236$; максимум 205 сек) и ВП на поверхности – 63.2 ± 0.9 сек ($n=1030$, максимум 380 сек). Эти 3 типа плавания отнесли к разным состояниям: В1 под водой к СБ, а ВП (у поверхности) и ЛД – к покою. Таким образом, паттерн дыхания у кита зависел как от типа плавания, так и состояния.

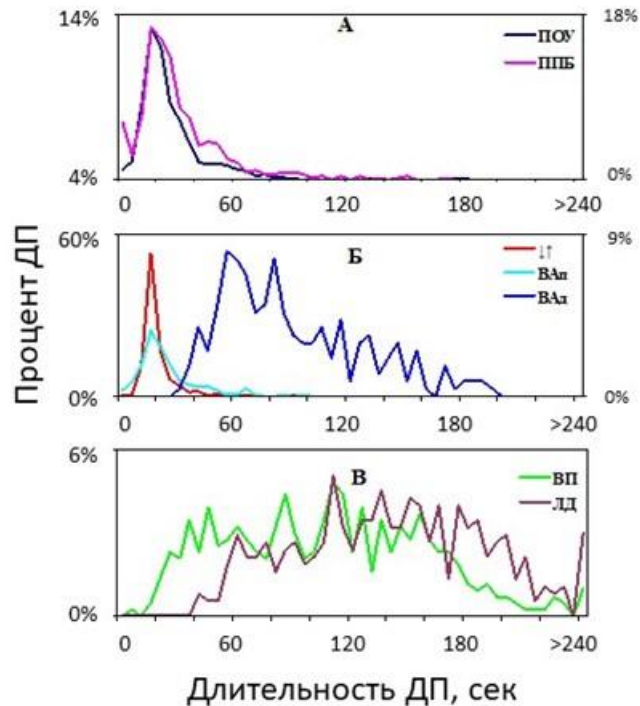


Рисунок 5.15. Распределение дыхательных пауз у кита при разных типах плавания и состояниях. А-В. АБ, СБ и покой. ПОУ и ППБ – плавание в канале и по бассейну. ПВП ($\downarrow\uparrow$) – повторяющиеся погружения и всплытия, ВАп и ВАд – активное зависание у поверхности и у дна; ВПп – ВП у поверхности, ЛД – лежит на дне. Дополнительные шкалы на оси ординат: А – ППБ; Б. – Вад (Шпак, 2008).

5.6.4 Состояние глаз во время покоя

Во время периодов зависания на поверхности воды у кита регистрировались эпизоды асимметричного состояния глаз. В один из периодов покоя (ВП и ЛД), который продолжался примерно 3 часа, глаза кита были видны более 60% времени. В начале (04:05-05:15) и в конце (05:40-06:00) эпизода левый глаз был чаще закрыт. Правый глаз в это время был прикрыт или открыт. В середине этого эпизода (05:20-05:40) ситуация была обратной: правый глаз был чаще закрыт, а левый глаз открыт или прикрыт. Чередование открытого и закрытого состояния глаза наблюдалось и во втором эпизоде. За все время наблюдений правый глаз (был направлен в сторону канала) и левый глаз (был направлен на стену бассейна) были закрыты примерно одинаковое время (56% и 63% время). Время закрытого состояния обоих глаз в общей сложности было в 2 раза меньше времени асимметричного состояния (31% и 61% времени, соответственно; Lyamin et al., 2000a, 2001). Как и у зубатых китов, у детёныша серого кита состояние глаз в покое могло быть асимметричным.

5.6.5 Элементы поведения с признаками REM сна наземных млекопитающих

В течение 6 дней у кита было зарегистрировано 48 вздрагиваний головы и туловища. Большинство вздрагиваний (95%) произошли вечером или ночью (с 19 до 7 часов) во время продолжительных эпизодов ВП (85%). В 25% случаев после вздрагиваний кит выплывал из

канала в бассейн. Во время вздрагиваний хотя бы один глаз был чаще закрыт (86% случаев). Всего 10% вздрагиваний следовали друг за другом с интервалом менее 10 сек, несколько продолжались 2-3 секунды. У кита также наблюдались движения плотно закрытых век. Всего было 131 одиночное и 34 серийных движений. В последнем случае движения век происходили непрерывно. Средняя длительность такой серии была 4.9 ± 0.4 сек ($n=34$), максимальная – до 20 сек. Суммарное время таких серий не могла превышать в среднем 0.4% времени суток. Вздрагивания век в 40% случаев сопровождалось вздрагиваниями головы или туловища. В 5 таких эпизодах длительностью от 2 до 12 сек кит медленно заваливался на бок, а после окончания серии начинал активно плавать (Lyamin et al., 2000a; 2001).

5.6.6 Основные результаты

У кита были выделены 5 типов плавания: АП, зависание на поверхности воды или в толще воды с признаками активности и без них (ВА и ВП), эпизоды покоя на дне бассейна (ЛД) и ПВП. Состоянием покоя считали ЛД и ВП, большая часть которого (ВП) приходилась на ночное время. На покой и АБ приходилось в среднем по 40% времени суток, и остальное время было СБ. Паттерн дыхания у кита зависел от типа плавания и состояния кита. Более длинные ДП регистрировались как во время погружений под воду, так и во время ВП (покой) у поверхности воды. У кита регистрировались вздрагивания головы и реже всего туловища, а также вздрагивания век – в среднем 8 и 30 в день, соответственно. Иногда они продолжались несколько секунд, а век – до 20 секунд. Большинство происходили ночью во время покоя на поверхности воды (ВП). Во время вздрагиваний кит мог заваливаться на бок (до 12 сек), а потом начинал активно плавать. Вздрагивания и эпизоды потери ориентации имели сходство с поведенческими элементами РЕМ сна, которые регистрируются у наземных млекопитающих. Суммарное время таких эпизодов не превышало 0.4% времени суток. Во время ВП на поверхности воды состояние глаз у кита могло быть асимметричным.

5.7 Обсуждение результатов

5.7.1 Основные типы плавания у китообразных

По поведенческим критериям сон обычно определяется как обратимое состояние неподвижности. Сон также характеризуется определенной позой, часто местом сна и закрытыми глазами (Siegel, 2008). Чтобы охарактеризовать состояние животного в терминах сна и бодрствования важно описать его двигательную активность. Тип плавания описывает поведение китообразных с точки зрения двигательной активности. В наших исследованиях у китообразных (всего 5 видов зубатых и 1 вид усатых китов) по характеру двигательной активности или её

отсутствию были выделены несколько форм поведения или типов плавания: активное и круговое плавание (АП и КП), стереотипное плавание на месте (СПС, ПВН), зависание у поверхности воды и залегание на дно (ЛД). Продолжительность (суммарное время) разных типов отличалась как у разных особей одного вида (например, у афалин и белух), так и у разных видов (например, фактически непрерывно плавающие азовки и взрослые косатки, самцы и самки без детёнышей). Разные формы АП у китообразных представляют собой активное бодрствование. Другие типы могут быть СБ и сном.

5.7.2 Медленное стереотипное плавание, состояния активности, покоя и сна

КП вдоль периметра бассейнов может занимать значительную часть времени у афалин (Lilly, 1964; Flanigan, 1974a; Gnone et al., 2001; Sekiguchi and Kohshima, 2003; Sobel and Supin, 1994; Мухаметов и Лямин, 1997), белух (Flanigan, 1974b; 1975; Lyamin et al., 2002b), косаток (Flanigan, 1975; Lyamin et al., 2003, 2005a), белобоких дельфинов (Flanigan, 1975b; Goley, 1999), амазонских речных дельфинов (Олексенко и др., 1996; Mukhametov, 1987) и у дельфинов Коммерсона (Шпак и др., 2009). КП, скорее всего, характерно для содержания в бассейнах и является следствием ограниченного пространства (Мухаметов и Лямин, 1997). В океане у китообразных описаны периоды медленного передвижения животных в одном направлении в пределах определенного участка, например у длиннорылого (вращающегося) продельфина (*Stenella longirostris*; Norris and Dohl, 1980), темного дельфина (*Lagenorhynchus obscurus*; Würsig and Würsig, 1980), афалины (Klinowska, 1986; Shane, 1986) и косатки (Ford, 2009). Животные в группе синхронизируют всплытия к поверхности для дыхания. По скорости и стереотипии движения такие эпизоды вполне можно считать аналогом КП в бассейнах, хотя в бассейнах во время КП китообразным нужно регулярно делать повороты, что требует более высокого уровня бдительности и контроля окружающей обстановки. Интересно, что КП не регистрировалось у детёныша серого кита, который содержался один. Большую часть времени он проводил в мелководном канале, а выходя в основной бассейн, как правило, делал только один круг (Lyamin et al., 2000a, 2001).

Во многих исследованиях сообщалось о преобладании тенденции у афалин плавать против часовой стрелки (например, Flanigan, 1974a; Ridgway, 1990; Sobel et al., 1994; Мухаметов и др., 1997; Мухаметов и Лямин, 1997; Lyamin et al., 2007a). Во всех случаях афалины находились в северном полушарии. В одном исследовании, которое проводилось в южном полушарии, афалины плавали по часовой стрелке (Stafne and Manger, 2004). По часовой стрелке также плавали дельфины Коммерсона (Шпак и др., 2009), а также амазонские речные дельфины, которые были перевезены в Москву из Перу (Олексенко и др., 1996). Не исключено, что

направление вращения у китообразных разное в двух полушариях и может быть связано с действием сил гравитации (силы Кориолиса). Направление вращения у китообразных может быть закреплено на популяционном уровне (например, у афалин) или на индивидуальном уровне (например, у морских котиков), а также меняться в зависимости от отношения между животными в группе (самцы могут менять предпочтение, если в бассейне есть самка). Этот вопрос требует более детального анализа (Stafne and Manger, 2004; Lyamin et al., 2008a; Прясллова и др., 2009; Лямин и др., 2010). При одном и том же направлении КП эпизоды ОМС в правом и левом полушарии коры мозга чередовались у афалин. Следовательно, направление КП у китообразных не связано с латерализацией сна у афалин и скорее всего у других китообразных (см. след. абзац).

По данным ЭЭГ исследований китообразные (афалины, амазонские речные дельфины и азовки) могут спать во время медленного КП, но “поведенческих коррелятов” ОМС установить не удалось (Мухаметов, 1987; Мухаметов и Полякова, 1981; Мухаметов и др., 1997; Lyamin et al., 2005b; см. Главу 4). Анализируя видеозаписи поведения дельфинов Коммерсона, которые находятся в постоянном движении, мы пришли к выводу, что скорость их плавания варьирует. Она также отличается по числу кругов на одной ДП и длительности ДП. Медленное КП не только отличалось от быстрого КП по скорости, но и включало короткие эпизоды прекращения гребковых движений и нарушения позы (Шпак и др., 2009). Похожие эпизоды были зарегистрированы у афалин при наблюдении через подводное окно (Мухаметов и Лямин, 1997; Lyamin et al., 2005b, 2008a) и амазонских дельфинов (Олексенко и др., 1996). Такие эпизоды скорее всего были состоянием более глубокого покоя и сна. Не исключено, что подобные эпизоды могли быть и у азовок, но зарегистрировать их в воде, наблюдая за животными сверху, было невозможно (Oleksenko and Lyamin, 1996). Таким образом, стереотипное медленное плавание у китообразных сочетается с ОМС. Такое плавание неоднородно, оно включает эпизоды прекращения двигательной активности, гипотонии, дезориентации.

Продолжительные эпизоды «стереотипного плавания на месте» (СПС и ПВН) регистрируются у белух, а также у афалин (Мухаметов и Лямин, 1997; Глава 5.2). В то же время ни у косаток, ни у дельфинов Коммерсона такое поведение не наблюдали. Такие типы плавания скорее всего определялись стесненными условиями и изоляцией животных, а также недостаточной адаптацией к условиям содержания. Более короткие эпизоды всплываний и погружений, которые чередовались у белух и кита с периодами покоя на дне, при всем внешнем сходстве имели другую природу: они были периодами регулярного дыхания до и после задержки дыхания. Похожее поведение (ПВН) превалировало у белухи и у афалины, на которых проводились электрофизиологические исследования (Lyamin et al., 2002a, 2004). Такие эпизоды

могли сочетаться с ОМС, а его композиция у них была такой же, как у свободно передвигающихся афалин. Таким образом, ОМС может сочетаться у китообразных с разными видами двигательной активности.

5.7.3 Зависание у поверхности воды и сон

Зависание у поверхности воды регистрировалось в бассейнах у всех исследованных китообразных средних и крупных размеров (афалина, белуха, косатка, серый кит), хотя продолжительность отличалась в несколько раз у разных видов и возрастных групп (McBride и Hebb, 1948; Spencer et al., 1967; McCormick, 1969; Flanigan, 1974a; наши исследования). У афалин один глаз в это время может быть закрыт, хотя оба глаза закрываются редко (Gnone и др., 2001; Sekiguchi и Kohshima, 2003). У афалин и белух зависание обычно сопровождалось движениями плавников, стабилизирующих положение, а эпизоды полной неподвижности были короткими (Мухаметов и Лямин, 1997; Lyamin et al., 2002a). Взрослые косатки могут неподвижно зависать у поверхности воды до 20 минут (всего до 54% времени суток; Lyamin et al., 2003; Шпак, 2008), а детёныш серого кита – до 98 минут (в среднем 28% времени суток; Lyamin et al., 2000a, 2001; Шпак, 2008). Движения грудных плавников у косаток и кита были редкими и едва заметными. В то же время, у детенышей косатки и афалин эпизоды зависания в первые месяцы жизни отсутствовали, как минимум (Lyamin et al., 2003, 2005a). У азовок, дельфинов Коммерсона, амазонских речных дельфинов неподвижность как таковая отсутствует (Олексенко и др., 1996; Шпак и др., 2009).

В природе периоды покоя на поверхности воды в группе недалеко от берега – один из основных видов поведения белух (Краснова, 2007). У косаток (Ford, 2009) и кашалотов (Watkins et al., 1999) такие эпизоды чередуются с заныриванием под воду. Причем кашалоты могут зависать неподвижно в вертикальном положении в 10-20 метрах от поверхности воды (Miller et al., 2008). Эпизоды неподвижности на поверхности (floating, logging, hanging) характерны и для усатых китов, например: южных гладких китов (*Eubalaena australis*, Cassini и Vila, 1990); средиземноморских финвалов, *Balaenoptera physalus*, Ricciardi et al., 2001), карликовых и пигмейских кашалотов (*Kogia breviceps* и *K. Sima*, Reeves et al., 2002), северных малых полосатиков (*Balaenoptera acutorostrata*, Christiansen et al., 2015). При этом у китов не наблюдается никаких движений, кроме тех, что связаны с дыханием, а дыхательный ритм замедляется. Если киты были напуганы, то они заныривали и могли всплыть уже далеко от места, где отдыхали (Christiansen et al., 2015).

Таким образом, сон на поверхности воды, по-видимому, характерен для многих видов зубатых, а также усатых китов. Неподвижное зависание характерно только для крупных

китообразных – косаток и серого кита, а у мелких оно отсутствует. Крупные киты с большими запасами подкожного жира более устойчивы к волнению на поверхности, что позволяет им долгое время находиться в позе покоя. Большой подкожный слой жира при низкой удельной площади кожного покрова снижают потери тепла и повышают плавучесть крупных китообразных. Однако мелкие китообразные (<150-200 кг) не могут себе этого позволить (Lyamin and Siegel, 2006; Lyamin et al., 2008a; Шпак и др., 2009). В тоже время, покой у поверхности воды делает животных более подверженными нападению косаток, а также столкновению с кораблями (e.g., Izadi et al., 2018), хотя последняя проблема появилась в их жизни сравнительно недавно.

Как следует из результатов ЭЭГ исследований сон, у афалин и белухи во время зависания у поверхности воды был ОМС, как и во время движения (Мухаметов и др., 1997; Lyamin et al., 2002a, 2005a; Ridgway, 2002). У белухи ОМС у поверхности воды при минимальных движениях был менее прерывистый, чем сон во время погружений и всплытий (Lyamin et al., 2002a; Lyamin et al., 2007a). Следовательно, амплитуда МВА и контрастность асимметрии в МС у китообразных может модулироваться в связи с двигательной активностью. Учитывая, что поведенческий покой на поверхности воды у косаток выглядит так же, как у афалин и белух, нет оснований полагать, что и МС у них не является однополушарным. ОМС регистрируется во время неподвижности у поверхности воды, но, возможно, становится АМС при погружении, как было установлено у белухи. Предположение Miller et al. (2008), что неподвижное зависание у кашалотов может быть БМС не учитывает имеющиеся экспериментальные данные.

5.7.4 Непрерывное плавание и сон

Многие китообразные небольших размеров (вес меньше 150-200 кг) находятся в состоянии непрерывного плавания, включая Dall's porpoise (McCormick, 1969), белобочкого дельфина (Flanigan, 1975b; Goley, 1999), темного дельфина (Norris and Dohl, 1980), азовку (Mukhametov et al., 1981; Oleksenko and Lyamin, 1996), дельфина Коммерсона (Шпак и др., 2009), а также индийского и амазонского речных дельфинов (Pilleri, 1979; Олексенко и др., 1996). У всех описаны периоды спокойного плавания, которые могут включать эпизоды сна. Электрофизиологические исследования были выполнены на двух из перечисленных видов “постоянно плавающих дельфинов” – азовке и амазонском речном дельфине (Мухаметов и Полякова, 1981; Mukhametov, 1987). Основной формой сна у всех особей, как и у афалин и белух, был ОМС (Таблица 2). Интересно, что у индийских речных дельфинов акустическая активность присутствовала в течение 24-ч, что предполагает фрагментацию их сна или же возможность сочетания такой активности с ОМС (Pilleri, 1979). Периодические замедления и остановки у

медленно плавающих дельфинов Коммерсона (Шпак и др., 2009), по-видимому, характерны и для других непрерывно плавающих видов. Они могут быть эпизодами наиболее глубокого сна у этих животных – ВА ОМС, АМС или даже REM сна.

Взрослые косатки и белухи в бассейнах чаще отдыхают и очевидно спят, зависая у поверхности воды. Это их предпочтительное поведение. Интересный феномен – непрерывное плавание у детёнышей китообразных и их матерей, которое начинается сразу после рождения детеныша и длится несколько недель (Lyamin et al., 2003, 2005a, 2007a). Все это время детеныши постоянно следуют за матерями, всплывают синхронно, а афалины, как правило, с одним или обоими открытыми глазами. Матери сокращали интервал между вдохами, но при длинных интервалах детеныши всплывали одни. После этого им приходилось ускоряться, чтобы догонять матерей. Очевидно, что в первые недели жизни матери и детеныши могли спать только в движении, а плавая рядом, они должны были постоянно контролировать положение друг друга (например, плавание по траектории в виде 8-ки у азовок).

Высокая активность матерей и детёнышей китообразных в первые дни и недели жизни детенышей, а также периоды продолжительного плавания характерны не только для исследованных нами косаток и афалин, но и для матерей с детёнышами других видов китообразных. Высокая двигательная активность и синхронное плавание детенышей и матерей было описано в условиях океанариума у других косаток (Hill et al., 2013), а в природе – у афалин (Mann and Smith, 1999), белух (Краснова, 2007), а также у серых китов (Кусто, 2003). Такое поведение по-видимому характерно для всех китообразных. Способность оставаться активными и поддерживать высокую бдительность имеет несколько преимуществ для новорожденных китообразных. Сразу после родов детеныши китообразных максимально уязвимы. У них минимальные запасы подкожного жира, низкая плавучесть и недостаточно развита нервно-мышечная координация. Движение рядом с матерью уменьшает риск гибели детёныша, а мышечный термогенез компенсирует потери тепла (Lyamin et al., 2005a; 2008a; Лямин и Мухаметов 2013).

Таким образом, высокая активность детенышей способствует выживанию в водной среде пока у них не сформируются все необходимые механизмы и навыки поддержания жизнедеятельности. Это важная составляющая и характеристика постнатального онтогенеза и отличительная черта китообразных, по сравнению с наземными млекопитающими, у которых продолжительность поведенческого покоя и сна с возрастом уменьшается (Roffwarg et al., 1966; Siegel, 2005). Хотя точно сказать, сколько времени матери и детеныши спят в это время мы не можем, но такое поведение вряд ли совместимо с продолжительными периодами сна (Lyamin et

al., 2005a, 2008a; Лямин и Мухаметов, 2013). ОМС сочетается с движением и асимметричным состоянием глаз у китообразных, но амплитуда МВА снижается вплоть до пробуждения при резких движениях и ускорениях, а также при открытии обоих глаз (Глава 4). Если это так, то снижение сна у матерей в первые дни и недели после рождения детенышей – это пример адаптивного уменьшения общей продолжительности сна в связи с материнским поведением, направленным на заботу о детеныше (Lyamin and Siegel, 2024; подробнее в заключении).

5.7.5 Покой и сон на дне

McCormick (1969) описал у дельфина афалины «дремоту на дне» с одним или обоими открытыми глазами. Дельфин при этом реагировал на других животных. Sekiguchi и Kohshima (2003) зарегистрировали эпизоды покоя на дне у 14 взрослых дельфинов в одном из океанариумов (в среднем 4.1% времени), но не у годовалого детеныша. В наших исследованиях у афалин на такое поведение (ЛД) приходилось не более 5.4% от суток, а эпизоды не превышали 4 минут (Лямин и др., 1999; Шпак, 2008). У белух и косаток, а также у детёныша серого кита на ЛД приходилось значительно больше времени: у белухи в среднем 45% времени суток (эпизоды до 15 мин; Lyamin et al., 2002b; Шпак, 2008), у взрослых косаток – до 32 % ночного периода (эпизоды до 10 минут; Lyamin et al., 2003; Шпак, 2008), у кита – 13% времени суток (эпизоды до 7.2 минут; Lyamin et al., 2001). В то же время это поведение не регистрировалось у косаток в другом аквариуме (Flanigan, 1975a). У детенышей косаток эпизоды ЛД не регистрировались как минимум до 6 мес возраста, хотя их наблюдали у детеныша серого кита в возрасте нескольких недель (информация от Dr. G. Sumich). Есть данные, что белухи и афалины могут перенимать это поведение друг у друга, если содержатся вместе (Lyamin et al., 2002b). Наконец, есть наблюдения за усатыми китами, которые лежали в океане на мелководье (информация от Dr. P. Clapham). Нам не известны случаи покоя на дне у непрерывно плавающих китообразных мелких размеров. Следовательно, покой под водой и лежа на дне – это вполне обычное поведение зубатых китов крупных и средних размеров в океанариумах и, скорее всего, в природе. В электрофизиологической части данной работы мы установили, что эпизоды покоя на дне у афалины сопровождалась развитием эпизодов ОМС (Lyamin et al., 2005b, 2008a). Можно предположить, что в природе лежа на дне (например, на мелководье в прибрежной зоне) могут спать белухи и другие китообразные. Их сон при этом тоже однополушарный МС.

5.7.6 Сторожевая функция однополушарного сна

Китообразные – социальные животные. Они часто спят в группах. Визуальный контакт во время сна позволяет координировать движение и положение животных в группе. Например, белобочие дельфины во время медленного плавания координируют свое движение в эшелоне,

открывая глаз в сторону сородичей, тогда как второй глаз может быть закрыт (Goley, 1999). Изменение положения в группе сочетается у животных с изменением в состоянии глаз. Наблюдения подтвердили, что асимметричное состояние глаз во время медленного плавания или покоя у поверхности воды распространено у афалин (Мухаметов и Лямин, 1997; Gnone и др., 2001; Sekiguchi и Kohshima, 2003), белух (Лямин и др., 2002а), косаток (информация от тренеров SeaWorld в г. Сан-Диего), белобоких дельфинов (Goley, 1999) и амазонского речного дельфина (Олексенко и др., 1996). Эксперименты с предъявлением зрительного стимула со стороны открытого и закрытого глаза подтверждают, что афалины и амазонские дельфины контролируют окружающее пространство открытым глазом (Мухаметов и Лямин, 1997; Олексенко и др., 1996). Асимметричное состояние глаз также наблюдали у детёныша серого кита во время зависания у поверхности воды (Lyamin et al., 2000а, 2001). Учитывая установленную связь между асимметричным состоянием глаз и паттерном ЭЭГ (ОМС) у афалины и белухи, а также у ушастых тюленей и птиц, нельзя исключить, что сон усатых китов может иметь признаки ОМС зубатых китов.

Считается, что только 40% детёнышей косаток выживают в первый год жизни (Ford, 2009). Постоянный контакт особенно важен для матерей и детенышей. По нашим данным, афалины матери и детеныши в первые недели и месяцы жизни постоянно поддерживали визуальный контакт друг с другом: матери всплывали с открытыми глазами, а детёныши либо с открытыми глазами, либо с одним открытым глазом, который был направлен на мать (Lyamin и др., 2005а, 2007а). В электрофизиологической серии мы установили, что открытое состояние двух глаз у афалины и белухи соответствует бодрствованию, а асимметричное – ОМС (Lyamin et al., 2002а, 2004). Эпизоды ОМС могли развиваться у дельфинов во время плавания в интервалах между вдохами, но они должны были прерываться во время всплытия, если оба глаза были открыты. Это означает, что ОМС у матерей был, скорее всего, фрагментирован всплытиями к поверхности воды для дыхания. Открытый глаз детенышей, который чаще был направлен на мать, очевидно, позволял им поддерживать координированное движение без прерывания сна в полушарии, контралатеральном закрытому глазу. Как и в случае взрослых белобоких дельфинов, у детенышей, при изменении положения возле матерей (плавание по наружной или внутренней стороне круга), изменялось и состояние глаз. Афалины большую часть времени плавали против часовой стрелки. Учитывая связь между состоянием глаза и ОМС у дельфинов и белух (Lyamin и др., 2002а, 2004), меняя положение возле матери, детёныши могли чередовать сон в двух полушариях.

Таким образом, сходство фенотипов покоя (формы поведения и асимметричное состояние глаз) у исследованных зубатых китов предполагает, что ОМС – характерная особенность всех зубатых китов. Экспериментальные данные подтверждают гипотезу о сторожевой функции ОМС, которая состоит в обнаружении опасности (Lilly, 1964), поддержании контакта между взрослыми особями в группе (Goley, 1999) и между матерями и детенышами (Lyamin et al., 2007a, 2008a).

5.7.7 Поведенческие признаки REM сна

Электрофизиологические исследования у более чем 30 дельфинов афалин не выявили признаков REM сна в том виде, в каком он регистрируется у наземных млекопитающих (Мухаметов и др., 1997; Siegel, 2005), а также как он был описан у гринды (Shurley et al., 1969). Попытка использовать ЭМГ, ЭОГ и ЭЭГ для идентификации REM сна у афалин не была успешной (см. Главы 2.7 и 4.7). Задачей другого направления наших исследований было установить, в какой степени элементы поведения, характерные для REM сна наземных млекопитающих, распространены у разных видов китообразных и охарактеризовать их в максимально комфортных для животных условиях. На начало исследований вся информация о признаках REM сна у других видов китообразных (не считая афалин и гринды) содержалась в нескольких тезисах Flanigan (1974a-c, 1975 a,b) без каких-либо деталей.

В ходе проведенных исследований у 6 видов китообразных, включая афалину (Мухаметов и Лямин, 1997), белуху (Lyamin et al., 2002b), косатку (Lyamin et al., 2003, 2005a), дельфина Коммерсона (Шпак и др., 2009), азовку (Oleksenko and Lyamin, 1996), а также серого кита (Lyamin et al., 2000a, 2001), были описаны элементы поведения, напоминающие поведенческие признаки REM сна наземных млекопитающих. Мышечные вздрагивания были зарегистрированы у всех животных 5 видов, кроме азовки (Oleksenko and Lyamin, 1996). Редкие вздрагивания были также зарегистрированы у амазонских речных и белобоких дельфинов (Flanigan, 1985b; Mukhametov, 1987; Олексенко и др., 1996), т.е. всего у 7 из 8 исследованных видов китообразных. Наибольшее количество вздрагиваний регистрировалось у белухи – до 180 в день, и наименьшее у взрослых косаток (несколько за ночь). У афалин число вздрагиваний могло отличаться более чем в 6 раз (от 15 до 98 в день). В среднем их было больше, чем у афалин в ЭЭГ-серии исследований. Отсутствие вздрагиваний у азовки скорее всего было связано с тем, что наблюдения проводились из наблюдательного пункта над поверхностью воды (Oleksenko and Lyamin, 1996). Видеорегистрация не проводилась. В таких условиях увидеть вздрагивания под водой было невозможно.

Несмотря на различия в количестве вздрагиваний, между видами существует и очевидное сходство. У всех животных 7 видов (все, кроме азовки, но с учётом данных для белобочкого и амазонского речного дельфинов; ссылки на работы в предыдущем параграфе) вздрагивания регистрировались в состоянии покоя (зависание у поверхности, медленное плавание, покой на дне), как правило, в конце эпизода и после серии эпизодов покоя. Вздрагивания чаще происходили ночью или ранним утром, т.е. в то время, когда РЕМ сна больше у многих видов наземных млекопитающих. Некоторые вздрагивания следовали одно за другим, образуя серии (до 21 сек у белухи). В ЭЭГ-исследовании на афалине было также установлено, что серийные вздрагивания чаще регистрируются в первые 10 минут после окончания эпизодов ОМС (Глава 4.6). У детеныша кита серийными были также движения век закрытого глаза (в среднем 5 сек, максимум 20 сек), которые совпадали по времени с вздрагиваниями головы (до 40%). У белухи вздрагивания имели признаки периодичности в течение ночи (21-37 минут). У детёныша косатки количество вздрагиваний было значительно больше, чем у его матери. Общее число вздрагиваний снизилось параллельно взрослению детеныша. Мышечные вздрагивания могли совпадать с вздрагиваниями или движениями глаз. Как минимум один глаз во время вздрагиваний чаще был закрыт или прикрыт. У афалин, которых на время экспериментов отсаживали в отдельный вольер, в первый день вздрагиваний было меньше, чем в следующие дни.

Кроме того, во время вздрагиваний у животных наблюдались признаки снижения мышечного тонуса (заваливание на бок; у всех 5 видов), прекращения двигательной активности во время плавания (у дельфинов Коммерсона до 12 сек) и дезориентации (афалины и дельфины Коммерсона). В нескольких случаях афалины и дельфины Коммерсона во время медленного плавания одновременно с сильными вздрагиваниями переворачивались вокруг головы, афалины даже сталкивались с сетевым ограждением (Мухаметов и Лямин, 1998; Шпак и др., 2009). Похожие эпизоды нарушения поз и пробуждения регистрируются после сильных вздрагиваний в РЕМ сне у некоторых видов наземных млекопитающих (у африканского слепыша, Baghwandin et al., 2011) и полуводных млекопитающих (щенков северных морских котиков, Лямин и Мухаметов, 1998).

Эрекции регистрируются в РЕМ сне у некоторых видов наземных млекопитающих (Affanni et al., 2001), а также у человека (Schmidt and Schmidt, 2004; Schmidt et al., 2018). У самцов афалин и дельфина Коммерсона общее количество эрекций варьировало от 2 до 31 в сутки, но большинство начиналось и заканчивалось либо во время эпизодов зависания, либо медленного монотонного плавания. В нескольких случаях эрекции совпали со вздрагиваниями (Мухаметов

и Лямин, 1997; Шпак и др., 2009). Несколько эрекции, которые мы наблюдали у детёныша косатки, также произошли во время зависания на поверхности (Lyamin and Siegel, 2003). В то же время, несколько эрекции у самца косатки произошли в период активности.

Если считать вздрагивания признаком REM сна, то можно оценить суммарную длительность этого состояния за сутки. Приблизительная оценка была сделана для белухи, афалин, дельфинов Коммерсона и детеныша серого кита. Общее время таких эпизодов оказалось очень небольшим: у белухи в среднем не более 0.3% времени суток, у афалин – 0.8%, у дельфинов Коммерсона и кита – 0.4%, т.е. не более 12 минут. Эти величины меньше, чем самые низкие значения у других млекопитающих, включая наземных (<1% 24-ч у жирафа, Tobler and Schwierin, 1996) и водных млекопитающих (1% у амазонского ламантина, Мухаметов и др., 1994; 2.1% у каспийской нерпы, Мухаметов и Полякова, 1984). REM сон у наземных млекопитающих в его наиболее обычной форме состоит из чередования фазических и тонических периодов. Соотношение времени между ними может быть разным. Также начало REM сна часто определяют по времени начала снижения мышечного тонуса, а это не всегда происходит мгновенно. REM сон у животных в природе также регистрируется не каждый день (Gravett et al., 2017). Это означает, что суммарное время эпизодов “предположительно REM сна” у белухи, афалины и дельфинов Коммерсона могло быть сравнимо с временем REM сна у жирафа и ламантина. Подёргивания могут быть менее характерны для REM сна китообразных, чем у других млекопитающих. Например, вздрагивания глаз и мышц редкие и у морских слонов (Kendall-Bar et al., 2023). Это означает, что фактическая продолжительность “предположительно REM сна” у китообразных может быть больше, чем мы можем измерить, просто подсчитывая количество вздрагиваний или общую продолжительность серии подергиваний.

Итак, REM сон у китообразных отсутствует в том виде, в каком он регистрируется у большинства наземных млекопитающих (Campbell and Tobler, 1984; Siegel 2005, 2008, 2011; Лямин, 1918; Ковальзон, 2024): стадия сна, развивающаяся за МС и характеризующаяся сниженным мышечным тонусом, периодическими вздрагиваниями глаз и низковольтной ЭЭГ. В то же время, у китообразных в состоянии покоя регистрируются как фазические (мышечные вздрагивания, а также вздрагивания глаз), так и тонические (признаки сниженного тонуса, дезориентации, эрекции) элементы поведения, которые имеют очевидное сходство с признаками REM сна у наземных млекопитающих. Обсуждение “проблемы REM сна у китообразных” будет продолжено в заключительной части диссертации в связи с данными, об особенностях REM сна у других водных млекопитающих.

6. СОН УШАСТЫХ ТЮЛЕНЕЙ

6.1 Особенности сна северных морских котиков

Главной задачей исследований было детальное изучение разных аспектов сна и механизмов его регуляции у северных морских котиков. Выполненные исследования были продолжением и развитием исследований особенностей сна северных морских котиков, по материалам которых была защищена кандидатская диссертация автора (Лямин, 1994). Общий подход подробно описан в статьях: Лямин и Мухаметов (1998), Lyamin et al. (2017, 2018). Задачи, особенность методических подходов, информация о соавторах, а также ссылки на публикации даны в соответствующих разделах Методики и Результатов исследований.

6.1.1 Межполушарная асимметрия ЭЭГ и состояние глаз во время сна на суше

Задачей данной серии было установить корреляцию между МС в полушариях коры мозга и асимметричным состоянием глаз у северных морских котиков на суше. Основные эксперименты были выполнены на 3-х морских котиках. Основные результаты опубликованы в статьях Lyamin et al. (2004, 2017). Предварительные результаты частично изложены в кандидатской диссертации Ю.В. Прясловой (2009), которая была выполнена под руководством автора диссертации.

В ранее выполненных исследованиях (Лямин, 1994; Лямин и Мухаметов, 1998, см. Главу 2.8.3) мы наблюдали у морских котиков во время МС на суше приоткрывание одного глаза, который чаще был контралатеральным по отношению к более активированному в ОМС / АМС полушарию. Однако степень корреляции между состоянием глаз и паттерном ЭЭГ не была установлена. С применением систем видеорегистрации, а также методики оценки глубины сна по мощности ЭЭГ это удалось сделать.

В отличие от китообразных, у которых один глаз мог быть открыт, а второй глаз был закрыт по несколько минут, для морских котиков более характерно кратковременное приоткрывание одного глаза (часто на 1-2 сек) параллельно с достаточно долго закрытым (несколько минут) состоянием другого глаза. Эпизоды МС (БМС, АМС, ОМС) сопоставляли с состоянием одного глаза (Рисунок 6.1).

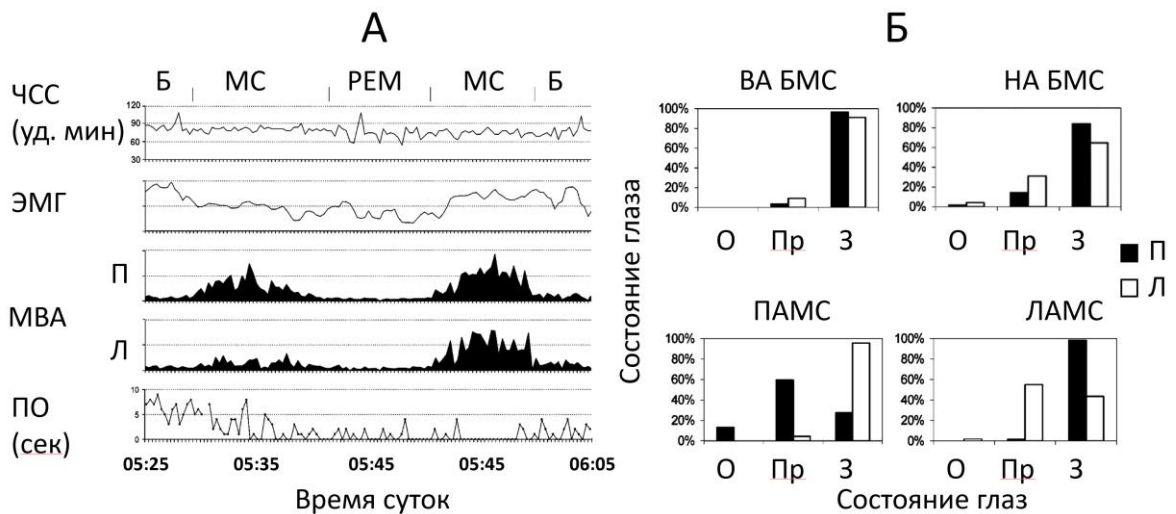


Рисунок 6.1. Соотношение между стадиями сна и бодрствования и состоянием глаз у северного морского котика на суше. А. Время открытого состояния глаза и МВА в двух полушариях. Над диаграммой стадии сна и бодрствования (Б). ЧСС – частота сердечных сокращений, ЭМГ – интегральная ЭМГ шейной мускулатуры, МВА – мощность ЭЭГ (1.2-4.0 Гц) в правом (П) и левом (Л) полушариях, ПО – время открытого состояния правого глаза в секундах. Все значения рассчитаны в 20-сек эпохах. Б. Состояние глаз в МС в процентах от времени наблюдений правого (П) и левого (Л) глаза. Расчёты для одной ночи (с 4 до 8 часов). Состояние глаза: О – открыт, пр – прикрыт, З – закрыт (Lyamin et al., 2004).

В других случаях удавалось видеть и регистрировать состояния сразу двух глаз (Рисунок 6.2).

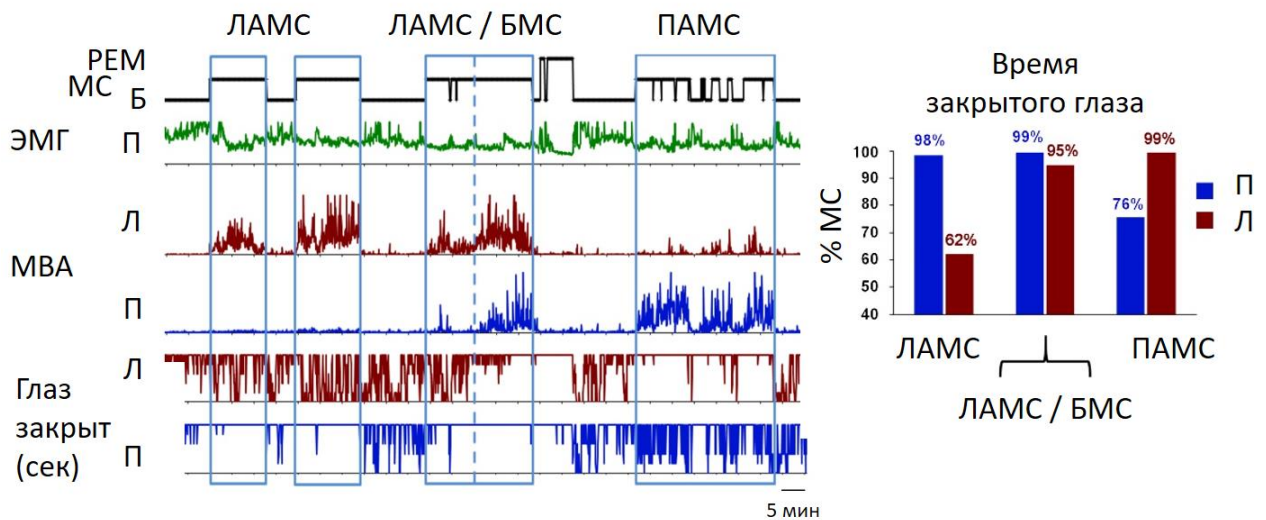


Рисунок 6.2. Соотношение между стадиями сна и бодрствования и состоянием глаз у северного морского котика на суше. На диаграмме слева состояния (Б – бодрствование, МС и РЕМ сон), интегральная ЭМГ, МВА в полушариях, время закрытого состояния левого и правого глаза. Значения рассчитаны в 5-сек эпохах. Синими рамками выделены эпизоды ОМС и АМС в левом и правом полушариях (ЛАМС и ПАМС), а также эпизод ЛАМС, перешедший в БМС. Синяя пунктирная линия разделяет границу между ЛАМС и БМС. На диаграмме справа время закрытого состояния глаза для обозначенных на левой диаграмме эпизодов ЛАМС, ЛАМС/БМС и эпизода ПАМС (Lyamin et al., 2017).

Было установлено, что в МС эпизоды ассиметричного состояния глаз сочетались с эпизодами выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ: более высокоамплитудные (ВА) медленные волны / МВА (мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2-4.0 Гц) регистрировались в полушарии, которое было контралатеральным по отношению к закрытому глазу, а десинхронизированная ЭЭГ или низкоамплитудные (НА) медленные волны / МВА регистрировались в полушарии, контралатеральном приоткрытому глазу. В наибольшей степени асимметрия в состоянии глаз была выражена во время эпизодов ОМС. При симметричном развитии медленных волн ЭЭГ в двух полушариях (НА или ВА БМС) оба глаза, как правило, были закрыты. В РЕМ сне закрытые глаза приоткрывались в периоды быстрых движений глаз, асимметрии в состоянии двух глаз не наблюдалось (Рисунки 6.1 и 6.2). Таким образом, соотношение между межполушарной асимметрией ЭЭГ и ассиметричным состоянием глаз в МС на суше у взрослых северных морских котиков было таким же, как у афалины и белухи.

6.1.2 Спектральные характеристики ЭЭГ в стадиях сна и бодрствования

В этой серии экспериментов исследовали выраженность межполушарной асимметрии ЭЭГ в разных частотных диапазонах в СБ, МС и РЕМ сне. Работа была выполнена на 4-х взрослых северных морских котиках. Основные результаты исследований опубликованы в статье Lyamin et al. (2008b). Результаты частично изложены в кандидатской диссертации П.О. Косенко (2010), которая была выполнена под руководством автора.

При переходе от СБ к МС мощность ЭЭГ у северных морских котиков увеличивалась во всем диапазоне частот от 1.2 до 16 Гц, и, особенно в диапазоне 1.2-4.0 Гц (более чем в 60 раз в сравнении с мощностью в СБ и РЕМ сне) и 10-14 Гц (10-20 раз; Рисунок 6.3).

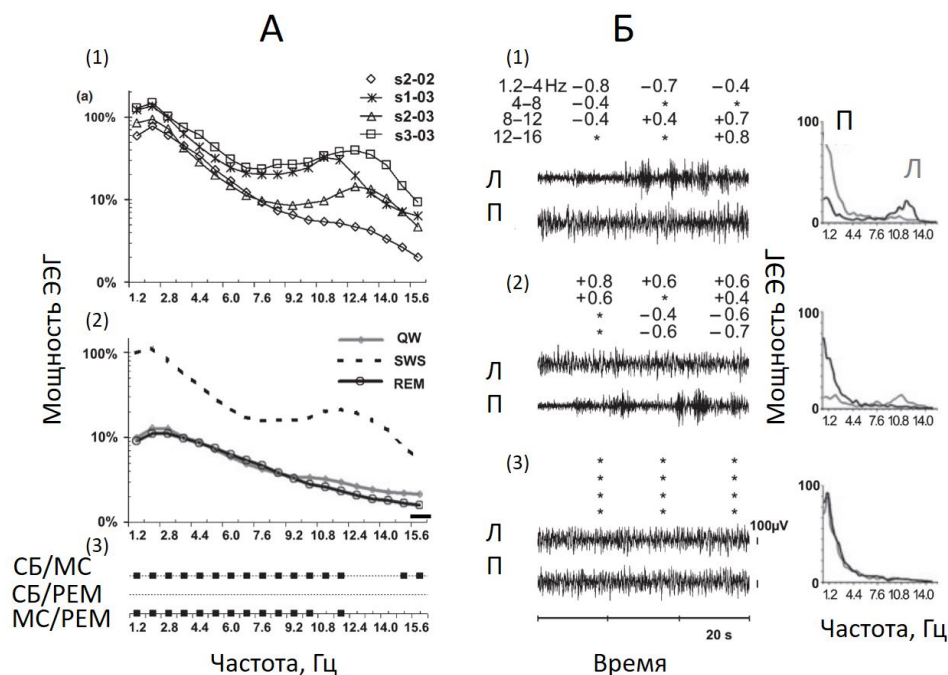


Рисунок 6.3. Спектральные характеристики ЭЭГ северных морских котиков. А. Спектральная мощность ЭЭГ в СБ (QW), МС (SWS) и РЕМ сне (REM). Расчёты для частотных интервалов шириной 0.8 Гц в диапазоне 1.2-16 Гц для 60 случайно выбранных 20-сек эпох одной ночи. Фронтально-окципитальные отведения, левое полушарие. (1). Мощность ЭЭГ в МС в процентах от суммарной мощности в диапазоне 1.2–16 Гц в РЕМ сне у 4-х морских котиков. (2) Средняя мощность в СБ, МС и РЕМ сне у 4 морских котиков. (3) Результат сравнения мощности в разных состояниях и классах. Маркёры – интервалы, в которых различия были значимыми ($P < 0.05$, двусторонний парный Т-критерий). Б. Межполушарная асимметрия и мощность ЭЭГ в разных частотных диапазонах в МС у северного морского котика. Длительность полиграмм 60 сек. (1), (2) и (3) – МВА в левом (Л) и правом (П) полушариях в эпизодах ПАМС, ЛАМС и БМС. Числовые значения над полиграммами – КА мощности ЭЭГ в частотных диапазонах 1.2-4, 4-8, 8-12 и 12-16 Гц. * – эпохи с абсолютным значением $KA < 0.3$. Графики справа – гистограммы мощности ЭЭГ в диапазоне 1.2-16 Гц (в правом и левом полушариях $\mu V^2 / 0.8$ Гц) для эпизодов слева (Lyamin et al., 2008b).

В ранее выполненных исследованиях (Pokidchenko et al., 2005) было установлено, что у крыс в большинстве 20-сек эпох анализа абсолютное значение КА МВА было < 0.3 (88-99% всех эпох СБ, МС и РЕМ сна), а эпохи с $KA > 0.6$ отсутствовали. Напротив, у дельфинов в 80% эпох МС абсолютное значение КА было > 0.3 , а у 60% эпох – > 0.6 . Сон у крыс считается БМС, а у дельфинов – однополушарным (см. Глава 4). Анализ полиграмм МС морских котиков показал, что эпохи с заметными различиями амплитуды ЭЭГ в двух полушариях характеризовались абсолютным значением $KA > 0.3$ (Рисунок 6.3, Б). Диапазоны максимальных значений КА МВА в ЛАМС и ПАМС у 4-х исследованных котиков совпадали: от +0.66 до +0.96 в ЛАМС (среднее $+0.81 \pm 0.05$) и от -0.65 до -0.94 (-0.78 ± 0.04) в ПАМС. По показателю КА в МС межполушарная асимметрия ЭЭГ увеличивалась не только в диапазоне 1.2-4.0 Гц (МВА), но и в частотных диапазонах от 4 до 16 гц. Применяя критерий $KA \text{ МВА} > 0.3$ как показатель межполушарной асимметрии ЭЭГ, у морских котиков рассчитали длительность эпизодов АМС (количество последовательных 20-сек эпох АМС). Большинство эпизодов АМС имели длительность меньше

1 минуты (в среднем $92 \pm 2\%$ всех эпизодов). Средняя длительность эпизодов АМС составляла 0.6 ± 0.1 мин ($n=4$), но для эпизодов больше 1 мин – 2.3 ± 0.3 мин. Максимальная длительность эпизода АМС была 6.7 мин. Для сравнения средняя длительность эпизода РЕМ сна была 3.7 ± 0.8 мин (0.4-11.3 мин у разных животных) и эпизода МС – 24.7 ± 5.5 мин (максимум 80 мин; Lyamin et al., 2008b).

Среднее количество эпох с абсолютным $KA > 0.3$ было использовано как параметр оценки выраженности асимметрии ЭЭГ в СБ, МС и РЕМ сне в диапазонах 1.2-16 Гц (Рисунок 6.4). Процент эпох с $KA > +0.3$ и $KA < -0.3$ считали оценкой латерализации мощности ЭЭГ для данного частотного диапазона и стадии. Процент эпох с абсолютным значением $KA > 0.3$ и $KA > 0.6$ был оценкой выраженности межполушарной асимметрии ЭЭГ в данном диапазоне для каждой стадии. Было установлено, что в МС средний процент эпох с абсолютным $KA > 0.3$ варьировал у 4-х морских котиков от 26% до 44% и был максимальным в диапазоне 12-16 Гц в ВА МС. В СБ число таких эпох было существенно меньше – от 11 до 21%, а в РЕМ сне – $< 9\%$. Анализ ANOVA показал, что выраженность ЭЭГ асимметрии по показателю $KA > 0.3$ с высокой степенью значимости зависела от фактора “стадия” ($P < 0.001$) для всех частотных диапазонов, особенно для 1.2-4.0 Гц (значимые попарные различия между СБ и НА МС, а также ВА МС и РЕМ сном, $P < 0.05$) и 12-18 Гц (различия между всеми стадиями, $P < 0.05$). Выводы были аналогичными для эпох с $KA > 0.6$ (Lyamin et al., 2008b).

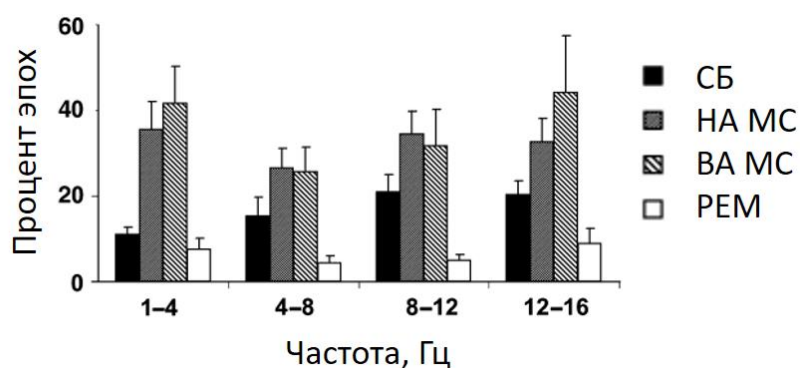


Рисунок 6.4. Процент 20-сек эпох бодрствования и сна с абсолютным $KA > 0.3$ в диапазоне 1.2-16 Гц у северных морских котиков. KA используется как показатель контрастности межполушарной асимметрии ЭЭГ. СБ, НА МС, ВА и РЕМ – стадии сна и СБ. Средние значения и ошибка измерений для 60 случайно выбранных эпох (Lyamin et al., 2008b).

Таким образом, межполушарная асимметрия ЭЭГ по показателю KA (мощности ЭЭГ) была выражена в НА и ВА МС в диапазоне частот от 1.2 до 16 Гц, особенно 1.2-4.0 Гц и 12-16 Гц (диапазоны дельта и сигма волн, или сонных веретён, соответственно). Во всех частотных диапазонах межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС была выражена больше, чем в СБ и РЕМ сне.

6.1.3 Региональные различия мощности и межполушарной асимметрии ЭЭГ

Задачей этой части работы было исследовать региональные особенности (1) МВА (мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2– 4.0 Гц) в одном полушарии коры мозга и (2) выраженность межполушарной асимметрии ЭЭГ у морских котиков. Все результаты, представленные в этом разделе (5.3.1), опубликованы в статье Lyamin et al. (2012). Работа была выполнена на 3 взрослых северных морских котиках, которым были вживлены 5 пар электродов для регистрации ЭЭГ в симметричных отделах фронтальной, париетальной и окципитальной коры больших полушарий (см. Глава 3.4.4). Для анализа использовали 19 эпизодов ПАМС, 10 эпизодов ЛАМС и 5 эпизодов ВА БМС, которые были зарегистрированы в последнюю ночь.

Все эпизоды МС характеризовались заметными отличиями амплитуды ЭЭГ в симметричных отведениях двух полушарий (Рисунок 6.5). В эпизодах ВА БМС значения КА МВА варьировали от -0.07 до $+0.02$, в эпизодах ПАМС – от -0.31 до -0.76 и в эпизодах ЛАМС – от $+0.37$ до $+0.83$. Длительность эпизодов ПАМС и ЛАМС, а также КА МВА у 2-х из 3-х котиков не отличались (т-тест, $p > 0.05$). У 3-го животного был зарегистрирован 1 эпизод ЛАМС. Его длительность была в пределах вариации длительности остальных эпизодов ЛАМС (Lyamin et al., 2012).

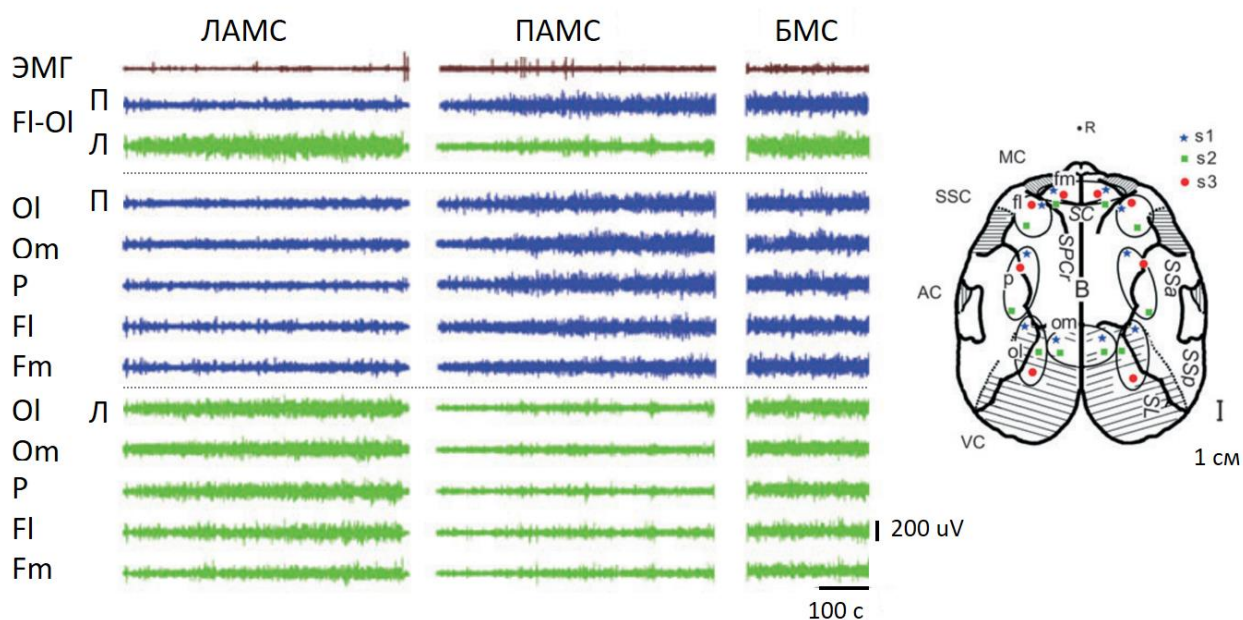


Рисунок 6.5. ЭЭГ в разных отделах дорзальной коры северного морского котика в МС. ЛАМС, ПАМС и БМС – эпизоды асимметричного МС в левом (Л) и правом (П) полушариях и эпизод БМС. FI-OI – биполярная регистрация от фронтально-латерального и фронтально-окципитального отведений. OI, Om, P, FI и Fm – монополярная регистрация от окципитально-латерального, окципитально-медиального, париетального, фронтально-латерального и фронтально-медиального отведений. На диаграмме справа – расположение электродов в коре 3-х морских котиков (s1, s2 and s3). Извилины: SL, s. lateralis; SSa, s. suprasylvian anterior; SSp, s. suprasylvian posterior; SPCr, s. postcruciatatus, SC, s. cruciatatus. В – брегма. VC, AC, SSC, MC – схематическое изображение границ зрительной, слуховой, сомато-сенсорной, моторной

коры, соответственно (Supin et al., 2001). R – положение индифферентного электрода в носовых костях черепа относительно мозга морского котика (Lyamin et al., 2012).

Региональные особенности МВА в МС. У морских котиков в АМС величина МВА в полушарии с более высокоамплитудной ЭЭГ (“более глубоко спящем полушарии”) зависела от локализации электродов в коре (однофакторный критерий ANOVA с повторениями; котик 1: $F_{(7,28)} = 4.82$, $P = 0.004$ для ПАМС и $F_{(3,12)} = 5.56$, $P = 0.018$ для ЛАМС; котик 2: $F_{(4,16)} = 5.25$, $P = 0.007$ для ПАМС и $F_{(4,16)} = 3.75$, $P = 0.025$ для ЛАМС; котик 3: $F_{(5,15)} = 6.79$, $P = 0.04$ для ПАМС; Рисунок 6.6, МВА-ва). У всех животных МВА в париетальных отведениях была наибольшей (67-100% МВА в БМС), а во фронтально-медиальных отведениях была наименьшей (36-65%; попарное сравнение, $P < 0.05$; для ПАМС у котиков 1 и 2, и для ЛАМС у котика 1). МВА в окципитально-латеральных отведениях (63-91%) была сопоставима с МВА в париетальных отведениях. МВА в окципитально-медиальных и фронтально-медиальных отведениях была заметно меньше, чем в соответствующих латеральных отведениях, но различия не были значимыми. Региональных отличий МВА в полушарии с низковольтной ЭЭГ (“менее глубоко спящем”) обнаружено не было (Рисунок 6.6, МВА-на).

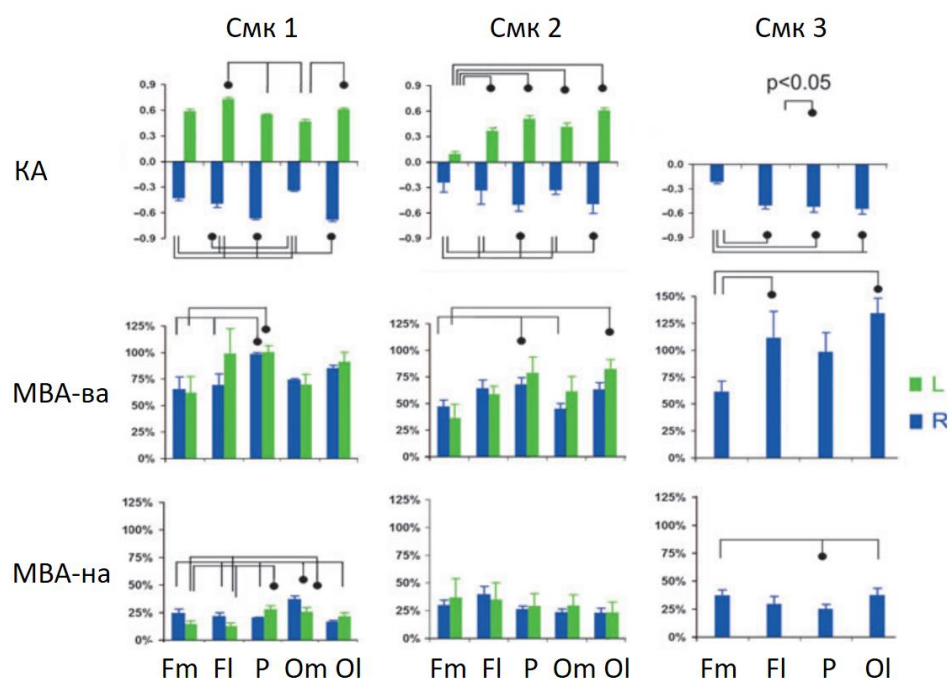


Рисунок 6.6. Мощность ЭЭГ в эпизодах АМС у северных морских котиков. МВА-ва и МВА-на – мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2-4.0 Гц в полушарии с высокоамплитудной и низкоамплитудной ЭЭГ, соответственно. КА – коэффициент асимметрии МВА. Значения – процент от среднего значения в БМС в том же отведении. СМК1-3 – морские котики 1-3. Остальные сокращения как на Рисунке 6.5. $P < 0.05$ для попарного сравнения после значимого эффекта ANOVA с повторениями (Lyamin et al., 2012).

Региональные особенности межполушарной асимметрии МВА. Выраженность межполушарной асимметрии ЭЭГ в АМС у морских котиков также имела региональные (топографические) особенности у всех 3 котиков (котик 1: $F_{(7,28)} = 42.69$, $P < 0.001$ в ПАМС и

$F(3,12) = 9.41$, $P = 0.001$ в ЛАМС; котик 2: $F(4,16) = 11.84$, $P < 0.001$ в ПАМС и $F(4,16) = 7.15$, $P = 0.002$ в ЛАМС; котик 3: $F(5,15) = 10.39$, $P < 0.001$ в ПАМС; Рисунок 6.6). В большинстве случаев абсолютный КА в окципитальной и париетальной областях (в разных эпизодах 0.49-0.68 и 0.38-0.66, соответственно) был больше, чем во фронтально-медиальных отведениях (0.06-0.50; различия были значимыми для всех сравнений, кроме ЛАМС у котика 1; $P < 0.05$, 4 из 5 сравнений). Также у двух животных (1 и 2) КА в окципитально-медиальном отведении был меньше (0.33–0.46), чем в окципитально-латеральном (0.49–0.68; $P < 0.05$ у обоих в ПАМС и у кота 1 в ЛАМС, 3 из 5 сравнений) и париетальном отведениях (0.38–0.66; $P < 0,05$ в ПАМС у котов 1 и 2, 2 из 5 сравнений). Для всех 3 морских котиков КА во фронтально-латеральных отведениях (0.33–0,70) был больше, чем во фронтально-медиальных отведениях (0.06–0.58; $P < 0,05$ у кота 2 в ЛАМС и кота 3 в ПАМС, 2 из 5 сравнений).

Три типа эпизодов АМС у морских котиков. 25 из 28 (90%) зарегистрированных в этом исследовании эпизодов АМС у северных морских котиков можно отнести к одной из 3-х групп (Рисунок 6.7).

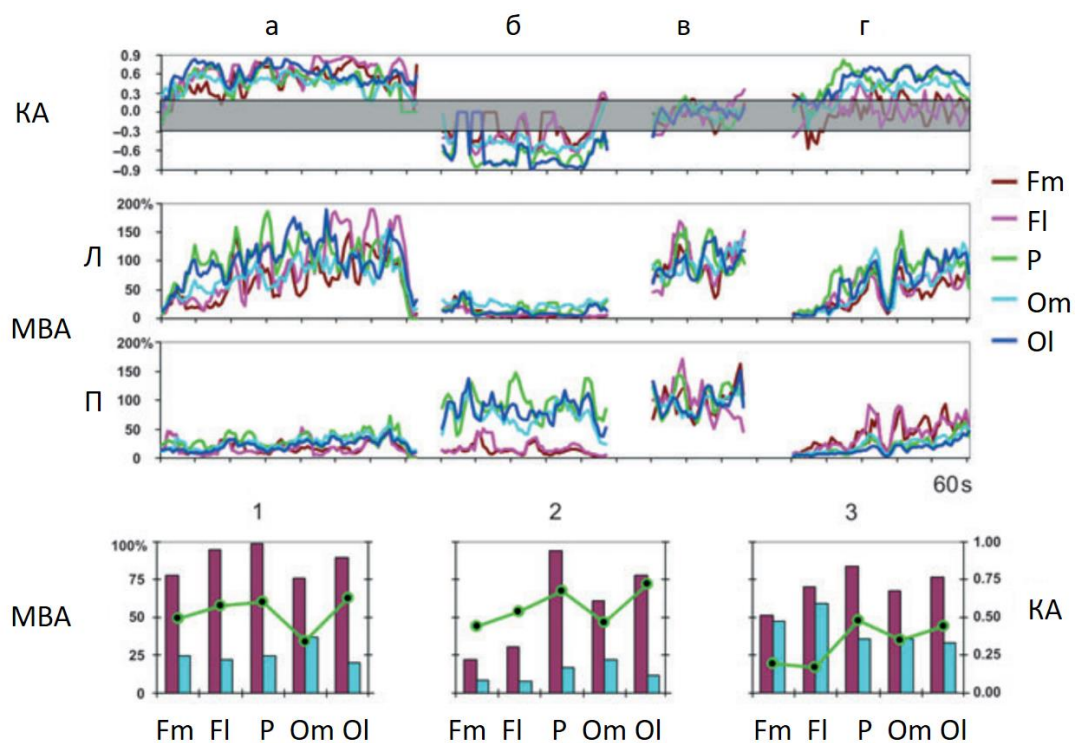


Рисунок 6.7. МВА и КА в симметричных монополярных отведениях в МС у северных морских котиков. Первые три диаграммы – динамика МВА в правом и левом полушариях (П и Л) и КА МВА в 20-сек эпохах в эпизодах АМС (а, б и г) и БМС (в). Каждый из графиков в нижнем ряду показывает среднее значение МВА в правом и левом полушарии и КА в трех основных типах эпизодов АМС (1, 2 и 3) у морских котиков. Коричневые и голубые столбики – МВА в полушариях с ВА и НА МВА, соответственно. Линия соединяет маркеры (черные кружки), которые соответствуют среднему КА в отведении. Fm, Fl, P, Om и Ol – монополярные фронтально-медиальные, фронтально-латеральные, париетальные, окципитально-медиальные и окципитально-латеральные отведения (Lyamin et al., 2012).

1) В 32% всех эпизодов (9 из 28) средняя МВА во всех корковых отведениях одного полушария составляла не менее 70% средней МВА в ВА БМС, т.е. большая часть дорзальной коры этого полушария находилась в состоянии ВА МС. Одновременно МВА во всех отведениях другого полушария в среднем не превышала 30% МВА в ВА БМС, т.е. большая часть дорзальной коры этого полушария была в переходном состоянии между бодрствованием ($MBA < 10\%$ МВА в ВА БМС) и НА МС. Средний абсолютный КА во всех отведениях был больше 0.35-0.40. Эти эпизоды соответствуют критериям ОМС (одно полушарие “бодрствует”, а другое “спит”).

2) В 43% случаев (12 из 28 эпизодов) средняя МВА в окципитальных и париетальных отведениях одного полушария составляла более 60% МВА в ВА БМС, т.е. окципитально-париетальная область была в состоянии ВА МС. Одновременно, МВА во фронтальной коре этого же полушария не превышала 30% МВА в ВА БМС, т.е. была в переходном состоянии между бодрствованием и НА МС. Состояние дорзальной коры другого полушария было примерно таким же ($MBA < 10-25\%$ ВА БМС). Средний абсолютный КА был больше 0.3 (критерий АМС) для окципито-париетальных отведений и меньше 0.3 для лобных (критерий БМС и СБ). Эти эпизоды следует рассматривать как АМС или ОМС в окципито-париетальных отделах коры.

3) В 14% эпизодов (4 из 28) средняя МВА во всех отведениях одного полушария была близка или превышала 60% МВА в ВА БМС, т.е. это полушарие было в состоянии ВА МС. МВА во фронтальных отделах другого полушария была примерно такой же ($>50-60\%$ МВА в ВА БМС), а в окципито-париетальных – не более 30% МВА в ВА БМС. Средний абсолютный КА был больше 0.3 (критерий АМС) для затылочно-париетальных отведений и меньше 0.3 для фронтальных (критерий БМС и СБ). Поэтому эту группу эпизодов правильнее характеризовать как БМС в фронтальной и АМС в окципито-париетальной коре (Рисунок 6.7; Lyamin et al., 2012).

Таким образом, у морских котиков в ОМС / АМС наблюдаются региональные каудально-фронтальный и латерально-медиальный градиенты МВА, а также аналогичный градиент КА (в обоих случаях от большего значения к меньшему). Эпизоды с межполушарной асимметрией ЭЭГ в МС неоднородны и предполагают разную степень генерализации межполушарной асимметрии в дорзальной коре (ОМС и АМС).

6.1.4 Микродиализ нейромедиаторов в коре и подкорковых структурах

Задача этой серии экспериментов заключалась в определении динамики изменений концентрации различных нейромедиаторов в цикле сон-бодрствование у северных морских котиков. Основные результаты опубликованы в статьях: Laperriere et al. (2007, 2013) и Lyamin et al. (2016).

Концентрация моноаминов у северных морских котиков в левом и правом полушариях не коррелировала с МВА (коэффициент корреляции Пирсона для всех сравнений $R^2 < 0.28$, $p > 0.05$) и не отличалась ни в одном из состояний (Т-критерий для каждого состояния, $p \gg 0.05$). При переходе от АБ к СБ, БМС и затем к РЕМ сну концентрация гистамина (HI), норадреналина (NE) и серотонина (5HT) в коре полушарий у морских котиков снижалась (Рисунок 6.8 и 6.9 А,В; ANOVA с повторениями, фактор “стадия”: для HI – $F_{3,11} = 15.951$; $P < 0.001$, NE – $F_{3,23} = 21.68$; $P < 0.001$, 5HT – $F_{5,10} = 23.26$; $p < 0.0001$). Различия были значимыми между АБ и БМС, АБ и РЕМ сном (попарно для всех медиаторов $p \leq 0.001$), а также для СБ и БМС, СБ и РЕМ сна ($p < 0.05-0.001$). Несмотря на схожую динамику концентрации нейромедиаторов этой группы при переходе от АБ к РЕМ сну, между нейромедиаторами были различия. Так, различия между концентрациями в РЕМ сне и БМС были значимыми для NE ($p = 0.001$) и 5HT ($p < 0.05$), но не для HI ($p > 0.05$). Различия между АБ и СБ были значимыми для NE ($p < 0.001$; Lyamin et al., 2016; Lapierre et al., 2013).

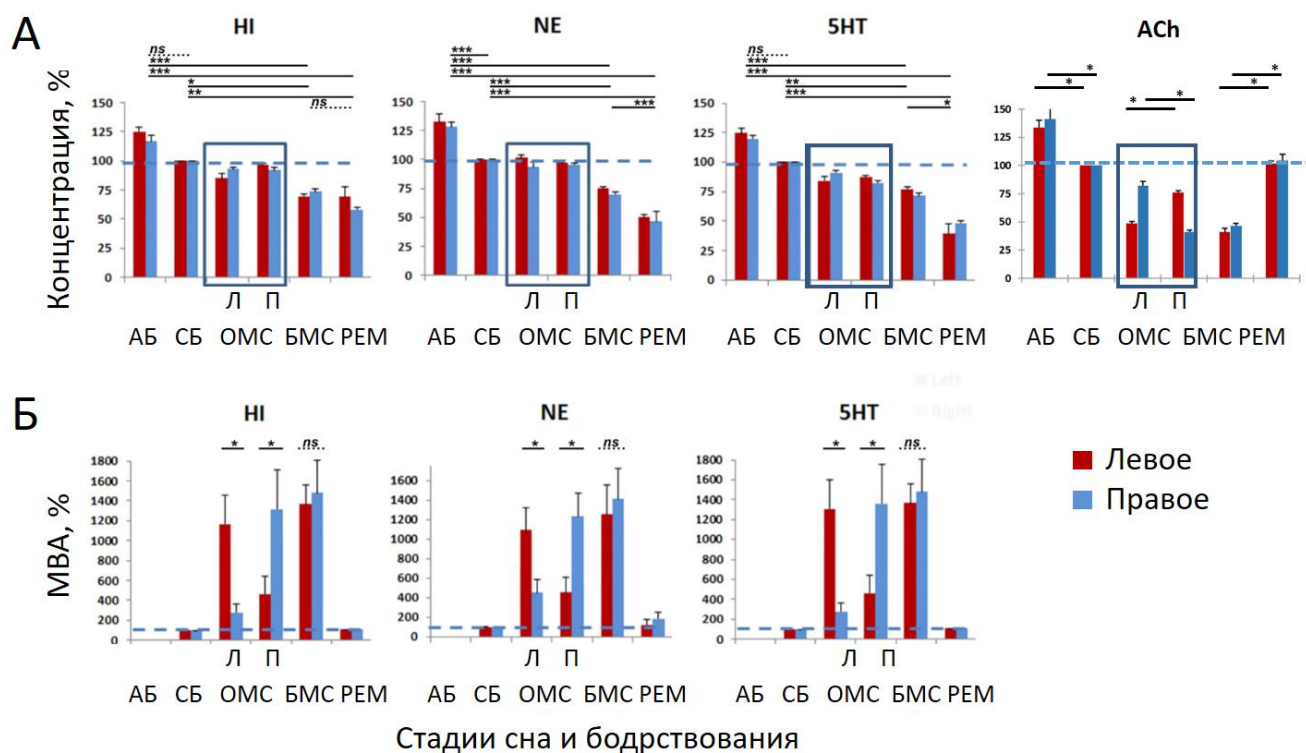


Рисунок 6.8. Концентрация гистамина (HI), норадреналина (NE), серотонина (5HT) и ацетилхолина (ACh) в двух полушариях коры во время сна и бодрствования у северных морских котиков. Красный столбик – левое, синий – правое полушарие. А. Концентрация медиаторов. Б. МВА. В ACh-серии соотношения МВА в полушариях в разных стадиях было таким же, как и в других сериях. Концентрация всех 3-х моноаминов в левом и правом полушарии не отличалась. Каждый столбик – среднее и стандартное отклонение в процентах от средней МВА в СБ. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ и ns ($P > 0.05$) – значимость различий (попарное сравнение после ANOVA). Рисунок по данным Lapierre et al., (2007) и Lyamin et al. (2016).

Концентрация NE в гипоталамусе, а также 5HT в хвостатом ядре и в таламусе также зависела от стадии сна и бодрствования ($F_{3,61} = 18.061$, $F_{3,80} = 19.851$, $F_{2,154} = 25.009$, соответственно; $P < 0.001$ для всех пар; Рисунок 6.9 Б,Г). Как и в коре полушарий, концентрация NE и 5HT в подкорковых структурах в АБ была больше, чем в СБ, БМС и РЕМ сне ($P < 0.05$). Различия между другими стадиями не были значимыми ($P > 0.05$). Во всех стадиях (включая АМС/ ОМС) различия в концентрациях NE и 5HT в микродиализате от левых и правых проб также были не значимыми (Т-критерий, $p >> 0.05$), как и в коре полушарий (Lyamin et al., 2016).

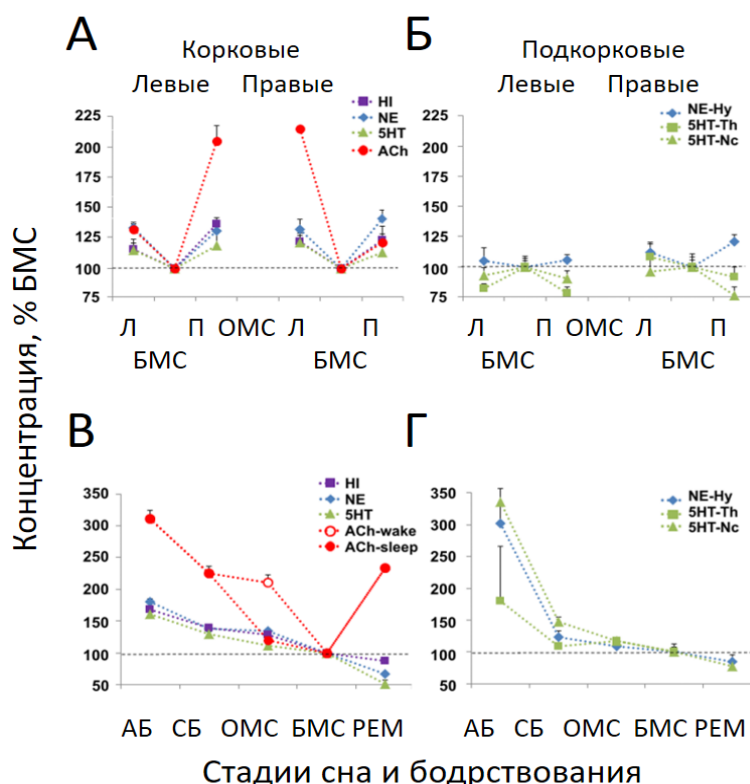


Рисунок 6.9. Выделение гистамина (HI), норэпинефрина (NE), серотонина (5HT) и ацетилхолина (ACh) в коре больших полушарий и в подкорковых структурах у северных морских котиков. А, Б. Концентрация в эпизодах БМС и ОМС в левом и правом полушариях. В, Г. Выделение нейромедиаторов в основных стадиях сна и бодрствования. Значения – средние и ошибка измерений в процентах от среднего в БМС. Из исследованных медиаторов только концентрация ACh была латерализована. Для ОМС концентрация ACh дана для бодрствующего (открытый кружок) и спящего (закрашенный кружок) полушарий (Lyamin et al., 2016).

Таким образом, динамика концентрации моноаминов HI, NE и 5HT в коре больших полушарий, а также NE в гипоталамусе и 5HT в таламусе и хвостатом ядре в цикле сон-бодрствование у морских котиков была похожей: наибольшая в АБ, сниженная в СБ и БМС и самая низкая в REM сне. При переходе от БМС к РЕМ сну концентрация NE, и особенно 5HT, в коре снижалась более существенно (примерно на 1/3 и вдвое), чем коркового HI (всего на 10%). Концентрация этих моноаминов в левом и правом полушариях не отличалась и не коррелировала с МВА (глубиной МС).

Концентрация ACh у морских котиков последовательно снижалась при переходе от АБ к СБ и далее к БМС, но увеличивалась в РЕМ сне ($F_{4,41}=114.385$, $p<0.001$; Рисунок 6.8 и 6.9). Попарный анализ выявил значимые отличия ($p<0.05$) между концентрациями для всех состояний, за исключением двух пар: СБ и РЕМ сна, а также БМС и концентрацией в ипсилатеральном полушарии в АМС. В отличие от моноаминов, концентрация ACh в АМС отрицательно коррелировала с МВА в ипсилатеральном полушарии, но не в контралатеральном (Рисунок 6.10). Концентрация в полушарии с более ВА ЭЭГ (“спящем”) была ниже, чем в полушарии с НА ЭЭГ (“в бодрствующем”, Рисунок 6.8, Рисунок 6.9, А и В).

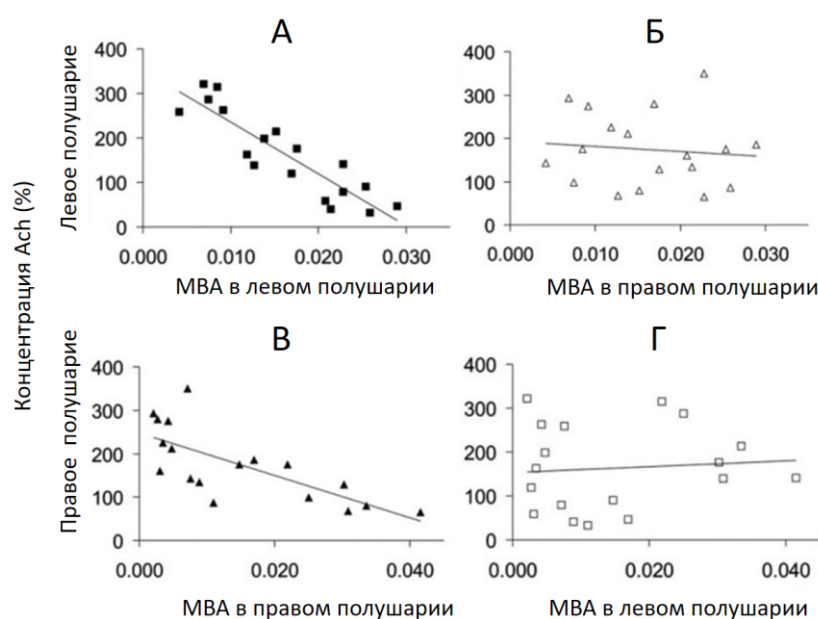


Рисунок 6.10. Соотношение между МВА и концентрацией ACh в коре полушарий у северных морских котиков в АМС. А,В. Отрицательная корреляция между МВА и концентрацией ACh в одном и том же полушарии (А, $r_{18}=-0.896$, $p<0.0001$; В, $r_{18}=-0.725$, $p<0.001$). В, D. Отсутствие значимой корреляции между МВА и концентрацией ACh в контралатеральных полушариях (Б, $r_{18}= 0.086$, $p=0.734$; Г, $r_{18}=-0.108$, $p= 0.670$). Данные для канюль 2L and 3L в зрительной коре у одного северного морского котика (Lapierre et al., 2007).

Таким образом, в отличие от моноаминов, выделение ACh в коре полушарий в АМС у морских котиков было латерализовано: концентрация в полушарии с НА МВА (“бодрствующем”) была больше, чем в полушарии с ВА МВА (в “спящем”). Концентрация ACh снижалась при переходе от бодрствования к БМС, но увеличивалась в РЕМ сне до значений, сопоставимых с таковыми с СБ.

6.1.5 Депривация билатерально-симметричного МС на суше

Задача этой части работы состояла в том, чтобы исследовать изменение структуры сна на суше у морских котиков в период депривации билатерально-симметричного МС (БМС). Основные результаты опубликованы в статье Lyamin et al. (2008b). Результаты исследований

частично изложены в кандидатской диссертации П.О. Косенко (2010), которая была выполнена под руководством автора диссертации.

В контрольных условиях у 4 исследованных морских котиков на МС приходилось от 17 до 26% (в среднем 21.0 ± 2.0) и на РЕМ сон от 2.1 до 7.2% (4.7 ± 1.0) от времени суток (Таблица 5). Количество АМС у животных отличалось почти в 4 раза ($4.6-19.0\%$, $10.7 \pm 3.5\%$ и $46.6 \pm 11.7\%$ МС), а степень межполушарной асимметрии ЭЭГ по показателю МВА (число эпох с $КА > 0.3$) – почти в 3 раза (23-67% от МС, в среднем $45.5 \pm 10.0\%$). Средние показатели оценки МА ЭЭГ по результатам визуального стадирования и расчёта мощности МВА практически совпали. У всех котиков большинство эпизодов АМС (56-100 эпизодов в день, 60-86% всех эпизодов АМС у разных котиков) в контрольных условиях были короче 1 минуты. У двух котиков были зарегистрированы всего один и два эпизода длительностью более 3 мин, а у двух других – таких эпизодов было 20 и 12, соответственно. Максимальная длительность эпизода АМС у разных животных варьировала от 7 до 19 мин (Lyamin et al., 2008c). Таким образом, основные параметры сна у животных этой группы варьировали, но средние показатели были сопоставимы с аналогичными в других исследованиях.

В 3-х сутках депривации МС у всех морских котиков регистрировались повторяющиеся попытки заснуть БМС (Рисунок 6.11).

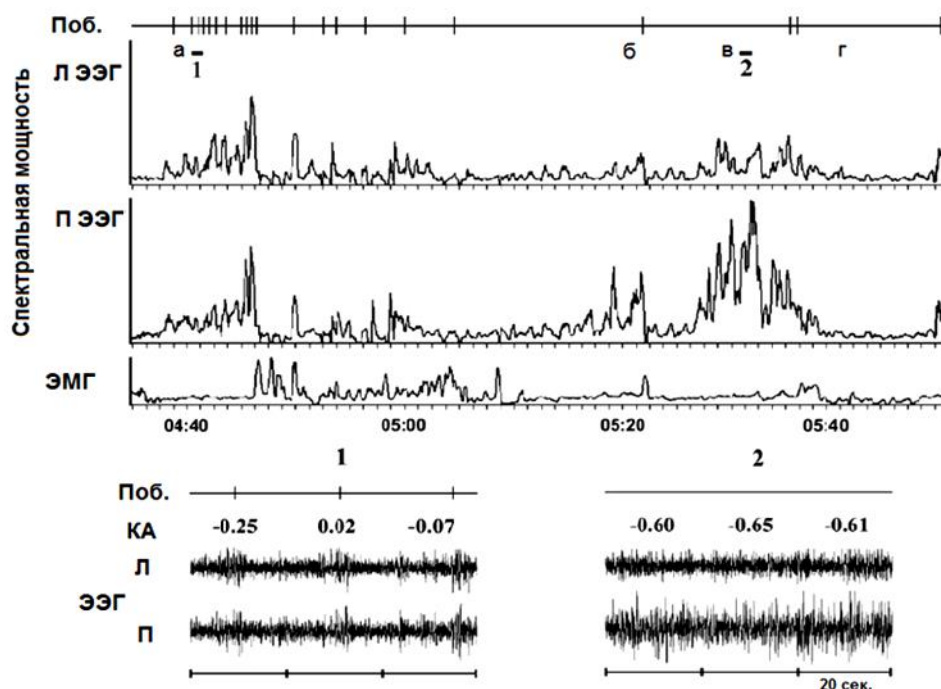


Рисунок 6.11. Депривация билатерально-симметричного МС у северного морского котика. Верхняя диаграмма: побудки (поб.), МВА (мощность ЭЭГ 1.2-4.0 Гц) в симметричных фронтально-окципитальных отведениях левого (Л) и правого (П) полушарий и интеграл ЭМГ. «а» – начало периода повторяющихся эпизодов БМС; «б», «в» – эпизоды АМС; «г» – эпизод РЕМ сна. Нижняя диаграмма:

два 60-сек эпизода, отмеченные линиями 1 и 2 на верхней диаграмме. Над полиграммами КА МВА в 20-сек эпохах (Lyamin et al., 2008c).

Число побудок было больше у 2-х животных (максимум 376 и 411 в день) с наибольшим количеством БМС в контрольных сутках (11% и 14% от 24-ч; Рисунок 6.12; котики S1 и S2). Большинство побудок приходилось на ночное время (в среднем 90% от общего числа). У двух других количество побудок в день и продолжительность БМС было почти вдвое меньше (в среднем на 57% меньше, БМС – 5.2% и 4.6% от 24-ч), а побудки приходились поровну на дневное и ночное время (Рисунок 6.12; котики S3 и S4). У 2-х животных (S1 и S3) число побудок в сутки увеличивалось в течение 3-х дней депривации, а у двух других – было максимальным на 2 день (S2 и S4; Lyamin et al., 2008c).

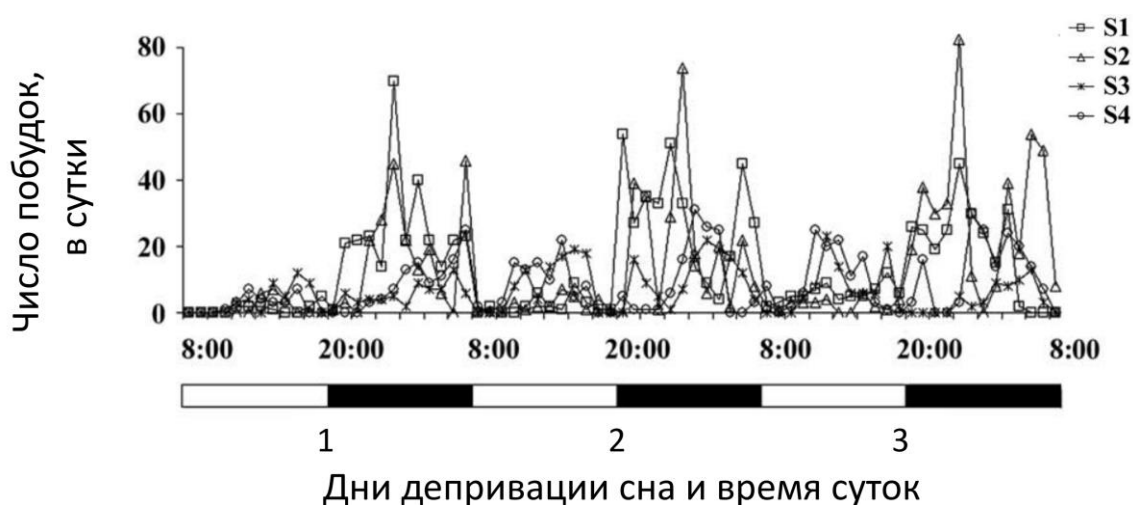


Рисунок 6.12. Количество побудок у северных морских котиков во время депривации билатерально-симметричного МС. S1-S4 морские котики 1-4 (Lyamin et al., 2008b).

В период депривации у всех морских котиков значительно сократилась продолжительность ВА БМС: в среднем до 14% от контрольного значения (более чем на 80%; значимо во все 3 дня депривации; Lyamin et al., 2008c). Количество НА БМС оставалось на уровне контрольных значений (103-116%). Количество РЕМ сна в дни депривации сократилось в среднем до 47-68% от контрольных значений ($p < 0.05$, снижение было значимым в 1 день). У всех животных степень межполушарной асимметрии МВА (доля эпох МС с абсолютным значением КА > 0.3) в период депривации была больше, чем в контрольный день (117-197% контрольных значений, в среднем 144%; попарное сравнение $p < 0.01$, после ANOVA, $p < 0.002$). По визуальным критериям количество АМС в период депривации БМС также увеличилось, но изменения не достигли уровня значимости. Увеличение АМС происходило как за счёт роста числа эпизодов АМС, так и увеличения их длительности. В восстановительный период общее количество МС и ВА БМС значимо увеличилось на 30 и 52%. В среднем 30%-й прирост РЕМ

сна, а также изменения всех остальных параметров были статистически не значимыми (Таблица 5).

Таким образом, в период депривации БМС на суше у всех морских котиков регистрировались повторяющиеся попытки заснуть БМС. Общее время ВА БМС сократилось на 80-90%, а время РЕМ сна — на 32-53% от контрольных значений. Параллельно увеличилось время АМС до 136-173%. Изменения были больше у морских котиков с большим количеством ВА БМС. В восстановительный период общее количество ВА БМС и всего МС были на 50 и 40% больше контрольных значений. Изменения других параметров сна были не значимыми.

6.1.6 Депривация РЕМ сна на суше

Задача этой части работы состояла в том, чтобы исследовать изменение структуры сна на суше у морских котиков в период депривации РЕМ сна. Основные результаты изложены в сборниках конференций (Lyamin et al., 2009; Kosenko, Lyamin et al., 2009), а также в кандидатской диссертации П.О. Косенко (2010), которая была выполнена под руководством автора.

Среднее количество РЕМ сна в контрольных сутках составляло $3.2\% \pm 0.8$ от 24-х часов (от 1.4% до 5.4%), что было сопоставимо с количеством РЕМ сна в экспериментах по депривации БМС ($4.7 \pm 1.0\%$, Таблицы 5 и 6). Общее количество МС ($18.5 \pm 3.8\%$ от 24-ч), количество АМС ($10.8 \pm 2.6\%$ от 24-ч) и доля АМС ($56.8 \pm 10.9\%$ всего МС) были сопоставимы с контрольными значениями при депривации БМС (Lyamin et al., 2008c; Lyamin et al., 2009; Kosenko et al., 2009; Косенко, 2010).

У всех морских котиков с 1 по 3 день депривации регистрировались повторные попытки заснуть РЕМ сном (Рисунок 6.13).

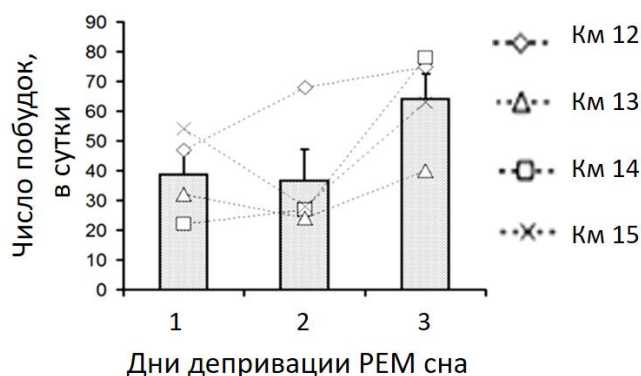


Рисунок 6.13. Количество попыток заснуть РЕМ сном у северных морских котиков в период депривации РЕМ сна. Высота столбика – средние значения и ошибка измерения. Км12-Км15 – разные морские котики (Lyamin et al., 2009; Косенко, 2010).

Наибольшее число приходилось на 3 день (64 ± 9 эпизода в день). У 2-х животных число попыток увеличивалось от дня ко дню, а у 2-х других – снизилось во 2-й день и увеличилось в 3-й (однофакторный ANOVA, $p=0.069$, $F_{3,6}=4.287$, Рисунок 6.13).

Депривация REM сна у морских котиков значимо сократила общее количество REM сна (ANOVA, $F_{3,15}=16.455$, $p<0.001$; Рисунок 6.14), которое уменьшилось на 85% (от 7 до 26% в разные дни; $18.0 \pm 2.0\%$; $p<0.05$). Длительность прерванных эпизодов REM сна в период депривации была 10.1 ± 0.5 сек, т.е. в 30 раз короче, чем в контрольные сутки (3.8 мин, $4.4 \pm 0.2\%$; $p<0.001$). Общее количество MC и доля AMC в дни депривации не отличались от контрольных значений ($p>0.05$, Таблица 6, Lyamin et al., 2009; Косенко, 2010).

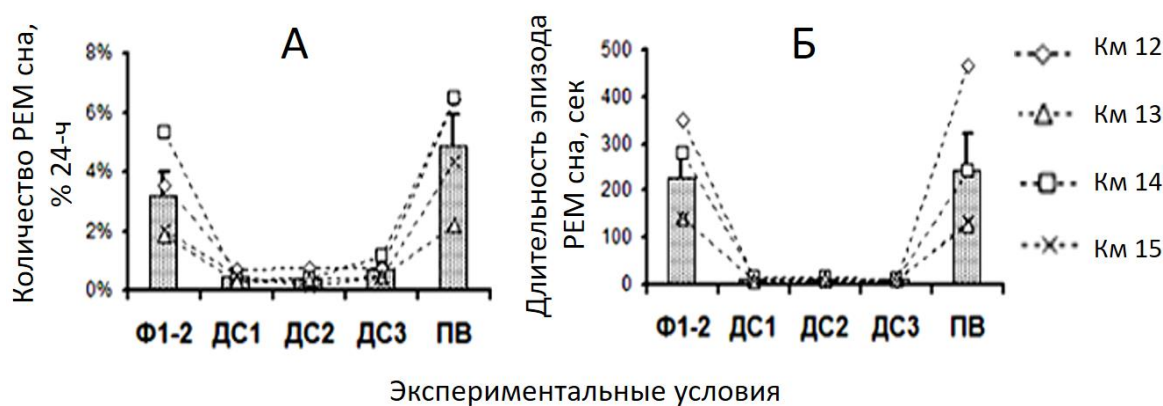


Рисунок 6.14. Параметры REM сна в период депривации REM сна у северных морских котиков. Φ1-2 – фон (контроль) в первых и вторых сутках; ДС1-3 – депривация REM сна (дни 1-3), ПВ – период восстановления (1 день). Km12-Km15 – морские котики (Lyamin et al., 2009; Косенко, 2010).

После депривации количество REM сна у всех животных превысило контрольные значения. Разброс между животными по количеству REM сна в первый день был более 100%: от 112 до 214%. Для всей группы прирост составил в среднем 52% от контрольного значения, но был статистически не значимым ($p>0.05$). Количество и длительность эпизодов REM, а также общее время MC в двух восстановительных днях не отличались от контрольных значений ($p>0.05$). Прирост REM сна наблюдался в первые 4 часа отдачи – с 8 до 12 часов (Таблица 6, Косенко, 2010).

Таким образом, избирательная депривация REM сна на суше у морских котиков в течение 3 дней сопровождалась повторяющимися попытками заснуть REM сном. Депривация уменьшила количество REM сна, но фактически не повлияла на параметры MC. В восстановительный период у всех животных количество REM сна было больше, чем в контрольные дни. Прирост отличался у разных животных (от 112 до 214%), для всей группы был статистически не значимым.

6.1.7 Когнитивные функции в условиях депривации сна

Задача следующих 2 серий экспериментов состояла в изучении способности северных морских котиков дифференцировать предметы по размеру, а также выбирать предметы по образцу в условиях депривации сна. Основные результаты исследований опубликованы в статьях Лямин и др. (2015) и Lyamin et al. (2023).

6.1.7.1 Дифференцирование предметов по признаку размера

В контрольных условиях процент ошибок при выборе большего круга у обоих исследованных морских котиков зависел от сложности задачи, т.е. различий между диаметрами кругов (однофакторный ANOVA с повторениями, $p < 0.001$ для обоих животных, $F_{3,6} = 63.993$ для котика №1 и $F_{3,4} = 16.874$ для котика №2; Рисунок 6.15 и 6.16). Оба котика фактически без ошибок выбирали больший круг в парах 20-17 см и 20-18 см (ошибок меньше 5%). Для пары 20-19 см процент ошибок был в среднем в 3 и 5 раз больше ($18.6 \pm 5.6\%$ у котика №1 и $26.3 \pm 3.0\%$ у котика №2). У котика №2 средний процент ошибок для данной пары был выше формального критерия случайного выбора (25%). Для пары 20-19.5 см процент ошибок был ещё больше (в среднем 35 и 40%, соответственно). Животные выбирали предмет случайным образом в большинстве экспериментов (Лямин и др., 2015).

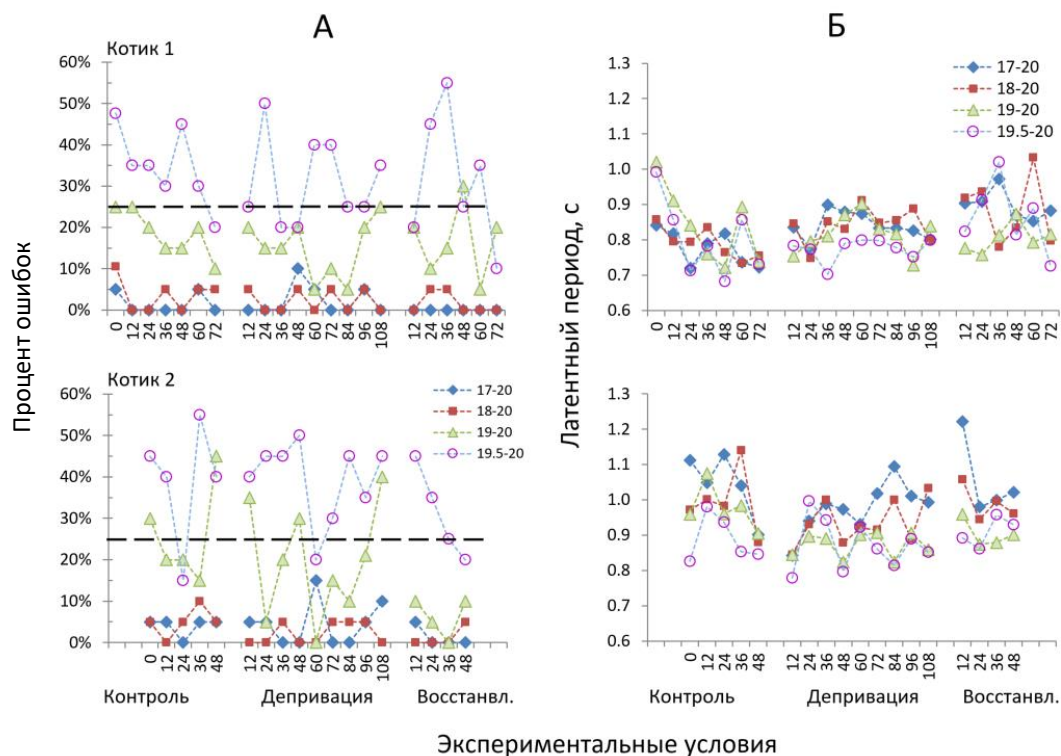


Рисунок 6.15. Процент ошибок и латентный период правильной реакции у северных морских котиков при выборе большего из двух кругов в контрольных условиях, 108-часовой депривации сна и в последующий период восстановления. А и В – средний процент ошибок и латентный период в разных

экспериментах у морских котиков 1 и 2. Разные маркёры – среднее для пары кругов (20-17, 20-18, 20-19 и 20-19.5 см) в экспериментах. Абсцисса – часы от начала серии. Пунктирная линия – ошибка, соответствующая проценту случайного выбора (25%, более 5 ошибок на 20 предъявлений, бинаминальный критерий $p > 0.05$) (Лямин и др., 2015).

В контрольных условиях средний латентный период реакции (ЛПР) в разных тестах варьировал у котика №1 от 0.68 до 1.02 сек и у котика №2 от 0.83 до 1.25 сек (Рисунок 6.15). У котика №1 средний ЛПР не зависел ни от пары кругов (сложности задачи), ни от стороны предъявления большего круга ($p > 0.05$ для всех тестов). У котика №2 при предъявлении большего круга справа ЛПР уменьшался с уменьшением различий между диаметрами кругов ($p = 0.016$, $F_{3,4} = 5.216$; $p < 0.05$ для пар 20-17 и 19.5-20 см), но ЛПР не зависел от пары кругов при большом круге слева ($p > 0.05$ для всех 4 пар; Рисунок 6.16; Лямин и др., 2015).

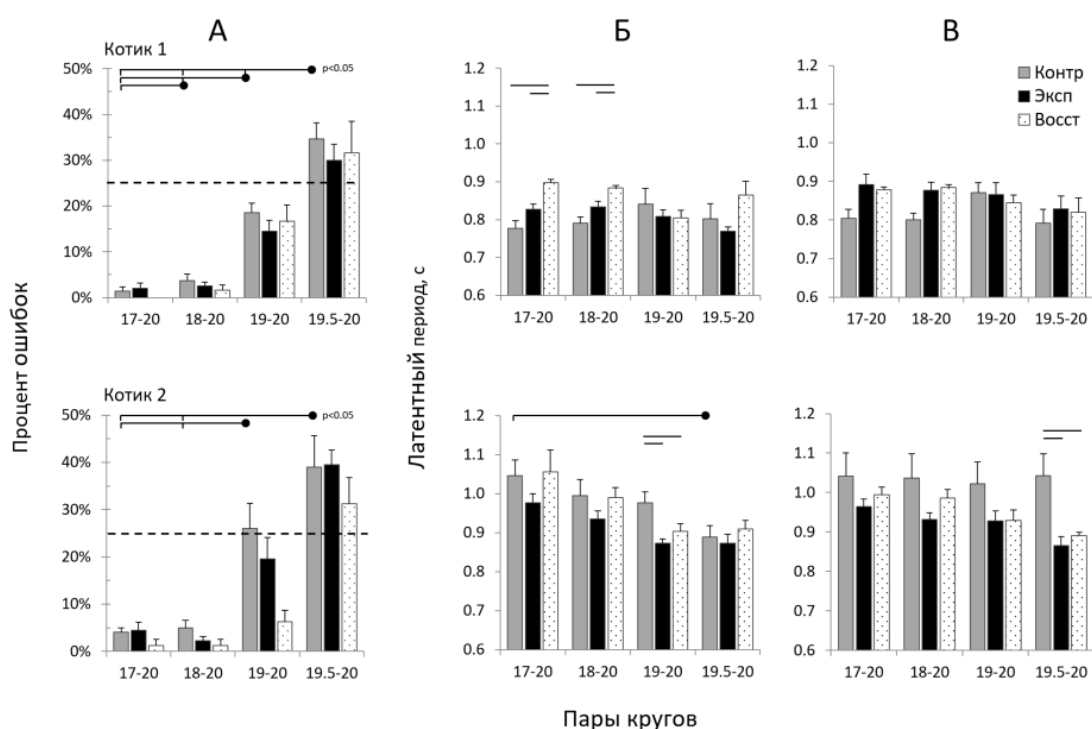


Рисунок 6.16. Процент ошибок и латентный период выбора большего из двух кругов у северных морских котиков в контрольных условиях, 108-часовой депривации сна и в период восстановления. А – процент ошибок. Б и В – латентный период правильной реакции (ЛПР) для большего круга справа и слева от животного. Данные – среднее \pm стандартная ошибка для пары кругов. Пунктирная линия проведена на уровне расчётной ошибки при случайном выборе. Линии над графиками – значимые различия для разных пар кругов в контрольных условиях или для одних и тех же пар в разных условиях ($p < 0.05$, попарное сравнение после ANOVA с повторениями, $P < 0.05$) (Лямин и др., 2015).

В 1 и 2-ой день депривации сна у котиков было несколько попыток принять позу сна в воде (Рисунок 2.4, 2.6 и 6.19). В 3 и 4-й дни их число увеличилось. За весь период депривации общее время покоя у котика №1 сократилось в среднем в 80 раз (21.2% от 24-ч в контрольных условиях и 0.3% в период депривации), а у котика №2 – в 68 раз (13.3% и 0.2%, соответственно). В 1-й

день восстановительного периода общее время покоя увеличилось в 3.5 и 4.5 раза (76% и 57% от 24-ч) по сравнению с контрольными условиями (Лямин и др., 2015).

У обоих морских котиков процент ошибок для всех пар кругов не зависел от экспериментальных условий (однофакторный ANOVA, для всех пар $p \geq 0.071$). В периоды депривации и восстановления средний процент ошибок для разных пар мог быть меньше или таким же, как в контрольный период (Рисунок 6.16, А). ЛПР в период депривации у морского котика №1 увеличился (значимо для пар 20-17 см и 20-18 см при большем круге справа, в среднем на 100 мсек; $p < 0.05$, попарное сравнение после ANOVA). У морского котика №2 средние значения ЛПР в период депривации для всех пар были, наоборот, меньше, чем в контрольных условиях (значимо для пар 20-19 см при большем круге справа от котика и для пары 20-19.5 см при большем круге слева, $p < 0.05$, попарное сравнение. Рисунок 6.16 Б и В; Лямин и др., 2015).

Таким образом, в условиях 108-часовой депривации сна у северных морских котиков процент ошибок при выборе предмета по размеру не отличался от процента в контрольных условиях. Более того, для задач более высокой сложности средний процент ошибок был меньше, чем в нормальных условиях, что свидетельствует о продолжении обучения. Латентный период реакции в условиях депривации сна изменялся в разных направлениях. Депривация не влияла на процесс формирования навыка.

6.1.7.2 Выбор предмета по образцу в условиях дефицита сна

Контрольные условия. После обучения все 3 морских котика выбирали объект по образцу с задержками от 5 до 15 сек (не более 29.2% ошибок в эксперименте из 24 предъявлений; Рисунок 6.17).

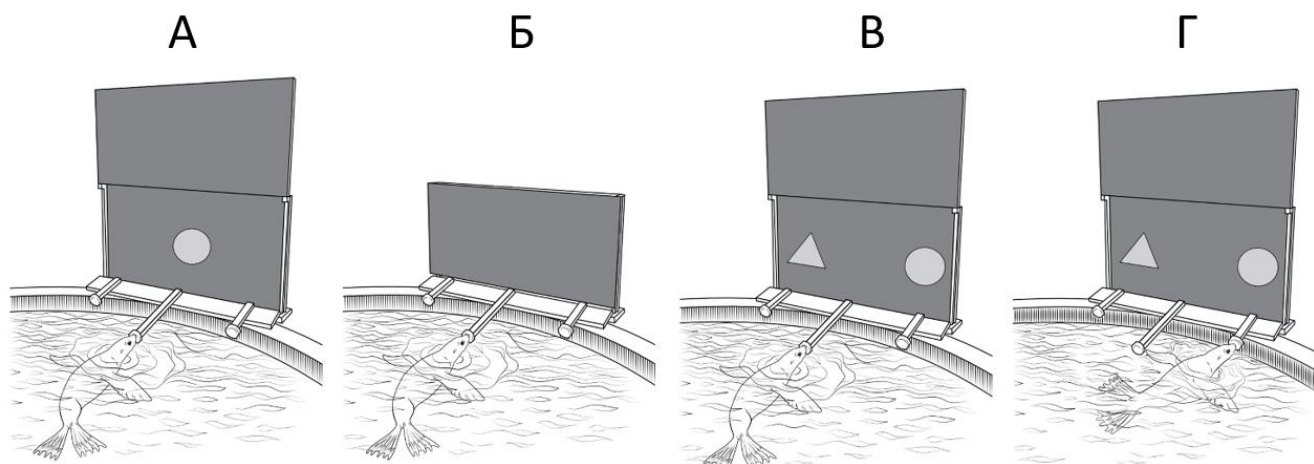


Рисунок 6.17. Исследование способности северного морского котика выбирать предметы по образцу. А. Экспозиция образца. Б. Фаза задержки (от 5 до 25 сек). В. Предъявление образца в паре с другим предметом. Г. Выбор. (Lyamin et al., 2023).

Индивидуальные различия в количестве ошибок были значительными (Рисунок 6.18). Например, в контрольный период при задержке в 5 сек морской котик 1 (самка) сделал всего 6.3% ошибок и все эксперименты серии были успешными (6 из 6), а котик 3 (самец) – 24.3% ошибок при 5 из 6 успешных экспериментов. У котика 2 процент ошибок при 5-сек задержке был промежуточным (15.3%). Котики 1 и 3 также справлялись с задачей при задержках 15 и 10 сек (в среднем 22 и 25% ошибок, 5 и 4 успешных эксперимента из 6, соответственно). Котик 2 не выполнил задачу при задержке 10 сек (31.3% и 3 из 6 успешных эксперимента). При более длинных задержках (15, 20 и 25 сек) животные выбирали предмет случайным образом. В контрольных условиях процент ошибок достоверно зависел от длительности задержки, т.е. сложности задачи (ANOVA с повторениями, котик 1, $F_{2,5}=48.40$, $p<0.001$; котик 2, $F_{2,5}=19.78$, $p<0.001$, котик 3, $F_{2,5}=6.405$, $p=0.013$). У котика 2 в 4 последних экспериментах контрольной серии процент ошибок снижался ($R^2=0.36$, $p=0.21$; Lyamin et al., 2023). Таким образом, процент ошибок выбора предмета по образцу зависел от сложности задачи, которая определялась временем задержки.

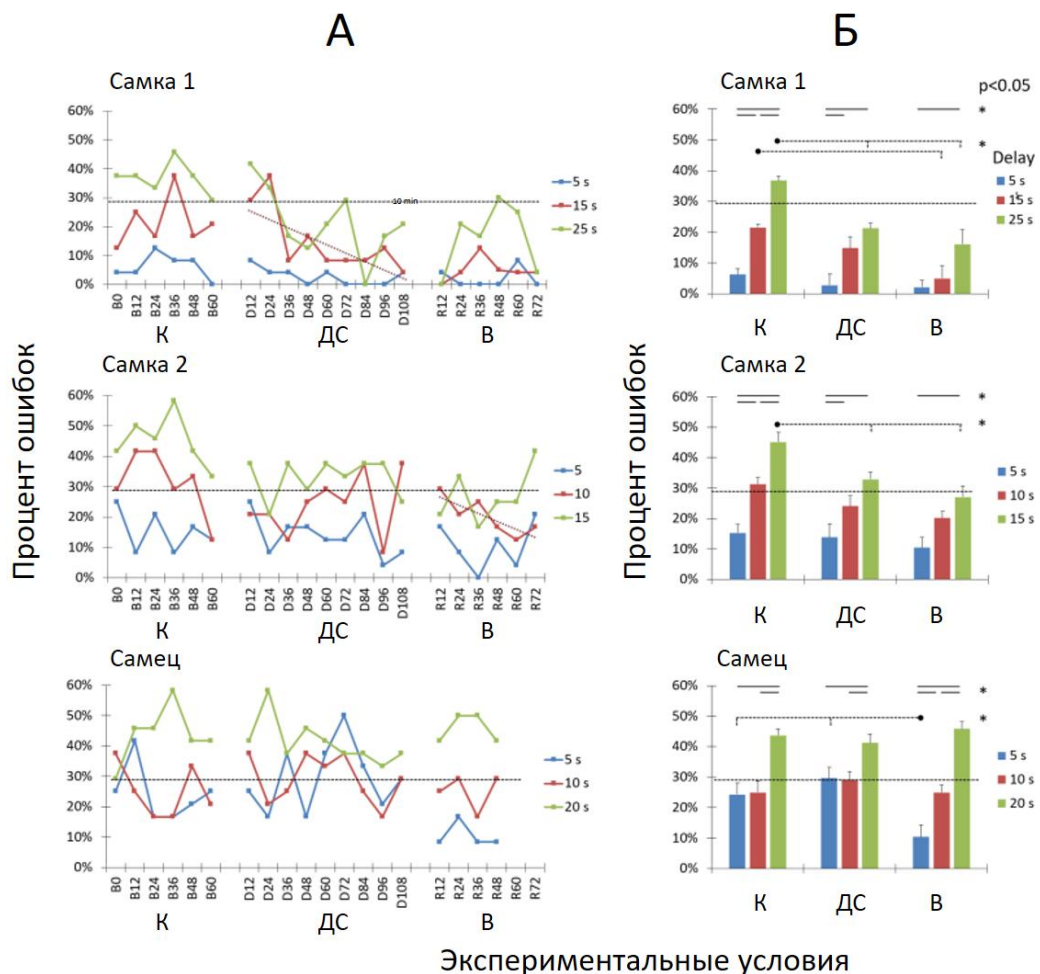


Рисунок 6.18. Процент ошибок и латентный период выбора предмета по образцу у северных морских котиков. А. Процент ошибок в разных экспериментах и в условиях у 3 морских котиков. К – контроль,

ДС – 108 часовая депривация сна, В – восстановительный период. Абсцисса – часы от начала экспериментальных условий. Чёрная пунктирная линия – пороговое значение случайного выбора (один из двух предметов, 24 предъявления, 29.3%, $p < 0.05$). Линия регрессии – значимая корреляция процента ошибок и номера эксперимента в серии ($p < 0.05$; котики 1 и 2). Б. Средний процент ошибок и ошибка измерения для 3 морских котиков в разных условиях. Горизонтальные линии – различия для разных задержек, пунктирные – для разных экспериментальных условий. * – достоверные различия при попарном сравнении ($p < 0.05$) (Lyamin et al., 2023).

Продолжительность покоя в разных условиях. В период депривации сна все морские котики выходили на помост или же пытались принять характерную позу сна в воде (Рисунок 6.19, А). Количество выходов на помост в день варьировало от 10 до 118 (Рисунок 6.19, Б). На помосте животные обычно проводили не более 1 мин. При этом они чистились. В воду они возвращались сами или же после того, как были потревожены персоналом. Следовательно, сон на платформе в период депривации у них отсутствовал. В течение 4.5 дней депривации у всех котиков последовательно увеличивалось число попыток принять позу сна в воде: от 0 до 26 в день (Рисунок 6.19, В). Устраиваясь в позе сна, котики продолжали чиститься. Глаза большую часть времени были открыты. Почти всегда такие эпизоды прерывались в течение 30 секунд, но в некоторых случаях (на 3-й и 4-й дни) — в пределах 50 сек. В контрольный период на состояние покоя у морских котиков приходилось $26.6 \pm 1.2\%$ от 24-ч ($16.9\text{--}34.9\%$ у разных животных; (Рисунок 6.19, В). Большую часть времени животные отдыхали на помосте. В период депривации наибольшее количество покоя пришлось на 4-е сутки: $0.9 \pm 0.3\%$ от 24-ч или $3.5 \pm 1.1\%$ времени покоя в контрольных условиях (максимум 5.2% у кота 2). В первый день восстановительного периода продолжительность покоя у всех животных была больше, чем в контрольный период (175, 132 и 125% от среднего значения в контроле, соответственно, у животных 1-3). Во второй день только морской котик 2 отдыхал больше, чем в контрольных условиях (Lyamin et al., 2023).

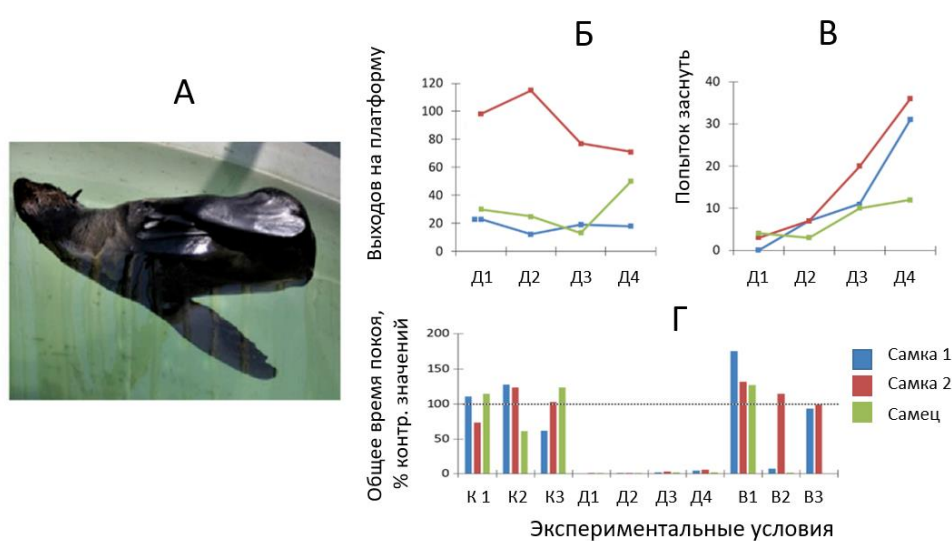


Рисунок 6.19. Общая депривация сна у северных морских котиков. А. Поза сна в воде у морских котиков. Б и В. Количество выходов на платформу и число попыток принять позу сна в воде в период 108-часовой депривации сна. Г. Общее время покоя в разных условиях. К – контрольный период (3 дня),

Д1-Д4 – 108-часовая депривация сна (без данных для последних 12 часов), В1-В3 – восстановительный период (Lyamin et al., 2023).

Таким образом, в период 4.5 дней депривации сна у северных морских котиков регистрировались повторяющиеся попытки принять позу сна в воде и число таких попыток с каждым днём увеличивалось. Максимальная продолжительность покоя в эти дни не превышала 5% от среднего значения в обычных условиях. В первый день восстановительного периода у котиков общее время покоя было больше, чем в контрольный период.

Процент ошибок в условиях депривации сна. У всех морских котиков процент ошибок в задаче выбора по образцу зависел от экспериментальных условий для одной или двух задержек: у котика 1 при средней и максимальной задержках (15 сек, однофакторный ANOVA, $F_{2,18}=5.023$, $p=0.018$; 25 сек, $F_{2,18}=6.254$, $p=0.009$), у котика 2 – при максимальной задержке (15 сек, $F_{2,18}=8.462$, $p=0.003$), у котика 3 – при минимальной (5 сек, $F_{2,16}=5.568$, $p=0.015$; Рисунок 6.18, В). У котиков 1 и 2 в условиях депривации при всех задержках процент ошибок был меньше, чем в контрольных условиях (25 и 15 сек, $p<0.05$). Значение процента ошибки при этом уменьшилось ниже порогового для случайного выбора или приблизилось к пороговому (у котика 1 в среднем 21.3% в период депривации и 36.8% в контроле; у котика 2 – 32.9% и 45.1%, соответственно). У котика 1 параллельно значимо увеличилось число успешных экспериментов (7 из 9 в период депривации, против 1 из 6 в контроле). У этого животного также значимо уменьшился процент ошибок в последовательных экспериментах при промежуточной задержке (15 сек, $R_2=0.554$, $R_{xy}=-0.744$, $p=0.021$). У котика 3 процент ошибок в период депривации и контрольных условиях не отличался для всех задержек. В восстановительный период котики 1-2 делали ещё меньше ошибок: средний процент ошибок за весь период был меньше, чем в период депривации и в контрольном периоде. Также у котика 2 процент ошибок последовательно снижался в 6 экспериментах ($R_2=0.698$, $R_{xy}=-0.835$, $p=0.039$). В результате оба животных решили задачу при всех задержках по формальному критерию, в том числе и при максимальных задержках (25 и 15 сек). У третьего котика процент ошибок снизился по сравнению с контрольным периодом для минимальной задержки (5 сек, $p<0.05$; Lyamin et al., 2023). Таким образом, 108-часовая депривация сна у северных морских котиков не сопровождалась ростом процента ошибок при выборе предмета по образцу. Наоборот, в период депривации сна у всех животных количество ошибок снижалось, т.е. животные закрепляли навык.

Поведенческая асимметрия (латерализация), процент ошибок. В контрольных условиях процент ошибок при выборе по образцу при некоторых задержках зависел от предмета, который был образцом, или его положения относительно животного (поведенческая латерализация, или асимметрия; Рисунок 6.20). Так, котик 1 при задержке в 25 сек делал больше ошибок, если

образцом был маленький (а не большой) квадрат и он находился справа от животного (ANOVA, фактор “положение и объект”, $F_{3,5}=12,52$, $p=0.001$). Котик 2 также при максимальной задержке в 15 сек делала больше ошибок, если образцом был треугольник независимо от стороны его предъявления, т. е. у неё было «предпочтение» квадрата ($F_{3,5}=4,38$, $p=0.03$). У самца такого вида латерализации обнаружено не было. В период депривации у котика 2 сохранился тот же тип латерализации, что и в контрольных условиях. У котика 1 признаков латерализации не было. У самца 3 предпочтение одного объекта (круга против креста) стало очевидным при минимальной задержке (Lyamin et al., 2023). Таким образом, данный тип поведенческой латерализации (предпочтение по форме или положению) в плане выраженности или направления очевидным образом не изменялся в условиях депривации при оценке по проценту ошибок.

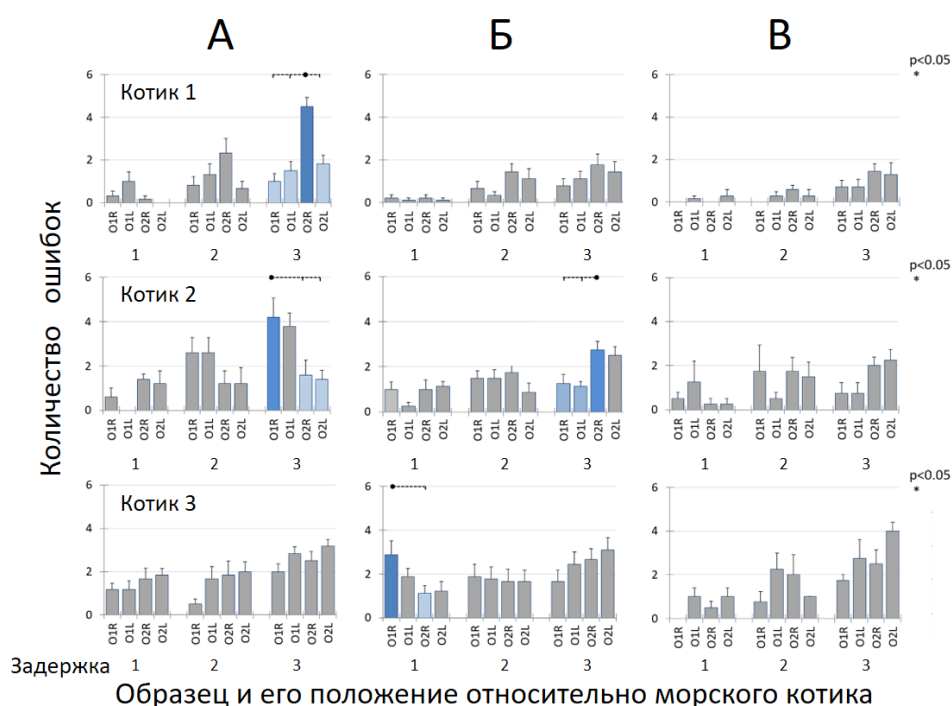


Рисунок 6.20. Латерализация числа ошибок у морских котиков в задаче выбор по образцу в разных условиях. А. Контрольные условия. Б. 108-часовая депривация сна. С. Восстановительный период. Абсцисса – образец (O1 и O2) и сторона предъявления относительно животного (R - справа и L - слева). Объекты O1 и O2: котик 1 – большой и маленький квадраты; котик 2 – треугольник и квадрат, котик 3 – крест и круг, соответственно. Задержки 1, 2 и 3: котик 1 (самка) – 5, 15 и 25 сек, котик 2 (самка) – 5, 10 и 15 сек, котик 3 (самец) – 5, 10 и 20 сек, соответственно. По оси ординат – среднее число ошибок \pm ошибка измерения (максимальное количество 6, всего 24 предъявления). * и столбики синего цвета – достоверные попарные различия ($p < 0.05$; после ANOVA с повторениями). Столбики серого цвета – отсутствие различий между значениями ($p > 0.05$) (Lyamin et al., 2023).

Поведенческая асимметрия (латерализация), латентный период реакции (ЛПР). У котика 1 в контрольных условиях ЛПР правильной реакции был короче, если образец (большой или маленький квадрат) находился с правой стороны от животного (Рисунок 6.21). Предпочтение правой стороны проявилось при всех 3 задержках ($p < 0.05$ для 15 и 25 сек; ANOVA с повторениями, $F_{3,5}=7.631$, $p=0.003$ и $F_{3,5} = 6.240$, $p = 0.006$, соответственно). У котика 2 ЛПР

правильной реакции был короче, если образец (треугольник и квадрат) находился с левой стороны ($p < 0.05$, для задержки 5, 10 и 15 сек; $F_{3,5}=5.091$, $p=0.017$, $F_{3,6}=5.432$, $p=0.014$ и $F_{3,4}=6.020$, $p=0.008$, соответственно). У котика 3 ЛПР не зависел от объекта или стороны предъявления. В период депривации сна у котиков 1 и 2 сохранилось то же направление поведенческой латерализации при всех 3 задержках: котик 1 быстрее выбирал образец при его предъявлении справа (для задержки 5 сек – $F_{3,8}=4.051$, $p = 0.018$; 15 сек - $F_{3,8}=14,560$, $p < 0.001$ и 25 сек – $F_{3,8}=7.440$, $p < 0.001$), а котик 2 – слева (для 5 сек – $F_{3,6}=14.300$, $p < 0.001$; 10 сек – $F_{3,6}=16.26$, $p < 0.001$ и 15 с – $F_{3,6}=16.18$, $p < 0.001$). У котика 3, так же как в контрольных условиях, ЛПР не зависел от стороны предъявления образца. В восстановительный период у котиков 1 и 2 сохранилось то же направление латерализации, но степень была меньше (Lyamin et al., 2023). Таким образом, 2 из 3-х морских котиков, у которых в контрольных условиях время реакции зависело от стороны предъявления образца, в период депривации сохранили то же направление и степень латерализации.

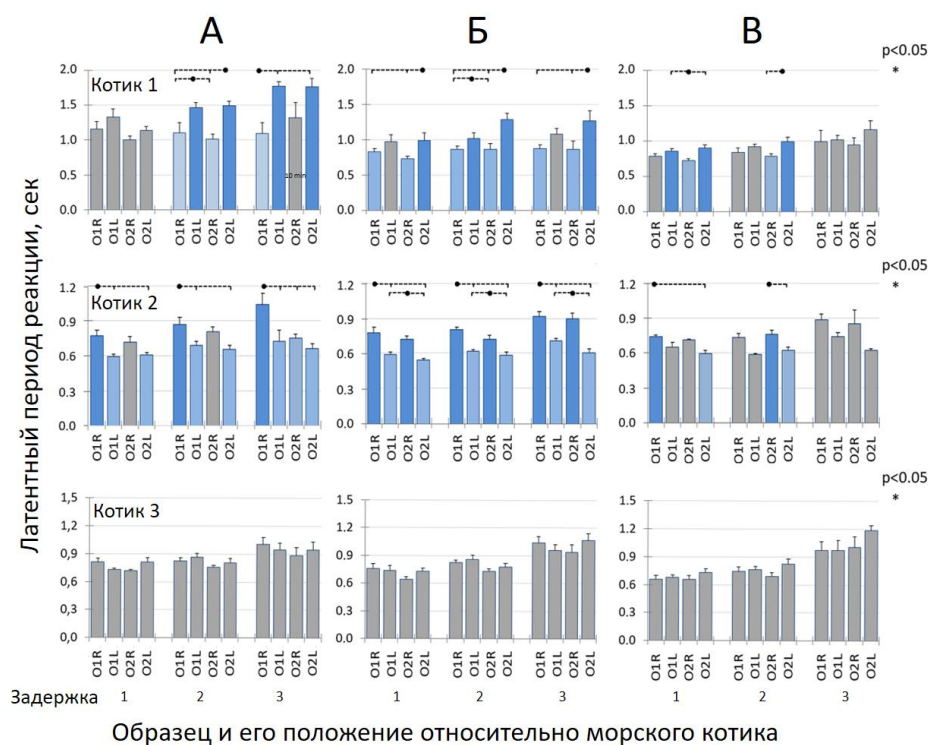


Рисунок 6.21. Латерализация латентного периода правильной реакции у морских котиков в задаче выбор по образцу в разных экспериментальных условиях. Ордината – среднее и ошибка измерений латентной реакции выбора образца (Lyamin et al., 2023). Остальные обозначения такие же, как на рисунке 6.20.

Время реакции в условиях депривации сна. В период депривации сна у котика 1 среднее время ЛПР было меньше, чем в контрольных условиях, вне зависимости от задержки и стороны предъявления образцов (Рисунок 6.22). В 6 из 12 случаев различия между ЛПР в контрольных условиях и в период депривации были значимыми ($p < 0.05$, попарное сравнение после ANOVA).

У котика 2 в условиях депривации сна в большинстве случаев (8 из 12) среднее значение ЛПР также было меньше, чем в контрольных условиях, но только в одном случае различия были статистически значимыми ($p < 0.05$). У котика 3 средние значения ЛПР в контрольных условиях и в период депривации не отличались (Lyamin et al., 2023).

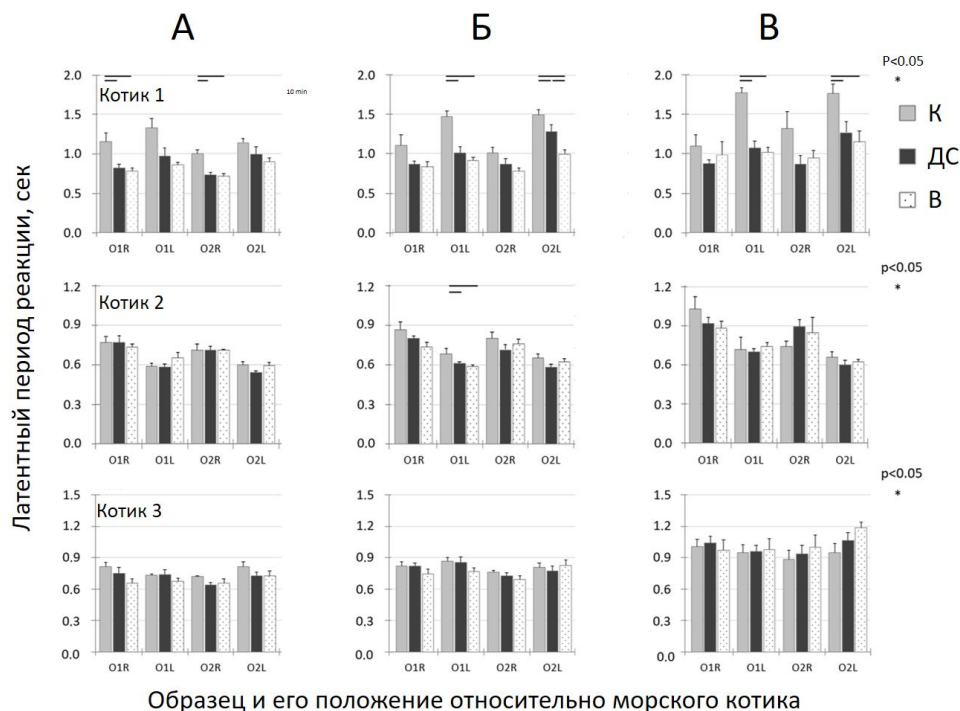


Рисунок 6.22. Латентный период реакции выбора по образцу у северных морских котиков в разных экспериментальных условиях. А, Б и В – минимальные, средние и максимальные задержки. К – контроль, ДС – 108-часовая депривация сна, В – восстановительный период. Остальные обозначения такие же, как на рисунке 6.20 (Lyamin et al., 2023).

В заключение, в период депривации сна ЛПР выбора по образцу у двух из трёх исследованных морских котиков существенно не отличался от такового в контрольных условиях. У третьего морского котика в половине случаев ЛПР был значительно меньше, чем в контрольных условиях для одинаковых задержек и положения образцов. У всех животных в условиях депривации и в период восстановления ЛПР увеличивался с ростом задержки, как это было в контрольных условиях.

6.1.8 Особенности сна на суше и в воде

Задачей этой части работы было исследование особенностей сна северных морских котиков в воде с применением даталоггеров. Они накладывают минимальные ограничения на передвижение животных и существенно улучшают качество записи по сравнению с методикой регистрации стационарной аппаратурой и подключения электродов через кабель (Лямин и Мухаметов, 1998; Лямин, 1994). После периода с низким уровнем воды животных оставляли на плаву до 10-14 дней без доступа к суше. Первой задачей исследований было охарактеризовать

изменение структуры сна у северных морских котиков после перехода с суши в воду и после возвращения на сушу (раздел 6.1.8.1). Работа была выполнена на 4 молодых морских котиках. Основные результаты опубликованы в статье Lyamin et al. (2018). Второй задачей было установить корреляцию между состоянием глаз у северных морских котиков в воде и АМС / ОМС (раздел 6.1.8.2). Основные результаты опубликованы в нашей статье Kendall-Bar et al. (2019).

6.1.8.1 Общая характеристика сна на суше и в воде

Сон на суше. Сон на суше у животных большей частью состоял из АМС: в среднем $62 \pm 5\%$ всего МС (Рисунок 6.23, А и Д; Таблица 7).

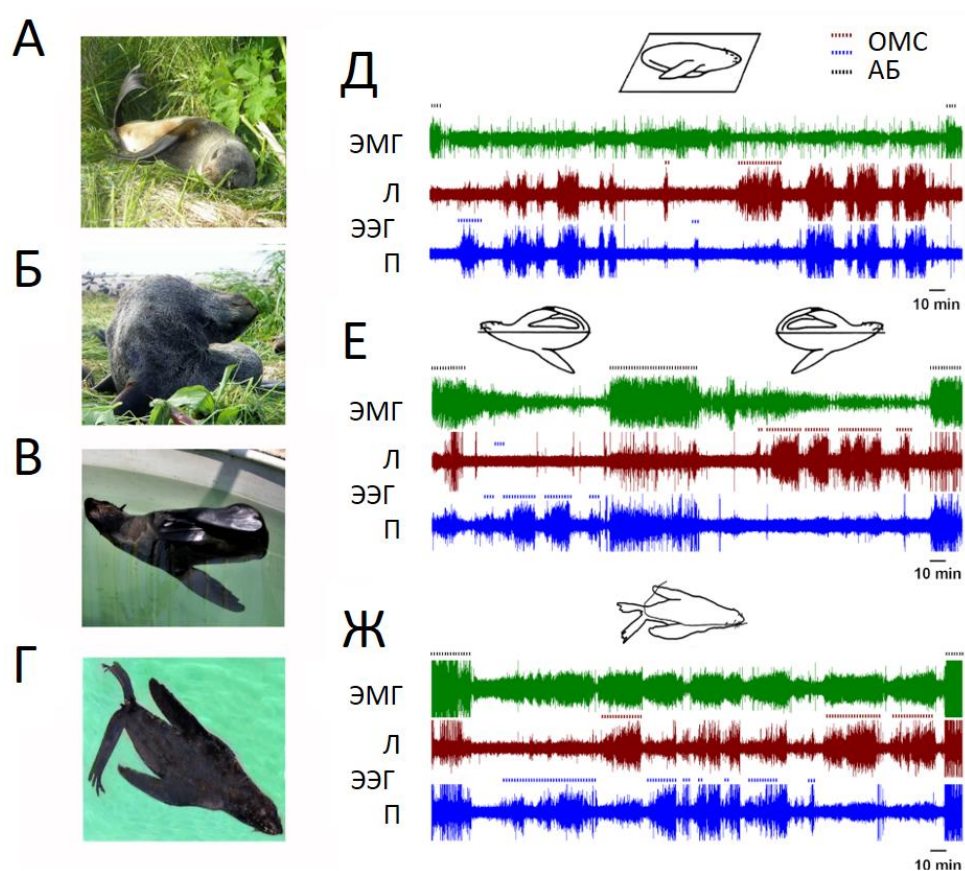


Рисунок 6.23. Сон морских котиков. А-Г. Позы сна на суше и в воде. Д,Е,Ж. Полиграммы сна и бодрствования на суше и в воде. ЭЭГ – электроэнцефалограмма двух полушарий мозга (Л – левое, П – правое), ЭМГ – электромиограмма шейной мускулатуры. Коричневые и синие пунктирные линии – ОМС в левом и правом полушариях. Черные линии – АБ. Рисунки над полиграммами – позы сна: на суше на боку (Д), в воде на правом боку и на левом боку (Е), в воде на животе (Ж) (Lyamin et al., 2018).

Эпизоды REM сна на суше характеризовались активированной НА ЭЭГ, сниженным мышечным тонусом, вздрагиваниями глаз, вибрисс, реже головы и конечностей, а также нерегулярным дыханием и сердечным ритмом (Рисунок 6.24, А). У 2 из 4-х морских котиков значительная часть эпизодов REM сна регистрировалась сидя или лежа, приподняв голову над

землей. Длительность таких эпизодов была меньше 1 минуты. После того как животные опускали голову на помост, длительность эпизодов увеличивалась до 3-5 минут (максимальная – 16 мин). Дыхание в МС у морских котиков на суше было регулярным. Большинство ДП были в интервале 10-12 сек (Таблица 4).

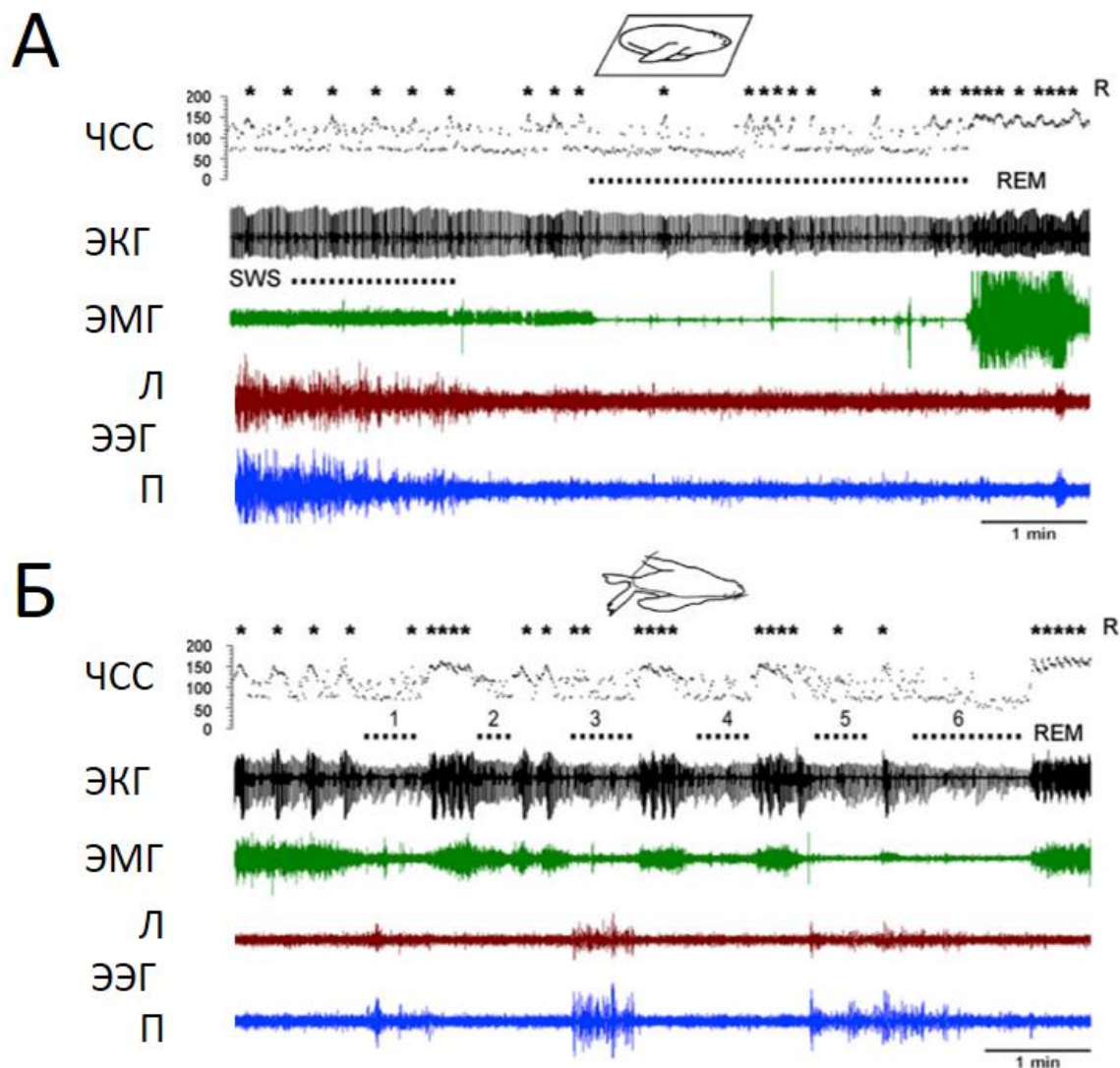


Рисунок 6.24. REM сон у северных морских котиков на суше и в воде. А. Эпизод REM сна у морского котика на суше в позе лёжа. Длительность эпизода 3 минуты. Б. Серия эпизодов REM сна у морского котика в воде. Средняя длительность эпизода 23 сек. Во время REM сна ноздри были над водой (эпизоды 1–4) или под водой (5 и 6). Серия эпизодов REM сна на рисунке была самой длинной (по числу эпизодов) из зарегистрированных в воде. Высоковольтная активность в ЭЭГ в эпизодах 1, 3 и 5 – двигательные артефакты (погружение и вздрагивания головы). ЭКГ, электрокардиограмма; ЧСС, мгновенная частота сердечных сокращений; R – дыхательные акты (Lyamin et al., 2018).

Сон в воде. В воде МС у морских котиков был представлен преимущественно ОМС, а также АМС (далее ОМС): в среднем $94 \pm 1\%$ времени МС ($n=4$). В позе на боку (в среднем 88% всего МС) ОМС развивался в полушарии, которое было ипсилатеральным боку, на котором спал морской котик (Рисунок 6.23, Д, Е). В позе на животе ОМС мог развиваться в обоих полушариях. В позе на животе регистрировались короткие эпизоды БМС (Рисунок 6.23, Ж). В воде дыхание в

МС у морских котиков было таким же регулярным, как на суше. Ноздри были почти все время над водой. ЧСС учащалась во время вдоха и урежалась во время ДП (Рисунок 6.24, Б).

РЕМ сон в воде был представлен короткими эпизодами длительностью, как правило, от нескольких секунд до минуты (Рисунок 6.24, Б). В РЕМ сне голова часто погружалась под воду, что приводило к задержкам дыхания до 75 сек, брадикардии и аритмии ЧСС. Гребковые движения в РЕМ сне отсутствовали, и котики могли заваливаться на бок. Эпизод РЕМ сна в воде мог укладываться в одну ДП, после чего котик открывал глаза и начинал интенсивно плавать. В других случаях несколько эпизодов РЕМ сна, длительность которых увеличивалась от 10-20 сек до 2 минут, формировали серию эпизодов РЕМ сна. Они были разделены короткими эпизодами СБ и МС, часто длительностью 30-60 сек (Lyamin et al., 2018).

Таким образом, как и в более ранних исследованиях (Лямин и Мухаметов, 1998) в этой серии (Lyamin et al., 2018) МС в воде у морских котиков регистрировался чаще в позе на боку на поверхности и был представлен преимущественно ОМС в полушарии, которое было ипсилатеральным боку, на котором спал морской котик. В этой серии у морских котиков были зарегистрированы эпизоды РЕМ сна в воде. Они также развивались на поверхности воды. Их длительность редко превышала 1 минуту.

6.1.8.2 Особенности сна в воде

Котиков содержали в воде от 10 до 14 дней. Общее количество МС (ОМС, АМС и БМС) у морских котиков в воде варьировало в диапазоне от 45 до 129% от контрольных значений на суше, за исключением первого дня в воде, в котором оно снизилось в среднем до 20% (ANOVA с повторениями, $p=.001$, $F_{13,28}=18.9$; Рисунок 6.25, А; Таблица 7).

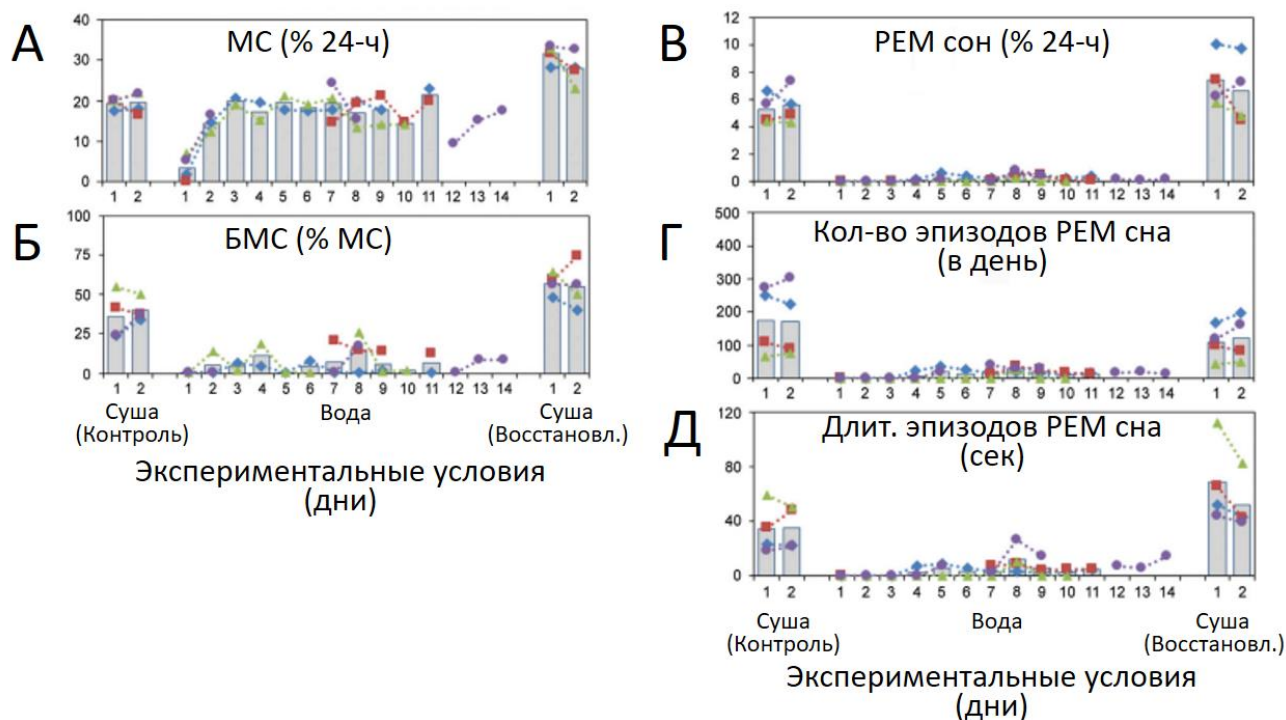


Рисунок 6.25. Параметры сна у морских котиков на суше и в воде. По оси абсцисс – экспериментальные условия и дни экспериментов в каждой серии. Разными цветными маркерами – параметры у 4 исследованных животных. Столбики – средние значения для 4 животных (Lyamin et al., 2018).

В течение всего периода пребывания в воде количество BMC у морских котиков было значительно меньше, чем на суше, с более чем 10-кратным снижением с 7.5% до 0.5 % от 24-ч. В результате в воде доля ОМС была значительно выше, чем на суше с приростом от 62.0% до 93.8% времени всего MC ($p < 0.001$, $F_{12,25} = 17.540$; Рисунок 6.25,Б; Lyamin et al., 2018). Это означает, что в воде общее время сна в одном полушарии у морских котиков было ниже, чем на суше.

В первые 3-7 дней пребывания морских котиков в воде REM сон у них не регистрировался. У одного животного REM сон был зарегистрирован только в один из 11 дней. В течение всего периода в воде количество REM сна сократилось в среднем почти в 30 раз, количество эпизодов REM сна – в 8 раз, а средняя продолжительность эпизода – в 12 раз по сравнению со сном на суше (Рисунок 6.25, В-Д; Таблица 7). К концу 10-го дня суммарный «дефицит» ожидаемого количества REM сна составил 765 ± 72 минуты (12.8 часа) или $974 \pm 8\%$ прогнозируемого дневного количества (Рисунок 6.26, А). В первый и второй день после возвращения на сушу («восстановительный» 1-й день) среднее количество REM сна за сутки было больше, чем в контрольных условиях, но прирост ($138 \pm 16\%$ в 1-й и $122 \pm 14\%$ во 2-ой день относительно контрольных значений) был статистически незначимым ($p > 0.05$, Таблица 7; Рисунок 6.26, А и Б). Большая часть среднего прироста была обусловлена приростом у 2-х животных, тогда как у

двух других количество REM сна в эти дни было в пределах дневных колебаний в контрольных условиях (Lyamin et al., 2018).

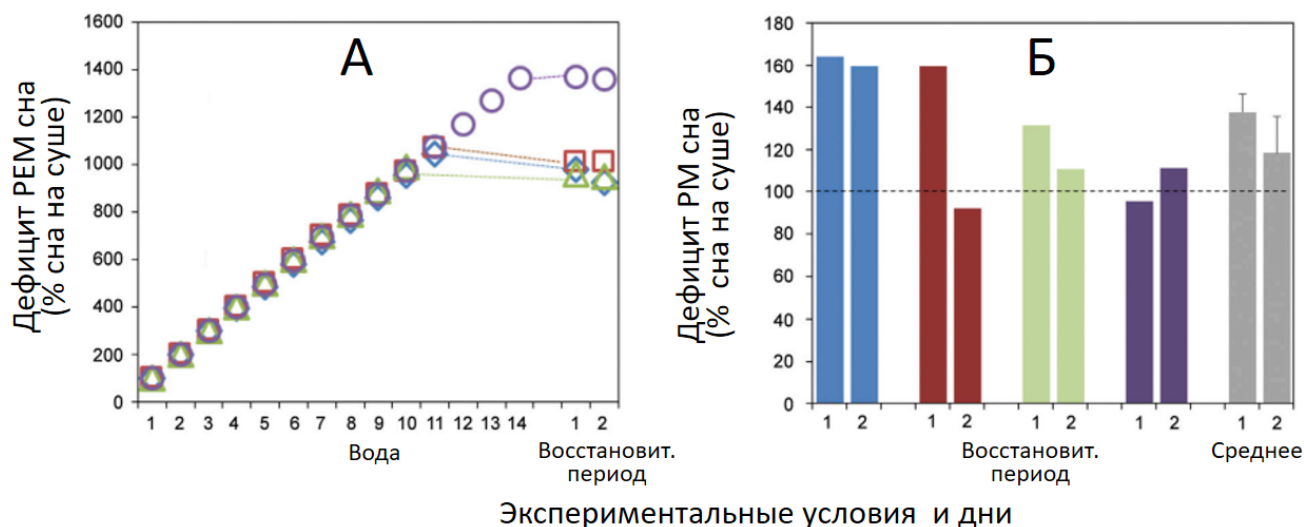


Рисунок 6.26. Количество REM сна в воде и в восстановительный период на суше у северных морских котиков. А. Рассчитанный дефицит REM сна за период пребывания в воде у 4-х морских котиков относительно среднего значения на суше. Маркёры – данные для разных животных. Б. Количество REM сна в течение 2-х дней восстановительного периода на суше у 4-х морских котиков (столбики разного цвета; Lyamin et al., 2018).

Таким образом, переход у морских котиков от наземного к водному образу жизни сопровождается «переключением» с «типичного наземного» (БМС, неподвижность, REM сон) на характерный для китообразных «водный» тип сна (ОМС, двигательная активность, отсутствие REM сна). Находясь в воде две недели, морские котики могли накопить “дефицит” REM сна примерно 12 часов. После возвращения на сушу значимого превышения REM сна над контрольными суточными значениями на суше не было.

6.1.8.3 Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС в воде и состояние глаз

Регистрировать состояние глаз морских млекопитающих в воде сложно. В экспериментах на белухе и афалине подвижность животных приходилось ограничивать. Морские котики спят в воде чаще на боку (Рисунок 2.4, 2.6, 6.23). В этой позе один глаз всегда находится над водой. Во время сна он чаще всего закрыт. Этот глаз – контралатеральный спящему полушарию. Другой глаз направлен в сторону воды или находится под водой. Этот глаз – контралатеральный бодрствующему полушарию, но за состоянием этого глаза наблюдать сложно. Морские котики иногда спят в воде на животе. В такой позе оба глаза видны чаще, а двигательная активность минимальна. МС в позе на животе преимущественно ОМС, как и на боку (Рисунки 6.23).

Данные были собраны в период исследований сна северных морских котиков в воде. Они содержались на плаву 10-14 дней. У 2 животных было 6 периодов покоя на поверхности воды в

позе на животе (11.8 часов). На МС приходилось 53%, на СБ – это 45% и на РЕМ сон менее 1.5% всего времени покоя. Большинство эпох МС характеризовались выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ: МВА в одном полушарии превышала среднюю мощность в СБ в 7.3-22.4 раз, а в другом – всего в 1.4-5.1 раз (Рисунок 6.27, МВА; 6.28, А). Такие эпохи можно считать ОМС и АМС (далее в этом разделе – ОМС; Kendall-Bar et al., 2019).

Во время сна в позе на животе левый, правый и оба глаза котиков были видны 90, 90 и 81% времени покоя, соответственно. В ОМС у морских котиков наблюдалась связь между состоянием глаз и МВА (глубиной МС) в полушариях, как было описано для сна на суше (Глава 6.1.1). Глаз, который был контралатеральным “спящему” полушарию, был практически все время закрыт: в среднем $99.4 \pm 0.1\%$ времени, когда этот глаз был виден (среднее здесь и далее для 7 эпизодов ОМС у 2-х животных). Другой глаз, который был контралатеральным “бодрствующему” полушарию, был закрыт $75.2 \pm 2.5\%$ времени, т.е. был открыт $24.8 \pm 2.5\%$ времени ОМС (Рисунок 6.27, Б; ОМС, кС и кБ). Он был ближе к воде или под водой. Время открытого и закрытого состояния двух глаз в ОМС отличалось ($p < 0.001$, Kendall-Bar et al., 2019).

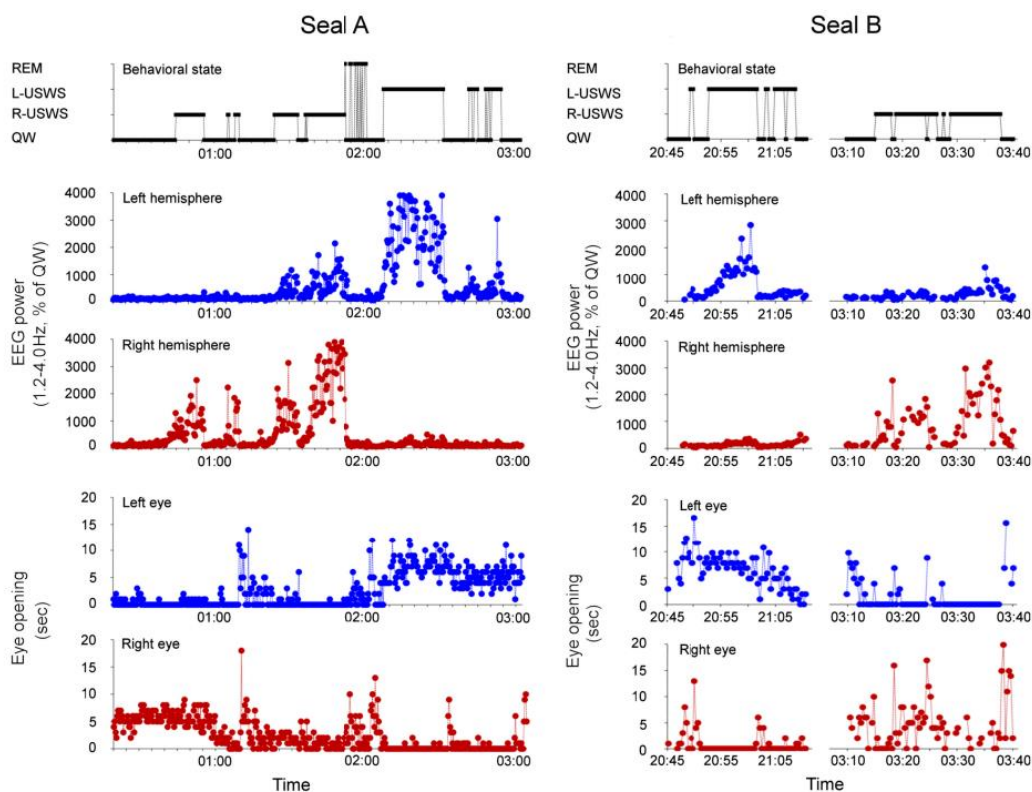


Рисунок 6.27. Состояние глаз у северных морских котиков во время сна в воде в позе на животе. На диаграммах (сверху вниз) стадии сна и бодрствования (QW – СБ, R – USWS – ПАМС, L-USWS – ЛАМС и REM – РЕМ сон), мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2-4.0 Гц в левом и правом полушариях (EEG power, МВА; в процентах от средней мощности в СБ) и время, в течение которого левый и правый глаз были открыты у 2 морских котиков (Seal A и B). У морского котика А несколько эпизодов ОМС были зарегистрированы сначала в правом и потом в левом полушариях (R-USWS и L-USWS) с интервалом несколько часов. У морского котика В два эпизода ОМС (L-USWS и R-USWS) были зарегистрированы в

течение одной ночи. Все данные рассчитаны в 20-сек эпохах. Пропуски в регистрации – артефакты в ЭЭГ, глаза не видны или период активности (Kendall-Bar et al., 2019).

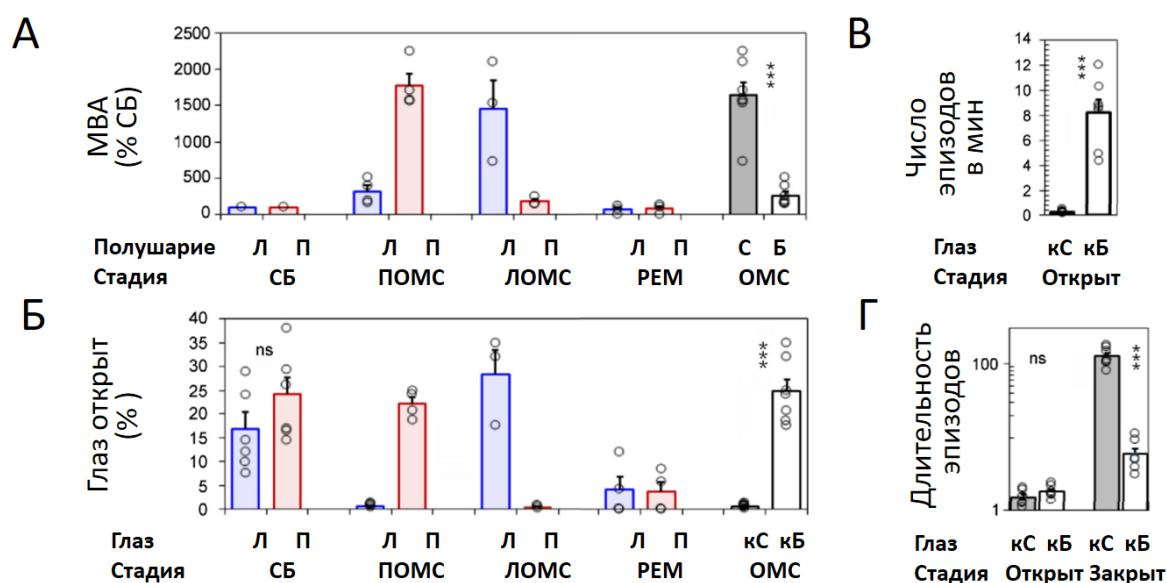


Рисунок 6.28. Соотношение между состоянием глаз и стадиями сна и бодрствования у северных морских котиков в воде. (А) МВА – мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2–4.0 Гц в СБ, ОМС в правом и левом полушариях (ПОМС и ЛОМС), а также в РЕМ сне у 2 морских котиков. (Б) Время состояний левого и правого глаза в СБ и МС (% времени регистрации). (В и Г) Число и длительность эпизодов с открытым и закрытым состоянием глаз в ОМС. КС и КБ – глаз, контралатеральный спящему и бодрствующему полушарию. Незакрашенные кружки – среднее для каждого эпизода ОМС. Столбцы – среднее \pm ошибка для всех эпизодов. **, *** – значимость различий $p < 0.01$ и < 0.001 (парный Т-критерий). ns – различия незначимые ($p > 0.05$) (Kendall-Bar et al., 2019).

В ОМС глаз, контралатеральный “бодрствующему” полушарию, открывался 4–12 раз/мин (в среднем 8.2 ± 1.0 /мин), а глаз, контралатеральный “спящему” полушарию – один раз в 2-5 мин ($p < 0.001$, Рисунок 6.28, В). Средняя длительность эпизода открытого состояния обоих глаз (контралатерального “бодрствующему” и “спящему” полушариям) была менее 2 сек и не отличалась ($p > 0.05$, Рисунок 6.28, Г; столбцы слева). В то же время длительность эпизодов закрытого состояния глаз в ОМС отличалась с высокой значимостью ($p < 0.001$). Глаз, контралатеральный бодрствующему полушарию, закрывался в среднем на 6 ± 1 сек, тогда как глаз, контралатеральный спящему полушарию, на 126 ± 13 сек (максимум 13 мин; 65-89% таких эпизодов были длиннее 10 сек; Рисунок 6.27, Г; столбцы справа). Глаз, контралатеральный бодрствующему полушарию, не закрывался в течение периода дольше 1 секунды в среднем в $27.0 \pm 2.9\%$ времени ОМС, дольше 2 секунд — в $32.5 \pm 4.4\%$ времени ОМС и дольше 3 секунд — в $39.2 \pm 5.6\%$ времени ОМС (Kendall-Bar et al., 2019).

Асимметрия состояния глаз у морских котиков регистрировалась также в СБ. Профиль асимметрии совпадал с асимметрией в “окружающих” эпизодах МС (Рисунок 6.27, эпизод СБ перед ПОМС у кота А и эпизод перед ЛАМС у кота В). В РЕМ сне оба глаза были закрыты (88–100% времени). Они приоткрывались ненадолго при наиболее интенсивных движениях глаз (в

среднем менее 4% времени, Рисунок 6.28, Б), но никогда не открывались так широко, как в СБ или в ОМС (Kendall-Bar et al., 2019).

Таким образом, МС в воде у северных морских котиков характеризуется асимметричным состоянием глаз и выраженной ЭЭГ асимметрией (АМС или ОМС). При этом глаз, контралатеральный бодрствующему полушарию, открывался в среднем 8 раз в минуту (8.2 ± 1.0) на 2 сек (1.9 ± 0.1) сек. В сумме глаз был открыт четверть времени ОМС ($24.8 \pm 2.5\%$), а закрыт 40% ($39.4 \pm 5.6\%$) ОМС. Эпизоды закрытого состояния глаза в среднем составляли 6 ± 1 сек. Глаз, противоположный спящему полушарию большую часть времени был закрыт.

6.2 Особенности сна южных морских львов

Задачей этой серии экспериментов было исследовать особенности сна южных морских львов. Основные результаты опубликованы в статье Lyamin et al. (2002c).

6.2.1 Общая характеристика основных стадий сна и бодрствования

Эксперименты проводились на трех годовалых животных. Поведенческие и ЭЭГ-характеристики АБ, СБ у молодых южных морских львов были такими же, как у северных морских котиков (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2017, 2018) (Рисунок 6.29). Животные спали, лёжа на боку или на животе, положив голову на землю, или сидя, прислонившись к стенке вольера. В жаркое время суток они опускали лапы в воду или же держали их вертикально и обмахивались. Большая часть МС состояла из БМС. Глаза в МС были закрыты. РЕМ сон у южных морских львов характеризовался такими же признаками, как у морских котиков. Почти весь РЕМ сон регистрировался в позе лёжа. Голова лежала на земле. Эпизоды могли начинаться в позе сидя, но после первых вздрагиваний животные просыпались. Обычно эпизоды РЕМ сна регистрировались в виде серии из 2-4 эпизодов после ВА МС и переходного периода, который включал эпохи НА МС и СБ (Lyamin et al., 2002c).

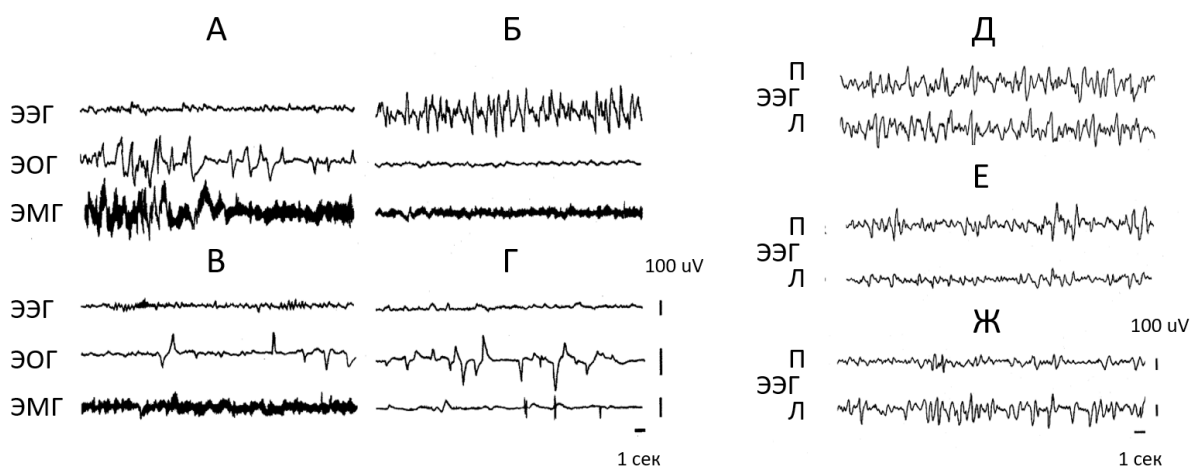


Рисунок 6.29. Полиграммы бодрствования и сна у южного морского льва. А-Г. Полиграммы АБ, СБ, МС и РЕМ сна. Д-Ж. Эпизоды БМС, НА ОМС в правом и левом полушариях (Lyamin et al., 2002c).

Южные морские львы бодрствовали в среднем 75% времени суток, из которых 20% приходилось на АБ и 55% – на СБ. На МС приходилось $15.0 \pm 2.5\%$ времени (10-22% у разных животных) и на РЕМ сон – $9.7 \pm 2.0\%$ времени суток (5.0-13.6%). Доля РЕМ сна в общем сне составляла $39.3 \pm 3.4\%$ времени сна (30-50%). За сутки регистрировалось 17 ± 6 эпизодов РЕМ сна (от 8 до 31 в день). Длительность эпизодов составляла 5.6 ± 0.5 мин (от 20 сек до 20 мин у разных животных; Таблица 3 и 4; Lyamin et al., 2002c).

6.2.2 Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС

У исследованных южных морских львов практически весь МС был представлен БМС – в среднем $94.5\% \pm 1.2\%$ всего МС (Рисунок 6.28, Б). Эпизоды МА были редкими, регистрировались в начале эпизодов МС. Это были эпохи НА ОМС (<3.7% МС у разных животных) или АМС (0.8-6.9% МС) в другом полушариях. Эпизоды ВА ОМС у южных морских львов не регистрировались. Всего на ОМС и АМС приходилось в среднем $5.5 \pm 1.2\%$ МС или от 1.1 до 10.6% МС (3-16 мин в день; Таблица 3). Эпизоды асимметричного состояния глаз не регистрировались (Lyamin et al., 2002c).

6.2.3 Особенности дыхания

Длительность ДП у исследованных животных изменялась в СБ от 4 до 36 сек, в МС – от 11 до 37 сек и в РЕМ сне – от 2 до 69 сек (Таблица 4). Для 3-х животных средняя ДП в МС (20.9 ± 0.6 сек) была на 5 сек больше, чем в СБ и РЕМ сне ($P < 0.01$, Т-критерий, попарные между РЕМ сном и МС, а также СБ). У всех животных регулярность дыхания увеличивалась при переходе от СБ к МС (критерий Фишера, $p < 0.05$), а затем снижалась в РЕМ сне ($p < 0.01$; Lyamin et al., 2002c).

6.2.4 Основные результаты

У годовалых южных морских львов на МС приходилось в среднем 15.0% и на РЕМ сон – 9.7% времени суток. Доля РЕМ сна составляла почти 40% от всего сна и была рекордной для ластоногих. Средняя длительность эпизода РЕМ сна составляла 5.6 ± 0.5 мин, максимальная – 20 мин. В среднем 95% всего МС было представлено БМС. Эпизоды МА были редкими. Глаза в МС были закрыты. ДП в СБ и МС были короче 40 сек, а в РЕМ сне – достигали 70 сек.

6.3 Обсуждение результатов

6.3.1 Сравнение параметров сна южных морских львов и других ушастых тюленей

В нашей работе был впервые исследован сон у еще одного представителя ушастых тюленей – южного морского льва. Эксперименты проводили на годовалых животных в местах их обитания. В этом возрасте морские львы обычно переходят к самостоятельной жизни (King, 1993; Jeanniard-du-Dot and Guinet, 2021). Таким образом, сон исследован у 4 видов ушастых тюленей – у двух видов морских котиков, включая северного (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2004, 2008b,c, 2012, 2017, 2018) и южного (Lyamin and Chetyrbok, 1993), и у двух видов морских львов, включая северного (Lyamin, 2004) и южного (Lyamin et al., 2002c; Таблицы 3 и 4).

Параметры сна у наземных млекопитающих зависят от возраста: общее время сна и стадий уменьшаются после рождения (Roffwarg et al., 1966; Jouvet-Mounier et al., 1970; Siegel, 2005; Ковальзон, 2024). В ранее выполненных экспериментах нами были исследованы изменения структуры сна в постнатальном онтогенезе у северных морских котиков. В первые 2-3 месяца у щенков почти вдвое уменьшилось количество REM сна на суше (от 13% до 7% от времени суток), длительность эпизода сократилась на 30%, а число эпизодов – на 20%. Общее время МС при этом не изменилось. Таким образом, общее направление изменений параметров REM сна в постнатальном онтогенезе у северных морских котиков было таким же, как и у других млекопитающих.

Общее количество REM сна у годовалых южных морских львов (9.1% времени суток) было сопоставимо с показателями 3-4-месячных северных морских львов (6.9%) и 2-3-месячных морских котиков (в среднем 7.1%). Средняя длительность эпизодов REM сна у морских львов совпала с длительностью эпизодов у щенков котика в возрасте 10-20 дней (у всех 5.5 минут). В то же время доля REM сна среди исследованных видов ушастых тюленей была наибольшей у годовалых морских львов — 38% времени сна, на 10% больше, чем у 10-20 дневных морских котиков и 3-4 месячных северных морских львов (Lyamin et al., 2002c, 2013; Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin, 2004; Lyamin and Siegel, 2019; Таблица 3). Различия в пропорции REM сна могли быть связаны с температурными условиями среды обитания: у южных морских львов они близки к термонеutralности, где продолжительность REM сна может увеличиваться (Parmeggiani et al., 1977; Parmeggiani, 2007; Szymusiak and Satinoff, 1981). В случае северных морских котиков и сивучей температура воздуха была ниже.

В первые месяцы жизни у северных морских котиков также происходили специфические изменения структуры сна, связанные с определенным способом сна в воде. Они характеризовались увеличением доли АМС / ОМС, который фактически отсутствовал у щенков в первые 10-20 дней жизни. В возрасте 2-3 месяца щенки уже могли спать в воде, а большая часть МС состояла из ОМС, как у взрослых животных (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2017). Можно предположить, что аналогичные изменения композиции МС происходят в онтогенезе у морских львов. Так, у щенка северного морского льва (сивуча) в возрасте 4 месяца доля ОМС была на 20% больше (25% от всего МС), чем у 3-месячного. В возрасте 4-5 месяцев щенок сивуча уже мог спать в воде. При этом МС сочетался с двигательной активностью и состоял в основном из ОМС, как у морских котиков.

У годовалых южных морских львов доля ОМС была такой же, как у 10-20 дневных щенков северного морского котика и у 3-месячного щенка сивуча (5-6%), т.е. самая низкая среди ушастых тюленей (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2002c; Lyamin, 2004; Lyamin and Siegel, 2019; Таблица 3). Можно предположить, что низкая доля ОМС у годовалых южных морских львов была связана с их возрастом, а точнее с этапом индивидуального развития (более длительным периодом молочного кормления).

6.3.2 Общая характеристика стадий сна и бодрствования у ушастых тюленей

В нашей работе также были получены новые данные об особенностях сна северных морских котиков. У всех животных сон на суше имел все признаки сна наземных млекопитающих, включая неподвижность, характерную позу, а также две дифференцированные стадии сна – МС и РЕМ сон, или ПС. МС у ушастых тюленей характеризуется медленными волнами в ЭЭГ (МВА) и сонными веретенами, а РЕМ сон – сочетанием активированной ЭЭГ, быстрыми вздрагиваниями глаз и сниженным мышечным тонусом. Переход от МС к РЕМ сну у морских котиков (у щенков и взрослых животных), как правило, происходил быстро, в пределах одной (у щенков) или нескольких 20-сек эпох (у взрослых; Лямин и Мухаметов, 1998). У морских львов (3-4 месячных северных и годовалых южных; Lyamin et al., 2002c; Lyamin, 2004) переход мог быть более продолжительным и длился минуты. В этом плане сон ушастых тюленей напоминает сон хищных (кошка, собака; например, Bronzino et al., 1973; Lucas and Serman, 1974; John et al., 2004), эволюционно молодой группы животных с хорошо развитым конечным мозгом (Campbell and Tobler, 1984; Siegel 2005; Ковальзон, 2024).

БМС – особенность всех наземных млекопитающих. Особенность морских котиков – сочетание БМС и АМС / ОМС. На суше БМС у ушастых тюленей занимает большую часть МС. На него может приходиться от 38% до 95% всего сна. Общая продолжительность БМС и его доля

в МС у северных морских котиков зависит от разных факторов, включая возраст животных и условия содержания (Таблица 3).

Закрытое состояние глаз характеризует МС большинства наземных млекопитающих. Исключение составляют некоторые грызуны и копытные, которые могут спать с открытыми глазами (Pigarev et al., 2011; Лямин и др., 2021; Lyamin et al., 2022). Природа, нейрофизиологический механизм и функция такого поведения у копытных не очень понятны. Морские котики в МС могут открывать один глаз, и асимметричное состояние глаз сочетается с межполушарной асимметрией ЭЭГ (Lyamin et al., 2017). У исследованных нами северных и южных морских львов асимметричное состояние глаз не регистрировалось (Lyamin, 2004; Lyamin et al., 2002c). Все они были щенками или молодыми животными на той стадии развития, когда еще были связаны с матерями. Асимметричного состояния глаз не регистрировалось и у щенков северного морского котика в возрасте до 3 месяцев (Лямин и Мухаметов, 1998). Возможно, что асимметричное состояние глаз в МС появляется у ушастых тюленей с возрастом параллельно с увеличением доли АМС/ОМС.

Регулярное дыхание в МС – это еще один признак сна всех наземных млекопитающих (Jouvet, 1965; Reese, 2004; Rishniw et al., 2012). У всех исследованных особей ушастых тюленей на суше дыхательные паузы (ДП) в МС, а также большей части REM сна, были в пределах 20, максимум 30 секунд (Таблица 4). В REM сне у них регистрировались ДП (задержки дыхания) длительностью больше 1 минуты (у морских котиков и южных морских львов в пределах 70 сек, а щенков морских львов – до 85 секунд; Lyamin, 2004; Lyamin et al., 2002c; Лямин, 1994; Лямин и Мухаметов, 1998), но такие задержки были редкими. Таким образом, паттерн дыхания у ушастых тюленей, особенно морских котиков, напоминает сон наземных млекопитающих, хотя ДП у ушастых тюленей длиннее и вариабельность в REM сне значительно больше.

Спектральные характеристики ЭЭГ у морских котиков в СБ, МС и REM сне напоминают характеристики у кошек (Bronzino et al., 1973) и собак (John et al., 2004), но отличаются от спектров у большинства грызунов (Borbely et al., 1984; Huber et al., 2000; Tobler and Deboer, 2001; Tobler et al., 1993), а также копытных (Lyamin et al., 2022) из-за отсутствия выраженного тэта-ритма в REM сне. Скорее всего это связано с большим расстоянием между гиппокампом и корой у морских котиков, так как в гиппокампе у собак тэта-ритм регистрируется (John et al., 2004). У ушастых тюленей регистрировались также вспышки ритмической активности в диапазоне от 8 до 16 Гц. В основном они регистрировались в затылочных отделах коры и были аналогом альфа-подобного ритма покоя у хищных, приматов, а также у людей в затылочных отделах коры (Гусельников и Изнак, 1983). Сигма-активность (сонные веретена) регистрируется у многих

наземных млекопитающих. Сонные веретена регистрировались у морских котиков и морских львов примерно в таком же диапазоне (12-16 Гц), как у наземных млекопитающих (Sobieszek, 1968; Tobler and Borbely, 1986; Vyazovskiy et al., 2004). Сонные веретена регистрировались у некоторых афалин (Mukhametov et al., 1977; Lyamin et al., 2008a). Следовательно, основные ритмы ЭЭГ у взрослых морских котиков и у китообразных также принципиально не отличаются от ритмов других млекопитающих.

6.3.3 Межполушарная асимметрия медленных волн ЭЭГ

Главная особенность сна ушастых тюленей – межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС, которая была обнаружена у всех 4 исследованных видов этого семейства. Она напоминает эпизоды ОМС и АМС у исследованных видов зубатых китов: афалины (Мухаметов и др., 1997; Mukhametov et al., 1977), азовки (Мухаметов и Полякова, 1981), амазонского речного дельфина (Mukhametov, 1987), а также у исследованной нами белухи (Lyamin et al., 2002a; 2004). Эпизоды АМС и ОМС у китообразных и ушастых тюленей легко идентифицируются визуально. Эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС были зарегистрированы у птиц (Amlaner and Ball, 1994; Rattenborg et al., 1999, 2000, 2001), хотя контрастность асимметрии и длительность эпизодов АМС у них были не сопоставимы с таковыми у северных морских котиков и у китообразных.

У наземных млекопитающих, а также у человека межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС может быть установлена специальными методами анализа, но визуально она практически не определяется (например, Kattler et al., 1994; Vyazovskiy et al., 2000; 2004; Tamaki et al., 2016). Поэтому МС у них можно называть “билатеральным” (БМС) в сравнении с “однополушарным” (АМС и ОМС) у морских млекопитающих (Lyamin et al., 2008a; 2017; 2018; Lyamin and Siegel, 2019).

Большинство экспериментов и исследований сна было проведено на северных морских котиках. Несмотря на индивидуальные особенности в степени контрастности, длительности эпизодов и суммарной продолжительности эпизодов с межполушарной асимметрией ЭЭГ, например, за сутки, эпизоды МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ были зарегистрированы у всех исследованных молодых самцов (в возрасте от 2 до 5 лет), взрослых самок (от 5 до более чем 20 лет), а также у щенков в возрасте 2-3 месяца (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin and Siegel, 2019). Редкие, короткие и менее контрастные по выраженности эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ регистрировались и у щенков морского котика в возрасте 10-20 дней (Лямин и Мухаметов, 1998). Эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ регистрировались в МС еще у одного представителя рода морских котиков – взрослой самки южноафриканского котика (Лямин и Четырбок, 1989; Lyamin and Chetyrbok, 1992), а также у щенков северного морского

льва (Lyamin, 2004) и у годовалых южных морских львов (Lyamin et al., 2002c). Эпизоды АМС у морских львов были короче, чем у морских котиков. Это могло определяться возрастом животных (см. начало главы, раздел 6.3.1).

Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС у морских котиков и морских львов регистрировалась чаще всего в начале эпизода МС (т.е. развивалась вследствие запаздывания медленных волн ЭЭГ в одном из полушарий) и была обратимой (т.е. эпизод АМС или ОМС могли регистрировать как в правом, так и левом полушариях). В некоторые дни МС в одном полушарии было больше, чем в другом, но в течение нескольких дней количество МС и глубина МС в двух полушариях была сопоставимой. Данные для ушастых тюленей согласуются с ранее сделанными выводами об отсутствии латерализации МВА в полушариях на достаточно большом интервале времени у афалин (Мухаметов и др., 1997). Применение спектрального анализа ЭЭГ позволило сделать вывод, что межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС у котиков выражена в диапазоне от 1.2 до 16 Гц, т.е. в диапазоне многих ритмов ЭЭГ, которые регистрируются у млекопитающих. Эти данные имеют значение для понимания природы и механизмов генерации межполушарной асимметрии ЭЭГ (см. следующий раздел 6.3.4).

Межполушарная асимметрия ЭЭГ у морских котиков и львов регистрировалась в разных отделах дорзальной коры, включая фронтальные, париетальные и окципитальные области, а в функциональном плане – сенсомоторную, зрительную, слуховую и ассоциативную области коры. В целом региональные различия в пределах одного полушария в АМС и ОМС были меньше выражены, чем различия между полушариями (Lyamin, 2004; Lyamin et al., 2002c, 2012, 2017; Lyamin and Siegel, 2019). Аналогичное заключение было раньше сделано для дельфинов афалин (Супин и др., 1978; Мухаметов и др., 1988, 1997). В то же время эпизоды МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ у морских котиков были неоднородны. Они отличаются по степени генерализации МС (МВА) в двух полушариях, а также степени межполушарной асимметрии ЭЭГ в симметричных областях коры, т.е. могут иметь мозаичный характер. Например, у северных морских котиков МС мог развиваться во всех отделах дорзальной коры одного полушария на фоне низкоамплитудного бодрствующего состояния другого полушария или МС в одном полушарии сочетался с МС только в некоторых отделах коры другого полушария. Экспериментальные данные, полученные при исследовании ОМС у афалин и у северных морских котиков (Mukhametov et al., 1977; Супин и др., 1978; Мухаметов и др., 1998; Лямин и Мухаметов, 1998, 2013; Lyamin et al., 2008a, 2017, 2018) лежат в основе представлений о локальных и глобальных аспектах сна и бодрствования (Krueger and Obal, 1993; Pigarev et al., 1997; Pigarev and Pigareva, 2014; Vyazovskiy, 2011, 2015; Rattenborg et al., 2019; см. также

механизмы ОМС). ОМС у китообразных и ушастых тюленей можно считать наиболее выраженной формой локального сна, который захватывает всё полушарие и сочетается с бодрствующим состоянием другого полушария (Lyamin et al., 2008b, 2012).

Эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС на суше были зарегистрированы у представителей 2 видов рода морских львов: у всех щенков северного морского льва и у всех годовалых южных морских львов. Пропорция БМС у этих животных была больше, чем у взрослых морских котиков (от 74 до 95% всего МС), что, как уже говорилось, по нашему мнению связано с возрастом морских львов. Можно предполагать, что МС у всех ушастых тюленей включает билатерально-симметричный (БМС), а также асимметричный и однополушарный МС (АМС и БМС).

Различия между МС у северных морских котиков на суше и МС у китообразных – это композиция МС: у северных морских и южноафриканского котиков МС на суше примерно в равной степени представлен БМС и МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ, а МС у китообразных – преимущественно ОМС и АМС (в среднем 72% для всех исследованных видов и 83-90% у афалин и белух). У морских котиков чаще всего регистрировались эпизоды НА ОМС и АМС, а ВА ОМС регистрировался очень редко (3% всего МС у северных и 1.4% у южноафриканского котика; Lyamin and Chetyrbok, 1993; Лямин и Мухаметов, 1998). У китообразных на ВА ОМС приходилось от 19 до 37% МС, а в сумме на ОМС от 67 до 88% всего МС против 19.5 и 14.1% МС и не более 40% всего МС у морских котиков (Lyamin et al., 2008a; Таблицы 2 и 3). Следовательно, МС у китообразных, по сравнению с МС морских котиков на суше, включает не только больше ОМС, но и ВА ОМС с наиболее контрастной асимметрией ЭЭГ. Другая важная особенность сна дельфинов по сравнению с морскими котиками – это отсутствие эпизодов ВА БМС (Мухаметов и др., 1997; Lyamin et al., 2002a, 2004, 2008a), который, как считается, несовместим с автономным дыханием или же прерывается и переходит в ОМС перед каждым вдохом (Супин и др., 1978; Мухаметов и др., 1997). У морских котиков, как у наземных млекопитающих, ВА БМС – это нормальное физиологическое состояние.

6.3.4 Механизмы однополушарного сна

В поддержании сна и бодрствования участвуют разные нейрхимические системы мозга. У наземных млекопитающих при переходе от АБ (состояние высокой активации мозга с наибольшим мышечным тонусом) к СБ, БМС и далее к РЕМ сну (состояние неподвижности с наиболее значительным снижением мышечного тонуса, но с высоким уровнем активации головного мозга) происходит постепенное уменьшение выделения моноаминов (гистамин, серотонин и норадреналин) в корковых и подкорковых структурах. В то же время выделение

ацетилхолина в бодрствовании и РЕМ сна больше, чем в БМС. Выделение этих 4-х нейромедиаторов было исследовано во время сна и бодрствования у северного морского котика, который был использован в качестве экспериментальной модели для исследования механизмов регуляции сна у морских млекопитающих. Общий характер изменений концентрации каждого их исследованных нейромедиаторов в коре больших полушарий у морских котиков при переходе между билатерально-симметричными состояниями (АБ, СБ, БМС и РЕМ сон) был примерно таким же, как у наземных млекопитающих (Lapierre et al., 2007; Lyamin et al., 2016). Концентрация норэпинефрина и серотонина в подкорковых структурах у морского котика изменялась так же, как и в коре.

Из всех исследованных нейротрансмиттеров только высвобождение ацетилхолина было асимметричным в коре при развитии ОМС со значительно большим значением в активированном полушарии. Выделение моноаминов в ОМС было симметричным в симметричных отделах коры больших полушарий, а выделение норэпинефрина и серотонина в подкорковых структурах не зависело от направления латерализации МВА (ОМС в левом или правом полушарии). Таким образом, была установлена особая роль холинергической системы мозга в феномене ОМС у морских котиков и с высокой вероятностью у китообразных, хотя природу такой связи определить пока невозможно.

Разные системы мозга вносят неодинаковый вклад в контроль феномена ЭЭГ, при этом известно, что активность холинергической системы более тесно связана с активацией ЭЭГ, чем другие (моноаминергические) компоненты активирующей системы мозга. У северного морского котика активность холинергической системы в разных полушариях коры, по-видимому, может контролироваться независимо либо механизмами внутри самой коры, либо односторонне из подкорковых структур (например, базального переднего мозга или ретикулярной формации). В отличие от холинергической системы, выделение моноаминов тесно связано с уровнем общей активации мозга и двигательной активностью в состоянии бодрствования, но не с активацией ЭЭГ. В контроле корковой асимметрии ЭЭГ также могут участвовать другие системы. Высказанные предположения могут быть применимы также к дельфинам, поскольку фенотипически поведенческие особенности ОМС у китообразных и морских котиков кажутся похожими.

Применение метода спектрального анализа ЭЭГ позволило сделать вывод, что межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС у котиков выражена в диапазоне от 1.2 до 16 Гц, т.е. в диапазоне нескольких ритмов ЭЭГ, которые регистрируются у млекопитающих. Эти данные имеют значение для понимания природы и механизмов генерации межполушарной асимметрии

ЭЭГ. Например, в 40% эпох МС абсолютный КА в диапазоне 12-16 Гц превышал 0.3, т.е. критерий асимметрии ЭЭГ в диапазоне сигма-ритма. Сонные веретена у млекопитающих генерируются с участием таламических ретикулярных нейронов (Steriade и Timofeev, 2003). Поэтому межполушарная асимметрия ЭЭГ в диапазоне сонных веретён у морских котиков может быть следствием функциональной асимметрии в таламических (в первую очередь глутаматергических) структурах. Асимметричное выделение ацетилхолина в коре в ОМС в свою очередь указывает на асимметричную активацию коры из ипсилатеральных базальных отделов мозга (Lapierre et al., 2007; Lyamin et al., 2016; Semba, 2004). Таким образом, ОМС у морских котиков предполагает асимметрию функционального состояния мозга и в подкорковых структурах, как и у дельфинов афалин (Супин и др., 1978; Мухаметов и др., 1998).

6.3.5 Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС и состояние глаз

Как уже говорилось (Раздел 5.7.6), имеющиеся ЭЭГ и поведенческие данные подтверждают гипотезу о сторожевой функции ОМС у китообразных (Lilly, 1964; Goley, 1999; Лямин и Мухаметов, 2013; Lyamin et al., 2008a; Lyamin and Siegel, 2019). Одностороннее открывание / закрывание глаза в состоянии покоя или сна регистрируется также у птиц (Amlaner and Ball, 1994; Ball et al., 1988; Rattenborg et al., 1999, 2000, 2001, 2016; Mascetti, 2016) и рептилий (Mathews et al., 2006; Kelly et al., 2015). Например, у уток крякв глаз, направленный в сторону от группы птиц, был открыт больше времени, чем глаз, направленный в сторону сородичей. При этом открытый в МС глаз был контралатеральным полушарию с низкоамплитудной ЭЭГ, а закрытый глаз — полушарию с высокоамплитудной ЭЭГ (Rattenborg et al., 1999). Другие исследования сна у птиц сообщали о такой же (контралатеральной) корреляции между асимметрией в состоянии глаз и ЭЭГ в полушариях без количественных данных (например, Peters et al., 1965; Ookawa and Takagi, 1968; Ball et al., 1988). У фрегатов в полете короткие эпизоды АМС развивались в полушарии, ипсилатеральном направлению вращения при снижении или наборе высоты. Учитывая характер корреляции между состоянием глаз и паттерном ЭЭГ в МС у других птиц, было высказано предположение, что глаз направленный в сторону вращения у фрегатов, возможно, был открыт (Rattenborg et al., 2016). Таким образом, данные, полученные при исследовании сна у птиц, также поддерживают гипотезу о сторожевой функции ОМС, хотя электрофизиологические корреляты асимметричного состояния глаз у птиц не так хорошо установлены, как у китообразных.

В нашей работе было установлено, что асимметрия ЭЭГ в МС у морских котиков также связана с асимметрией в состоянии глаз. Во время сна на суше задержка в развитии медленных волн в ЭЭГ (МВА) в одном из полушарий всегда сочеталась с приоткрыванием глаза, который был контралатеральным “запаздывающему” полушарию (бодрствующему, или полушарию с

активированной низкоамплитудной ЭЭГ). Визуальные наблюдения и видеосъемка подтвердили, что этот глаз приоткрывался на 1-2 сек параллельно с изменениями в ЭОГ. Такие эпизоды АМС чаще регистрировались в окципитальных и париетальных областях, чем во фронтальных (Lyamin et al., 2012). Они регистрировались у многих взрослых северных морских котиков (Lyamin et al., 2004; 2017), а также у самки южноафриканского морского котика (Lyamin and Chetyrbok, 1993). После того как АМС переходил в БМС глаза плотно закрывались. В РЕМ сне оба глаза у морских котиков были закрыты, но глаза приоткрывались во время вздрагиваний.

В воде морские котики чаще спят на боку. Такая поза способствует более эффективной терморегуляции, поскольку три из четырех лап находятся в воздухе, тем самым снижаются потери тепла в холодной воде, а односторонняя мышечная активность четвертого лапа генерирует тепло (Bartholomew and Wilke, 1956; Liwanag, 2010). В такой позе полушарие, контралатеральное движущемуся в воде лапу, а также боку, на котором спал котик, было в состоянии бодрствования или менее глубокого сна, чем ипсилатеральное полушарие. При этом глаз, направленный в сторону воды был также контралатеральным бодрствующему полушарию. Мы часто видели, что этот глаз был открыт параллельно с ОМС в ипсилатеральном полушарии (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2017, 2018).

Основные данные для сна морских котиков в воде были получены для позы на животе (Kendall-Bar et al., 2019). Как на боку, так и на животе, держа ноздри над водой, морской котик может сохранять регулярный ритм дыхания. В позе на боку оба глаза морского котика видны значительно лучше, даже если один глаз был направлен в сторону воды или погружен в неё. Также важно, что двигательная активность при этом была минимальной, что снижало возможное влияние на межполушарную асимметрию ЭЭГ (см. след главу). Было установлено, что у морского котика, спящего в воде в лабораторном бассейне, глаз, контралатеральный бодрствующему полушарию, открыт примерно четверть времени ОМС; глаз, контралатеральный спящему полушарию большую часть времени был закрыт. Таким образом, корреляция между состоянием глаза и паттерном ЭЭГ в контралатеральном полушарии у морских котиков была такой же, как у белухи и афалины (Lyamin et al., 2002a; 2004).

Всего 25% открытого состояния глаза может показаться небольшой долей от всего сна. Вместе с тем, продолжительность закрытого состояния "бодрствующего" глаза была значительно короче (секунды), чем у глаза, противоположного "спящему" полушарию (до 2 минут). В общей сложности этот глаз был закрыт не более 3 сек всего 40% времени МС, т.е. почти половину всего МС. Чередую эпизоды кратковременного открывания и закрывания глаз в воде, морские котики могут поддерживать состояние "прерывистой бдительности", на которое

приходилось в разных эпизодах до 65% (в среднем 40%) времени сна в воде (Kendall-Bar et al., 2019).

Такая стратегия применяется многими животными (McAdam and Kramer, 1998; Wallace et al., 2021; Lima, 2005). Морские котики сочетают её с ОМС. При этом они возможно “набирают” сон в “бодрствующем” полушарии во время коротких эпизодов закрытого состояния направленного в воду глаза. Например, эпизоды сна, длившиеся всего несколько секунд и повторяющиеся несколько тысячи раз в сутки, регистрируются у пингвинов во время частых и непродолжительных закрываний глаз (Libourel et al., 2024). Таким образом, периодическое открывание глаза, направленного к воде в сторону источника опасности, может снизить риск неожиданного нападения хищника во время сна, если, открывая глаз, животное способно анализировать поступающую от него информацию. Находясь в воде, морские котики также сокращают время сна с двумя закрытыми глазами, а именно в БМС и REM сне (подробнее ниже).

На лежбище в период размножения и линьки морских котиков могут беспокоить взрослые самцы, но на земле у них почти нет врагов. В океане морские котики могут быть добычей косаток и акул, которые обычно атакуют жертву у поверхности (Weller et al., 2009; Gelatt TS., Gentry R, 2018). Во время охоты косатки могут не издавать звуков, ориентируясь на зрение (Deecke et al., 2011). Морские котики спят на поверхности воды. В это время они максимально уязвимы для нападения хищников, что делает важным поддержание бдительности во время сна. Установленная корреляция между позой сна в воде и ОМС у морских котиков является экспериментальным подтверждением сторожевой функции ОМС.

Все вышеизложенное поддерживает идею о том, что одна из функций ОМС у китообразных, морских котиков, а также у птиц – контроль состояния внешней среды. В первую очередь речь идет о визуальном контроле. В то же время, бодрствующее полушарие в ОМС у морских млекопитающих, по-видимому, способно обрабатывать мультимодальную информацию, включая слуховую (Lyamin et al., 2008a,c) и соматосенсорную. По нашим данным, межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС у морских котиков в позе на боку регистрировалась в окципитальной, париетальной и фронтальной коре больших полушарий, т.е. в зрительных, слуховых, соматосенсорных и ассоциативных отделах коры (Lyamin et al., 2012). В позе сна на боку вибриссы с одной стороны головы должны быть источниками информации о положении головы над водой. Проекционная область вибрисс и переднего лапа в соматосенсорной коре у морских котиков значительно увеличена по сравнению с другими частями тела (Supin et al., 2001), что предполагает мощную латерализованную активацию соматосенсорной области коры

во время сна в позе на боку в воде. Активация моторных отделов коры также должна способствовать контролю движений лапы, которые необходимы для поддержания позы.

6.3.6 Межполушарная асимметрия ЭЭГ, позы сна и двигательная активность

Одна из первых гипотез о функции ОМС предполагала, что ОМС позволяет китообразным спать в движении (Mukhametov et al., 1977; Мухаметов и др., 1997). У афалин контрастность межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС не отличается при зависании у поверхности воды и плавании. Более того, ОМС регистрируется у афалин во время неподвижности на дне бассейна (Lyamin et al., 2005b). Таким образом, экспериментальных данных, подтверждающих связь ОМС с движением, у китообразных нет.

Межполушарная асимметрия ЭЭГ регистрируется в МС у некоторых видов птиц (см. предыдущую главу). Предположение о том, что птицы в полете могут спать ОМС, который обеспечивает сочетание сна и движения, не подтвердилось (Rattenborg, 2006). Как оказалось, большие фрегаты спят в полете короткими эпизодами, планируя с высоты или поднимаясь в восходящих потоках. Короткие эпизоды ОМС у фрегатов в полете коррелируют с направлением вращения, что скорее поддерживает гипотезу о сторожевой функции ОМС (Rattenborg et al., 2016).

Гипотеза о связи ОМС с движением согласуется с данными, полученными при исследовании сна у северных морских котиков в воде (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 20017, 2018). В ходе исследований была установлена корреляция между латерализацией двигательной активности, позой сна и межполушарной асимметрией ЭЭГ в МС: полушарие, контралатеральное движущемуся в воде лапу, а также боку, на котором спит морской котик, находится в состоянии бодрствования или менее глубокого сна (в случае АМС), по сравнению с ипсилатеральным полушарием. Такое соотношение регистрировалось у всех исследованных взрослых северных морских котиков и щенков в возрасте 2-3 месяца. В позе на боку отдыхали в воде и южноафриканские котики (визуальные наблюдения в бассейнах; Лямин, 1994). Северных и южноафриканских морских котиков часто видят отдыхающими в такой позе в океане (Bartholomew and Wilke, 1956; Мараков, 1974; Rand, 1967; King, 1983; Gelatt and Gentry, 2018). В такой же позе отдыхают в воде и несколько других видов морских котиков (анализ автора). Таким образом, связь между 1) латерализацией МВА и позой, а также 2) латерализацией позы и двигательной активностью с высокой вероятностью характерна для всех видов рода морских котиков.

Интересны данные о частоте гребковых движений у морских котиков в позе на боку (Лямин и Мухаметов, 1998). Оказалось, что значительное снижение частоты гребковых движений лапы происходит при переходе от СБ к ОМС. В АМС, при более высокой МВА и сниженной степени асимметрии, а также в редких эпизодах БМС, движения тоже регистрировались. Это не противоречит гипотезе о роли ОМС в поддержании движения во время сна, так же как и отсутствие 100%-й посекундной корреляции между состоянием глаз и паттерном ЭЭГ не противоречит информации о сторожевой функции ОМС. Бодрствующее в ОМС полушарие может выполнять разные функции, которые реализуются в обычном билатеральном бодрствовании, включая поддержание двигательной активности, анализ и интеграцию поступающей от рецепторов сенсорной информации.

6.3.7 Особенности сна морских котиков на суше и в воде

Годовой цикл северных морских котиков состоит из двух периодов. В лежбищный период они проводят большую часть времени на суше, где размножаются и линяют. В зимний период морские котики мигрируют на расстояние до 2000 км и не выходят на сушу до десяти месяцев (Gelatt and Gentry, 2018). Для теплокровного, дышащего воздухом, животного условия сна на суше и в воде отличаются, поэтому им приходится адаптироваться к совершенно разным условиям сна. Северный морской котик, как ни одно другое животное, предоставляет возможность исследовать пластичность сна, а также роль экологических факторов в формировании фенотипа сна.

Как уже говорилось, сон морских котиков на суше имеет все основные признаки сна наземных млекопитающих, включая неподвижность, регулярное дыхание, а также две стадии сна, основные параметры которых (общее время и длительность эпизодов REM сна) находятся в пределах диапазона изменений у других млекопитающих (Campbell and Tobler, 1988; Siegel 2005). Основные отличия сна северных морских котиков на суше от сна наземных млекопитающих – межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС, а также связанное с асимметрией ЭЭГ асимметричное состояние глаз (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2017). В воде морские котики спят на поверхности в характерной позе, что позволяет снизить потери тепла, сохранить регулярное дыхание и контролировать с помощью открытого глаза состояние окружающей среды. Для поддержания позы морской котик гребет вторым передним ластом (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2017, 2018; Kendall-Bar et al., 2019).

Как показали наши исследования, переход с суши в воду сопровождался у морских котиков двумя важными изменениями их сна: замещением БМС на ОМС и сокращением REM сна вплоть до исчезновения на период до 10 дней и больше (Lyamin et al., 2018). Другими

словами, переключением с типичного “наземного” типа сна (неподвижность, БМС и РЕМ сон), на очень похожий “водный” тип сна китообразных. При этом в воде у морских котиков сохраняется такой же регулярный тип дыхания, как на суше. Адаптивность таких изменений структуры МС в воде уже обсуждалась. Общее время МС в воде было меньше, чем на суше только в первые дни. В то же время замещение БМС на ОМС означает, что при одинаковом общем количестве МС время сна в одном полушарии может уменьшаться до 50% от его длительности в БМС. Это значит, что количество МС в одном полушарии в течение всего периода в воде у котиков было меньше, чем на суше.

После перехода в воду РЕМ сон у морских котиков мог отсутствовать от 3 до 7 дней, общее количество сна сокращалось в среднем в 25 раз, сами эпизоды РЕМ сна в воде становились короче в среднем в 12 раз. Они регистрировались в основном на задержках дыхания, большинство завершались пробуждением. В РЕМ сне у котиков нарушалась поза сна на боку, голова погружалась под воду, животные могли заваливаться на бок (Lyamin et al., 2017; 2018; Lyamin and Siegel, 2019). Существует точка зрения, что у животных есть ежедневная потребность в определенном количестве сна. Если она не восполняется, то после возвращения к нормальным условиям, продолжительность сна увеличивается, хотя дефицит полностью не компенсируется (например, Dement 1960; Kushida et al., 2000; Rattenborg et al., 2016). Лишение крыс фазы РЕМ сна, в дополнение к ухудшению общего состояния, приводило к значительному увеличению общего количества РЕМ сна: на 560% от исходного уровня в первый день восстановления и на 180% от исходного уровня в последующие (2-15) дни (Kushida et al., 1989; Rechtschaffen et al., 1989; Everson et al., 1989). У морских котиков количество РЕМ сна в воде сокращалось более чем в 25 раз как минимум на две недели. За это время у них мог накопиться огромный дефицит РЕМ сна, но после возвращения в обычные для них условия (доступ к суше и воде) количество РЕМ сна увеличилось только у половины животных. Прирост РЕМ сна не был пропорционален потерянным сну, а потери обычного количества сна у морских котиков были больше, чем у крыс, у которых также изменялись и параметры МС (Kushida et al., 1989; Everson et al., 1989). Сократив количество РЕМ сна в десятки раз на протяжении 10-14 дней, все морские котики оставались здоровыми и их поведение было таким же, как до эксперимента.

Предполагая, что подобные изменения происходят у морских котиков в естественных условиях, количество РЕМ сна, а также МС (в одном полушарии) уменьшается в период, когда от животных требуется высокий уровень когнитивных процессов и двигательной активности для успеха миграций, поиска добычи и избегания хищников, по сравнению с условиями лежбищного периода, когда они большую часть времени отдыхают на суше. Такие изменения структуры сна

у морских котиков трудно объяснить, если рассматривать сон только как восстановительный процесс (Глава 2.2.1).

В то же время исчезновение REM сна и ВА БМС у морских котиков в океане адаптивно из общих соображений. ВА БМС и REM сон характеризуются сниженным мышечным тонусом и повышенным порогом пробуждения (замедленной реакцией). Общее время REM сна меньше у животных, которые подвергаются нападениям хищников (Siegel, 2005, 2017). Длительные эпизоды БМС на поверхности воды с закрытыми глазами делают морских котиков более уязвимыми к нападению хищников. Погружение головы под воду и попадание морской воды в дыхательную систему может приводить к частым пробуждениям или даже быть опасными для млекопитающих. В REM сне у животных нарушается способность эффективно поддерживать температуру тела, и длинные эпизоды могут вызвать гипотермию (Parmeggiani et al., 1977; 2007).

Способность морского котика "естественным" образом исключать или значительно сокращать количество REM сна из повседневной жизни на дни или недели в воде, когда условия сна меняются, ставит под сомнение идею о том, что REM сон жизненно необходим в ежедневном режиме. Сокращение времени REM сна в воде для морского котика было более выгодным, чем его сохранение для выполнения какой бы то ни было функции. Есть предварительные данные, что количество REM сна в воде может уменьшаться у морских котиков на период до 2 месяцев. В то же время нам не известно, что происходит у котиков с REM сном, когда они находятся в воде 10 месяцев. Ответ на этот вопрос представляет большой научный интерес для понимания природы и функции сна.

У наземных млекопитающих REM сон обычно следует за периодами МС, а продолжительность и интенсивность фазических событий в REM сне увеличиваются в течение периода МС, достигая максимума ближе к времени спонтанного пробуждения. Продолжительность REM сна у млекопитающих положительно коррелирует с МС (Siegel, 2005). Одна из гипотез предполагает, что функция REM сна может быть связана с предшествующим МС (Carskadon and Dement, 2005; Benington and Heller, 1994). Такой функцией REM сна могло бы быть восстановление метаболической активности и охлаждение ствола мозга в результате продолжительного МС (Wehr 1992; Siegel 2022). Бдительность и температура мозга значительно выше, когда животные просыпаются в конце эпизода REM сна, чем после МС (Wehr 1992; Horner et al., 1997; Parmeggiani, 2007), как и метаболическая активность мозга (Buchsbbaum et al., 2001). Чередование фаз МС и REM сна позволяет животным балансировать преимуществами обеих фаз сна, включая сниженный метаболизм в МС (Schmidt, 2014), без относительно ухудшенного состояния (*impaired performance*) в случае пробуждения из МС. У дельфинов такое охлаждение

может быть унилатеральным (Ковальзон и Мухаметов, 1982) и менее генерализованным, чем у животных, спящих БМС. Эта гипотеза могла бы объяснить отсутствие у дельфинов РЕМ сна в том виде, как он регистрируется у наземных млекопитающих, а также исчезновение РЕМ сна у морских котиков в воде на фоне увеличения доли ОМС (Lyamin et al., 2018a; Siegel, 2022). Пока эта гипотеза не подтверждена экспериментальными данными на морских млекопитающих.

6.3.8 Депривация билатерально-симметричного МС и РЕМ сна

Метод депривации сна давно используется для изучения механизмов и функций сна у наземных млекопитающих и птиц, хотя исследования проводились в основном на грызунах, а также на приматах и на людях методом пробуждений испытуемых. Один из выводов состоит в том, что сон у млекопитающих, включая людей и, вероятно, птиц, регулируется гомеостатическим образом, причем интенсивность медленноволновой активности отражает продолжительность предшествующего бодрствования (Borbely et al., 1984; Vyazovskiy et al., 2002; Borbely and Achermann, 2005; Tobler, 2005; Newman et al., 2008; Martinez-Gonzalez et al., 2008). Исследования последствий депривации сна подробно обсуждаются во многих публикациях (например, Rechtschaffen and Bergmann, 2002; Bonnet, 2005; Dinges et al., 2005; Siegel, 2001, 2022; Lyamin et al., 2023). У дельфинов афалин депривация сна в одном полушарии сопровождалась повторными попытками развития МС в депривированном полушарии (Oleksenko et al., 1992), хотя прирост сна не был пропорционален “потерянному” сну. У северных морских котиков есть две формы МС, включая БМС и ОМС, а также РЕМ сон. Это дает возможность использовать метод избирательной депривации сна для исследования соотношения между стадиями МС и РЕМ сном у северных морских котиков, которое различается в зависимости от условий их сна.

В экспериментах по избирательной депривации БМС и РЕМ сна у морских котиков регистрировались повторяющиеся попытки заснуть именно той стадией сна, которой их лишали. Число попыток увеличивалось в ходе депривации, что означает нарастание давления данной стадии сна. При депривации БМС на суше общее количество и длительность эпизодов АМС у котиков увеличивалось, но они не переключались на ОМС, который является основной формой сна в воде. При депривации РЕМ сна морские котики не отказывались от попыток заснуть РЕМ сном, как они делали, оказавшись в воде. Одна из первых гипотез о природе ОМС состояла в том, что он имеет некоторые свойства РЕМ сна (Mukhametov et al., 1977; Супин и др., 1978). Однако в ходе депривации РЕМ сна у морских котиков изменения композиции МС не происходило.

После депривации БМС у всех морских котиков регистрировалось статистически значимое увеличение продолжительности БМС, а также МС в каждом из полушарий по сравнению с контрольными значениями. В то же время в случае депривации РЕМ сна заметное увеличение количества этой стадии сна происходило только в первые часы, а в перерасчете на сутки оно не было значимым для всей группы. Таким образом, результаты избирательной депривации БМС и РЕМ сна у морских котиков на суше в целом согласуются с представлениями о гомеостатической регуляции сна у млекопитающих и птиц (Tobler, 2005; Martinez-Gonzalez et al., 2008; Newman et al., 2008), если игнорировать отсутствие связи между интенсивностью “отдачи” и потерянном сном. Полученные данные также предполагают, что северные морские котики более устойчивы к дефициту РЕМ сна. Метод депривации у морских котиков на суше, похоже, не воспроизводит естественные условия, когда морские котики, оказавшись в воде, естественным образом изменяют структуру сна с “наземного” на “водный”.

6.3.9 Особенности сна морских львов

Северные и южные морские львы больше связаны с береговой линией, чем морские котики. Они кормятся на континентальном шельфе и редко удаляются от берега более, чем на 50 км (King, 1983; Vaz-Ferreira, 1981; Thompson et al., 1998; Trites, 2021; Olivier et al., 2022). Большинство перемещений на кормовые поля у лактирующих самок южных морских львов короткие, их длительность варьирует от суток до 4.5 дней. В океане они кормятся не менее половины всего времени и могут повторно нырять до 44 часов. Средняя глубина погружения составляет от 20 до 80 м, длительность погружений обычно составляет несколько минут. В некоторых случаях морские львы могли находиться на поверхности от 15 минут до 5 часов (Werner and Compagna, 1995; Thomson et al., 1998). Молодые самцы могут проводить в океане до 10 дней (Baylis et al., 2015). Длительность заплывов на кормовые поля у северных морских львов еще короче (например, у самок в среднем 9 часов, максимум – в пределах 2 дней; Olivier et al., 2022; Loughlin and Gelat, 2018).

По нашим данным, щенки северных морских львов в возрасте 4-5 месяцев уже способны короткое время спать в воде, медленно плавая у поверхности или периодически погружаясь под воду на период до 2 минут (Лямин и Четырбок, 1989; Лямин, 1994; Lyamin, 2004). Такой сон характеризовался выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ в МС. В бассейнах у взрослых северных морских львов регистрировались эпизоды покоя на поверхности воды до 15 минут и залегания на дне до 3 минут. Они могли всплывать с закрытыми глазами, делали 3-5 вдохов с интервалами 3-15 секунд и погружались снова (Богданова и др., 1989). Южные морские львы в океанариумах обычно отдыхают на суше. Нам известны два случая, которые могли быть

эпизодами отдыха или сна в воде (информация от тренеров). В первом случае взрослый морской лев повторно зависал у поверхности почти вертикально, голова была над водой, глаза были прикрыты. Во втором случае 10-летний самец после перемещения в другой бассейн две недели почти все время проводил под подвешенным над водой помостом, “адаптируясь”, и выходил на сушу только для кормления. В этот период он мог спать только на плаву, но подробности его сна неизвестны.

Учитывая имеющуюся информацию о сходстве экологии, поведения и сна южных и северных морских львов, можно предположить, что они могут спать в воде медленно перемещаясь вдоль поверхности, временами занырявая на небольшую глубину, т.е. на фоне двигательной активности, а МС при этом состоит преимущественно из ОМС, как у щенка сивуча и морских котиков. Эпизоды МС у морских львов должны быть короткие, а амплитуда МВА – снижаться во время движений. Такое предположение согласуется с гипотезой, что одна из функций ОМС у ушастых тюленей и китообразных – это поддержание движения во время сна.

6.3.10 Когнитивные функции в условиях дефицита сна

Считается, что у человека и животных когнитивные функции разного уровня (внимание, дискриминация, принятие решения, память) нарушаются уже после 24-часовой депривации сна или даже его сокращения (например, Stickgold et al., 2005; Colavito et al., 2013). На ластоногих такие эксперименты не проводились. Идея наших исследований состояла в том, чтобы оценить влияние дефицита сна на когнитивные функции у морских котиков (диких, мигрирующих животных), применяя те же методы, которые используются в аналогичных (и очень хорошо представленных в литературе) исследованиях на людях и лабораторных животных.

В первой серии исследовали влияние депривации сна на способность морских котиков дифференцировать предметы по признаку размера (Лямин и др., 2015). Это одна из простых задач. Она требует внимания и способности анализировать информацию о пространственных характеристиках предмета в режиме реального времени. Во второй серии исследовали влияние 108-часовой депривации на способность морских котиков удерживать в памяти зрительные образы (Lyamin et al., 2023). Это более сложная задача, в реализации которой участвуют разные когнитивные процессы, и главное – кратковременная (рабочая) память. В контрольной серии точность правильных реакций у морских котиков была сопоставимой с точностью выбора у морского льва (Pack et al., 1991), у макак (Hoffman et al., 2009) и у бабуинов (Rodriguez et al., 2011). В условиях депривации сна зрительный альтернативный отсроченный выбор по образцу тест использовался только на макаках (Porrino et al., 2005; Deadwyler et al., 2007; Lind et al., 2015). Как

и у людей, у макак в условиях депривации сна точность выполнения задачи снижалась (Porrino et al., 2005).

Главный результат обеих серий состоит в том, что 108-часовая депривация сна у северных морских котиков не оказывала негативного влияния на дискриминацию объектов по визуальным признакам и выбор предмета по образцу по показателям процента ошибок и латентному периоду реакции, т.е. не нарушала когнитивные процессы, необходимые для решения задач (внимание, анализ сходства и различий между предметами, исполнительные функции и, конечно, кратковременную память). Более того, в ходе депривации сна все морские котики улучшали свои способности к выполнению этой задачи. Депривация сна также не влияла на выраженность и направление поведенческих латерализаций у морских котиков, которые скорее всего имели индивидуальный характер. Этот результат противоположен результатам, полученным в аналогичных исследованиях, которые оценивали способность людей, макак и лабораторных животных поддерживать внимание (Basner and Dinges, 2012), различать предметы по пространственным характеристикам (van Enkhuizen et al., 2014) и выбирать предметы по образцу (Porrino et al., 2005; Deadwyler et al., 2007). В условиях депривации у людей и животных снижался процент правильных реакций и увеличивался латентный период реакций.

Состояние когнитивных функций в ситуации повышенной бдительности также оценивали у дельфинов афалин (Ridgway et al., 2009). На протяжении 5 дней дельфины сохраняли высокий процент правильных реакций на изменение подкрепляемого сигнала, который предъявлялся каждые 30 сек, а также правильной вокальной реакции на разные зрительные стимулы. По окончании экспериментов общее состояние животных не отличалось от состояния до экспериментов. Таким образом, у дельфинов, как и у северных морских котиков, также не было обнаружено признаков деградации когнитивных функций в изменившихся условиях сна, которые как минимум сопровождались его фрагментацией. Другой пример – способность воробьёв поддерживать высокую точность реакций в период миграций, даже когда длительность их сна уменьшается на 70% по сравнению с периодом, когда они живут оседло (Rattenborg et al., 2004).

Результаты исследования когнитивных функций у морских млекопитающих и у некоторых птиц подтверждают точку зрения, что депривация сна или же изменение условий сна не обязательно сопровождается ухудшением когнитивных функций у животных. Разные виды животных, особенно те, которые меняют поведенческие стратегии (например, северные морские котики, которые раз в году переходят от сухопутного к водному образу жизни и / или птицы – от оседлого к миграционному состоянию), могут быть гораздо более устойчивы к дефициту сна,

чем животные, живущие в более стабильных условиях (например, приматы и грызуны; см. сон в природе, Раздел 7.5.4).

7. СОН НАСТОЯЩИХ ТЮЛЕНЕЙ И МОРЖА

7.1 Особенности сна северных морских слонов

Задача исследования состояла в том, чтобы охарактеризовать особенности сна северных морских слонов на лежбище и в океане. Эксперименты проводили на 13 молодых самках в возрасте до 2.5 лет (Рисунок 3.5). Результаты представлены в нашей статье Kendall-Bar et al. (2023).

7.1.1 Общая характеристика стадий сна и бодрствования

Полиграммы АБ, СБ и МС у молодых морских слонов на суше и в воде были похожи на полиграммы других настоящих тюленей. Медленные волны в ЭЭГ обоих полушарий у морских слонов развивались синхронно. Заметные различия в амплитуде ЭЭГ в симметричных отведениях, которые регистрировались у нескольких животных, носили однонаправленный характер (Рисунок 7.1, А и Б). Причиной могло быть разное сопротивление ЭЭГ электродов.

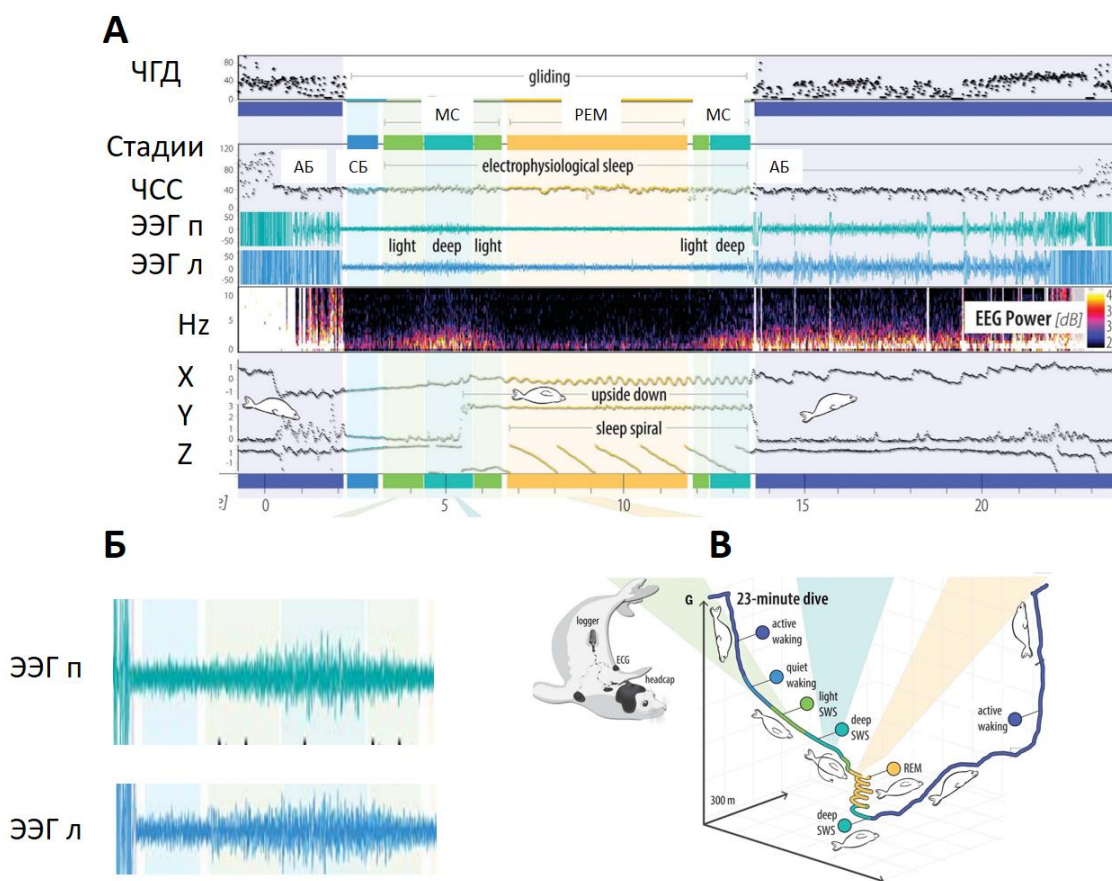


Рисунок 7.1. Сон у северного морского слона во время погружения в океане. А. Одновременная регистрация ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ, ЭКГ, ЧСС, ускорения по осям X, Y, Z, мощность ЭЭГ (Hz), стадии сна и бодрствования (АБ, МС, РЕМ) и частота гребковых движений (ЧГД) у молодого северного морского слона в океане в 23-мин погружении на глубину 270 м. Значение мощности ЭЭГ в разном диапазоне

частот кодируется цветом (Гц). Б. Одновременное развитие медленных волн ЭЭГ в двух полушариях мозга у морского слона. В. 3-х мерный профиль 23-мин погружения морского слона с отметкой времени развития АБ (active waking), СБ (quiet waking), поверхностного и глубокого МС (light и deep SWS) и РЕМ сна (REM). (Kendall-Bar et al., 2023).

У северных морских слонов в РЕМ сне регистрировались характерные для этой стадии сна движения и вздрагивания глаз. Посекундная корреляция таких движений и вздрагиваний с изменениями в ЭОГ показала, что многие вздрагивания глаз не регистрировались. Вздрагивания головы, конечностей и вибрисс у северных морских слонов были менее выражены, чем у других видов настоящих тюленей. Изменения в мышечном тоне при переходе от МС к РЕМ сну у морских слонов были также менее заметными потому, что они часто опускали голову на землю ещё до начала РЕМ сна. Другой причиной могла быть низкая чувствительность поверхностных электродов, что затрудняло регистрацию ЭМГ шейной мускулатуры. Поэтому параметры ЭОГ и ЭМГ нельзя было считать надёжными критериями для выделения эпизодов РЕМ сна. Двумя главными критериями РЕМ сна у морских слонов в этой работе считали низкоамплитудную, характерную для СБ, ЭЭГ и увеличенную вариабельность ЧСС на фоне брадикардии. РЕМ сон делили на 2 подстадии – “очевидный” и “предполагаемый” по степени вариабельности ЧСС. Фазические компоненты РЕМ сна (вздрагивания) были более интенсивными в периоды с высокой вариабельностью ЧСС (Рисунок 7.2). В лабораторных условиях доля “очевидного” РЕМ сна у 5-и морских слонов на суше составляла в среднем 75% от общего количества РЕМ сна, 23.7% от всего сна и 9.2% в перерасчете на 24-часовой период времени (Kendall-Bar et al., 2023).

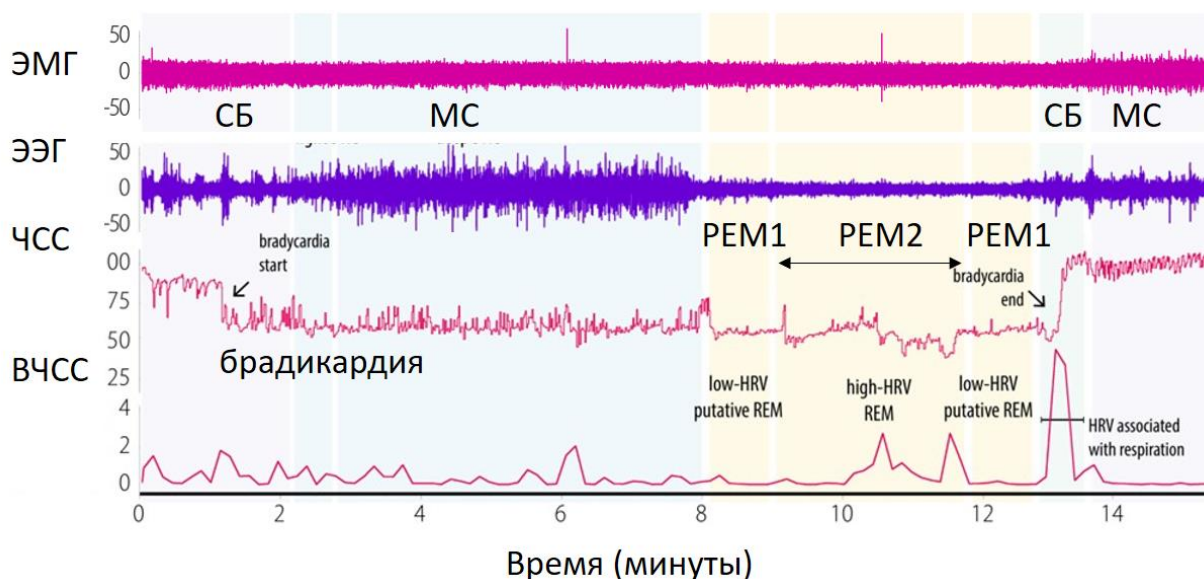


Рисунок 7.2. Выделение эпизода РЕМ сна у северного морского слона. Запись на суше. REM1 и REM2 – “очевидный” и “предполагаемый” РЕМ сон. ЧСС и ВЧСС – частота сердечных сокращений и вариабельность ЧСС (Kendall-Bar et al., 2023).

Таким образом, МС у северных морских слонов был билатерально-симметричным (БМС). Характерные для РЕМ сна других ластоногих вздрагивания глаз, вибрисс, конечностей и головы,

а также изменения позы сна у северных морских слонов были менее выражены, чем у других видов ластоногих. Критериями РЕМ сна у морских слонов считали низкоамплитудную, характерную для СБ, ЭЭГ и увеличенную вариабельность ЧСС на фоне брадикардии.

7.1.2 Исследования сна северных морских слонов в океане

Сон морских слонов в естественных условиях исследовали у 8 животных. Три из них спали в открытом океане (глубина более 250 м) и один из них – на континентальном шельфе (глубина меньше 250 м). Эпизоды МС и РЕМ были зарегистрированы в 104 погружениях на глубинах от 82 до 377 м. Средняя длительность погружения была 21 мин. Полиграммы были сопоставлены с параметрами двигательной активности (3Д-ускорение: наклон, угол поворота, вертикальная скорость) и глубиной погружения. В типичном случае тюлени начинали погружаться в «обычном положении», т.е. дорзальной стороной вверх (Рисунок 7.2). Гребковые движения прекращались одновременно с первыми признаками МС. В РЕМ сне или за какое-то время до его начала, тюлени переворачивались вентральной стороной вверх и начинали вращаться по спирали. Средний диаметр и время одной петли в МС были больше, чем в РЕМ сне: диаметр 7.5 ± 7.9 м и 3.3 ± 3.5 м, время – 71 ± 97 сек и 40 ± 29 сек, соответственно. Скорость погружения животных в МС была в 1.5 раза больше (0.28 ± 0.15 м /сек), чем в РЕМ сне (0.18 ± 0.06 м/сек). Спирали сна включали от двух до тринадцати последовательных петель (Kendall-Bar et al., 2023).

7.1.3 Продолжительность сна в разных условиях

Как следует из расчетов (Таблица 8), общее время сна северных морских слонов на суше в лабораторных условиях составляла в среднем 9.8 ± 2.0 час в сутки (от 8.0 до 12.6 час, 5 животных, группа Lab), на лежбище 10.8 ± 3.0 час в сутки (от 5.3 до 14.0 час, 6 животных, группа Wild) и в океане 1.7 ± 0.7 час в сутки (от 1.0 до 2.6 часов в сутки; 3 животных, включая 1 тюленя из группы Wild, который спал в океане, и 2-х из группы Хлос; в воде от 48 до 115 часов). Таким образом, среднее время сна северных морских слонов в период пребывания в океане от 3.5 до 5.0 дней было примерно в 5 раз меньше, чем у животных на лежбище и в лабораторных условиях: 1.2-1.7 час в день и 6.9-10.8 часов в день, соответственно (Kendall-Bar et al., 2023).

Один из морских слонов спал на континентальном шельфе на глубине от 64 до 249 м. 78% времени приходилось на МС и 22% на РЕМ сон. 90.8% времени морской слон лежал на дне на спине (вертикальная скорость < 0.1 м / сек), при этом 76.3% сна приходилось на МС и 23.7% – на РЕМ сон. В открытом океане слоны спали на глубинах от 250 до 377м. На МС приходилось 74% и на РЕМ сон – 26% времени сна. Примерно 1/3 всего времени сна морские слоны вращались по

спирали: 76.3% этого времени приходилось на REM сон и остальное время на MC. Вращение могло происходить по или против часовой стрелки (Kendall-Bar et al., 2023).

Морские слоны разное время находились в океане и на лежбище. Поэтому сопоставить время сна у одних и тех же животных до и после пребывания в океане при данных объёмах выборок невозможно. Тем не менее, как следует из Рисунка 7.3, общее время сна у 2-х морских слонов на лежбище после пребывания в океане 48 и 60 час было сопоставимо с количеством сна у животных, которые находились на лежбище несколько дней подряд. Следовательно, прирост времени сна на суше после пребывания в воде до 60 час мог быть только ограниченным по длительности и его выраженности.

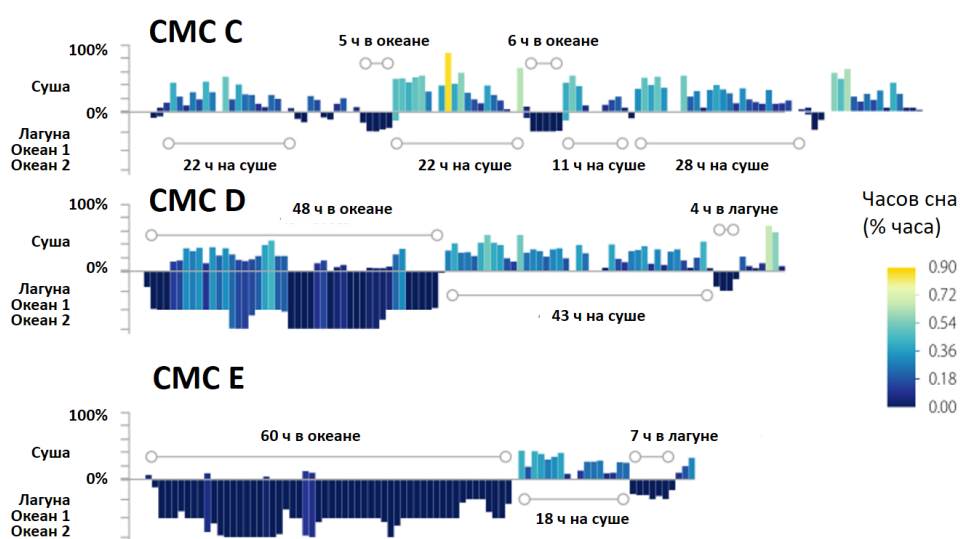


Рисунок 7.3. Почасовое количество сна у северных морских слонов на суше и в воде. Северный морской слон С (СМК С) в течение 5 дней находился преимущественно на лежбище и примерно 12 часов в лагунах. СМК D – находился в океане 48 часов и после этого на суше 43 часа. СМК E – был перевезён на расстояние 60 км от лежбища и вернулся через 60 часов. Океан 1 и 2 – глубины меньше 250 (шельф) и больше 250 м. Высота столбика и цвет кодируют почасовое количество сна (Kendall-Bar et al., 2023).

7.1.4 Оценка продолжительности сна во время миграций

Используя установленные корреляции между параметрами движения и стадиями MC и REM сна у молодых морских слонов, был разработан алгоритм, с помощью которого были выделены периоды неподвижности с низкой скоростью погружения и низким ускорением у взрослых самок северного морского слона во время миграций в океане. Точность определения была больше 90%. С помощью этого алгоритма была сделана оценка продолжительности сна у 334 взрослых самок по параметрам их двигательной активности во время миграций в океане: всего 170 миграций средней длительностью 75 ± 10 дней и 164 – длительностью 218 ± 25 дней. Оценка общего времени сна в этих группах составила 1.1 ± 1.1 часов в день и 2.2 ± 1.6 часов в день, соответственно

(Таблица 8). Детальное описание алгоритма и результатов исследований дано в статье Kendall_Bar et al. (2023).

7.1.5 Основные результаты

По данным неинвазивной полисомнографии (ЭЭГ, ЭКГ, ЭМГ) и акселерометрии, северные морские слоны в океане в основном кормились, а спали под водой на глубинах до 377 м. В REM сне или перед его началом тюлени переворачивались вентральной стороной вверх и вращались по спирали (1/3 времени сна). 76.3% времени приходилось на МС сон и остальное – на МС. Средняя длительность “спирали сна” была 20 минут. Корреляция между параметрами двигательной активности, позами и стадиями сна была не менее 80%. На втором этапе оценили продолжительность сна у 334 морских слонов во время ежегодных многомесячных миграций. Она составляла в среднем 2 часа в сутки, что в 5 раз меньше, чем на суше в лежбищный период.

7.2 Особенности покоя и сна байкальских тюленей

Основной задачей этой серии исследований было охарактеризовать особенности сна щенков байкальских тюленей по поведенческим признакам. Исследования были выполнены на 2-х тюленях. Результаты изложены в нашей статье в сборнике конференции (Nazarenko et al., 2001). При подготовке диссертационной работы автором был выполнен дополнительный анализ, результаты которого изложены в этом разделе работы.

7.2.1 Общая характеристика стадий активности и покоя

У байкальских тюленей выделяли 4 стадии поведения: АБ, СБ, покой (поведенческий или спокойный сон) и REM сон. В АБ включали эпизоды плавания, кормления и смены воды в бассейне. В СБ – эпизоды, в которых животные спокойно лежали на помосте или зависали у поверхности воды. Эпоха анализа была 1 мин. Двигательная активность в СБ была минимальной (одно или более движений ласт, головы, изменений позы, но без перемещения в бассейне за 1 минуту). Глаза были открыты или закрыты. К покою относили эпизоды неподвижности, как правило, на животе, “втянув голову” и реже на боку на платформе, на дне бассейна или у поверхности воды (Рисунок 7.4). Глаза были закрыты. Покой делили на 2 подстадии: П1 – неподвижность не менее 30 сек в минуту, а оставшееся время удовлетворяло критериям СБ; П2 – неподвижность всю эпоху анализа. В REM сне тюлени всегда опускали голову на помост. В этой стадии регистрировались характерные вздрагивания головы, туловища, а также глаз.

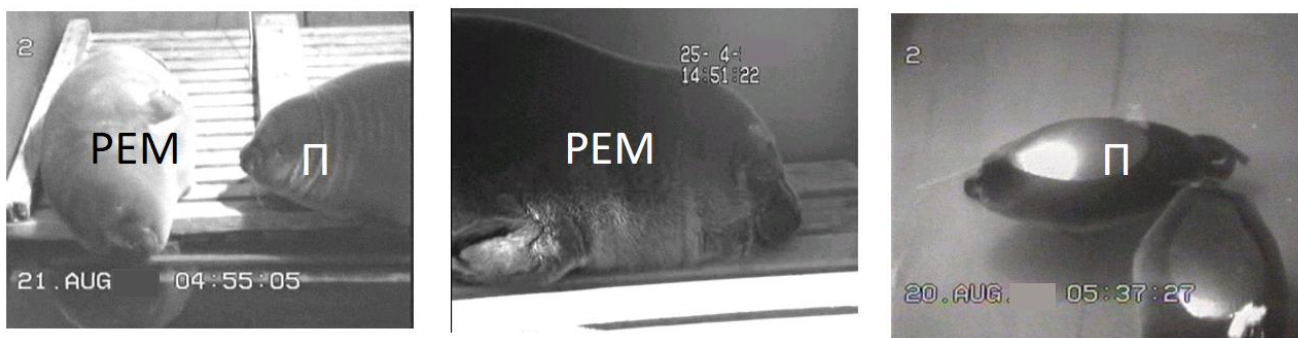


Рисунок 7.4. Характерные позы покоя и REM сна у байкальских тюленей. Слева и в центре – покой (П, голова “втянута” в туловище) и REM сон (голова свисает или лежит на помосте). Справа – покой на поверхности воды; Nazarenko et al., 2001).

7.2.2 Количественная характеристика стадий активности и покоя

В первых двух сериях у байкальских тюленей (возраст 1.5-2.0 и 2.5-3.0 месяцев, одинаковые условия содержания) на бодрствование приходилось в среднем $\frac{3}{4}$ времени суток. В 1-й серии больше половины всего бодрствования у двух щенков было представлено СБ (67% и 57%), тогда как во 2-й, наоборот, АБ (53% и 61%). Средние значения времени бодрствования, покоя (включая П1 и П2) и REM сна, а также длительности эпизодов покоя и REM сна в первых двух сериях не отличались. В среднем для двух серий на покой и REM сон у тюленей приходилось 22.5% и 2.2 % от времени суток. Эпизоды REM сна в 1-2 сериях длились от 6 до 268 сек и в среднем составляли 1.4 минуты (Таблица 3). Эпизоды полной неподвижности (П2) могли длиться у тюленя 1 до 29 мин и у тюленя 2 – до 17 мин. Практически весь покой и REM сон приходились на ночное время. В дневное время короткие эпизоды регистрировались во второй половине дня.

7.2.3 Особенности дыхания на суше

Анализ параметров дыхания был сделан для 1-й серии. На суше в СБ дыхание у байкальских тюленей было регулярным: ДП больше 60 сек составляли меньше 1%. Средняя ДП была у самца 9 сек и у самки – 4 сек. В покое дыхание становилось прерывистым: задержки длительностью более 60 сек (до 183 сек у самца и 165 сек у самки) чередовались с периодами частого и регулярного дыхания со средней ДП всего 3 сек (в 1.5 раза короче, чем в СБ). Более половины всех эпизодов REM сна у обоих животных укладывались в одну задержку дыхания длительность до 167 сек (Таблица 4).

7.2.4 Особенности покоя и сна в воде

В 3-й серии (возраст тюленей считали 6 месяцев) уровень воды в бассейне был не менее 60 см, над водой находился помост. Хотя животных старались не беспокоить, но бассейн не был

огорожен, и животные могли наблюдать за активностью персонала станции в дневное время. По сравнению с 1-2 серией у обеих тюленей в серии 3 общее время бодрствования увеличилось за счёт прироста СБ. При этом время покоя уменьшилось примерно в 2 раза, а РЕМ сна – примерно в 8 раз. Средняя длительность эпизода РЕМ сна уменьшилась примерно на 40%. В серии 3 основное внимание было направлено на эпизоды покоя и РЕМ сна в воде.

В воде эпизоды покоя и РЕМ сон характеризовались неподвижным зависанием у поверхности воды. Во время задержки голова была под водой (“втянута” в туловище). Глаза большую часть времени были закрыты. Средняя длительность задержки дыхания у самца была 155 ± 9 сек и у самки 193 ± 14 сек. Максимальные задержки дыхания в воде были 365 и 363 сек, т.е. в 3 раза длиннее, чем на суше (268 и 263 сек, соответственно).

Дыхание в РЕМ сне было прерывистым. В РЕМ сне голова вытягивалась вперёд. Всего за 3 дня серии у самца было зарегистрировано 3 эпизода РЕМ сна в воде и 12 эпизодов на помосте. Средняя длительность эпизодов была 28 ± 16 сек (от 8 до 60 сек) и 44 ± 12 сек (от 6 до 115 сек). У самки было зарегистрировано 5 эпизодов РЕМ сна в воде и 14 эпизодов на помосте. Средняя длительность эпизодов была 61 ± 11 сек (от 32 до 93 сек) и 37 ± 5 сек (от 8 до 70 сек). Все эпизоды РЕМ сна развивались в пределах одной задержки дыхания (Nazarenko et al., 2001, Таблицы 3-4).

7.2.5 Основные результаты

У щенков байкальского тюленя в возрасте 1.5-3.0 месяцев количество покоя (П) и РЕМ сна на суше было примерно одинаковым: 22.5% и 2.2% времени суток. Средняя длительность эпизода покоя составляла 4-5 минут (максимум 29 мин), а РЕМ сна – от 6 до 268 сек, в среднем 1.4 мин. Паттерн дыхания на суше был регулярным в СБ и прерывистым в П: задержки дыхания до 168 сек чередовались с периодами регулярного дыхания. Более 50% эпизодов РЕМ сна развивались в пределах одной ДП длительностью до 167 сек. У тюленей в возрасте 6 месяцев эпизоды покоя и РЕМ сна регистрировались на поверхности воды. Во время задержек дыхания животные опускали голову под воду; были неподвижны. В периоды регулярного дыхания ноздри были над водой. Задержки дыхания в покое могли превышать 6 минут, что в 3 раза больше, чем на суше. Все эпизоды РЕМ сна в воде укладывались в одну ДП длительностью до 70 сек.

7.3 Особенности покоя у средиземноморских тюленей монахов

Задачей исследований было охарактеризовать особенности сна средиземноморского тюленя монаха по видеозаписям, сделанным в море. Результаты опубликованы в нашей статье Karamanlidis, Lyamin et al. (2017). На 4-х из 6 видеозаписей тюлени лежали неподвижно на дне моря на животе или на боку на глубине 4-7 м (Рисунок 7.5, Таблица 9, наблюдения 1,2,3 и 5).

Глаза у животных были закрыты. В двух случаях при приближении пловцов на расстояние примерно 2 м и в одном – на 10 м тюлени открыли глаза и уплыли. Ещё в одном случае тюлень не реагировал на приближение пловца на расстоянии вытянутой руки. Тюлень продолжал лежать неподвижно с закрытыми глазами в течение нескольких минут, пока пловец был рядом, а также, когда он уплывал от животного. Пловец предположил, что тюлень мёртв, но вернувшись на то же место через несколько минут, животного уже не обнаружил. Ещё в 2-х случаях (наблюдения 4 и 6) тюленей видели неподвижно зависшими у поверхности воды вентральной стороной вниз или на боку. Голова была под водой, глаза закрыты. В одном случае задержка дыхания длилась 3 минуты. После этого тюлень приподнял голову и, не открывая глаз, сделал несколько вдохов с интервалами от 5 до 8 сек.

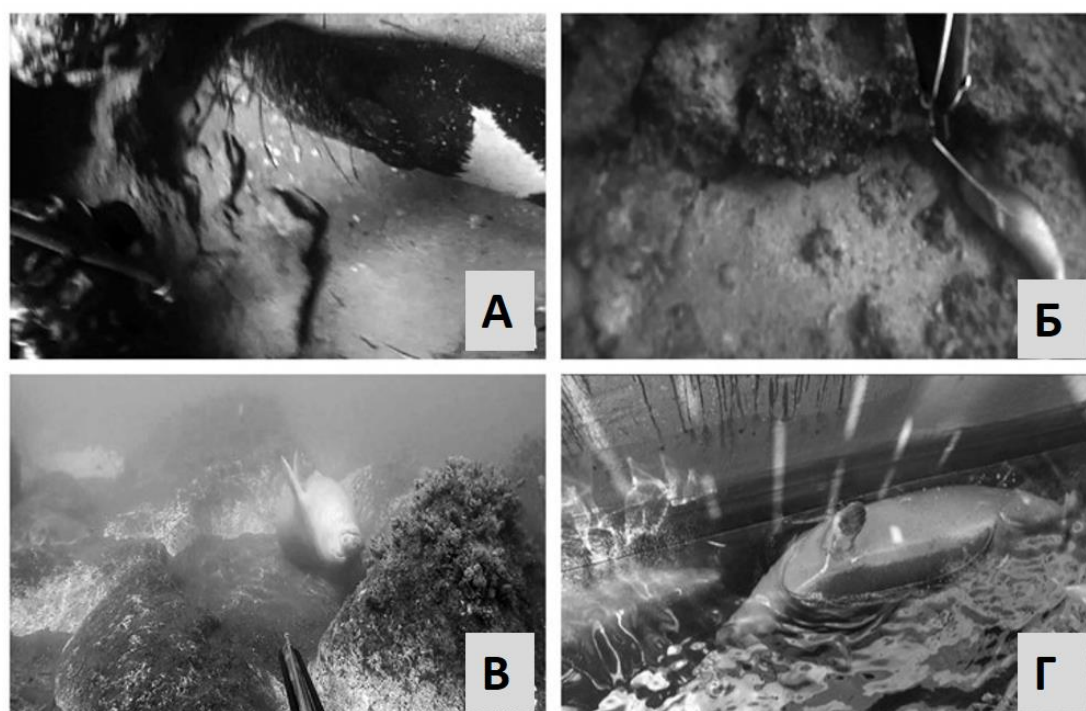


Рисунок 7.5. Позы покоя и сна у тюленя монаха. Фотографии взрослого самца средиземноморского тюленя монаха (А, наблюдение 2, фото К. Koulakoglou) и двух молодых тюленей монахов (Б и В, наблюдение 3, фото N. Gougoulas и наблюдение 5, фото P. Danezis; Таблица 7) неподвижно лежащих на боку на дне моря. (Г) Фотография взрослой самки (наблюдение 6, фото P. Dendrinou) неподвижно лежащей на боку у поверхности воды (Karamanlidis, Lyamin et al., 2017).

7.3.1 Основные результаты

В этой работе впервые установлено, что средиземноморские тюлени монахи спят в море лёжа на дне. Несмотря на небольшой объем данных по поведенческим критериям (неподвижность, характерные позы на животе или на боку, закрытые глаза и сниженная реакция на внешние раздражители) эпизоды покоя были МС. Характерных для РЕМ сна вздрагиваний не наблюдали.

7.4 Особенности покоя и сна моржа

Задачей исследований было охарактеризовать особенности сна моржа по поведенческим и электрофизиологическим признакам. Вначале покой и сон исследовали у 4 моржей по видеозаписям поведения и после этого сон у одного из них был исследован электрофизиологическим методом. Результаты опубликованы в наших статьях: Pryanlova, Lyamin et al. (2009) и Лямин и др. (2012). Предварительные результаты поведенческих и частично ЭЭГ-исследований изложены в кандидатской диссертации Ю.В. Прысловова (2009), которая была выполнена под руководством автора.

7.4.1 Общая характеристика стадий активности и покоя

В 1 серии у моржей (М1-М4) выделяли те же 4 основные стадии поведения, что и у байкальских тюленей: АБ, СБ, покой (поведенческий сон) и REM сон. Эпоха анализа была 1 мин. Покоем на суше считали эпизоды неподвижности на животе или на боку, а в воде – неподвижность у поверхности воды, лёжа на дне или “стоя”/ “сидя”, прислонившись к стенке бассейна. Глаза при этом были быть закрыты не менее 50% времени. У М3 и М4 покой делили на две подстадии: П1 (поверхностный; неподвижность не менее 50% времени эпохи) и П2 (глубокий; неподвижность в течение всей эпохи анализа). Стадию REM сна выделяли у М3 и М4. Эпизоды REM сна характеризовались интенсивными вздрагиваниями всей зоны вибрисс, глаз, реже вздрагиваниями головы, ласт и туловища. Эпизод считали прерванным, если признаки REM сна не наблюдали более 1 мин.

7.4.2 Количественная характеристика стадий активности и покоя

При свободном доступе к воде и суше у моржей на покой приходилось в среднем всего $16 \pm 7\%$ времени суток: от 6.6% (1.5 часа, М4) до 23.1% от времени суток (5.5 час, М2). За весь период наблюдений продолжительность покоя у М3 варьировала от 0% до 61% от времени суток, а у М4 – от 0 до 23% времени суток. За все время наблюдений у М3 было 2 периода почти непрерывного плавания длительностью 58 ч и 60 ч (Рисунок 7.6). Диапазон изменений общего времени покоя у моржей М1 и М2, которые содержались в бассейнах меньшего размера, был меньше: от 10% до 38% в день. Самый длинный период непрерывного бодрствования у них длился 23 часа, т.е. примерно в 2.5 раза короче, чем у М3 (Рисунок 7.6). Большая часть покоя (в среднем 75%) регистрировалась на суше. У М1, М2 и М4 практически весь покой приходился на ночное время (95, 78 и 100%, соответственно), а у М3 – поровну на дневное и ночное время (Pryanlova et al., 2009).

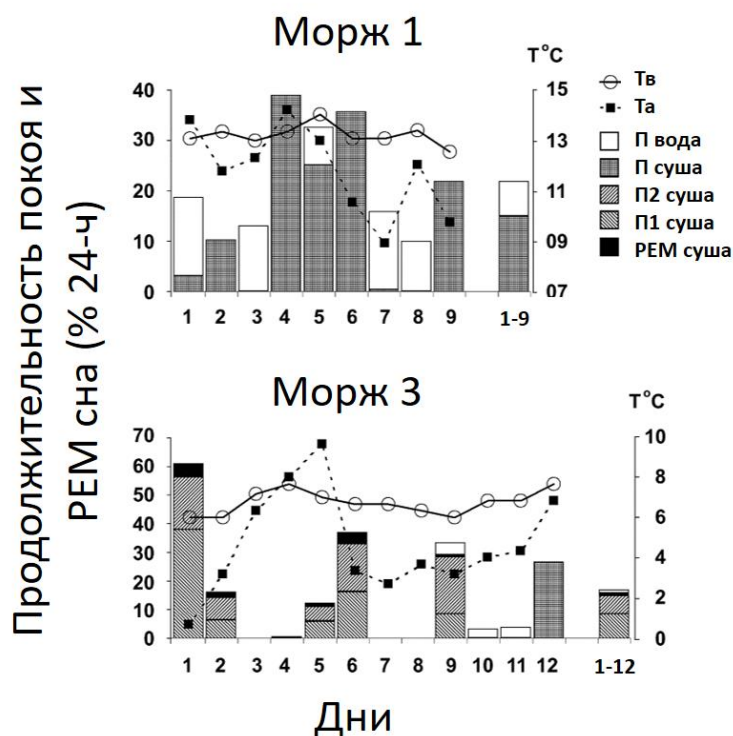


Рисунок 7.6. Средняя продолжительность покоя и REM сна у моржей 1 и 3 в последовательных днях. Данные – процент от времени суток для разных дней и в среднем за период наблюдений. T_a и T_b – среднее дневное значение температуры воздуха и воды (Pryaslova et al., 2009).

На П2 у М3 и М4 приходилось в среднем около 40% всего П (Рисунок 7.6). Средняя длительность эпизода П2 у М3 была 3.1 ± 0.2 мин (максимум 16 мин) и у М4 – 2.3 ± 0.3 мин (до 12 мин). На REM сон у М3 приходилось $1.1 \pm 0.5\%$ (0-4.7% в разные 11 дней) и у М4 – $0.4 \pm 0.4\%$ (0-2.5, $n=6$) времени суток. Причем, у М3 в течение 5 дней (7-11 дни, включительно) REM сон фактически отсутствовал (в среднем 0.2% от времени суток), тогда как в двух других днях (1 и 6 дни) на него приходилось 4.7% и 4.1% от времени суток. У моржа М4 REM сон не регистрировался 4 дня, но на следующий день его количество было всего 2.5% от времени суток. Эпизоды REM сна на суше регистрировались после периода покоя чаще в серии из 2-8 эпизодов, до 22 эпизодов REM сна в день у М3 и до 40 эпизодов в день у М4. Длительность эпизодов варьировала от 5 до 611 секунд. При этом 75% всех эпизодов у М3 и 94% эпизодов у М4 были короче 3 мин, а средняя длительность была 172 ± 25 сек ($n = 373$) и 56 ± 7 сек ($n = 404$), соответственно. Характеристика REM сна в воде будет дана позже (Pryaslova et al., 2009).

7.4.3 Продолжительные периоды активности и покоя

У моржей периоды продолжительной активности в воде чередовались с периодами покоя на суше. За все время наблюдений у моржей были выделены 4-6 таких периодов в воде и 3-6 периодов покоя на суше (Рисунок 7.7).

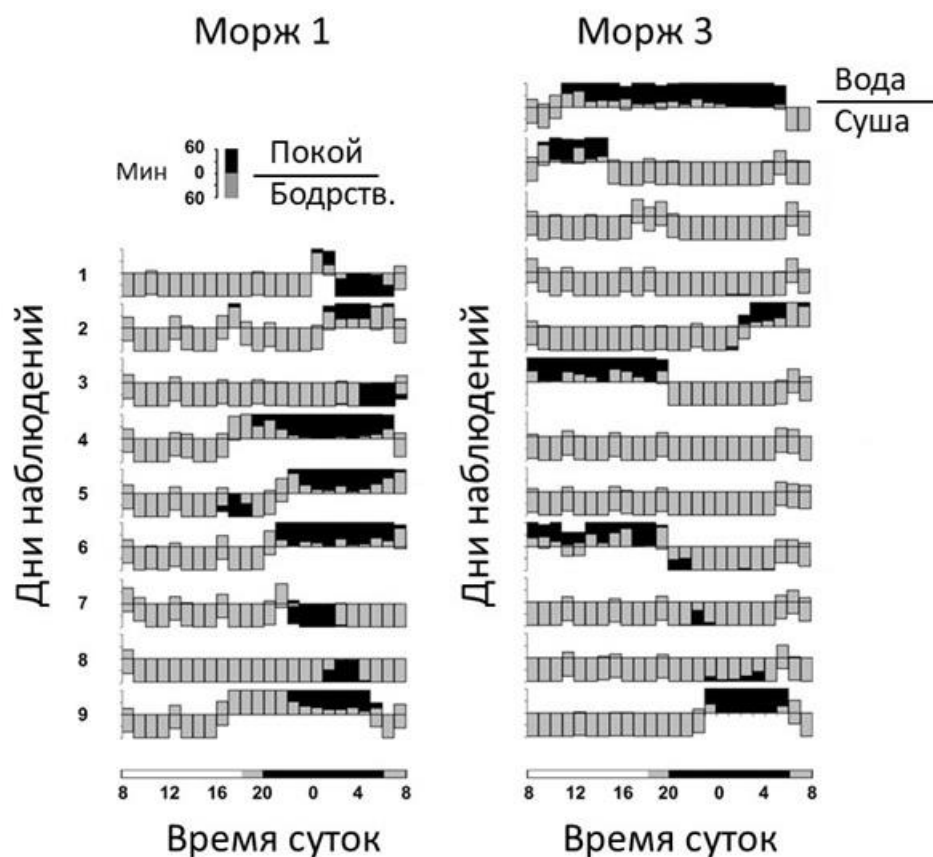


Рисунок 7.7. Профиль активности и покоя у моржей (чередование периодов активности в воде и покоя на суше). Каждая диаграмма – 1 день наблюдений. Поведение на суше показано над осью X, а в воде – под осью. Чёрная часть столбика – покой, серая часть – бодрствование. Высота пропорциональна количеству минут каждого часа. Нижняя диаграмма – тёмное время суток (чёрный цвет), светлое (белый), а также сумерки (серый) (Pryaslova et al., 2009).

Самый длинный “период в воде” продолжался 84 часа (3.5 дня, М3), а самый короткий – 36 часов (М2; Рисунок 7.7). В воде моржи практически все время плавали, обычно в одном направлении со средней скоростью примерно 1.0 м в секунду. Плавание было стереотипным: после 2-3 кругов по бассейну животные делали 1-2 вдоха с интервалами 10-15 сек, как правило, в одном и том же месте бассейна и уходили на следующий круг. Во время вдохов глаза были открыты. Периоды плавания чередовались с короткими эпизодами хаотичного плавания, СБ или покоя на поверхности воды. От 88 до 98% всего времени в воде и от 81 до 84% часового интервала времени моржи были в состоянии АБ. Периоды непрерывного плавания могли длиться от 9 до 23 часов. На покой у М1 и М2 приходилось 10% и 7%, а у М3 и М4 – от 0 до 1.2% всего времени (не более 1 мин в час в воде). Длительность “периодов на суше” была от 2 до 19 часов. В это время на АБ приходилось от 7% до 21.0% времени, а на покой – от 39% до 74% времени на суше. Наименьшее количество АБ и наибольшее количество покоя было у М3, у которого также регистрировались самые продолжительные заплывы в воде (Pryaslova et al., 2009).

7.4.4 Параметры дыхания в состоянии покоя и REM сна на суше

Параметры дыхания в покое и REM сна у М3 и М4 на суше проанализировали в одной из ночей. В покое почти все ДП были короче 30 сек. В REM сна у моржей 3% всех ДП были длиннее 60 сек (у М3 максимум 157 сек, у М4 – 147 сек). Средняя ДП в покое была короче, чем в REM сна (значимо у М3, $p < 0.05$, Манн-Витней тест). Таким образом, дыхание у моржей на суше было регулярным в MC (все ДП < 30 сек, средние значения 15 и 20 сек), а в REM сна регистрировались задержки дыхания до 2.5 мин (Pryaslova et al., 2009).

7.4.5 Особенности покоя и REM сна в воде

МЗ содержали на плаву 3 дня. В этих условиях на покой приходилось 7.5% времени наблюдений, из них 69% – в положении “стоя”, 18% – зависая у поверхности воды и 13% – лёжа на дне бассейна.

В позе “стоя” средняя длительность эпизода покоя была 14.3 ± 2.9 мин ($n = 15$, от 2 до 34 мин). Дыхание представляло собой чередование коротких ДП (< 30 с; в среднем 10 ± 1 , $n = 31$) и задержек длительностью от 30 до 150 сек (67 ± 7 сек, $n = 24$). В позе “стоя” было 13 эпизодов REM сна длительностью от 6 до 120 сек (47 ± 10 сек). Все эпизоды происходили в пределах одной задержки дыхания. После первых вздрагиваний морж медленно “сползал” вдоль стены в воду и эпизод REM сна продолжался под водой. После пробуждения морж сразу всплывал к поверхности. Несколько похожих эпизодов были зарегистрированы у М1 и М2.

Средняя длительность эпизода покоя на поверхности воды у М3 была 6.1 ± 1.5 мин ($n = 9$). Движения ласт были редкие и одиночные. Паттерн дыхания был таким же, как в позе “стоя”: серии коротких ДП (11 ± 3 с, $n = 17$) и задержек длительностью до 166 сек (92 ± 22 сек, $n = 5$). В период регулярного дыхания голова большую часть времени находилась над водой, а во время задержек морж опускал голову (или только ноздри) под воду. На поверхности воды было всего 3 эпизода REM сна длительностью 15, 29 и 47 сек (30 ± 9 сек). Они также развивались во время задержек дыхания и сопровождалась характерными вздрагиваниями вибрисс и головы.

Эпизоды покоя на дне бассейна длились от 16 до 285 сек (90 ± 20 сек, $n=27$). В это время морж лежал неподвижно. Несколько раз удавалось заметить характерные для REM сна вздрагивания головы и туловища (Pryaslova et al., 2009).

7.4.6 Общая характеристика сна на суше

При низком уровне воды в бассейне морж (М4) спал, лёжа на платформе на животе (Рисунок 7.8).

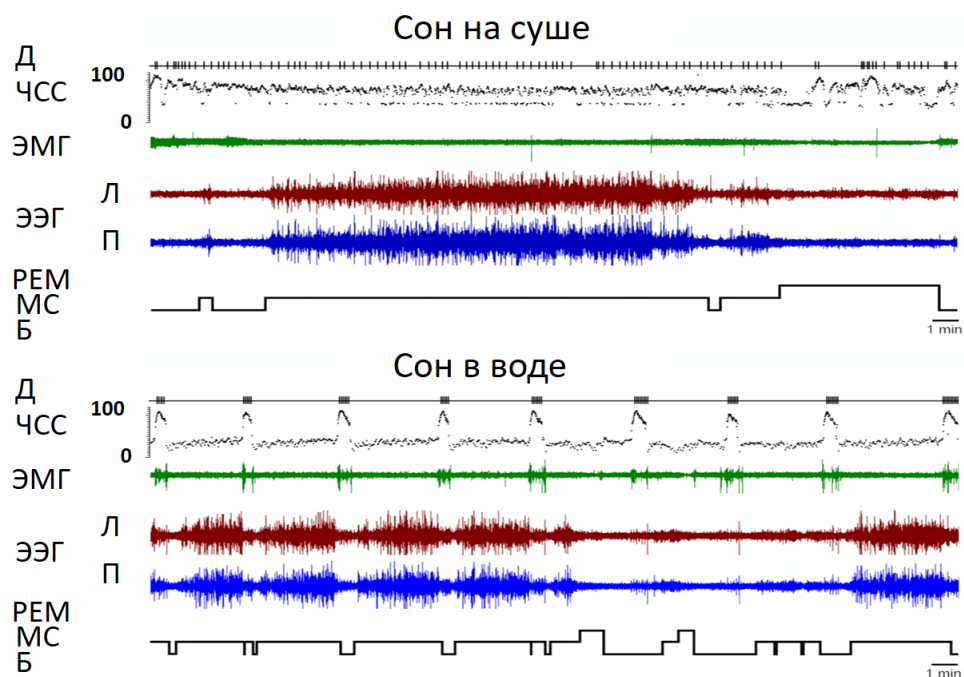


Рисунок 7.8. Полиграмма бодрствования, МС и РЕМ сна у моржа на суше (А) и в воде (Б). ЭЭГ – электроэнцефалограмма левого (Л) и правого (П) полушарий. ЭМГ – электромиограмма шейной мускулатуры. ЧСС – мгновенная частота сердечных сокращений (ударов в минуту). Д – отметки дыхательных актов (вдохов). Б – бодрствование. В воде во время задержек дыхания морж погружался на дно бассейна (Lyamin and Siegel, 2019).

Основное количество сна на суше регистрировалось в ночное время (с 20 до 08; в среднем 94% от общего количества сна). На сон приходилось в среднем 26% времени суток, различия между днями были в пределах 10%. На МС приходилось в среднем почти $19.4 \pm 2.0\%$ времени суток, от 16 до 24% в разные дни. РЕМ сон развивался после МС и характеризовался сниженным мышечным тонусом, подёргиваниями вибрисс, головы, туловища, а также быстрыми движениями глаз. На РЕМ сон приходилось $6.9 \pm 0.4\%$ времени суток ($n=5$), от 5.5 до 7.8% в разные дни (25% от всего сна). За сутки регистрировалось от 11 до 21 эпизодов РЕМ сна. Большинство эпизодов (90%) были короче 13 минут, но несколько длились более 20 мин, максимум почти 23 минуты. Средняя длительность эпизода РЕМ сна составляла 6.8 ± 1.1 мин (Лямин и др., 2012; Таблица 3).

Медленные волны в ЭЭГ у моржа чаще развивались синхронно в двух полушариях (Рисунок 7.8), т.е. большая часть МС приходилась на БМС (в среднем $88.1 \pm 2.9\%$ всего МС; от 81 до 98% в разные дни; Таблица 3). Глаза в БМС были закрыты. В то же время у моржа регистрировались и эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ, в которых мощность ЭЭГ в двух полушариях заметно отличалась (Рисунок 7.9). Большая часть таких эпизодов была асимметричным МС (АМС; в $8.7 \pm 2.3\%$). Эпизоды ОМС составляли в среднем $3.2 \pm 0.8\%$ всего МС (Лямин и др., 2012). Эпизоды АМС и ОМС у моржа регистрировались в основном в начале

эпизода МС. При этом один глаз моржа мог быть приоткрыт. Это был глаз, контралатеральный полушарию с низкоамплитудной ЭЭГ, тогда как закрытый глаз был контралатеральным полушарию с более высокоамплитудными медленными волнами. По мере углубления МС выраженность межполушарной асимметрии уменьшалась. Оба глаза плотно закрывались (Лямин и др., 2012).

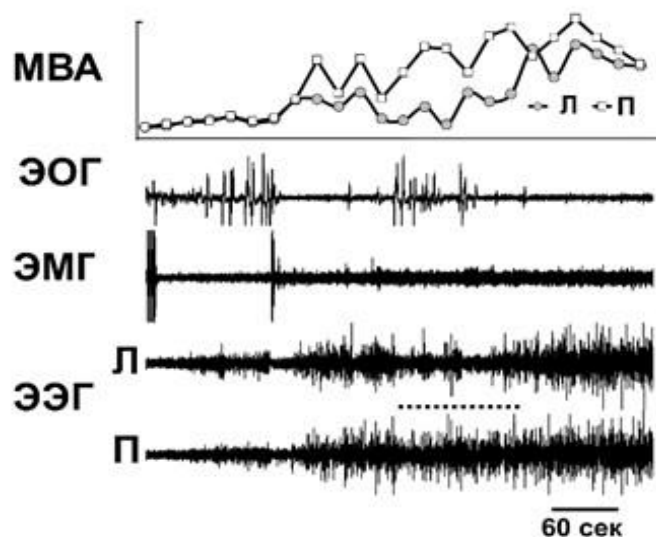


Рисунок 7.9. Межполушарная асимметрия ЭЭГ во время МС на суше у моржа. ЭЭГ – электроэнцефалограмма левого (Л) и правого (П) полушарий. ЭМГ – электромиограмма шейной мускулатуры. ЭОГ – электроокулограмма правого глаза. МВА – медленноволновая активность (мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2-4.0 Гц, рассчитанная для 20-сек эпох анализа). Пунктирной линией отмечен эпизод межполушарной асимметрии ЭЭГ одновременно с приоткрыванием (по ЭОГ и визуальным наблюдениям) правого глаза (Лямин и др., 2012).

7.4.7 Параметры дыхания и частоты сердечных сокращений на суше

На суше характер дыхания у моржа был регулярным в СБ и МС. Большинство ДП (95%) были от 10 до 30 сек. При переходе от СБ к МС и РЕМ сну дыхание урежалось (12.0 ± 0.2 , 18.1 ± 0.4 , 23.0 ± 2.0 , соответственно; число ДП от 69 до 309). В РЕМ сне оно становилось менее регулярным. Несколько задержек дыхания превышали 60 сек (максимум 91 сек; Таблица 4). Мгновенная ЧСС у моржа на суше изменялась в СБ от 85 до 100 ударов в минуту без заметной связи с дыхательным циклом. При развитии МС и замедлении дыхания диапазон мгновенной ЧСС также менялся: от 70-80 ударов в минуту во время вдохов и более коротких ДП до 45-50 ударов в минуту при более продолжительных ДП. С развитием и углублением МС доля низких значений мгновенной ЧСС увеличивалась. В РЕМ сне частота сердечных сокращений варьировала от 40 до 105 ударов в минуту (Рисунок 7.8) (Лямин и др., 2012).

7.4.8 Особенности сна в воде

В воде общее время МС было таким же, как на суше. МС в воде в основном состоял из БМС ($95.7 \pm 1.1\%$ всего МС в воде, $n=3$ и $88.1 \pm 2.3\%$ МС на суше, $n=5$). При этом суммарная длительность РЕМ сна сократилась в среднем в 6 раз ($1.1 \pm 0.6\%$ времени, максимум 2.1%), а длительность эпизодов – в 3 раза (1.8 ± 0.1 мин, максимум 3.3 мин, $n=16$). В воде морж также спал в основном ночью (в среднем 90% от всего сна), преимущественно заныривая и ложась на дно бассейна (в среднем 89% всего сна в воде). Реже он спал, зависая у поверхности воды (8%) или под углом к поверхности, касаясь дна задними лапами (3%). В течение суток регистрировалось несколько периодов сна (эпизоды МС, прерывавшиеся короткими эпизодами пробуждения) длительностью от 40 мин до 6.5 часов. Периоды сна чередовались с периодами активного плавания (Лямин и др., 2012).

Сон на дне регистрировался во время повторяющихся погружений длительностью до 267 сек (в среднем 200 ± 6 сек, $n=28$) и всплытий к поверхности воды для дыхания длительностью от 23 до 172 сек (63 ± 7 сек, $n=46$; Рисунок 7.8, Б). Медленные волны в ЭЭГ развивались как во время погружения, так и после того, как морж ложился на дно. Морж просыпался за несколько секунд до всплытия. При всплытии морж делал несколько вдохов (от 2 до 12, в среднем 6 ± 1 вдохов в минуту, $n=52$). Подряд регистрировалось до 11 таких циклов. В начале периода сна при каждом всплытии морж открывал глаза и находился в бодрствующем состоянии в течение всего периода регулярного дыхания. По мере развития периода сна время пробуждения при всплытии становилось короче, глаза были закрыты, а медленные волны в ЭЭГ развивались уже через 10-15 сек после всплытия, задолго до следующего погружения. Длительность погружений в СБ была в среднем на 20% короче (155 ± 7 сек, $n=43$; Лямин и др., 2012). Эпизоды МС на поверхности воды длились до 12 мин. Дыхание могло быть регулярным или прерывистым. Ноздри моржа могли быть над водой постоянно или же голова во время ДП опускалась под воду. Задержки дыхания на поверхности воды не прерывались пробуждением для дыхания. Они были короче (до 150 сек, 131 ± 6 , $n=6$), чем во время сна на дне. Средняя ДП во время периодов регулярного дыхания была 5-6 сек (Лямин и др., 2012).

Эпизоды РЕМ сна в воде регистрировались у моржа только лёжа на дне бассейна. Как правило, 2-3 эпизода РЕМ сна развивались в серии последовательных погружений, всегда после периода МС. Эпизод РЕМ сна начинался через некоторое время после погружения на дно, чаще после короткого эпизода медленных волн в ЭЭГ и прерывался пробуждением за несколько секунд до всплытия (Рисунок 7.8, Б).

В воде мгновенная ЧСС у моржа резко уменьшалась в момент погружения под воду до 25-30 ударов в минуту (diving response, или рефлекс ныряния), медленно увеличивалась во время задержки дыхания до 30-40 ударов в минуту и быстро возрастала при всплытии до 60-100 ударов в минуту. Минимальные и максимальные значения, а также скорость роста мгновенной ЧСС во время задержки дыхания в СБ и МС у моржа были сопоставимыми. В РЕМ сне диапазон изменений (или вариабельность) мгновенной ЧСС во время погружения был заметно больше, чем в МС и СБ (Рисунок 7.8, Б; Лямин и др., 2012).

7.4.9 Основные результаты

Моржи чередовали длительные периоды плавания (40–84 часа) с периодами покоя на суше (до 19 часов). В воде они преимущественно были активны (88–99% времени), тогда как на суше больше отдыхали (40–74%). В разные дни моржи проводили в покое от 0% до 61% времени суток, в среднем $17 \pm 4\%$. Длительность эпизодов РЕМ сна на суше варьировала от 5 до 611 секунд. В воде эпизоды покоя и РЕМ сна моржа регистрировались на поверхности воды или лежа на дне. Значительная часть эпизодов покоя, вероятно, была МС. На суше дыхание у моржей в покое было регулярным (ДП < 30 сек). В РЕМ сне регистрировались редкие задержки дыхания до 2.5 минут. В воде дыхание становилось прерывистым с задержками до 4.5 минут. Все эпизоды РЕМ сна в воде происходили на одной задержке дыхания и были короче, чем на суше – до 120 секунд. Таким образом, паттерн дыхания у моржей в покое/сне на суше подобен паттерну ушастых тюленей, а в воде – настоящих тюленей. По данным полисомнографии, на суше у моржа на МС приходилось $19.4 \pm 2.0\%$, а на РЕМ – $6.9 \pm 0.4\%$ времени суток. Средняя длительность РЕМ сна составляла 6.8 ± 0.6 мин, некоторые эпизоды продолжались более 20 мин. МС включал БМС ($88.1 \pm 2.9\%$ всего МС) и короткие эпизоды АМС. Дыхание в МС было регулярным (ДП < 30 сек), в РЕМ сне регистрировались задержки до 69 сек (< 4% всех ДП). Сон в воде чаще происходил во время погружений на дно (89% сна) длительностью до 267 сек и прерывался всплытиями для дыхания длительностью 63 ± 7 сек. В воде общее время МС было таким же, как на суше, почти полностью состояло из БМС ($95.7 \pm 1.1\%$ МС). Суммарное время РЕМ сна в воде было в 6 раз меньше, а длительность эпизодов – в 3 раза короче, чем на суше. Таким образом, на суше сон у моржей напоминает сон ушастых тюленей (регулярное дыхание, АМС), а в воде – настоящих тюленей (прерывистое дыхание, неподвижность, БМС).

7.5 Обсуждение результатов

7.5.1 Общая характеристика стадий сна и бодрствования у настоящих тюленей

В нашей работе впервые электрофизиологическим методом был исследован сон у северного морского слона в природе (Kendall-Bar et al., 2023), а также были выполнены исследования поведенческого сна у байкальских тюленей (Nazarenko et al., 2001) и у средиземноморского тюленя монаха (Karamanlidis et al., 2017).

Сон исследован электрофизиологическим методом уже у семи видов тюленей семейства Phocidae: серого тюленя (*Halichoerus grypus*, Ridgway et al., 1975), каспийского тюленя (*Pusa caspica*, Мухаметов и др., 1984), гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus*, Lyamin et al., 1993), северного морского слона (*Mirounga angustirostris*, Huntley et al., 1981; Castellini et al., 1994), обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*, Skinner and Milson, 2004), южного морского слона (*Mirounga leonina*, Piot et al., 2024) и кольчатой нерпы (*Pusa hispida*, Матишов и др., 2012). В нашей работе впервые электрофизиологическим методом был исследован сон у северных морских слонов в природе (Kendall-Bar et al., 2023).

Поведенческие признаки сна описаны у 2 видов: байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Nazarenko et al., 2001) и средиземноморского тюленя монаха (*Monachus monachus*, Karamanlidis et al., 2017). Параллельная полисомнография и видеорегистрация поведения разных видов животных и птиц свидетельствуют, что поведенческий покой (особенно полная неподвижность) с высокой вероятностью означает состояние сна (в первую очередь МС), а характерные вздрагивания глаз, вибрисс, режес конечностей на фоне поведенческих признаков мышечного расслабления – РЕМ сон. Это утверждение распространяется на большинство наземных млекопитающих (Campbell and Tobler, 1988; Siegel, 2005, 2009; Lyamin et al., 2022; Ковальзон, 2024), ластоногих (Lyamin et al., 1993, 2004, 2017, 2018) и птиц (Amlaner and Ball, 1994; Lesky et al., 2011; Lyamin et al., 2021). Дополнительными критериями для стадий сна может быть состояние глаз и также паттерн дыхания. Поэтому поведенческие признаки покоя могут дать ценную информацию об особенностях сна животных (как это было в случае байкальских тюленей и тюленей монахов).

Полиграфические признаки МС и РЕМ сна у настоящих тюленей такие же как у ушастых тюленей. В СБ регистрируются ритмы покоя, в переходный ко сну период – короткие сонные веретена и даже К-комплексы. Выделение стадии дремоты у гренландских тюленей, общая длительность которой составляла всего несколько процентов не было обязательным. Эта стадия вполне могла быть распределена между СБ и МС в зависимости от доминирующей ЭЭГ активности.

МС на суше у северных морских слонов, а также гренландских (на снегу, на суше; Lyamin et al., 1993) и каспийских (Мухаметов и др., 1984) тюленей сочетается с характерной позой (чаще на животе, втянув голову в туловище, и реже на боку) и закрытыми глазами. Одновременно с началом РЕМ сна тюлени вытягивают голову вперед и опускают её на землю (следствие атонии; Lyamin et al., 1993; Мухаметов и др., 1984; Kendall-Bar et al., 2023). Начало РЕМ сна у байкальских тюленей сопровождается такими же изменениями (Nazarenko et al., 2001). Взрагивания глаз, конечностей и туловища хорошо выражены у гренландских, каспийских, байкальских тюленей и в меньшей степени у северных морских слонов. РЕМ сон сопровождается урежением ЧСС и ростом ее нерегулярности, при этом большая часть (у некоторых видов все эпизоды) РЕМ сна развивается на задержках дыхания (Мухаметов и др., 1984; Lyamin et al., 1993; Catellini et al., 1994; Skinner and Milson 2004; Nazarenko et al., 2001; Kendall-Bar et al., 2023; Матишов и др., 2012; Piot et al., 2024). Необычные признаки “РЕМ сна” у серого тюленя (развитие после СБ перед МС, регулярное дыхание и ЧСС) при сходстве фенотипа сна с другими тюленями скорее были связаны с ошибочной интерпретацией формы бодрствования как РЕМ сон (Ridgway et al., 1975; Мухаметов и др., 1984).

Эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС (или АМС и ОМС), которые характерны для китообразных (Мухаметов и др., 1997; Lyamin et al., 2002a, 2004, 2008a) и ушастых тюленей (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2018a; Lyamin and Siegel, 2019), а также птиц (Rattenborg et al., 1999; 2016) не были зарегистрированы ни у одного из исследованных гренландских тюленей (возраст от 10 дней до 5 месяцев Lyamin et al., 1993), северных морских слонов (возраст от 6 месяцев до 2.5 лет; Castellini et al., 1994; Kendall-Bar et al., 2023), а также у взрослых каспийских тюленей (Мухаметов и др., 1984) вне зависимости от условий регистрации (на снегу, на суше или в воде). Медленные волны в ЭЭГ во время МС развивались синхронно у 1-2-месячных щенков южного морского слона (Piot et al., 2024) и у кольчатой нерпы (Матишов и др., 2012). Асимметричное состояние глаз в МС у животных всех перечисленных видов никогда не регистрировали, как и во время поведенческого сна у щенков байкальских тюленей (Nazarenko et al., 2001). У других видов ЭЭГ регистрировали только в одном полушарии (Ridgway et al., 1975; Skinner and Milson 2004).

Важный признак сна китообразных, морских котиков и морских львов – сочетание сна и движения, в то время как у наземных млекопитающих сон всегда сочетается с неподвижностью (см. глава Ушастые тюлени). Все исследованные настоящие тюлени в МС на суше были неподвижны. Практически любое движение (например, приподнимание головы над водой для дыхания у каспийских или гренландских тюленей, не говоря о всплытии к поверхности)

сопровождалось снижением МВА в обоих полушариях вплоть до развития билатеральной ЭЭГ десинхронизации, т.е. пробуждения (Мухаметов и др., 1984; Lyamin, 1993), как это происходит у наземных млекопитающих, спящих билатеральным МС. Такие пробуждения были связаны именно с движением, а не с дыхательными актами. Тюлени не прерывали ни МС во время периодов регулярного дыхания, ни РЕМ сон во время редких вдохов, если голова животного лежала на земле или же ноздри были приподняты над водой (Ridgway et al., 1975; Мухаметов и др., 1984; Lyamin et al., 1993). У северных морских слонов, которые спали в океане во время погружений, гребковые движения прекращались практически одновременно с появлением первых медленных волн в ЭЭГ и исчезали перед восстановлением двигательной активности (Kendall-Bar et al., 2023). Следовательно, неподвижность – это важная особенность сна настоящих тюленей, и она сочетается с БМС.

Исследования сна у настоящих тюленей проводились на животных разного возраста: от щенков в возрасте 10 дней до взрослых тюленей. Многие параметры сна у млекопитающих и птиц могут быть признаком их незрелости, что может относиться и к межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС. В то же время, короткие эпизоды АМС регистрировались у щенков морского котика в возрасте 10 дней, а в возрасте 2-3 месяца, когда щенки морского котика становятся независимыми и уже могут спать в воде, доля АМС у них была в пределах диапазона изменений у взрослых животных (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2017). Щенки гренландского тюленя в возрасте одного месяца теряют контакт со своими матерями, а с возраста 3-5 месяцев уже ведут самостоятельный образ жизни.

Таким образом, паттерн сна у всех видов настоящих тюленей оказался похожим, включая позы сна, неподвижность во время сна, закрытые глаз и полиграфические признаки обеих стадий. БМС – это единственная форма МС у настоящих тюленей вне зависимости от возраста животных. По этим признакам они не отличались от наземных млекопитающих. Главная особенность сна настоящих тюленей – это прерывистый паттерн дыхания.

7.5.2 Сон и паттерн дыхания настоящих тюленей на суше

Дыхание на суше у наземных млекопитающих и ушастых тюленей во время сна регулярное. У морских котиков в МС ДП длиннее 20 сек у них фактически отсутствовали, а у морских львов были крайне редкими (Раздел 6.6; Таблица 4). У настоящих тюленей дыхание на суше в МС, как правило, было прерывистым: периоды регулярного дыхания чередовались с ДП от нескольких минут у щенков гренландских тюленей (Lyamin et al., 1993; Lyamin, 1993) до 12 мин у северных морских слонов (Castellini et al., 1994). Такой же паттерн дыхания характерен для состояния покоя морских слонов на лежбище, большая часть которого является МС, с задержками дыхания

до 21 мин (Bartholomew, 1954; Blackwell and Le Boeuf, 1993). Аналогичный (прерывистый) паттерн регистрировали во время МС у каспийских тюленей (Мухаметов и др., 1984) и кольчатой нерпы (Матишов и др., 2012, а также во время покоя у байкальских тюленей (Nazarenko et al., 2001).

У большинства наземных млекопитающих дыхание в РЕМ сне становится менее регулярным (Cambell and Tobler, 1984; Ковальзон, 2024). У ушастых тюленей на суше большинство ДП в РЕМ сне также находится в пределах 20-30 сек, но бывают задержки дыхания до 70 сек (у морских котиков) и 85 сек (у морских львов; Таблица 4). У настоящих тюленей дыхание в РЕМ сне на суше становится редким, главным образом, из-за продолжительных задержек дыхания (до 3-4 мин), или же может отсутствовать в течение всего эпизода РЕМ сна (50-57% всех эпизодов у щенков гренландских и байкальских тюленей, Lyamin et al., 1993, Nazarenko et al., 2001; до 100% – у северных морских слонов; Castellini et al., 1994; Kendall-Bar et al., 2023). Таким образом, прерывистый паттерн дыхания – это характерная особенность сна на суше у всех настоящих тюленей.

7.5.3 Сон и паттерн дыхания настоящих тюленей в воде

В ЭЭГ-исследованиях в лабораторных условиях все настоящие тюлени (гренландский, каспийский и серый) спали в воде на поверхности или под водой. МС сон у них часто регистрировался на поверхности и мог сопровождаться регулярным дыханием, но в целом задержки дыхания в воде были более продолжительными, чем на суше. Эпизоды МС (в воде и на суше) состояли из БМС и сочетались с неподвижностью. Эпизоды РЕМ сна у настоящих тюленей, наоборот, чаще регистрировались под водой (Lyamin, 1993; Ridgway et al., 1975; Мухаметов и др., 1984). Небольшое количество сна у настоящих тюленей под водой и на дне бассейнов в ранее проведенных электрофизиологических экспериментах могло быть следствием ограничений методики регистрации и небольшого возраста тюленей. Кабель, подключающий электроды к полиграфу, мог “тянуть” животное к поверхности.

Покой у байкальских тюленей (большая часть которого была скорее МС) регистрировался только на поверхности воды в таких же позах, в каких регистрировался МС у тюленей в ЭЭГ-исследованиях. Все эпизоды РЕМ сна у них были зарегистрированы на поверхности воды. Вероятно, это было связано с небольшим возрастом щенков. Покой и сон у настоящих тюленей на дне бассейнов часто описывали в условиях зоопарков и аквариумов (см. Раздел 2.8.1). Как у северных морских котиков, переход с суши в воду сопровождался у гренландских и каспийских тюленей снижением общего количества МС и РЕМ сна (Мухаметов и др., 1984; Lyamin, 1993).

Снижение количества обеих стадий в воде у тюленей было выражено меньше, чем у морских котиков, а восстановление до параметров сна на суше происходило заметно быстрее.

Таким образом, в отличие от ушастых тюленей, которые спят в воде только на поверхности, настоящие тюлени могут спать как на поверхности, так и под водой. Сон на дне бассейна может восприниматься тюленями как более безопасный. Соотношение разных фенотипов может определяться степенью адаптации и беспокойством животных, погодными условиями и, конечно, их возрастом. Интересно, что детеныш серого кита и косатки отдыхали и, по-видимому, спали на дне бассейнов чаще в дневное время, когда возле бассейнов было много посетителей парка. Ночью, когда в парке не было публики, животные больше зависали на поверхности воды. Прерывистый режим дыхания, который удлиняется с возрастом, является важнейшей составляющей адаптивного паттерна сна настоящих тюленей.

7.5.4 Сон в природе

Северные и южные морские слоны – самые крупные из ластоногих. Они совершают продолжительные миграции, проплывая до 10000 км. Значительную часть времени в океане (более 8 месяцев в году) они кормятся. Нырять на глубины более 1 км, они могут быть под водой до 2 часов; в общей сложности проводить под водой до 90% времени (Hindell, 2018). У обоих видов уже достаточно давно были описаны “заныривания для отдыха” (rest dives) и предположительно сна (Le Boeuf et al., 1989; Hindell et al., 1992). Такие погружения имеют характерный профиль: морские слоны быстро опускаются на глубину 150-200 м, после чего скорость погружения снижается, а после достижения максимальной глубины животные быстро всплывают к поверхности.

С появлением методики акселерометрии было установлено, что во время некоторых погружений северные морские слоны в определенный момент могли переворачиваться на спину и начинали медленно “вращаться как падающий лист”, а достигнув дна на шельфе (>400 м) – оставались на месте до 5 минут (Mitani et al., 2010). Наконец, методом неинвазивной полисомнографии нам удалось установить, что молодые морские слоны в океане спали только во время погружений на глубинах более 370 м (Kendall-Bar et al., 2023). На континентальном шельфе они так же спали, опускаясь на дно. Сон тюленей состоял из двух стадий – МС и РЕМ сна, причем доля РЕМ сна была сравнительно высокой – примерно 30% от всего сна. Во время сна тюлени были неподвижны и после пробуждения, как правило, быстро всплывали к поверхности.

Первый важный результат нашего исследования состоит в том, что в океане северные морские слоны действительно спят под водой, подобно тому, как это делают настоящие тюлени в условиях лабораторных бассейнов, в зоопарках и аквариумах. Погружаясь, они переходили от быстрого вертикального плавания к медленному дрейфу на глубине примерно 150 метров, глубже которой косатки встречаются довольно редко (Baird et al., 2005). Большие белые акулы (*Carcharodon carcharias*), которые также представляют опасность для морских слонов, большую часть времени проводят на глубинах до 50 м (Weng et al., 2007). Таким образом, сон морских слонов на глубине по всей видимости, представляет собой стратегию избегания хищников (Le Boeuf et al., 1986, 1989; Kendall- Bar et al., 2023).

Эпизоды поведенческого сна лежа на дне были идентифицированы нами у тюленей монахов в Средиземном море (Karamanlidis et al., 2017). У этих животных в природе нет естественных хищников, тем не менее сон под водой на глубинах 4-10 м, по-видимому, считался тюленями как более безопасный, чем на поверхности. Сон под водой может быть единственно возможным способом сна в условиях замерзающих водоемов, где обитает большинство видов настоящих тюленей. Например, самки морского зайца проводят в среднем 92% времени в воде, примерно половину этого времени погружаясь, и выходят на лед только для кормления своих щенков. Хищничество белого медведя и погодные условия могут быть главными причинами такого поведения (Kraf et al., 2000; Derocher et al., 2002; Iversen et al., 2013).

Сопоставив параметры двигательной активности с параметрами и позами сна, было установлено, что в течение нескольких месяцев (примерно 7 месяцев) взрослые самки морских слонов спят в океане примерно в 5 раз меньше, чем на лежбище. Несмотря на огромный дефицит сна в воде, по возвращении на сушу прирост сна у морских слонов был небольшим и кратковременным. Таким образом, северные морские слоны демонстрируют беспрецедентную способность сокращать продолжительность сна при изменении условий (присутствие хищников, сон в воде) и текущих приоритетов (кормление и формирование запасов жира для последующего периода жизни).

7.5.5 Онтогенез сна

Наиболее важные изменения параметров сна в постнатальном онтогенезе ушастых тюленей – это увеличение доли АМС / ОМС, который, как мы полагаем, позволяет животным спать в воде во время движения (Лямин, 1994; Лямин и Мухаметов, 1998). Наиболее важные изменения сна гренландских тюленей в первый месяц жизни состоят в удлинении задержки дыхания во время сна: в течение первого месяца жизни длительность задержки дыхания удваивается, а доля эпизодов REM сна на одной задержке дыхания – увеличивается почти в 5 раз. Более длинные ДП

позволяют тюленям более продолжительные эпизоды РЕМ сна, который в воде происходит в основном на задержках дыхания (Lyamin et al., 1993). У северных морских слонов на одной задержке может происходить целый цикл сна (Kendall-Bar et al., 2023). В течение первых 2-3 месяцев длительности задержки дыхания у них удваиваются: в среднем 1.8 мин в период молочного кормления и 4 минуты после его окончания (Blackwell and LeBoef, 1993).

Как уже отмечалось, сравнивать параметры сна между видами животных сложно из-за множества факторов, которые трудно соблюдать при проведении исследований. Параметры сна у некоторых видов ластоногих даны в Таблицах 3 и 4. Можно сравнить параметры сна у щенков северного морского котика и гренландских тюленей в возрасте примерно 10 дней (черненьких и бельков). Регистрация полиграмм проводилась в естественных климатических условиях. Щенки обоих видов в этом возрасте находились на близкой стадии развития, но бельки, рожденные на льду, развиваются быстрее. По сравнению с щенками морских котиков, которые рождаются в более теплой температурной зоне, у бельков средняя длительность эпизода РЕМ сна была в 3.2 раза короче, а общее количество и доля РЕМ сна – в 1.5 раза меньше. В РЕМ сне способность животных поддерживать температуру тела нарушается (Parmeggiani, 2007). Короткие эпизоды и меньшее количество РЕМ сна у гренландских тюленей логично объяснить адаптацией к холоду, что препятствует переохлаждению. Большое количество у бельков МС, особенно высокоамплитудного (глубокого), адаптивно для снижения активности и сохранения эффективной терморегуляции, как в арктическом, так и в тропическом климате (например, у малого оленька, Лямин и др., 2022). Температурные факторы и зрелость системы терморегуляции – ключевые для определения параметров сна у щенков и взрослых ластоногих. Аналогично, у детенышей китообразных “незрелость” механизмов терморегуляции ограничивает длительность покоя и фрагментирует сон частыми всплытиями для дыхания (Lyamin et al., 2005a).

В одинаковых экспериментальных условиях общее время и средняя длительность эпизода РЕМ сна у гренландских и байкальских тюленей примерно одного возраста (3-5 и 2-3 месяцев, соответственно) были сопоставимы (в среднем 3.2% и 2.0% времени и 1.1 мин и 1.9 мин), как и продолжительность МС и время покоя, соответственно (21.4% и 22.3% времени суток; см. Таблицы 3 и 4). При этом продолжительность МС / покоя у тюленей и молодых северных морских котиков (23.7% времени) в таких же условиях была примерно одинаковой, но общая продолжительность и длительность эпизодов РЕМ сна у морских котиков были несколько больше аналогичных параметров у настоящих тюленей (у котиков 4.2% и 3.2 мин, а у тюленей – 3.2% и 2.0 мин). Длительность эпизодов РЕМ сна у взрослых каспийских тюленей (в среднем 1.7

мин) была также короче, чем у северных морских котиков (Мухаметов и др., 1984). Таким образом, параметры сна у исследованных ластоногих, как и у других млекопитающих, определяются возрастными факторами (Roffwarg et al., 1966) и экспериментальными (в первую очередь температурными) условиями, что не исключает наличие видовых (таксономических) особенностей, например, более короткие эпизоды сна у настоящих тюленей.

7.5.6 Сон моржа

Сон у исследованного нами моржа на суше напоминал сон морских котиков, а в воде – настоящих тюленей. Как и у морских котиков, у моржа МС на суше состоял преимущественно из БМС, а сравнительно короткие эпизоды асимметричного МС сочетались с приоткрыванием глаза, который был противоположен подбуженному полушарию. ОМС был обнаружен у китообразных, ушастых тюленей и у некоторых видов птиц. У всех перечисленных животных также существует корреляция между межполушарной асимметрией ЭЭГ в МС и асимметричным состоянием глаз. Предполагается, что во время сна (ОМС или АМС) одно из полушарий мозга остаётся в бодрствующем состоянии, что может быть связано с мониторингом окружающего пространства (более высокий уровень бдительности) и поддержанием движения (см. Главы 6.3.5 и 6.3.6). Результаты исследований сна у моржа согласуются с гипотезой о том, что мониторинг внешней среды – одна из основных функций ОМС. Необходимость мониторинга окружающей среды для моржа может определяться не только хищничеством белых медведей, но и высоким уровнем социальности этих животных, заботой о потомстве (Lydersen et al., 2018; Sepúlveda and Narcourt, 2021). Самки моржей с детенышами обычно залегают на краю группы, что облегчает им сход в воду в случае появления медведей (Miller et al., 1982). У афалин матери и детеныши постоянно поддерживают визуальный контакт друг с другом в первые недели после рождения детеныша (Lyamin et al., 2005a, 2007a). Контрастность и продолжительность эпизодов однополушарного МС у моржа были низкими, как у 10-20 дневных щенков котика. Это может быть связано с возрастом моржа (примерно 2 года). Интересно, что во время сна в воде доля ОМС у моржа снижалась. Это может говорить о том, что уровень бдительности / беспокойства во время сна на дне у моржа был ниже, чем на суше.

Другое важное сходство морских котиков и моржей – это регулярный рисунок дыхания на суше и особенно в МС. Задержки дыхания в РЕМ сне у моржей могут быть почти до 2 мин, но они единичны и не меняют паттерн дыхания. Таким образом, в целом, сон полуводных котиков и моржей на суше по своей структуре – это сон наземного млекопитающего. Паттерн дыхания моржей во время сна в воде, как и у настоящих тюленей, включал задержки дыхания и периоды регулярного дыхания. Только такой сон возможен в местах обитания моржей и большинства

видов настоящих тюленей в замерзающих водоемах, в условиях ограниченного доступа к открытой воде.

У моржей в бассейнах мы регистрировали спонтанные периоды плавания до 84 часов, которые чередовались с периодами на суше длительностью до 19 часов. В воде животные были большую часть времени активны (до 99% времени), а на суше – в основном отдыхали (до 74%, Pryanlova et al., 2009). Признаки REM сна отсутствовали по несколько дней. Такой паттерн поведения напоминает поведение моржей в природе. Так, в Беринговом море зимой (апрель) моржи чередовали периоды кормления в воде средней длительностью 46 часов (до 303 часов) и периоды отдыха на льду, в среднем 9 часов (до 42 часов). Похожий режим чередования периодов кормления и покоя на льду характерен и для других мест зимовки моржей (Wiig et al., 1993; Udevitz et al., 2009; Lydersen et al., 2018; Miller and Kochnev, 2021). Способность сокращать или даже полностью исключать сон в течение нескольких дней – важная адаптация моржей (и других морских млекопитающих) к условиям водной среды (турбулентность, течения и шторма), отсутствию твердого субстрата и необходимости перемещаться между местами кормления и отдыха.

Как мы установили, фенотип сна молодых моржей в бассейнах был такой же, как у настоящих тюленей: на поверхности воды, под водой и лежа на дне бассейна. Эпизоды сна развиваются достаточно быстро, часто во время погружения. Моржи часто спят большими группами на суше или на льдинах. В море они могут отдыхать в воде, предварительно вонзив свои бивни в льдины (Перру, 1976; Lydersen et al., 2018; Garde et al., 2018; Miller and Kochnev, 2021). Это не исключает, что они могут отдыхать и спать на поверхности свободной от льда воды. Сон на поверхности у моржей “облегчен” из-за толстого слоя подкожного жира, а также воздушных мешков (расширение глотки) у взрослых животных.

Большинство заныряний у моржей происходит на глубины менее 100 м (в среднем 20 м; максимум 600 м), а время под водой может быть до 20 мин (Garde et al., 2018; Wiig et al., 1993). У моржей также регистрируются повторные погружения на глубину всего несколько метров (Miller and Kochnev, 2021). Время пребывания моржей в воде увеличивается при неблагоприятной погоде (сильном ветре и низкой температуре воздуха; Miller et al., 1982) и животные могут находиться в воде до 12 дней (Udevitz et al., 2009). Поэтому заныряние моржей и сон на глубине в дикой природе могли бы быть адаптивным приспособлением от непогоды и потенциальных хищников (белые медведи и местами косатки).

7.5.7 24-часовой профиль активности и покоя

У всех исследованных китообразных и ластоногих наибольшее количество сна или покоя приходилось на ночное время с 20 до 6 часов, а активного поведения – на дневное время. У ластоногих большая часть ночного сна приходилась на период с 1 до 4 часов ночи, с постепенным сокращением времени сна в следующие 2-3 часа. В ночное время у ластоногих и китообразных не было одного консолидированного периода покоя или сна. Вместо этого у них регистрировались несколько периодов покоя или сна, разделённых эпизодами активности, особенно у китообразных, когда в бассейне было несколько животных. В некоторых случаях у исследованных китообразных и ластоногих регистрировались короткие периоды сна или покоя во второй половине дня - с 12 до 17 часов. У всех исследованных щенков, особенно у морских котиков в возрасте 10-20 дней, 3-4 месячных сивучей и годовалых южных морских львов различия в продолжительности покоя и сна между дневным и ночным периодами были меньше, чем у взрослых морских котиков. Это могло определяться онтогенетическими факторами (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2008a, 2013; Лямин и Мухаметов, 2013; Lyamin and Siegel, 2019). Имеющие данные позволяют предположить, что 1) наибольшее количество сна у всех ластоногих, независимо от возраста, приходится на ночное время; 2) короткий дневной период сна может регистрироваться во второй половине дня; 3) распределение сна в течение суток у щенков было более равномерное, чем у взрослых животных.

В то же время в морских парках и океанариумах, где проводились исследования покоя и сна китообразных, большую часть дня присутствовали посетители. Некоторые животные участвовали в представлениях. В случае ЭЭГ-исследований в лабораторных бассейнах беспокойство для животных было минимальным. Доступ к ним был ограничен, но 2 раза в день их кормили и ежедневно утром меняли воду. Учитывая сказанное выше, профиль активности и покоя у исследованных нами животных нельзя было считать естественным из-за внешних воздействий, которые невозможно было полностью контролировать. Поэтому более детальный анализ этой группы данных не проводился.

8. СОН ДРУГИХ ВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

8.1 Стадии активности, покоя и сна амазонского ламантина

Основной задачей исследований было охарактеризовать особенности цикла активности-покоя амазонского ламантина в условиях, максимально приближенных к естественным, и исследовать особенности его сна. Результаты исследований изложены в нескольких наших статьях: Мухаметов, Лямин и др. (1994), Mukhametov, Lyamin et al. (1990, 1992).

8.1.1 Профиль цикла активности-покоя ламантина в пруду

В 1-й серии у ламантина, который содержался в пруду, хорошо выделялись периоды высокой и низкой двигательной активности, которые можно охарактеризовать как периоды бодрствования и покоя (Рисунок 8.1, А и Б). Период высокой активности приходился на всё светлое время суток, а также вторую половину ночи после 2 часов. Перемещение поплавка, который был привязан к хвосту животного тонкой верёвкой, в этот период составляло от 1.8 до 4.2 метров в минуту. Период минимальной активности приходился на первую половину ночи с 18 до 2 часов. Перемещение поплавка в это время – от 0.7 до 1.2 м в минуту. За сутки ламантин проплывал в среднем 3.5 км. Средняя задержка дыхания в периоды высокой двигательной активности составляла 170 ± 12 сек ($n = 37$), а низкой активности – 248 ± 14 сек ($n = 30$, $p < 0.001$). Ламантин кормился на мелководье чаще во второй половине ночи и во второй половине дня (Mukhametov et al., 1990, 1992).

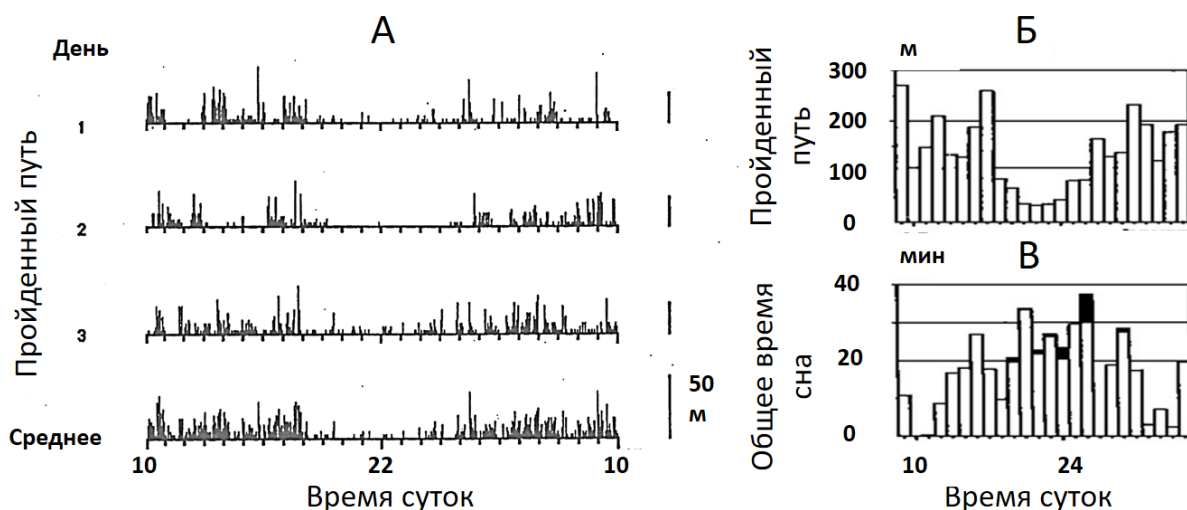


Рисунок 8.1. Суточный профиль двигательной активности и сна у амазонского ламантина. А. Двигательная активность ламантина в пруду в течение суток. Высота столбиков – перемещение ламантина за 4 минуты. Б. Усреднённый профиль двигательной активности за 3 дня. Усреднение 1 час. В. Средняя продолжительность сна в сутки за 2 дня в электрофизиологическом исследовании. Светлые части столбика соответствуют МС, тёмные – РЕМ сну. Ордината – время сна в минутах за часовые интервалы. Тёмное время суток продолжалось с 18 до 5 часов (Mukhametov et al., 1990, 1992).

8.1.2 Характеристика стадий сна и бодрствования

По электрофизиологическим и поведенческим критериям у ламантина были выделены АБ, СБ, МС и РЕМ сон. Во время сна ламантин неподвижно лежал на дне бассейна и приподнимал голову над водой только для вдоха. Каждое движение сопровождалось пробуждением. В МС регистрировались эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в двух полушариях (Рисунок 8.2).



Рисунок 8.2. Полиграммы сна у амазонского ламантина. А и Б. Эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС. Интервал между эпизодами 1.5 часа. В. Эпизод пробуждения из МС для дыхания (Mukhametov, Lyamin et al., 1990).

Эпизоды РЕМ сна регистрировались после периодов ВА МС и характеризовались сниженным мышечным тонусом на фоне билатеральной активации ЭЭГ (Рисунок 8.2). Характерные для РЕМ сна других млекопитающих вздрагивания глаз и головы у ламантина не были замечены ни по активности в ЭОГ, ни при внимательном наблюдении за глазами яблоками с расстояния в 1.5 м.

В течение двух дней на бодрствование, МС и РЕМ сон приходилось в среднем 72%, 27% и 1% времени суток. На АМС приходилось 25% всего МС. Всего было 13 эпизодов РЕМ сна длительность от 20 до 253 сек. Все эпизоды укладывались в одну задержку дыхания. МС регистрировался преимущественно с 18 до 2 часов, а наибольшее количество РЕМ сна – с 1 до 2 часов (Mukhametov et al., 1990).

8.1.3 Дыхание и частота сердечных сокращений

У ламантина задержки дыхания (ДП больше 1 минуты) в МС (222 ± 6 сек, $n = 162$) были на 50 сек больше, чем в бодрствовании (172 ± 7 сек, $n = 145$; $p < 0.001$). Средние значения хорошо соответствовали задержкам дыхания, которые регистрировались у ламантина в пруду в периоды

высокой и низкой активности. Задержки дыхания, во время которых развивались эпизоды РЕМ сна (352 ± 22 сек, $n = 11$), были на треть больше, чем в МС (212 ± 5 сек, $n = 151$, $p < 0.001$). Мгновенная ЧСС у амазонского ламантина увеличивалась во время вдоха и уменьшалась во время выдоха. В середине ДП (через 30 сек после и за 10 сек до следующего вдоха) ЧСС составляла в бодрствовании 50.0 ± 0.6 ударов в минуту ($n=57$), в МС – 46.5 ± 0.6 ($n= 65$) и в РЕМ сне – 42.6 ± 1.1 ударов в минуту ($n= 11$; Mukhametov et al., 1990, 1992; Мухаметов и др., 1994).

8.1.4 Основные результаты

При содержании в пруду у амазонского ламантина периоды высокой активности регистрировались с 2 до 18 часов (перемещение от 0.7 до 1.2 м в минуту), а низкой – с 18 до 2 часов (< 1.2 м в минуту). В бассейне во время ЭЭГ-исследования ламантин спал лежа неподвижно на дне бассейна, голову над водой приподнимал только для вдоха. РЕМ сон характеризовался сниженным мышечным тонусом на фоне низкоамплитудной ЭЭГ. Вздрагивания в РЕМ сне не регистрировались. На МС у ламантина приходилось в среднем 27% и на РЕМ сон 1% от времени суток ($n=2$). Всего 75% МС было представлено БМС и 25% – АМС. Все эпизоды РЕМ сна укладывались в одну задержку дыхания. МС регистрировался в то же время, что периоды сниженной активности в пруду (18-2 часов), а наибольшее количество РЕМ сна – с 1 до 2 часов. Средняя задержка дыхания в СБ составляла 172 ± 7 сек ($n = 145$), в МС – 212 ± 5 сек ($n = 151$) и в РЕМ сне – 352 ± 22 сек ($n = 11$). Мгновенная ЧСС у амазонского ламантина увеличивалась во время вдоха и уменьшалась во время ДП (дыхательная аритмия ЧСС).

8.2 Стадии активности, покоя и сна калана

Основной задачей исследований было охарактеризовать особенности сна калана по поведенческим признакам. Результаты исследований изложены в статье Lyamin et al. (2000b).

8.2.1 Общая характеристика стадий активности и покоя

Всего было проведено 6 серий наблюдений. Серия 1 (самец и самка вместе в круглом бассейне, 36 часов, наблюдение в течение 15-сек в конце каждой 5-й минуты), серия 2-3 (самка одна, круглый бассейн, 2 серии по 3 дня, регистрация круглосуточно программой), серия 4-5 (самка одна, квадратный бассейн, 2 серии по 3 дня, регистрация круглосуточно программой; есть в результатах). У каланов выделяли 4 стадии: АБ, СБ, покой и РЕМ сон. В АБ каланы плавали, собирали и ели корм, энергично чистились в воде или на помосте. В АБ также включали периоды смены воды в бассейне. К СБ относили эпизоды сниженной активности на поверхности воды с элементами груминга и осматривания. Глаза в это время обычно были открыты. В воде покоем считали эпизоды, во время которых каланы спокойно лежали на поверхности воды в характерной

позе на спине: передние лапы располагались на груди, задние лапы – над водой, а хвост – в воде (Рисунок 8.3, А).

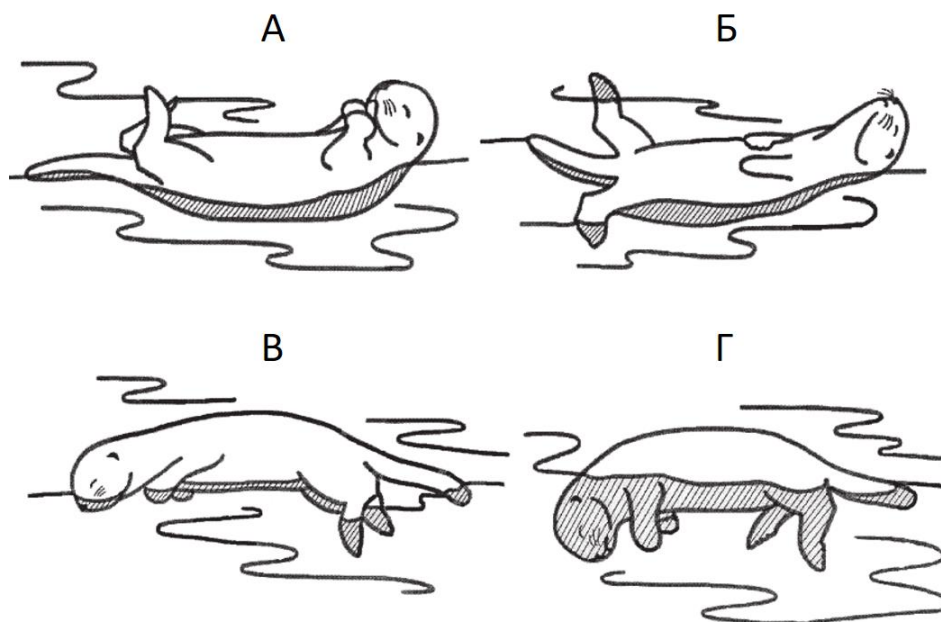


Рисунок 8.3. Характерные позы покоя и сна каланов в воде. А. Покой, или спокойный сон. Б. Переход от Покоя к REM сну. В и Г – REM сон (Lyamin et al., 2000b).

В позе покоя (Рисунок 8.3, А) каланы не были неподвижны. У них наблюдались движения хвоста, задних лап, туловища, которые позволяли балансировать и поддерживать позу. Иногда они наклонялись, но как только ноздри касались воды, животные занимали характерную позу, причём часто без признаков поведенческого пробуждения. На суше покоем считали эпизоды неподвижности на помосте, лёжа на боку и свернувшись в клубочек. Глаза, когда были видны, были закрыты. Эпизоды REM сна сопровождались вздрагиваниями головы, лап и всего тела, а также признаками гипотонии. Несколько раз удалось увидеть вздрагивания глаз. В воде REM сон начинался запрокидыванием головы назад. После этого калан заваливался на бок, голова погружалась под воду, и калан переворачивался на живот. Лапы и голова были направлены вниз (Рисунок 8.3, Б-Г) (Lyamin et al., 2000b).

8.2.2 Количественная характеристика активности, покоя и REM сна

В первых 3-х сериях каланы находились в нижней части круглого бассейна. Высота стенок над водой превышала 2 метра. В серии 1 на покой и REM сон у каланов приходилось 30% времени суток (31.6% у калана 1 и 28.1% у калана 2). Эпизоды REM сна были зарегистрированы у обоих животных. В сериях 2 и 3 общее время покоя (без учёта REM сна) у самки варьировало от 23.9% до 35.0%; в среднем всего $27.0 \pm 1.6\%$ времени. Количество REM сна в разные дни серий 2-3 варьировало в пределах 1.1%-2.5% времени суток, в среднем $1.8 \pm 0.2\%$ времени. Примерно

половина всех эпизодов РЕМ сна регистрировалась в воде. Длительность каждого составляла от 5 до 314 сек, в среднем 153 ± 27 сек. В течение дня регистрировалось от 6 до 16 эпизодов. Самые длинные эпизоды регистрировались на суше, но средние длительности эпизодов на суше и в воде не отличались. Как на суше, так и в воде более 90% АБ сопровождалось чисткой. За несколько дней до следующей (четвертой) серии наблюдений калана перевели в другой бассейн, из которого самка могла наблюдать за происходящим вокруг. Общее время покоя в сериях 4 и 5 составляло $20.1 \pm 1.4\%$ и $23.2 \pm 1.4\%$ времени суток, а РЕМ сна – 0.7 ± 0.2 и $2.1 \pm 0.1\%$ времени, соответственно. Длительность эпизодов РЕМ сна в серии 4 сократилась более чем вдвое – 70 ± 4 сек, по сравнению с сериями 2-3. В серии 5 средняя длительность эпизода РЕМ сна увеличилась до 131 ± 16 сек (Lyamin et al., 2000b).

8.2.3 Суточный профиль активности и покоя

Во 2-3 сериях суточный профиль покоя и РЕМ сна у самки был бимодальным (Рисунок 8.4). Наибольшее количество покоя приходилось на ночное время с 21 до 7 часов утра. В первую половину ночи калан больше отдыхал в воде, а начиная с 1 часа ночи – в основном на суше. Второй период покоя приходился на время с 13 до 20 часов. Все эпизоды в это время регистрировались в воде. В 4-5 сериях самка отдыхала только в ночное время и только в воде (Lyamin et al., 2000).

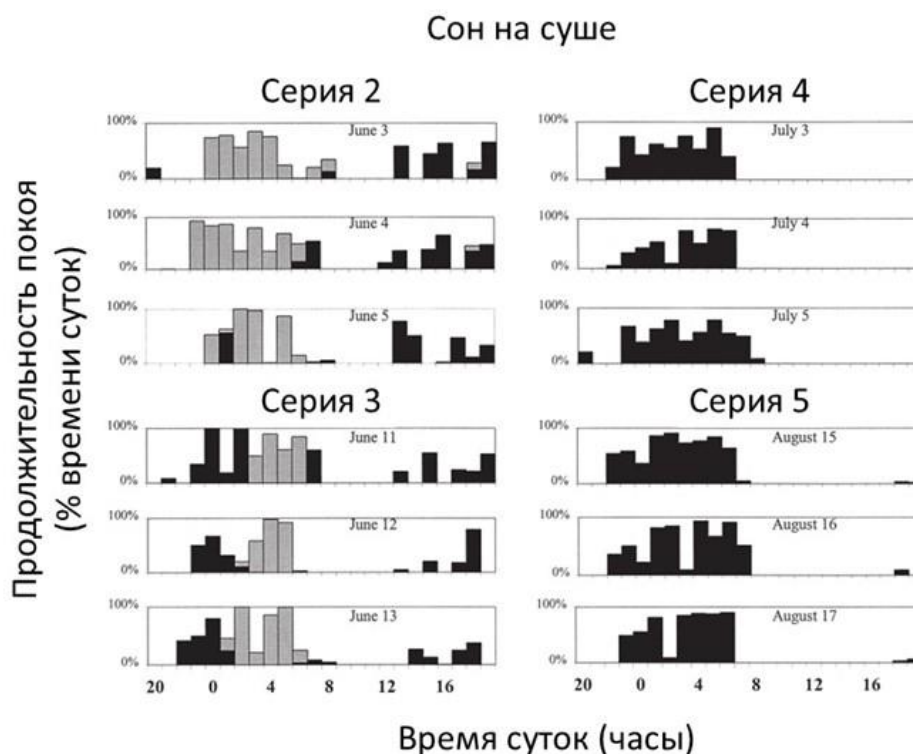


Рисунок 8.4. 24-час профиль покоя и РЕМ сна у самки калана в сериях 2-5. Высота столбика – процент одного часа. Черные столбики – покой в воде, серые – на суше (помосте) (Lyamin et al., 2000b).

8.2.4 Особенности дыхания

Большинство ДП (90%) у каланов были короче 15 сек. В АБ задержки дыхания более 30 сек регистрировались только при погружении. Во 2-3 сериях средняя ДП у самки составляла в АБ без погружений 12.2 ± 1.0 сек ($n=140$), в покое на суше – 5.6 ± 0.2 сек ($n=524$) и в воде – 6.4 ± 0.2 сек ($n=363$). Задержки дыхания более 30 секунд регистрировались у обоих каланов также при погружении головы под воду в РЕМ сне. Самая длинная была 70 сек (Lyamin et al., 2000b).

8.2.5 Основные результаты

Состояние покоя у каланов регистрировалось на суше и в воде. Покой в воде регистрировался в характерной позе (на спине) и сопровождался двигательной активностью. В РЕМ сне каланы переворачивались на бок или на живот, голова погружалась под воду. РЕМ сон характеризовался вздрагиваниями, а в воде задержками дыхания до 70 сек. В период наблюдений, когда степень беспокойства животных была минимальной (серии 1-3), на покой у каланов приходилось от 24% до 35%, а на РЕМ сон от 1.1% до 2.5% времени суток. Длительность эпизодов РЕМ сна составляла от 5 до 314 сек, в среднем 115 ± 27 сек. Дыхание было регулярным во время покоя на суше и в воде (средняя ДП 5.6-6.4 сек).

8.3 Стадии активности, покоя и сна гиппопотама

Основной задачей этой серии исследований было охарактеризовать особенности сна гиппопотама по поведенческим признакам. Предварительные результаты опубликованы в сборнике конференций (Lyamin and Siegel, 2005) и в двух статьях (Lyamin et al., 2013; Lyamin and Siegel, 2019). В этом разделе изложены результаты исследования с учетом дополнительного анализа, сделанного автором.

8.3.1 Продолжительность стадий активности и покоя

В активном бодрствовании (АБ) гиппопотама передвигались по вольеру (ходили, плавали) или кормились. Мать и детёныш все время держались вместе, тогда как самец – обособленно. У детёныша было много элементов игрового поведения. В СБ животные стояли, сидели или лежали на суше или в воде. В состоянии покоя включили все эпизоды, в которых животные были неподвижны в течение 1 минуты или совершали не больше одного движения (поворот головы, изменения позы и т.д.). Во время покоя на земле гиппопотама лежали на животе или на боку, опустив голову на землю, а в воде – лежали, стояли или сидели в мелкой части бассейна. В воде животные могли достаточно долго держать ноздри, глаза и уши или

только ноздри над водой. В другом случае сразу после вдоха они опускали голову под воду на время ДП (в положении лёжа клали голову на дно; Рисунок 8.5, А-Г; Lyamin and Siegel, 2005).

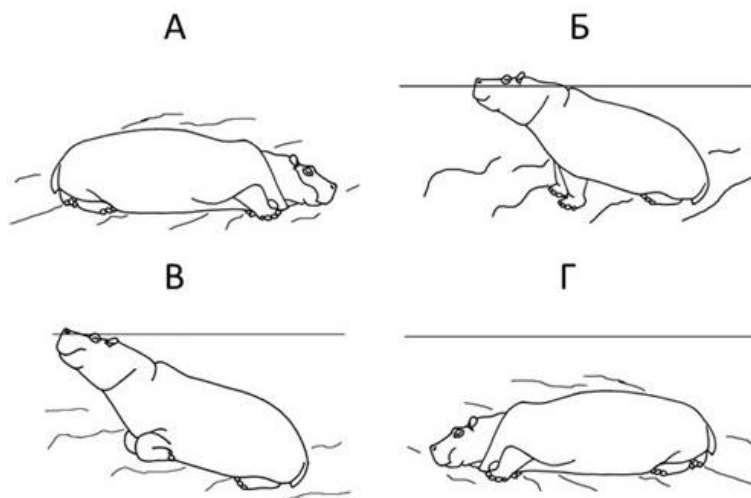


Рисунок 8.5. Позы покоя у гиппопотамов. А. Лёжа на суше. Б. Сидя или стоя в воде; ноздри, глаза и уши над поверхностью воды. В. Лёжа в воде, ноздри над водой. Г. Лёжа на дне (Lyamin and Siegel, 2005).

Глаза гиппопотамов были видны непостоянно. Чаще всего был виден один глаз. По результатам просмотра видеозаписей можно сделать заключение, что состояние двух глаз у животных всегда изменялось синхронно. В состоянии покоя на земле глаза у детеныша и самца чаще были закрыты или прикрыты, а в воде – чаще прикрыты или открыты. У самца глаза были закрыты заметно чаще. У матери продолжительные эпизоды закрытого состояния глаз были редки. Она сразу же открывала глаза при неожиданных звуках.

Днём все 3 гиппопотама проводили примерно равное время на суше и в воде (в среднем 45% и 55% времени наблюдений, соответственно; Рисунок 8.6, А).

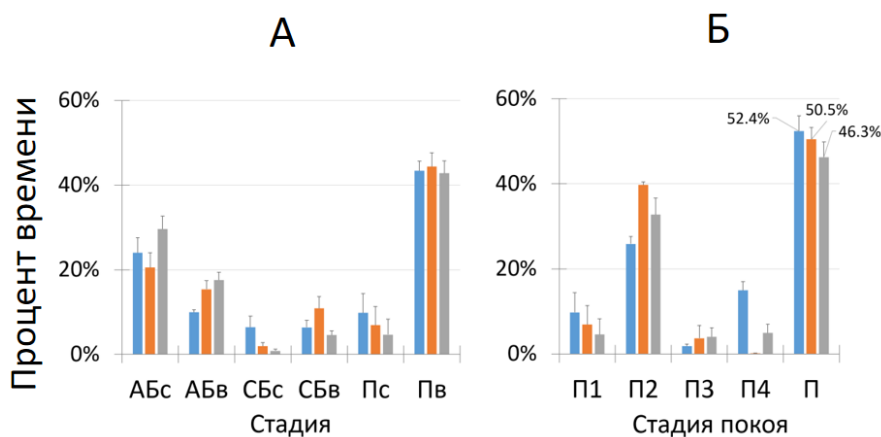


Рисунок 8.6. Продолжительность бодрствования и покоя у гиппопотамов. А. Общее время бодрствования и покоя на суше (с) и в воде (в, после названия стадии). Б. Композиция покоя. П1 – покой лёжа на земле. П2 – покой в воде, ноздри, глаза и уши над водой. П3 – покой в воде, ноздри над водой.

П4 – покой преимущественно под водой. Синие, оранжевые и серые столбики – детеныш, самка и самец, соответственно. Данные среднее \pm ошибка измерений для 3 дней видеозаписи поведения животных (по результатам исследований Lyamin and Siegel, 2005 и дополнительного анализа).

Самец был более активен (на АБ приходилось в среднем 47% времени), чем мать и её детёныш (36% и 34% времени). Большую часть ночи все гиппопотамы находились в воде, в среднем 76% времени, где регистрировалась большая часть покоя: 90% всего покоя у самца и 82% у детёныша (Рисунок 8.6, А).

На суше больше всего покоя было зарегистрировано у детёныша и меньше всего у самца: в среднем почти 19% и 10% времени суток, соответственно. У самки продолжительность покоя на суше была промежуточной (14% времени). В воде покой у самки и самца был представлен преимущественно эпизодами, во время которых животные постоянно держали над водой ноздри, глаза и уши: в среднем 78.8% и 70.9% времени покоя (или 39.8% и 32.8% времени суток). У детёныша такого поведения было значительно меньше, чем у взрослых: почти 50% от всего покоя (Рисунок 8.6, Б; подстадия П2; 25.9% времени суток). Остальной покой проходил у детёныша преимущественно под водой: 15.0% от времени суток или 28.6% от всего покоя. В это время он приподнимал над водой ноздри только для дыхательного акта в среднем раз в 35 сек. У самца такого поведения было почти в 3 раза меньше (4.9% времени суток), а у самки оно отсутствовало (<0.1% времени покоя, Рисунок 8.6, Б; П4).

8.3.2 РЕМ сон

В состоянии покоя у всех гиппопотамов регистрировались вздрагивания глаз, носа, ушей. Они напоминали вздрагивания в РЕМ сне у других млекопитающих, но были в большинстве случаев одиночными. Всего за 3 дня наблюдений общее число минут, в которых было зарегистрировано хотя бы одно вздрагивание, составляло у детёныша 16 мин, у самки 58 мин и у самца 7 мин (<1.5% от времени суток). У детёныша, и особенно у самки, в одной эпохе могло быть несколько вздрагиваний (до 4 у детёныша и до 8 у самки), а несколько эпох со вздрагиваниями регистрировались подряд. Средняя длительность таких эпизодов была 1.3 мин у детёныша (максимум 3 мин подряд) и 4.1 мин у самки (максимум 12 мин). У самки и детёныша вздрагивания регистрировались во время покоя на суше и в воде (подстадии П1 и П2). Глаза в эпохах со вздрагиваниями могли быть закрыты или открыты. У самца все вздрагивания были зарегистрированы в воде (подстадия П2). Все вздрагивания у самца были одиночными. Поскольку животные время от времени могли быть закрыты другими особями или лежали за камнями, то общее время покоя со вздрагиваниями оценить не удалось (результаты дополнительного анализа).

8.3.3 Особенности дыхания

На суше в состоянии покоя лучше всего были видны дыхательные акты у самки. Практически все ДП (98%) у нее были короче 30 сек (от 4 до 42 сек), средняя ДП была 13.5 ± 0.4 сек (Рисунок 8.7, А, подстадия П1).

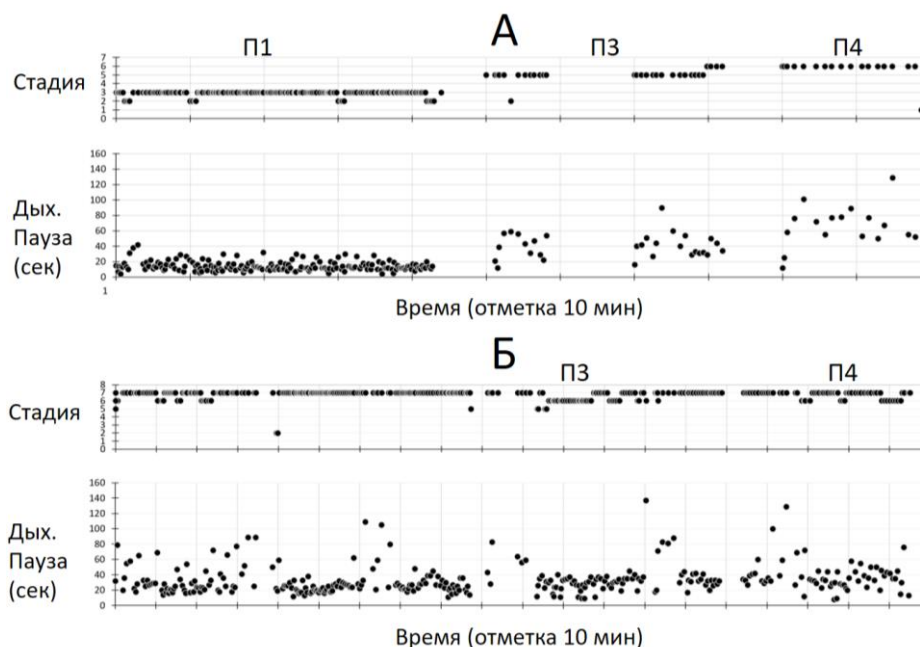


Рисунок 8.7. Последовательные дыхательные паузы во время покоя у гиппопотамов. А. Самка. Б. Детёныш. П1 – покой на суше. П3 – покой в воде; ноздри над водой. П4 – покой в воде; ноздри большую часть времени под водой (по результатам исследований Lyamin and Siegel, 2005 и дополнительного анализа).

В воде у всех гиппопотамов средние значения ДП в покое были минимум в 2 раза длиннее, чем у самки на суше (Рисунок 8.7, подстадии П2-П4). Особенно в том случае, если животным для дыхания приходилось всплывать или приподнимать голову над водой (подстадии П3 и П4): 33 ± 1 сек ($n=511$) у детёныша и 55 ± 3 сек ($n=57$) у самца. В воде доля длинных ДП у взрослых животных была больше, чем у детёныша (процент ДП > 60 сек: 8% у детёныша, 21% у самки и 44% у самца). В то же время, самая продолжительная задержка дыхания была зарегистрирована у детёныша: 145 сек по сравнению с 129 сек у самки и 109 сек у самца. Интересно, что во время покоя в воде у детёныша задержки дыхания более 60 сек могли развиваться с интервалом в 30-40 минут.

8.3.4 Основные результаты

Днём гиппопотамы (2-месячный детёныш, самка и самец) проводили примерно равное время на суше и в воде. Ночью они были больше в воде (76% времени), где регистрировалась большая часть покоя (90% у самца и 82% у детёныша). Самец был активнее (АБ занимало 47%

времени суток) по сравнению с матерью и детёнышем (36% и 34%). В среднем для всех животных на покой приходилось 50% времени суток. В воде взрослые животные держали ноздри, глаза и уши над водой (более 70% покоя), у детёныша такого поведения было на треть меньше. Остальное время покоя детёныш был под водой, выставляя ноздри для дыхания (28.6% покоя). В покое у всех животных были зарегистрированы вздрагивания глаз, морды, ушей, возможно, эпизоды РЕМ сна, время которых не превышало 1.5% времени суток. Дыхание у гиппопотамов было в основном регулярным. 98% ДП были короче 30 сек. В воде ДП были минимум в 2 раза длиннее, чем на суше. Они могли быть более 60 сек и развивались с интервалами 30-40 мин. Максимальная задержка дыхания у детёныша составила 145 сек.

8.4 Обсуждение результатов

Амазонский ламантин – единственный представитель сирен (*Sirenia*), живущих только в пресной воде (Bonde, 1918). Наблюдать за поведением ламантинов в природе сложно. Большую часть времени животные не видны, а видимость в воде р. Амазонки находится в пределах от 0.1 до 2 м (Rosas, 1994). Информации о поведении животных в природе по-прежнему не так много. По данным радиомечения, молодой ламантин передвигался как днем, так и ночью, за день в среднем на 2.4 км. Большую часть времени животное находилось в местах с наибольшей растительностью (Montgomery et al., 1981). При содержании в бассейнах ламантины плавали в среднем половину всего времени, 33% времени кормились и 17% времени были в состоянии покоя (Best, 1984). Исследованный нами ламантин в пруду передвигался в течение всего светлого времени суток, а также нескольких последних часов темного времени. Двигательная активность была минимальной в первой половине ночи (с 18 до 2 часов). Пройденное за сутки расстояние в нашем случае было в среднем 3.5 км, т.е. на 1 км больше, чем у ламантина с радиометкой (Montgomery et al., 1981). Учитывая разные способы оценки, пройденный путь у ламантина в наших условиях в пруду и в реке можно считать примерно одинаковым (Мухаметов и др., 1994; Montgomery et al., 1981).

В ЭЭГ-серии исследований сон у ламантина регистрировался в течение большей части суток (за исключением утренних часов, когда в бассейне меняли воду), но наибольшее количество МС и весь РЕМ сон приходился у животного на первую половину ночи. Таким образом, двигательная активность исследованного нами ламантина была синхронизирована со светлым временем. Общее время периода низкой активности, или покоя в озере (20-25% времени суток) и сна в бассейне (26%) в наших двух сериях (Мухаметов и др., 1994) были сопоставимы с оценкой времени покоя у ламантинов при содержании в аквариуме (17%, Best, 1984).

Одна из особенностей сна у исследованного нами ламантина – небольшое общее время стадии ПС (РЕМ сна) и отсутствие фазических компонентов. Эпизоды ПС у этого животного были выделены по периодам гипотонии после МС на фоне увеличенной вариабельности ЧСС. Признаков РЕМ сна у этого животного не было в первые два дня регистрации, поэтому нельзя исключать, что небольшое суммарное время и отсутствие выраженных фазических компонентов этой фазы сна были связаны с коротким адаптационным периодом. В то же время ламантины не единственные животные, у которых РЕМ сон не сопровождается вздрагиваниями.

Другая особенность сна исследованного нами ламантина – это эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС. Такие эпизоды регистрировались в периоды МС. Их суммарное время, так же как и контрастность межполушарной асимметрии, были сопоставимы с параметрами АМС у морских котиков на суше. Развитие эпизодов АМС у северных морских котиков, моржей, китообразных, а также у некоторых видов птиц сочетается с асимметричным состоянием глаз. Предполагается, что бодрствующее (или более активированное) полушарие в АМС или ОМС у морских млекопитающих участвует в обработке мультимодальной информации, что повышает уровень бдительности (Lyamin et al, 2008; Lyamin and Siegel, 2019; глава такая-то). Логично предположить, что межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС у амазонского ламантина – это отражение тех же процессов. Речь может идти об обработке визуальной, акустической и соматосенсорной информации. Для этого есть определенные предпосылки. У всех видов ламантинов связь детеныша с матерью обычно длится 1.5 - 2.0 года, но известны случаи, когда она продолжалась до 4 лет (Bonde, 2018). Хотя у взрослых ламантинов нет естественных врагов, для детенышей опасность могут представлять крокодилы, ягуары и крупные змеи (Bonde, 2018; Brady et al., 2022). При передвижении детеныши плывут параллельно и близко к своим матерям, что обеспечивает им защиту, облегчает коммуникацию и само движение. Информацию о состоянии глаз у исследованного ламантина собрать не удалось. Можно предположить, что, как у китообразных, мать и детеныш ламантинов поддерживают визуальный и тактильный контакт не только во время бодрствования, но и сна.

Вокализация играет важную роль в коммуникации ламантинов, причем детёныши издают звуки примерно в 2–6 раз чаще, чем их матери. Вокализация у детенышей регистрируется при перемещении, приближении сородичей, отсутствии матерей, а также перед кормлением (Sousa-Lima et al., 2002; O’Shea and Poché et al., 2006). У северных морских котиков эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС часто регистрировали в ответ на предъявление акустических стимулов, а именно криков других морских котиков (Lyamin et al., 2008 a). Тактильная информация в условиях мутной воды и высокой социальности также важна для

ламантинов. Известно, что латерализованная соматосенсорная афферентация (или деафферентация) может сочетаться с межполушарной асимметрией ЭЭГ в МС у крыс и у человека (Kattler et al., 1994; Vyazovskiy et al., 2000;).

Наконец, сон у амазонского ламантина, включая все эпизоды ПС, развивался во время ДП, а каждое движение сопровождалось снижением амплитуды МВА или пробуждением. Таким образом, сон исследованного амазонского ламантина, как и у моржа, сочетал признаки сна настоящих (неподвижность, задержки дыхания) и ушастых (межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС) тюленей.

Фенотип сна у калана и морского котика очень похож. У обоих видов большая часть покоя и сна в воде происходит на поверхности в характерной позе (у каланов на спине, а у котиков на боку) и сопровождается двигательной активностью (движениями хвоста, иногда лап у каланов и одним ластом у морских котиков). Поддерживая голову над водой, животные сохраняют регулярное дыхание, а также визуальный контроль за окружающим пространством; конечности держат над водой (лапы у калана, и 3 из 4-х ластов у морского котика), тем самым снижая потери тепла. Очевидно, что у каланов значительная часть времени покоя в такой позе с большой вероятностью приходится на МС, так как РЕМ сон у каланов и котиков сопровождается вздрагиваниями и, главное, признаками гипотонии и нарушением позы: голова погружается под воду, животные переворачиваются на бок и на живот, но при этом остаются у поверхности воды (Lyamin et al., 2000b).

Эпизоды РЕМ сна регистрировались у каланов как на суше, так и в воде, а средняя длительность была одинаковой – примерно 1.5 минуты. За исключением того, что все эпизоды РЕМ сна укладывались в одну задержку дыхания, поведенческие признаки этой стадии сна у каланов были такими же, как у большинства наземных млекопитающих (Lyamin et al., 2000b). При всей кажущейся меньшей приспособленности калана к водному образу жизни (регулярное дыхание во время сна, достаточно короткие по продолжительности и неглубокие погружения, связь с береговой линией), по всей видимости, у него нет сложностей с тем, чтобы спать РЕМ сном в воде. Это происходит во время задержек дыхания, а положительная плавучесть позволяет животным оставаться на поверхности воды. При этом “короткие эпизоды” РЕМ сна в воде у них длиннее, чем у морских котиков, а также у большинства птиц. Другими словами, каланы не отказываются от РЕМ сна в воде, что делает еще более загадочным отсутствие РЕМ сна у китообразных (в той форме, как у наземных млекопитающих) и временное исчезновение РЕМ сна при переходе с суши в воду у морских котиков.

В естественных условиях у каланов есть враги как в воде, так и на суше, что делает поддержание бдительности критически важным (Tinker et al., 2018). У китообразных и морских котиков контроль состояния окружающей среды может осуществляться приоткрыванием одного глаза во время ОМС (Главы 4 и 6). Согласно нашим и другим исследованиям, глаза у каланов во время покоя и сна были закрыты (Lyamin et al., 2000b; Cortez et al., 2016; Zellmer et al., 2021). Постоянная видеосъемка во время наблюдений не проводилась, поэтому короткие эпизоды асимметричного состояния глаз могли быть пропущены. В то же время, приоткрывание одного глаза во время сна для каланов скорее всего не характерно. Вероятно, каланы полагаются на коллективную бдительность, маскировку среди плавающих водорослей или перемещаются в местах с меньшим количеством хищников. Это основные стратегии, которые защищают их от акул и косаток (Zellmer et al., 2021).

Считается, что каланам достаточно просто поддерживать позу сна. Их мех насыщен пузырьками воздуха. Дыхание они задерживают на вдохе и у них относительно большой объем легких. Все это создает положительную плавучесть (Zellmer et al., 2021). В то же время, с наступлением REM сна, который сопровождается признаками гипотонии и прекращением двигательной активности, каланы сразу же переворачиваются на бок или на живот, хотя не тонут. Следовательно, двигательная активность (движения хвоста и лап, а также балансировка туловищем) важны для поддержания позы сна (МС) у каланов так же, как и у морских котиков. Сходство поведенческих фенотипов сна у каланов и морских котиков, а также нерегулярная двигательная активность, не исключают, что МС в воде у каланов имеет признаки ОМС морских котиков и китообразных (Lyamin et al., 2000b; Davis, 2019).

В природе гиппопотамы большую часть дневного времени проводят в воде, а ночью выходят на сушу кормиться (Eltringham 1999; Lewison and Carter, 2004; Mekonen and Hailemariam, 2016). Режим активности и покоя гиппопотамов в зоопарке был скорее противоположным. Днем животные примерно равное время проводили на суше и в воде, а ночью практически все время были в воде. Такое поведение можно объяснить не только отсутствием у животных потребности в поиске корма, но и низкой температурой воздуха (до 10°C) в ночное время и более высокой температурой воды, которая подогревалась. Такое же поведение регистрировалось и в других зоопарках. Так, в одном из них время пребывания гиппопотамов в бассейне с водой заметно увеличивалось с ростом температуры выше 15°C (Fernandez et al., 2020).

Наша исследование – первое детальное описание состояния покоя у гиппопотамов. В ранее проведенных исследованиях поведение регистрировали методом сканирования. К состоянию покоя относили в первую очередь эпизоды, когда животные лежали на земле. Поведение в воде

без явных признаков активности часто относили в одну категорию "под водой" (например, Fernandez et al., 2020). Общее время покоя у детеныша, матери и самца составляло примерно 50%, различия между животными были минимальными, но композиция покоя отличалась. У взрослых покой в воде был представлен преимущественно эпизодами неподвижности, во время которых глаза и уши были над водой. Глаза были чаще открыты или прикрыты, чем закрыты. У детеныша такого поведения было на 1/3 меньше. Примерно 25% времени покоя или 15% времени суток детеныш находился под водой, всплывая для дыхания в одном и том же месте рядом с матерью. Предположительно он опускался на дно. У самца такого поведения (погружений) было в 3 раза меньше, чем у детеныша, а у самки – таких эпизодов было всего лишь несколько. Несколько эпизодов неподвижности на дне водоема длительностью не менее 2 мин мы наблюдали как у самца, так у еще одного взрослого гиппопотама в другом зоопарке. Глаза у них были закрыты. По поведенческим критериям такие эпизоды у большинства млекопитающих представляют собой МС. У 2-х месячного детеныша большое количество погружений могло быть связано с тем, что он не мог отдыхать сидя или стоя, держа голову над водой, как это делали взрослые животные из-за сравнительно большой для него глубины бассейна.

У всех гиппопотамов в состоянии покоя на земле и в воде регистрировались вздрагивания, которые напоминали вздрагивания в РЕМ сне у наземных животных. Вздрагивания были в основном одиночными, но у самки минутные интервалы со вздрагиваниями на суше без признаков поведенческого пробуждения могли длиться до 12 минут. Суммарное время за сутки могло достигать почти 1.5% времени, что сопоставимо с оценкой времени ПС у жирафов (Schwerin and Tobler, 1996) и у некоторых копытных (Lyamin et al., 2021).

Дыхательные движения были долго хорошо видны только у самки. Тем не менее, на суше дыхание у всех 3-х животных было регулярным. В воде оно становилось более редким и переменным, но отличалось от прерывистого паттерна дыхания настоящих тюленей с закономерным чередованием задержек дыхания и периодов регулярного дыхания. Интересно, что у детеныша с периодом 30-40 минут регистрировались более продолжительные задержки дыхания. Они могли быть как эпизодами глубокого МС, так и РЕМ сна.

Таким образом, по поведенческим признакам состояние покоя на суше и в воде у гиппопотамов (неподвижность регулярное дыхание на суше, регулярное и прерывистое дыхание в воде, покой в воде на поверхности и под водой) напоминает состояние покоя и сна как моржа, так и настоящих тюленей.

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ключевыми признаками структуры сна наземных млекопитающих являются: неподвижность, дифференциация сна на 2 стадии – билатеральный МС и РЕМ сон, а также регулярное дыхание. Формирование фенотипов сна у водных млекопитающих происходило в процессе адаптации к водной среде или обитанию в двух средах – водной и наземной. Особенности сна в водной среде обусловлены физическими свойствами водной среды: низкой плотностью, высокой теплопроводностью и турбулентностью. Низкая плотность воды диктует необходимость контролировать положение животных в толще воды, чтобы не погрузиться слишком глубоко и не погибнуть. Высокая турбулентность создаёт сложности в поддержании определённых поз сна и может привести к попаданию воды в лёгкие во время дыхательного акта. Теплопроводность воды многократно выше, чем у атмосферного воздуха. Отсутствие убежищ также делает животных более уязвимыми для хищников. Три жизненно важных фактора оказали решающее влияние на формирование параметров сна у современных водных млекопитающих: (1) необходимость регулярно всплывать к поверхности воды для дыхания, (2) необходимость контролировать состояние окружающей среды и (3) необходимость обеспечить эффективную терморегуляцию. Важнейшие признаки сна водных млекопитающих включают: сон во время движения, однополушарный МС (ОМС), сокращение или исчезновение РЕМ сна и сон во время задержек дыхания.

9.1 Однополушарный сон китообразных

Белуха стала пятым видом зубатых китов, у которых сон был исследован электрофизиологическим методом. Вне зависимости от поведенческого фенотипа, чередующийся в двух полушариях ОМС – основная форма сна у представителей исследованных видов зубатых китов. На него приходится до 90% всего времени сна. Характерный для всех наземных млекопитающих билатерально-симметричный МС (БМС) у китообразных может быть только низкоамплитудным, как правило, он сопровождается межполушарной асимметрией, и его доля в общем сне незначительна. Все 5 исследованных видов китообразных относятся к разным семействам зубатых китов. Они отличаются по размерам, поведению, а также по ареалам обитания. ОМС, скорее всего, характерен и для других зубатых китов. В ходе эволюции основные признаки ОМС, вероятно, сформировались у общего предка для всей группы.

9.2 Фенотипы сна китообразных

Все китообразные могут спать в движении, а мелкие дельфины (азовки, дельфины Коммерсона) спят только в движении. Амплитуда медленноволновой активности ЭЭГ и

контрастность межполушарной асимметрии в МС у китообразных может модулироваться в связи с двигательной активностью. Стереотипное медленное плавание у китообразных неоднородно, оно включает эпизоды без двигательной активности, гипотонии, дезориентации. Такие эпизоды могут быть более глубоким МС по параметрам МВА и контрастности межполушарной асимметрии ЭЭГ. У китообразных средних и крупных размеров (афалина, белуха) сон чаще регистрируется во время зависания у поверхности воды. Неподвижное зависание – привилегия крупных зубатых, а также усатых китов. Крупные китообразные с большими запасами подкожного жира более устойчивы к волнению на поверхности воды; большой подкожный слой жира и низкая удельная площадь кожного покрова не только увеличивают плавучесть и позволяют животным легче двигаться в воде, но и снижают теплопотери. Мелким китообразным сложнее поддерживать позу на поверхности воды и они быстрее переохлаждаются в холодной воде, если перестают двигаться. В то же время покой у поверхности воды делает животных более подверженными нападению хищников. Эпизоды покоя на дне бассейнов, которые регистрировались у зубатых китов крупных и средних размеров, а также у детёныша серого кита, дают основание полагать, что такое поведение характерно для китообразных и в природе (например, на мелководье в прибрежной зоне). Речь идет о тех видах, которые часто отдыхают и спят, зависая у поверхности воды.

9.3 Онтогенез сна у китообразных

Взрослые косатки, белухи и афалины в бассейнах чаще отдыхают и, очевидно, спят, зависая у поверхности воды — это их предпочтительное поведение. Сразу после рождения детенышей матери (косатки и афалины) переходят к непрерывному плаванию, которое длится несколько недель. В течение этого времени детеныши следуют за матерями, всплывают для вдоха синхронно. Если интервалы становятся слишком длинными, детеныши всплывают самостоятельно и затем ускоряются, чтобы догнать матерей. В первые недели жизни матери и детеныши могут спать только в движении, при этом они должны постоянно контролировать положение друг друга. Высокая двигательная активность и синхронное плавание матерей и их детенышей скорее всего особенность сна всех китообразных.

Высокая активность детенышей связана с минимальными запасами жира, низкой плавучестью и слабо развитой нервно-мышечной координацией. Движение рядом с матерью повышает вероятность выживания детеныша, а мышечный термогенез компенсирует потери тепла. Постоянное движение в первые недели или месяцы жизни способствует выживанию детенышей, пока у них не сформируются необходимые механизмы и навыки поддержания жизнедеятельности. Высокая активность является отличительной чертой постнатального

онтогенеза китообразных, по сравнению с наземными млекопитающими, у которых с возрастом продолжительность покоя и сна уменьшается. Точно неизвестно, сколько времени матери и детеныши спят в это время, но продолжительные периоды сна в первые недели или месяцы жизни детенышей маловероятны. Хотя ОМС сочетается с движением у китообразных, но амплитуда медленных волн ЭЭГ снижается при резких движениях. Адаптивное снижение сна у матерей китообразных после родов является примером материнского поведения, которое повышает репродуктивный успех.

9.4 Сторожевая функция однополушарного сна

В ходе электрофизиологических исследований была установлена связь между состоянием глаз у белух и афалин и параметрами ЭЭГ в разных полушариях мозга во время ОМС: глаз, противоположный спящему полушарию, обычно закрыт или прикрыт, в то время как глаз, противоположный бодрствующему полушарию, чаще открыт. Открытое состояние двух глаз у афалины и белухи сочеталось с бодрствованием, а асимметричное – с ОМС. Эксперименты с предъявлением зрительных стимулов подтвердили, что открытый глаз позволяет контролировать окружающее пространство.

По данным визуальных наблюдений, асимметричное состояние глаз характерно не только для белух и афалин, но и еще как минимум для 3-х видов зубатых китов (белобочий дельфин, косатка, амазонский речной дельфин), а также детеныша серого кита. Китообразные поддерживают визуальный контакт во время сна, что позволяет координировать движение и положение животных в группе. Особенно это важно для матерей и их детенышей, которые в первые недели и месяцы жизни непрерывно плавают. Они координируют движение, направляя открытые глаза друг на друг. Эпизоды ОМС могли развиваться у дельфинов во время плавания в интервалах между вдохами, но они должны были прерываться во время всплываний, если оба глаза были открыты, как это происходило у афалины и белухи. Полученные данные служат экспериментальным подтверждением гипотезы о сторожевой функции ОМС у китообразных (поддержание бдительности и визуального контроля). Кроме того, учитывая аналогичное соотношение между паттерном ЭЭГ в двух полушариях и асимметричным состоянием глаз у морских котиков, моржа и у птиц, можно предположить, что сон усатых китов также имеет признаки ОМС, характерные для зубатых китов.

9.5 REM сон у китообразных

У 7 видов китообразных (6 видов зубатых и одного вида усатых) в состоянии покоя были зарегистрированы мышечные вздрагивания, количество которых могло отличаться более чем в

100 раз. Несмотря на различия в количестве вздрагиваний, между видами существует и очевидное сходство. Вздрагивания чаще регистрировались в конце эпизодов покоя, а у афалин после ОМС. Они могли объединяться в серии длительностью до 20 сек, и в их появлении были признаки периодичности. Мышечные вздрагивания могли сочетаться с вздрагиваниями глаз и век. У всех видов регистрировались признаки снижения мышечного тонуса и дезориентации длительностью до 12 сек, которые часто заканчивались пробуждением. В некоторых случаях вздрагивания совпадали с эрекциями. Общая продолжительность таких эпизодов (0.2-1.3% от суток или не более 18 минут) была небольшая.

РЕМ сон у китообразных отсутствует в форме, характерной для большинства наземных млекопитающих (стадия сна с редуцированным мышечным тонусом, вздрагиваниями глаз и низковольтной ЭЭГ). Причины отсутствия у китообразных РЕМ сна, который был зарегистрирован у всех исследованных наземных млекопитающих, остаются невыясненными. Если РЕМ сон действительно отсутствует у китообразных, они будут единственной группой теплокровных, у которой этой стадии сна нет. При этом РЕМ сон обнаружен у всех исследованных водных млекопитающих, включая амазонского ламантина и калана. Водная среда не исключает его развитие. Если он отсутствует у китообразных, причины должны быть уникальны для этой группы.

Однако у большинства китообразных в состоянии покоя, особенно у афалин после ОМС, наблюдаются поведенческие признаки, характерные для РЕМ сна наземных млекопитающих (такие как вздрагивания глаз, мышечное расслабление и дезориентация). Общая продолжительность таких эпизодов небольшая, но сопоставима с продолжительностью РЕМ сна у нескольких видов млекопитающих с его минимальной длительностью, например, у жирафа или ламантина (менее 1% от времени суток или 15 минут). Не следует исключать, что у китообразных РЕМ сон присутствует в модифицированной форме, например, в виде коротких эпизодов, как у многих птиц.

9.6 Сон ушастых тюленей на суше

Неподвижность, две стадии сна (МС и РЕМ сон) и регулярное дыхание – признаки сна на суше у ушастых тюленей (морские котики и морские львы), которые аналогичны признакам сна наземных млекопитающих. У взрослых морских котиков МС на суше примерно на 50% состоит из БМС, а МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ (АМС) сочетается у них с асимметричным состоянием глаз, как у китообразных. Степень контрастности межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС на суше у ушастых тюленей меньше, чем у китообразных. У щенков морских котиков и морских львов доля АМС меньше, чем у взрослых морских котиков. В возрасте 2-3 месяцев,

когда морские котики и северные морские львы уже могут спать в воде, пропорция АМС у щенков такая же, как у взрослых морских котиков. АМС с высокой вероятностью регистрируется и у других ушастых тюленей – в первую очередь у морских котиков, а также у морских львов.

9.7 Переход от сна на суше ко сну в воде у морских котиков

Сон в воде у морских котиков развивается в характерной позе на боку на поверхности воды. В такой позе три из четырех лап находятся в воздухе, голова поддерживается над водой, один глаз направлен в сторону воды или опущен в воду, а второй передний лап совершает гребковые движения, поддерживая позу. Такая поза снижает потери тепла в холодной воде, а движения переднего лапа способствуют мышечному термогенезу. При этом глаз морского котика, направленный к воде, приоткрывается, что позволяет контролировать состояние окружающей среды, т.е. поддерживать бдительность. Параллельно у морских котиков ОМС замещает БМС, причем полушарие, контралатеральное движущемуся в воде лапу, а также боку, на котором спит котик и направленному в сторону воды глазу, находится в состоянии бодрствования. В воде у морских котиков также сокращается REM сон почти в 30 раз за период 10-14 дней вплоть до исчезновения в первые 7 дней. В такой позе отдыхают или спят в воде все морские котики.

В воде у морских котиков происходит переход от типичного “наземного” на очень похожий “водный” тип сна китообразных, хотя у них (морских котиков) сохраняется регулярное дыхание. За 2 недели в воде у животных мог накопиться огромный дефицит REM сна, но после возвращения на сушу количество REM заметно не увеличивалось, все морские котики оставались здоровыми и их поведение было обычным. Замещение БМС на ОМС означает, что количество MS в одном полушарии в течение всего периода в воде у котиков было меньше, чем на суше. Важно, что в естественных условиях количество REM сна и MS (в одном полушарии) снижается у морских котиков в периоды миграций, поиска добычи и избегания хищников, когда от животных требуется высокий уровень двигательной активности и когнитивных функций, по сравнению с более спокойными периодами на суше. Эти изменения в структуре сна трудно объяснить, если считать сон только восстановительным процессом. Сохранение REM сна и высокоамплитудного билатерального MS, которые характеризуются сниженным мышечным тонусом и повышенным порогом пробуждения, а в случае REM сна – нарушением терморегуляции, означало бы большую уязвимость морских котиков перед хищниками, риск попадания воды в дыхательную систему, частые пробуждения и гипотермию. Способность морского котика в воде “естественным” образом исключать или значительно сокращать количество REM сна из повседневной жизни на дни или недели, когда условия сна меняются,

ставит под сомнение идею о том, что РЕМ сон жизненно необходим в ежедневном режиме. Какую бы функцию РЕМ сон не выполнял, его сокращение или исчезновение в первые 2 недели пребывания в воде было более полезным для морского котика.

9.8 Депривация сна на суше

В экспериментах по избирательной депривации БМС или РЕМ сна у морских котиков на суше нарастало давление депривируемой стадии сна. При депривации БМС общее количество и длительность эпизодов АМС у котиков увеличивались, но животные не переключались на ОМС – основную форму сна в воде. При депривации РЕМ сна морские котики не отказывались от попыток заснуть РЕМ сном, как они делали это в воде. После депривации БМС у всех морских котиков регистрировалось увеличение времени МС по сравнению с контрольными значениями. В то же время в случае депривации РЕМ сна наблюдался только кратковременный прирост, но он не был значимым для всей группы. Результаты избирательной депривации БМС и РЕМ сна у морских котиков на суше в целом согласуются с концепцией гомеостатической регуляции сна у млекопитающих и птиц, если игнорировать отсутствие связи между количеством потерянного сна и выраженностью компенсации. Результаты исследований предполагают, что морские котики более устойчивы к дефициту РЕМ сна, чем БМС. Метод депривации сна у морских котиков на суше не воспроизводит естественные изменения структуры сна, которые происходят у морских котиков при переходе с суши в воду.

9.9 Депривация сна и когнитивные функции

108-часовая депривация сна у северных морских котиков не оказывала негативного влияния на когнитивные процессы и функции, которые были задействованы в определении объектов по визуальным признакам и в поддержании кратковременной памяти, включая внимание, анализ сходства и различий между предметами, исполнительные функции и рабочую память. Наоборот, в ходе депривации сна все морские котики улучшали свои способности к выполнению этой задачи. Депривация сна также не повлияла на выраженность и направление индивидуальных поведенческих латерализаций и предпочтений. Результаты исследования когнитивных функций у морских млекопитающих отличаются от результатов похожих тестов на людях и лабораторных животных и предполагают, что дикие животные могут быть гораздо более устойчивы к дефициту сна, чем животные, живущие или находящиеся в более стабильных условиях. Дефицит или изменение режима сна не обязательно сопровождается ухудшением когнитивных функций у животных.

9.10 Однополушарный сон, состояние глаз и двигательная активность у морских котиков

Корреляция между состоянием глаза и паттерном ЭЭГ в контралатеральном полушарии у морских котиков, подобно тому, как наблюдается у белухи и афалины, также присутствует у некоторых птиц. В отличие от дельфинов, у которых один глаз может быть открыт в течение минут, морские котики во время сна скорее избегают закрывать один глаз на время более нескольких секунд. Чередую эпизоды кратковременного открывания и закрывания глаз, морские котики поддерживают состояние "прерывистой бдительности", на которое приходится более половины времени сна. Эта стратегия, хотя и применяется другими животными, сочетается у морских котиков с ОМС и полностью не прерывает сон. Периодическое открывание глаза, направленного в сторону опасности, снижает риск нападения хищника. Находясь в воде, морские котики также сокращают длительность стадий БМС и REM сна, во время которых глаза закрыты, а пороги пробуждения самые высокие, что также увеличивает уровень бдительности. Установленная корреляция между позой сна в воде и ОМС у морских котиков является экспериментальным подтверждением сторожевой функции ОМС, основанной в первую очередь на визуальном контроле. В то же время бодрствующее полушарие в ОМС у морских котиков, по-видимому, способно обрабатывать мультимодальную информацию, включая слуховую и соматосенсорную от вибрисс и движения лапа в воде, что способствует контролю за движениями лапа, необходимыми для поддержания позы.

Экспериментальных данных, которые бы подтверждали гипотезу о связи ОМС с движением у китообразных, пока нет. Короткие эпизоды ОМС у птиц, которые спят в полете, планируя с высоты или поднимаясь в восходящих потоках, скорее коррелируют с открытым состоянием глаза, направленного в сторону вращения. Однако связь ОМС и движения подтверждается данными о латерализации двигательной активности, позы сна и межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС у морских котиков. У них полушарие, контралатеральное движущемуся в воде лапу, находится в состоянии бодрствования или менее глубокого сна. У щенка морского льва МС в воде также сопровождается двигательной активностью, а сам сон – межполушарной асимметрией ЭЭГ. Таким образом, второй функцией ОМС может быть поддержание двигательной активности, в котором участвует бодрствующее полушарие. В общем случае бодрствующее полушарие в ОМС может выполнять многие функции обычного билатерального бодрствования, включая поддержание двигательной активности и анализ мультимодальной сенсорной информации. ОМС – это нейрофизиологический механизм, который обеспечивает сочетание сна с движением и высоким уровнем бдительности, обеспечивая безопасное дыхание, эффективную терморегуляцию и снижая риск нападения хищников.

9.11 Межполушарная асимметрия ЭЭГ у ушастых тюленей

В связи с особенностями сна северных морских котиков, сочетающих признаки сна наземных млекопитающих и ОМС китообразных, морской котик был использован как модель для изучения механизмов ОМС. Межполушарная асимметрия ЭЭГ (по показателю КА мощности ЭЭГ) была выражена в НА и ВА МС в диапазоне частот от 1.2 до 16 Гц, особенно 1.2-4.0 Гц и 12-16 Гц (диапазоны дельта и сигма волн, или сонных веретён, соответственно). Во всех частотных диапазонах межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС была выражена больше, чем в СБ и РЕМ сне. У морских котиков в МС хорошо выражены региональные каудально-фронтальный и латерально-медиальный градиенты МВА, а также аналогичный градиент КА (в обоих случаях от большего значения к меньшему). Эпизоды с межполушарной асимметрией ЭЭГ в МС неоднородны и предполагают разную степень генерализации межполушарной асимметрии в дорзальной коре (ОМС и АМС). Паттерн выделения моноаминов (гистамин, норадреналин и серотонин) очень похожий и синхронный в двух полушариях с наибольшим высвобождением во время АБ, сниженным в СБ и БМС и наименьшим в РЕМ сне. В отличие от моноаминов, выделение ацетилхолина было наибольшим в бодрствовании, в РЕМ сне и на стороне бодрствующего полушария в ОМС. Несмотря на кажущееся сходство влияния на кору больших полушарий, разные активирующие системы мозга вносят разный вклад в контроль ЭЭГ, поддержание бодрствования и разных видов активности. Концентрация ацетилхолина изменяется в связи с общим уровнем активации коры больших полушарий, а активность моноаминергической системы – с разными аспектами бодрствования.

9.12 Сон настоящих тюленей

За исключением характера дыхания, фенотип сна у всех видов настоящих тюленей на суше принципиально не отличается от такового у наземных млекопитающих, включая позы, неподвижность, закрытые глаза и полиграфические признаки МС, который состоит из БМС и РЕМ сна. У всех настоящих тюленей дыхание в МС прерывистое и представляет собой чередование периодов регулярного дыхания и задержек, которые у взрослых морских слонов на суше могут превышать 20 минут. Дыхание становится нерегулярным в РЕМ сне, причем многие эпизоды могут укладываться в одну дыхательную паузу. Такой паттерн дыхания превалирует на суше и становится основным в воде. Общее время сна, МС и РЕМ сна после перехода с суши в воду у настоящих тюленей также сокращается, но восстанавливается быстрее, чем у ушастых тюленей. Сон на задержках дыхания позволяет настоящим тюленям спать на поверхности воды, во время погружений на глубину, а на шельфе лежа на дне.

Большинство настоящих тюленей обитают в субполярных и полярных регионах. Анатомические и физиологические адаптации позволяют им выдерживать низкий уровень кислорода при длительных задержках дыхания и большое давление воды при погружениях на глубину, а также эффективно регулировать температуру тела в условиях холода. Погружаясь на глубину, тюлени могут минимизировать время на поверхности, снижая риск нападения хищников и степень воздействия неблагоприятных погодных условий, в том числе, когда морская вода замерзает, образуя ледяные поля, или во время шторма. Сон под водой становится единственно возможным способом в условиях замерзающих водоемов с ограниченным доступом к открытой воде. Сон во время погружений не требует постоянной двигательной активности и, следовательно, медленные волны сна в ЭЭГ у настоящих тюленей развиваются синхронно, как у наземных млекопитающих. В то же время животные должны просыпаться для всплытия к поверхности и дыхания. Отсутствие хищников также снижает ограничения на развитие эпизодов РЕМ сна на глубине. Как у ушастых, так и настоящих тюленей продолжительность сна зависит от сезона / стадии биологического цикла.

9.13 Сон ламантина, моржа, калана и гиппопотама

Моржи и ламантины сочетают особенности сна настоящих тюленей и морских котиков: прерывистое дыхание на фоне неподвижности (у моржей в воде), а также сочетание эпизодов АМС и БМС. Задержки дыхания позволяют животным спать под водой, что снижает воздействие неблагоприятных условий среды, таких как холодные температуры, ледовая обстановка, волнение моря (моржи), а также солнечная радиация (ламантины). Эпизоды однополушарного сна, особенно у моржа, могут быть связаны с поддержанием бдительности, подобно тому, как это наблюдается у ушастых тюленей. Фенотип сна у гиппопотамов имеет некоторое сходство со сном как моржей, так и настоящих тюленей. Хотя кажется более вероятным, что МС у гиппопотамов билатерально-симметричный, нельзя исключать и вариант сочетания АМС и БМС как способ поддержания высокого уровня бдительности.

Сходство поведенческих фенотипов сна у каланов и морских котиков, а также нерегулярная двигательная активность, дает основание предполагать, что у каланов сон в воде имеет признаки однополушарного сна, характерного для морских котиков. Важность движения во время сна и поддержания позы сна у каланов определяется необходимостью эффективной терморегуляции, заботой о потомстве и поддержанием высокого уровня бдительности.

9.14 Адаптивное сокращение сна.

Не только северные морские слоны, но и другие ластоногие сокращают продолжительность сна в воде в разные периоды жизни (Рисунок 9.1). Такие периоды могут быть короткими, длительностью в несколько дней, и повторяющимися, когда животные совершают перемещения на кормовые поля возле залежек на суше и льду (моржи, морские котики и морские львы) или продолжаться несколько месяцев, как в случае сезонных миграций, во время которых животные проплывают тысячи километров и многие месяцы не выходят на сушу (северные морские слоны, морские котики). В воде у них сокращается общая продолжительность и соотношение стадий сна. В связи с переходом с БМС на ОМС продолжительность МС в одном полушарии у северных морских котиков в воде может быть вдвое меньше, чем на суше в течение многих месяцев (Lyamin and Siegel, 2024).

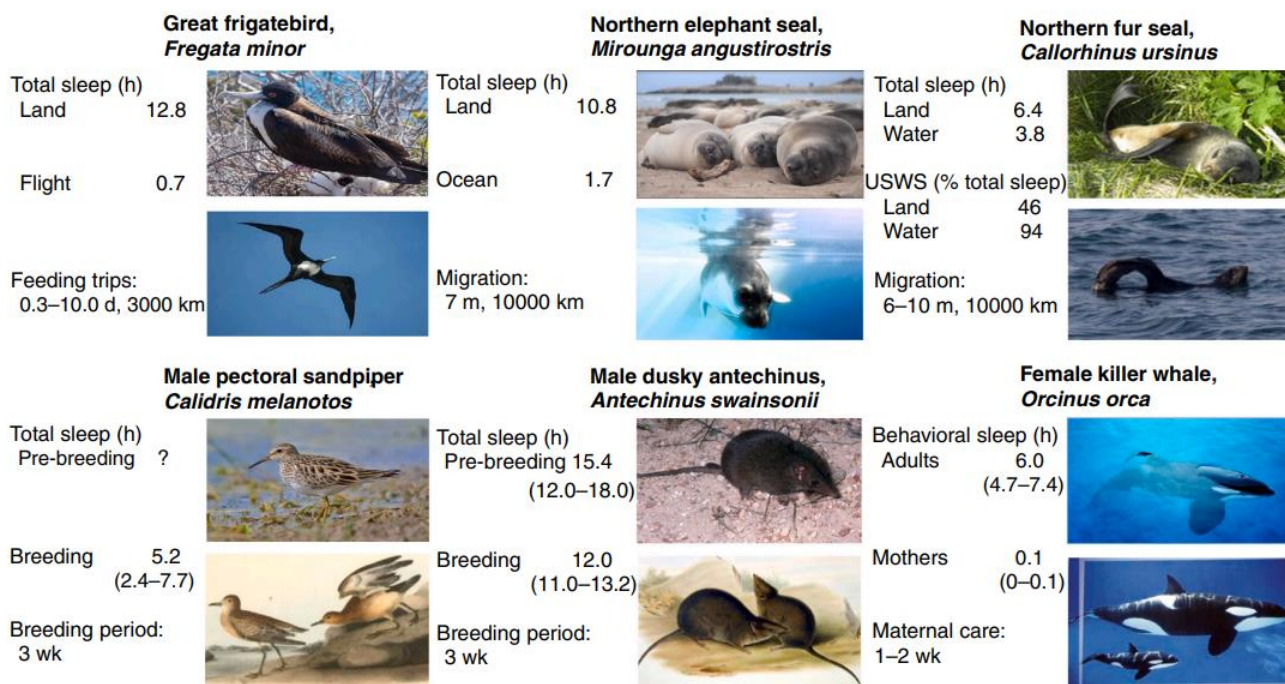


Рисунок 9.1. Примеры сокращения сна у животных, которые связаны с миграционным (верхний ряд: большой фрегат, северный морской слон, северный морской котик) или репродуктивным (нижний ряд: кулик, сумчатая мышь, косатки) поведением. Общее время сна – средние значения или диапазон изменений. Однополушарный сон (USWS) – процент от общего времени сна. Рисунок из статьи Lyamin and Siegel (2024).

Примеры значительной вариабельности времени сна в течение года есть у наземных животных. По нашим данным, африканские слоны (*Loxodonta Africana*) в природе спят в среднем не более 2 часов в день, что в 2.5 раза меньше, чем в зоопарках (Gravett et al., 2017). Большую часть времени они заняты поиском и поеданием пищи, иногда передвигаясь до 46 часов непрерывно. Несмотря на малое количество сна, это не влияет на их когнитивные функции и

продолжительность жизни. Примеры значительного сокращения сна есть и среди птиц. Большие фрегаты (*Fregata minor*) во время многодневных полётов на кормовые поля, пролетая до 3000 км, спят всего 2.9% времени, в то время как на суше — 53% (0.7 и 12.5 часов, соответственно). Эпизоды сна в полёте у них также значительно короче (в среднем 12 секунд против почти 1 минуты в гнезде). После возвращения птицы в гнездо превышение продолжительности сна (по сравнению со сном до полета) было минимальным (Рисунок 9.1; Rattenborg et al., 2016).

Значительные изменения структуры и количества сна происходят у животных и в связи с репродуктивным поведением. Во время размножения самцы большинства видов животных отдают приоритет поведению, связанному со спариванием, по сравнению с другими видами активности (например, морские слоны, котики и львы; Le Boeuf BJ, 2021; Gelatt and Gentry, 2018). Это было бы невозможно без сокращения продолжительности и глубины сна, причём степень этих изменений варьирует в зависимости от биологического цикла вида и экологических факторов. Так, значительные сокращения в количестве сна в период размножения происходят у самцов копытных, сумчатых мышей, а также у некоторых птиц (Lesku et al., 2012; Zeid et al., 2024; Manger et al., 2023). Несомненно, что связанные с репродуктивным периодом изменения структуры сна происходят и у самок. Высокий уровень двигательной активности, изменение привычного фенотипа и предположительно сокращение сна у самок (матерей) китообразных в первые недели после рождения детенышей – пример адаптивного сокращения сна (Рисунок 9.1). Подобные изменения в поведении, структуре и продолжительности сна могут происходить и у самок полуводных млекопитающих после рождения детенышей (например, у калана; Cortez et al., 2016; Zellmer et al., 2021).

Таким образом, сезонные сокращения сна, связанные с периодами миграций и размножения, широко распространены среди животных. С эволюционной точки зрения такое сокращение сна является адаптивным. Увеличенное и более эффективное питание создаёт жизненно важные запасы и повышает общую физическую форму и здоровье, в то время как высокая активность коррелирует с репродуктивным успехом. Сниженное количество сна (и дефицит сна по сравнению с другими условиями), которое может сохраняться от нескольких дней до месяцев, не влияет негативно на когнитивные процессы у животных, не нарушает адаптивный характер поведения, а также негативно не влияет на их физиологическое состояние. Накопленный дефицит сна компенсируется лишь частично.

10. ВЫВОДЫ

1. Ключевыми признаками сна наземных млекопитающих являются неподвижность, дифференциация сна на 2 стадии – билатеральный МС и РЕМ сон, а также регулярное дыхание, а водных и полуводных млекопитающих – сочетание сна и движения, однополушарный МС, сокращение или исчезновение РЕМ сна, а также сон во время задержек дыхания.
2. Однополушарный МС у зубатых китов сочетается с плаванием и неподвижным зависанием у поверхности или в толще воды. Поведенческий фенотип сна у китообразных, включая характер двигательной активности и асимметричное состояние глаз, зависит от возраста, размеров и особенностей физиологии животных, а также стадии биологического цикла.
3. Однополушарный МС в воде у ушастых тюленей (у морских котиков и с высокой вероятностью у морских львов) сочетается с движением, а у морских котиков с асимметричным состоянием глаз. Такой сон происходит на поверхности (морские котики) или в верхних слоях воды (морские львы).
4. Во время однополушарного МС бодрствующее полушарие мозга выполняет многие функции, характерные для билатерального бодрствования. Основные из них – высокий уровень бдительности и поддержание двигательной активности. ОМС служит нейрофизиологическим механизмом, обеспечивающим сочетание сна и движения, а также анализ информации об окружающей среде.
5. Одиночные и серийные вздрагивания мышц, век и глаз, поведенческие признаки сниженного мышечного тонуса, эпизоды дезориентации после ОМС или периодов покоя, которые имеют сходство с элементами РЕМ сна наземных млекопитающих, регистрируются у многих видов китообразных. Суммарное время таких эпизодов сопоставимо с продолжительностью РЕМ сна у некоторых наземных млекопитающих.
6. Сон во время задержек дыхания – главная особенность настоящих тюленей. Такой сон включает билатерально-симметричный МС и РЕМ сон и сочетается с неподвижностью.
7. В периоды миграций и размножения у ластоногих и китообразных изменяется структура и сокращается продолжительность сна. Эти изменения не оказывают негативного эффекта на общее состояние или когнитивные функции животных и не обязательно ведут к увеличению продолжительности сна позднее.
8. Изменение структуры и продолжительности сна у ластоногих при переходе с суши в воду происходит естественным образом при изменении условий среды. Избирательная депривация сна на суше сопровождается повторяющимися попытками заснуть так, как животные спят на суше, и не меняет существенно образом структуру сна.

9. Депривация сна у морских котиков в течение нескольких дней не оказывает негативного эффекта на состояние когнитивных функций. Морские млекопитающие более устойчивы к изменениям условий сна и последствиям дефицита сна.

10. Результаты спектрального анализа ЭЭГ и микродиализа нейромедиаторов коры полушарий во время сна и бодрствования у северных морских котиков указывают на то, что феномен ОМС у этих животных связан не только с различиями в функциональном состоянии дорзальной коры больших полушарий, но также и с асимметрией в функциональном состоянии симметричных подкорковых структур.

11. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богданова Л.Н., Горбачева К.К., Кондратьева Н.Л., и др., 1989. Особенности ритма дыхания сивучей в условиях неволи / Физиология морских животных. Тезисы докладов всесоюзной конференции. Апатиты 1989. С. 85-86.
2. Гусельников В.И., Изнак А.Ф., 1983. Ритмическая активность в сенсорных системах. М.: МГУ. С. 214.
3. Ковальзон В.М., 2024. Нейробиология бодрствования и сна. М.: УРС. 400 с.
4. Ковальзон В.М., Мухаметов Л.М., 1982. Колебания температуры мозга дельфинов, соответствующие однополушарному медленному сну // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 18. N. 3. С. 307–309.
5. Косенко П.О. Экспериментальное исследование межполушарной асимметрии электроэнцефалограммы во время медленноволнового сна у северных морских котиков. Дис. канд. биол. наук // Ростов-на-Дону. 2010. 122 с.
6. Косенко П.О., Корнева С.М., Лямин О.И. Анестезия Морских Котиков (*Callorhinus Ursinus*)/Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам VII международной конференции. 2012. С. 319-323.
7. Краснова В.В., 2007. Роль репродуктивного скопления белух (*Delphinapterus leucas*) в онтогенезе поведения детенышей, Белое море, о. Соловецкий. Дисс. канд. биол. наук/ Ин-т Океанологии им. П.П. Ширшова РАН. М., 159 с.
8. Крушинская Н.Л., Лисицина Т.Ю., 1983. Поведение морских млекопитающих. М.: Наука. С 336.
9. Кусто Ж.-И., Диоле Ф., 2003. Могучий властелин морей. Блистательный варвар морей. М.: Астрель. 381 С.
10. Лямин О.И., 1987. Становление в онтогенезе северных морских котиков межполушарной асимметрии ЭЭГ во время медленноволнового сна // Ж. высш. нервн. деят. 1987. Т. 37. N. 1. С. 157-159.
11. Лямин О.И. Сравнительно-физиологическое исследование сна ушастых и настоящих тюленей. Дис. канд. биол. наук // Москва. 1994. 205 с.
12. Лямин О.И., 2018. Эволюция сна от простых форм до млекопитающих // Эффективная фармакотерапия. V.35. С. 8-16.
13. Лямин О.И., Четырбок И.С. Межполушарная асимметрия электроэнцефалограммы в медленноволновом сне у щенков сивучей // Физиология морских животных. Тезисы Всесоюзной конференции, Апатиты. 1989. С. 99.

14. Лямин О. И., Мухаметов Л. М., 1998. Организация сна северного морского котика / Северный морской котик. Систематика, морфология, экология, поведение. Под ред. Соколова В. Е., Аристова А. А. и Лисицыной Т. Ю. М.: Наука. С. 280-302.
15. Лямин О.И., Мухаметов Л.М., 2013. Особенности сна китообразных // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. Т. 63. № 1. С. 61.
16. Лямин О.И., Корнева С.М., Мухаметов Л.М. Круговое плавание у китообразных / Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам VI международной конференции, Калининград. 2010. С. 348-351.
17. Лямин О.И., Мухаметов Л.М., Полякова И.Г., 1986. Особенности сна в воде у северных морских котиков // Ж. высш. нервн. деят. Т. 36. N. 6. С. 1039 - 1044.
18. Лямин О.И., Олексенко А.И., Полякова И.Г., 1989. Сон и бодрствование у щенков гренландского тюленя // Ж. высш. нервн. деят. Т. 39. N. 6. С. 1061 -1069.
19. Лямин О.И., Шпак О.В., Мухаметов Л.М., 1999. Типы плавания и бюджет времени у черноморских афалин (*Tursiops truncatus ponticus*) в неволе // Биологический вестник. Изд-во Харьк. гос. ун-та. Т. 2, N.1. С. 103-106.
20. Лямин О.И., Корнева С.М., Обухова Е. Д., Мухаметов Л. М., Сигал Д. М., 2015. Исследование способности северных морских котиков воспринимать и анализировать зрительную информацию в условиях отсутствия сна // Доклады Академии Наук. Т. 463. N. 6. С. 734–738.
21. Лямин О.И., Сигал Д.М., Евсигнеев Р.В., Назаренко Е.А., Рожнов В.В., 2021. Особенности цикла сон – бодрствование и циркадной активности малого оленька (*tragulus kanchil*) // Доклады Российской Академии Наук. Науки о жизни. Т. 500. N. 1. С. 437-442.
22. Лямин О.И., Сигал Д.М., Назаренко Е.А., Мань Ву., Рожнов В.В., 2023. Сон с открытыми глазами у двух видов оленей – индийского замбара (*Rusa unicolor*) и пятнистого оленя (*Cervus nippon*) // Доклады Российской Академии Наук. Науки о жизни. Т. 512. С. 480–485.
23. Лямин О.И., Косенко П.О., Высоцкий А.Л., Лапьерр Д.Л., Сигал Д.М., Мухаметов Л.М., 2012. Особенности сна моржей // Доклады Академии наук. Т. 444. N. 4. С. 461–465.
24. Мараков С.В., 1974. Северный морской котик. М.: Наука. 72 с.
25. Матишов Г.Г., Войнов В.Б., Вербицкий Е.В., Михайлюк А.Л., 2012. Кардиореспираторная функция и электрическая активность мозга кольчатой нерпы при переходе от бодрствования ко сну // Доклады академии наук. Том 442. N. 3. С. 413–418.
26. Мухаметов Л.М., 2017. История открытия одноплушарного сна // Эффективная фармакология. Т. 25. С. 132-135.

27. Мухаметов Л.М., Лямин О.И., 1997. Состояния покоя и активности у черноморских афалин / Черноморская афалина. Под ред. Соколова В.Е., Романенко Е.В. М.: Наука, 1997. С. 650-668.
28. Мухаметов Л.М., Полякова И.Г., 1981. Электрофизиологическое исследование сна у дельфинов-азовок //Журн. высш. нерв. деят. Т. 31. N. 2. С. 333-339.
29. Мухаметов Л.М., Супин А.Я., 1975. ЭЭГ исследование различных поведенческих состояний свободноподвижных дельфинов // Журн. высш. нерв. деят. 1975. Т. 25. N. 2. С. 386-401.
30. Мухаметов Л.М., Лямин О.И., Полякова И.Г., 1984. Сон и бодрствование у северных морских котиков // Журн. высш. нервн. деят. 1984. Т. 34. N. 3. С. 465-471.
31. Мухаметов Л.М., Олексенко А.И., Полякова И.Г., 1997. Структура сна у черноморских афалин. / Черноморская афалина. Под ред. Соколова В.Е., Романенко Е.В. М.: Наука. С. 492-512.
32. Мухаметов Л.М., Супин А.Я., Полякова И.Г., 1984. Сон каспийских тюленей //Журн. высш. нервн. деят. Т. 34. N. 2. С. 259-264.
33. Мухаметов Л.М., Супин А.Я., Строкова И.Г., 1976. Межполушарная асимметрия функциональных состояний мозга во время сна у дельфинов // Доклады Академии наук СССР. Т. 229. N. 3. С. 767–770.
34. Олексенко А.И., Четырбок И.С., Полякова И.Г., Мухаметов Л.М., 1996. Состояния активности и покоя у амазонских дельфинов / Амазонский дельфин. Под ред. Соколова В.Е. М.: Наука. С. 257-266.
35. Мухаметов Л.М., Лямин О.И., Четырбок И.С., Васильев А.А., Пезо Диас Р., 1994. Суточный цикл сна и бодрствования у амазонского ламантина / Млекопитающие Перуанской Амазонии. Под ред. Соколова В.Е. М.: Наука. С. 283-288.
36. Перри Р., 1976. Мир моржа. Л.: Гидрометиздат. 112с.
37. Пилецкий А.М., 1990. Маршрутные учеты и наблюдения за пищевой активностью каспийского тюленя в нагульный период. / Морские млекопитающие. Тезисы докладов X всесоюзной конференции по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих. Москва. С. 241-242.
38. Попов, В.В. Супин, А.Я., 2013. Слух китов и дельфинов. М.: КМК. 220 с.
39. Прясллова Ю.П. Экспериментальное изучение состояния покоя и асимметричного поведения некоторых морских млекопитающих. Дис. канд. биол. наук. // Екатеринбург. 2009. 129 с.

40. Прясллова Ю.П., Лямин О.И., Мухаметов Л.М., 2009. Латерализованное поведение у Северных морских котиков. // Докл. Акад. Наук. Т. 425. N.5. С.709-712.
41. Соколов В.Е., Мухаметов Л.М., Приходько В.И., Полякова И.Г., 1988. Электрофизиологическое исследование сна у кабарги // Доклады Академии наук СССР. Т. 302. N. 4. С. 1005–1009.
42. Стариков Г.В., 1990. О ресурсах и структуре стада кольчатой нерпы в Гыданском заливе Карского моря / Морские млекопитающие. Тезисы докладов X всесоюзной конференции по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих. Москва. С. 285-286.
43. Супин А.Я., Мухаметов Л.М., 1986. Некоторые механизмы однополушарного медленноволнового сна у дельфинов / Электрофизиология сенсорных систем морских млекопитающих. Под ред. В.Е. Соколова. М.: Наука. С. 188–207.
44. Супин А.Я., Мухаметов Л.М., Ладыгина Т.Ф., Попов В.В., Масс А.Я., Полякова И.Г., 1978. Электрофизиологическое исследование мозга дельфинов. М.: Наука. 213 с.
45. Томилин А.Г., 1984. Снова в воду. М.: Знание. 144 с.
46. Томилин А.Г., Кибальчич А.Л., 1975. Моржи района острова Врангеля // Зоол. журнал Т. 54. N. 2. С. 266 -272.
47. Шпак О.В., 2008. Поведенческие признаки сна китообразных. Дис. канд. биол. наук. // Москва. 2008. 173 с.
48. Шпак О.В., Лямин О.И., Мангер П., Сигал Д., Мухаметов Л.М., 2009. Состояния активности и покоя у дельфина Коммерсона *Cephalorhynchus commersonii* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 45. N. 1. С. 97-104.
49. Adachi N., Maresh J. L., Robinson P.W., Peterson S.H., Costa D.P., Naito Y., Watanabe Y. Y., Takahashi A., 2014. The foraging benefits of being fat in a highly migratory marine mammal // Proc. Biol. Sci. V. 281:20142120.
50. Adamson C., Foster T.M., McEwan J.S., 2000. Delayed matching to sample: the effects of sample-set size on human performance // Behav. Processes. V. 49. P. 149–161.
51. Affanni J.M., Cervino C.O., Marcos H.J, 2001. Absence of penile erections during paradoxical sleep. Peculiar penile events during wakefulness and slow wave sleep in the armadillo // J. Sleep Res. V. 10, N 3. P. 219-228.
52. Alhaider I.A., Aleisa A.M., Tran T.T., Alzoubi K.H., Alkadhi K.A., 2010. Chronic caffeine treatment prevents sleep deprivation-induced impairment of cognitive function and synaptic plasticity // Sleep. V. 33. P. 437-444.

53. Alhola P, Polo-Kantola P., 2007. Sleep deprivation: Impact on cognitive performance // *Neuropsychiatr Dis Treat.* V. 3. P. 553–567.
54. Allison T, Cicchetti D.V., 1976. Sleep in mammals: ecological and constitutional correlates // *Science.* V. 194. N. 4266. P. 732-734.
55. Allison T, Van Twyver H, Goff W.R., 1972. Electrophysiological studies of the echidna, *Tachyglossus aculeatus*. I. Waking and sleep // *Arch. Ital. Biol.* V. 110. P. 145–184.
56. Amlaner C.J., Ball N.J., 1994. Avian sleep / *Principles and practice of sleep medicine*, 2nd ed. Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. (eds). Philadelphia: W. B. Saunders. 1994. p. 81–94.
57. Aserinsky E., Kleitman N., 1953. Regularly occurring periods of eye motility, and concomitant phenomena, during sleep // *Science.* V. 118, N. 3062. P. 273-274.
58. Au W.L., 2018. Echolocation / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). Academic Press. P. 289-299.
59. Baird R.W., Hanson M.B., Dill L.M., 2005. Factors influencing the diving behaviour of fish-eating killer whales: sex differences and diel and interannual variation in diving rates // *Canadian Journal of Zoology.* V. 83. P. 257–267.
60. Ball N.J., Amlaner C.J., Shaffery J.P., Opp M.R., 1988. Asynchronous eye-closure and unihemispheric quiet sleep of birds / *Sleep* 1986. Koella W.P., Obal F., Schulz H., Visser P. (eds). New York: Gustav Fischer Verlag. P. 151–153.
61. Ballance L.T., 2018. Cetacean / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). Academic Press. P. 172-180.
62. Banks S., Dinges D.F., 2007. Behavioral and physiological consequences of sleep restriction // *J. Clin. Sleep. Med.* V. 3. No. 5. P. 519-528.
63. Baran B., Pace-Schott E.F., Ericson C., Spencer R.M., 2012. Processing of emotional reactivity and emotional memory over sleep // *J. Neurosci.* V. 32. P. 1035–1042.
64. Bartholomew G. A., 1954. Body temperature and respiratory and heart rates in the northern elephant seal. // *Journal of Mammalogy.* V. 35. P. 211–218.
65. Bartholomew G.A., Wilke F., 1956. Body temperature in the northern fur seal, *Callorhinus ursinus* // *J. Mammal.* V. 37. P. 327–337.
66. Basner M., Dinges D.F., 2012. An adaptive-duration version of the PVT accurately tracks changes in psychomotor vigilance induced by sleep restriction // *Sleep.* V. 35. N. 2. P. 193-202.
67. Baylis A.M., Orben R.A., Arnould J.P., Peters K, Knox T, Costa .D.P, Staniland I.J., 2015. Diving deeper into individual foraging specializations of a large marine predator, the southern sea lion // *Oecologia.* V. 179. N. 4. P. 1053-1065.

68. Benington, J.H., and Heller, H.C., 1995. Does the function of REM sleep concern non-REM sleep or waking? // *Prog. Neurobiol.* V. 44. P. 433–449.
69. Berta A., 2018. Pinnipeds / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 733–740.
70. Berta A., Sumich J.L., Kovacs K.M., 2015. *Marine Mammals: Evolutionary Biology*. 3rd Ed. Academic Press. 2015. P.738.
71. Berger R.J., Phillips N.H., 1995. Energy conservation and sleep // *Behav. Brain. Res.* V. 69. P. 65–73.
72. Best R.C., 1984. The aquatic mammals and reptiles of the Amazon / *The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Sioli H. (ed). Boston: Dordrecht (Netherlands). P. 371-412.
73. Bhagwandin A., Gravett N., Lyamin O.I., Oosthuizen M.K., Bennett N.C., Siegel J.M., Manger P.R., 2011. Sleep and wake in rhythmic versus arrhythmic chronotypes of a microphthalmic species of African mole rat (*Fukomys mechowii*) // *Brain. Behav. Evol.* V. 78. N. 2. P. 162-183.
74. Blackwell S.B., Le Boeuf B.J., 1993. Developmental aspects of sleep apnoea in northern elephant seals, *Mirounga angustirostris* // *Journal of Zoology, London*. V. 231. P. 437–447.
75. Bonde R.K., 2018. Sirenian life history / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds) New York: Academic Press. P. 859-861.
76. Bonnet M.H., 2005. Acute sleep deprivation / *Principles and practice of sleep medicine*. Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. (eds). Philadelphia: Elsevier Saunders. P. 51–66.
77. Borbely A.A., 1994. Sleep homeostasis and models of sleep regulation / *Principles and Practice of Sleep Medicine (2nd ed)*. Kryger M.H., Roth T. and Dement W.C. (eds) W.B. Saunders, Philadelphia, P. 309–320.
78. Borbely A.A., Achermann P., 2005. Sleep homeostasis and models of sleep regulation / *In Principles and Practice of Sleep Medicine (4th ed)*. Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. (eds). Philadelphia: Saunders., P. 405–417.
79. Borbely A. A., Tobler I., Hanagasioglu M., 1984. Effect of sleep deprivation on sleep and EEG power spectra in the rat // *Behav. Brain. Res.* V. 14. P. 171–182.
80. Brady B., Ramos E., May-Collado L., Landrau-Giovannetti N., Lace N., Arreola M., Melo-Santos G., Silva V., Sousa-Lima R., 2022. Manatee calf call contour and acoustic structure varies by species and body size // *Scientific Reports*. V. 12. P. 19597.
81. Bronzino J.D., Brusseau J.N., Stern W.C., Morgane P.J., 1973. Power density spectra of cortical EEG of the cat in sleep and waking // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* V. 35. P. 187–191.

82. Boucetta S., Cissé Y., Mainville L., Morales M., Jones B.E., 2014. Discharge profiles across the sleep-waking cycle of identified cholinergic, GABAergic, and glutamatergic neurons in the pontomesencephalic tegmentum of the rat // *J. Neurosci.* V. 34. N. 13. P. 4708-4727.
83. Bowen W.D., 2018. Pinniped Ecology / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 705-712.
84. Buchet C., Dewasmes G., Le Maho Y., 1986. An electrophysiological and behavioral study of sleep in emperor penguins under natural ambient conditions // *Physiol. Behav.* V. 38. N. P. 331-335.
85. Buchsbaum M.S., Hazlett E.A., Wu J., Bunney W.E.Jr., 2001. Positron emission tomography with deoxyglucose-F18 imaging of sleep// *Neuropsychopharmacology.* V. 25. N. 5. Suppl. P. S50–S56.
86. Bushey D., Tononi G., Cirelli C., 2011. Sleep and synaptic homeostasis: structural evidence in *Drosophila* // *Science.* V. 332. N. 6037. P. 1576-1581.
87. Bushey D, Tononi G, Cirelli C., 2015. Sleep- and wake-dependent changes in neuronal activity and reactivity demonstrated in fly neurons using in vivo calcium imaging// *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* V. 112. N. 15. P. 4785-4790.
88. Campbell SS, Tobler I., 1984. Animal sleep: a review of sleep duration across phylogeny // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 8. N. 3. P. 269-300.
89. Capellini I, Barton R.A., McNamara P., Preston B.T., Nunn C.L., 2008. Phylogenetic analysis of the ecology and evolution of mammalian sleep // *Evolution.* V. 62. No. 7. P. 1764-1776.
90. Carskadon M.A., Dement W.C., 2005. Normal human sleep / *Principles and Practice of Sleep Medicine (4th ed)*. Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. (eds). Philadelphia: Saunders. P. 13–23.
91. Cassini M.H., Vila B.L., 1990. Cluster analysis of group types in southern right whale (*Eubalaena australis*) // *Marine Mamm. Sci.* 6. 17–24.
92. Castellini M., 2018. Thermoregulation / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic. P. 990-994.
93. Castellini M.A., Milsom W.K., Berger R.J., Costa D.P., Jones D.R., Castellini J.M., Rea L.D., Bharna S., Harris M., 1994. Patterns of respiration and heart rate during wakefulness and sleep in elephant seal pups // *Am J Physiol.* V. 266. N. 3.(Pt 2). P. R863-969.
94. Cirelli C., Tononi G., 2008. Is sleep essential? // *PLoS Biol.* V. 6:e216.
95. Chilvers L.B., 2018. Eared Seals / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 281-284.

96. Chivers S.J., 2018. Cetacean Life History / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 186-189
97. Christiansen F., Lynas N.M., Lusseau D., Tscherter U., 2015. Structure and dynamics of minke whale surfacing patterns in the Gulf of St. Lawrence, Canada // PLoS One. V.10. No. 5:e0126396.
98. Colavito V, Fabene P.F., Grassi-Zucconi G., Pifferi F., Lamberty Y., Bentivoglio M., Bertini G., 2013. Experimental sleep deprivation as a tool to test memory deficits in rodents // Front. Syst. Neurosci. V. 13. N. 7:106.
99. Condit R., Le Boeuf B.J., 1984. Feeding Habits and Feeding Grounds of the Northern Elephant Seal // J. of Mammalogy. V. 65. No. 2. P. 281–290.
100. Costa D.P., Maresh J.L., 2018. Energetics / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 329-335.
101. Cortez M., Wolt R., Gelwick F., Osterrieder S., Davis R., 2016. Development of an altricial mammal at sea: I. Activity budgets of female sea otters and their pups in Simpson Bay, Alaska // J. Exp. Marine Biology and Ecology. V. 481. P. 71-80.
102. Daniel T.A., Katz J.S., Robinson J.L., 2016. Delayed match-to-sample in working memory: a BrainMap meta-analysis // Biol. Psychol. V. 120. P. 10–20.
103. Davis R.W., 2019. Sleep / Marine Mammals. Adaptations for an Aquatic Life. Marine Mammals. Switzerland AG: Springer Cham. P. 267-278.
104. Deadwyler S.A., Porrino L., Siegel J.M., Hampson R.E., 2007. Systemic and nasal delivery of orexin-A (Hypocretin-1) reduces the effects of sleep deprivation on cognitive performance in nonhuman primates // J. Neurosci. V. 27. P. 14239-13247.
105. Deecke V., Nykanen M., Foote A.D., Janik V.M., 2011. Vocal behaviour and feeding ecology of killer whales *Orcinus orca* around Shetland, UK // Aquatic Biology. V. 13. N. 1. P. 79-88.
106. Derocher A.E., Wiig Ø., Andersen M., 2002. Diet composition of polar bears in Svalbard and the western Barents Sea // Polar Biol. V. 25/ P. 448–452.
107. Dewasmes G., Cohen-Adad F., Koubi H., Le Maho Y., 1985. Polygraphic and behavioral study of sleep in geese: existence of nuchal atonia during paradoxical sleep // Physiol. Behav. V. 35. N. 1. P. 67-73.
108. Dement W., 1960. The effect of dream deprivation // Science. V. 131. P. 1705–1707.
109. Dinges D.F., Rogers N.L., Baynard M.D., 2005. Chronic sleep deprivation / Principles and Practice of Sleep Medicine (4th ed). Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. (eds). Philadelphia: Saunders., pp 67–76.

110. Eiland M.M., Lyamin O.I., Siegel J.M., 2001. State related discharge of neurons in the brainstem of freely moving box turtles, *Terapene Carolina major*// Archive Ital. Biology. V. 139. P. 23-36.
111. Eltringham S.K., 1999. The Hippos: Natural History and Conservation. London: Princeton University Press, P. 184.
112. Everson C.A., Gilliland M.A., Kushida C.A., Pilcher J.J., Fang V.S., Refetoff S., Bergmann B.M., Rechtschaffen A., 1989 // Sleep deprivation in the rat: IX. Recovery. Sleep. V. 12. P. 60–67.
113. Fernandez E.J., Ramirez M., Hawkes N.C., 2020. Activity and Pool Use in Relation to Temperature and Water Changes in Zoo Hippopotamuses (*Hippopotamus amphibious*) // Animals (Basel). V. 10. N. 6. P. 1022.
114. Flanigan, W.F., 1974a. Nocturnal behavior of captive small cetaceans. I: The bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* / Sleep Res. V.3. P. 84.
115. Flanigan, W.F., 1974b. Nocturnal behavior of captive small cetaceans. II: The beluga whale, *Delphinapterus leucas* / Sleep Res. V. 3. P. 85.
116. Flanigan, W.F., 1975a. More nocturnal observations of captive small cetaceans. I: The killer whale, *Orcinus orca* / Sleep Res. V. 4 P. 139.
117. Flanigan, W.F., 1975b. More nocturnal observations of captive small cetaceans. II: The pacific white-sided dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens* / Sleep Res. V. 4. P. 140.
118. Flanigan, W.F., 1975c. More nocturnal observations of captive small cetaceans. III: Further study of the beluga whale, *Delphinapterus leucas* / Sleep Res. 4. P. 141.
119. Foote A.D., Liu Y., Thomas G.W., et al. 2015. Convergent evolution of the genomes of marine mammals // Nature Genetics. V. 47. P. 272-275.
120. Ford J.K.B., 2009. Killer whale (*Orcinus orca*) / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 650–657.
121. Fordyce R.E., 2018. Cetacean Evolution. Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 180-185.
122. Garde E., Jung-Madsen S., Ditlevsen S., Hansen R.G., Zinglensen K.B., Heide-Jørgensen P.M., 2018. Diving behavior of the Atlantic walrus in high Arctic Greenland and Canada// Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 500. P. 89-99.
123. Gelatt T.S., Gentry R., 2018. Northern Fur Seal: *Callorhinus ursinus* / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 645-648.

124. Gnone G., Benoldi C., Bonsignori B., Fognani P., 2001. Observations of rest behaviours in captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) // Aquatic Mamm. V. 27. N. 1. P. 29-33.
125. Goley P.D., 1999. Behavioral aspects of sleep in pacific white-sided dolphins (*Lage-norhynchus oqliquidens*, Gill 1865) // Mar. Mamm. Sci. V. 15, N. 4. P. 1054-1064.
126. Gravett N., Bhagwandin A., Sutcliffe R., Landen K., Chase M.J., Lyamin O.I., Siegel J.M., Manger P.R., 2017. Inactivity/sleep in two wild free-roaming African elephant matriarchs - Does large body size make elephants the shortest mammalian sleepers? // PLoS One. V. 12. N. 3. P.e0171903.
127. Gujar N., McDonald S.A., Nishida M., Walker M.P., 2011. A role for REM sleep in recalibrating the sensitivity of the human brain to specific emotions // Cereb Cortex. V. 21. P. 115–123.
128. Habeck C., Rakitin B.C., Moeller J., Scarmeas N., Zarahn E., Brown T., Stern Y., 2004. An event-related fMRI study of the neurobehavioral impact of sleep deprivation on performance of a delayed match-to-sample task // Brain Res Cogn Brain Res V. 18. P. 306-321.
129. Hahn L.A., Rose J., 2020. Working memory as an indicator for comparative cognition - detecting qualitative and quantitative differences // Front Psychol V. 11 P. 1954.
130. Hammill M.O., 2018. Earless seals / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 284-289.
131. Hartse K., 2011. The phylogeny of sleep / Chapter 7. Handbook of Clinical Neurology. Sleep Disorders. Vol. 98 (3rd series). Part 1. Montagna P. and Chokroverty S. (eds). Elsevier B.V. Pp. 97-109.
132. Hassani O.K., Lee M.G., Jones B.E., 2009. Melanin-concentrating hormone neurons discharge in a reciprocal manner to orexin neurons across the sleep-wake cycle // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 106. P. 2418.
133. Hassani O.K., Henny P., Lee M.G., Jones B.E., 2010. GABAergic neurons intermingled with orexin and MCH neurons in the lateral hypothalamus discharge maximally during sleep // Eur. J. Neurosci. V. 32. P. 448-457.
134. Hill H.M., Guarino S., Geraci C., Sigman J., Noonan M., 2017. Developmental changes in the resting strategies of killer whale mothers and their calves in managed care from birth to 36 months // Behaviour V. 154. P. 435–466.
135. Hindell M., 2018. Elephant Seals, *Mirounga angustirostris* and *M. leonine* / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Bernd Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 303- 307.

136. Hindell M., Slip D., Burton H., Bryden M., 1992. Physiological Implications of Continuous, Prolonged, and Deep Dives of the Southern Elephant Seal (*Mirounga-Leonina*) // Canadian Journal of Zoology. V. 70. P. 370-379.
137. Hoffman M.L., Beran M.J., Washburn D.A., 2009. Memory for "what", "where", and "when" information in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). J Exp Psychol Anim Behav Process // V. 35. P. 143-52.
138. Horne J.A., 2000. REM sleep – by default? // Neurosci. Biobehav. Rev. V. 24. P. 777–797.
139. Horne J., 2009. REM sleep, energy balance and ‘optimal foraging’ // Neurosci. Biobehav. Rev. V. 33. P. 466–474.
140. Horner R.L., Sanford L.D., Pack A.I., Morrison A.R., 1997. Activation of a distinct arousal state immediately after spontaneous awakening from sleep// Brain Res. V. 778. P. 127–134.
141. Huber R., Deboer T., Tobler I., 2000. Topography of EEG dynamics after sleep deprivation in mice // J. Neurophysiol. V. 84. P. 1888–1893.
142. Hunter A.S., 2019. Short-term REM deprivation does not affect acquisition or reversal of a spatial learning task // Behav. Processes V. 169. P. 103985.
143. Huntley A.C., Costa D.F., Walker J.M. et.al. 1981. Cessation of respiration during the entire sleep cycle: a mode of energy conservation in the elephant seal / APSS 21th Meeting. Hyannis. 1981.
144. Ioffe S., Jansen A.H., Russell B.J., Chernick V., 1980. Sleep, wakefulness and the monosynaptic reflex in fetal and newborn lambs // Pflugers Arch. V. 388. N. P. 149-157.
145. Iversen M., Aars .J, Haug T., Alsos I.G., Lydersen C., Bachmann .L, Kovacs K.M., 2013. The diet of polar bears (*Ursus maritimus*) from Svalbard, Norway, inferred from scat analysis. Polar Biol. V. 36. P. 561–571.
146. Izadi S., Constantine R., Johnson M., Aguilar de Soto N., 2018. Night-life of Bryde’s whales: ecological implications of resting in a baleen whale // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. P. 78.
147. Jeanniard-du-Dot T., C. Guinet C., 2021. Foraging capacities, behaviors, and strategies of Otariids and Odobenids / Ethology and Behavioral Ecology of Otariids and the Odobenid. Campagna C., Harcourt R. (eds.). Springer Nature, Switzerland, P. 65-99.
148. Jones B.M., 2011. Basic mechanisms of sleep-wake states / Principles and Practice of Sleep Medicine (5th ed). Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. (eds). Philadelphia: Saunders. P. 136-153.
149. John J., Wu M.F., Boehmer L.N., Siegel J.M., 2004. Cataplexy-active neurons in the hypothalamus: implications for the role of histamine in sleep and waking behavior // Neuron. V. 42. P. 619–634.

150. Jouvet M., 1965. Paradoxical sleep—a study of its nature and mechanisms // *Prog Brain Res.* V. 18. P. 20-62.
151. Jouvet-Mounier D., Astic L., Lacote D., 1970. Ontogenesis of the states of sleep in rat, cat, and guinea pig during the first postnatal month // *Dev. Psychobiol.* V. 2. P. 216-239.
152. Karamanlidis A.A., Lyamin O., Adamantopoulou S., Dendrinou P., 2017. First observations of aquatic sleep in the mediterranean monk seal (*Monachus monachus*) // *Aquatic Mammals.* V. 43. N. 1. P. 82-86.
153. Kattler H., Dijk D.J., Borbely A.A., 1994. Effect of unilateral somatosensory stimulation prior to sleep on the sleep EEG in humans // *J. Sleep Res.* V. 3. P. 159–164.
154. Kendall-Bar J.M., Vyssotski A.L., Mukhametov L.M., Siegel J.M., Lyamin O.I., 2019. Eye state asymmetry during aquatic unihemispheric slow wave sleep in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) // *PLoS One.* V. 22. N. 14(5):e0217025.
155. Kendall-Bar J.M., Mukherji R., Nichols J., Lopez C., Lozano D.A., Pitman J.K., Holser R.R., Beltran R.S., Schalles M., Field C L., Johnson S.P., Vyssotski A.L., Costa D.P., Williams T.M., 2022. Eavesdropping on the brain at sea: Development of a surface-mounted system to detect weak electrophysiological signals from wild animals // *Anim. Biotelem.* V.10. N. 16.
156. Kendall-Bar J.M., Williams T.M., Mukherji R., Lozano D.A., Pitman J.K., Holser R.R., Keates T., Beltran R.S., Robinson P.W., Crocker D.E., Adachi T., Lyamin O.I., Vyssotski A.L., Costa D.P., 2023. Brain activity of diving seals reveals short sleep cycles at depth // *Science.* V. 380. N. 6642. P. 260-265.
157. Kim T., Kim S., Kang J., Kwon M., Lee S.H., 2022. The common effects of sleep deprivation on human long-term memory and cognitive control processes // *Front Neurosci.* V. 16:883848.
158. King J., 1983. *Seals of the World.* Ithaca, NY: Cornell University Press. 240 c.
159. Klinowska M., 1986. Diurnal rhythms in cetaceans—a review// *Rept. Int. Whal. Comm.* V. 8. P. 75–88.
160. Kosenko P, Lyamin O, Belyaev E, Kibalnikov A, Lapierre J, Mukhametov L, Siegel J., 2009. Selective REM sleep deprivation of the northern fur seal on land / *SLEEP.* V. 32: A2.
161. Kooyman G.L., 1975. A comparison between day and night diving in the Weddell seal // *J. Mamm.* 1975. V. 56. No. 3. P. 563-574.
162. Kovalzon V.M., 1973. Brain temperature variations during natural sleep and arousal in white rats // *Physiol. Behav.* V. 10. P. 667-670.
163. Kraf B.A., Lydersen C., Kovacs K.M., Gjertz I., Haug T., 2000. Diving behaviour of lactating bearded seals (*Erignathus barbatus*) in the Svalbard area // *Canadian Journal of Zoology,* 78, 1408–1418.

164. Krueger J. M., Obal F.A., 1993. A neuronal group theory of sleep function // *J. Sleep Res.* V. 2. P. 63–69.
165. Kushida C.A., Bergmann B.M., and Rechtschaffen A., 1989. Sleep deprivation in the rat: IV. Paradoxical sleep deprivation // *Sleep* V. 12. P. 22–30.
166. Lapierre J.L., Kosenko O.P., Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2007. Cortical acetylcholine release is lateralized during asymmetrical slow-wave sleep in northern fur seals // *Journal of Neuroscience.* V. 31. N. 27(44). P. 11999 –12006.
167. Lapierre J.L., Kosenko P.O., Kodama T., Peever J.H., Mukhametov L.M., Lyamin O.I., Siegel J.M., 2013. Symmetrical serotonin release during asymmetrical slow-wave sleep: implications for the neurochemistry of sleep-waking states // *Journal of Neuroscience.* V. 33. P. 2555-2561.
168. Le Boeuf B.J., 2021. *Sleep When You Can / Elephant Seals: Pushing the Limits on Land and at Sea.* Cambridge University Press. P. 129-133.
169. Le Boeuf B. J., Costa D. P., Huntley A. C., 1986. Pattern and depth of dives in northern elephant seals, *Mirounga angustirostris* // *J. Zool. (Lond.).* Vol. 208. P 1-7.
170. Le Boeuf B. J., Naito Y., Huntley A. C., Asaga T., 1989. Prolonged, continuous, deep diving by northern elephant seals // *Canadian Journal of Zoology.* V. 67. P. 2514–2519.
171. Lesku J.A., Roth T.C. 2nd, Amlaner C.J., Lima S.L., 2006. A phylogenetic analysis of sleep architecture in mammals: the integration of anatomy, physiology, and ecology. *American Naturalist.* V. 168. N. 4. P. 441-453.
172. Lesku J.A., Roth T.C. 2nd, Rattenborg N.C., Amlaner C.J., Lima S.L., 2009. History and future of comparative analyses in sleep research// *Neurosci Biobehav Rev.* V. 33. N. 7. P. 1024-1036.
173. Lesku J.A., Meyer L.C., Fuller A., Maloney S.K., Dell'Omo G., Vyssotski A.L., Rattenborg N.C., 2011. Ostriches sleep like platypuses // *PLoS One.* V. 6. N. 8:e23203.
174. Lesku J.A., Rattenborg N.C., Valcu M., Vyssotski A.L., Kuhn S., Kuemmeth F., Heidrich W., Kempnaers B., 2012. Adaptive sleep loss in polygynous pectoral sandpipers // *Science.* V. 337. No. 6102. P. 1654-1658.
175. Lewison R. L., Carter J., 2004. Exploring behavior of an unusual megaherbivore: a spatially explicit foraging model of the hippopotamus // *Ecological Modelling.* V. 171. N. 1-2. P. 127-138.
176. Libourel P.A., Lee W.Y., Achin I., Chung H., Kim J., Massot B., Rattenborg N.C., 2024. Nesting chinstrap penguins accrue large quantities of sleep through seconds-long microsleeps // *Science.* V. 382. N. 6674. P. 1026-1031.
177. Lieberman H.R., Tharion W.J., Shukitt-Hale B., Speckman K.L., Tulley R., 2002. Effects of caffeine, sleep loss, and stress on cognitive performance and mood during U.S Navy SEAL training// *Sea-AirLand Psychopharmacology (berl).* V. 164. P. 250–261.

178. Lilly J.C., 1961. Man and dolphin. N.Y. P. 191.
179. Lilly J.C., 1964. Animals in aquatic environments: adaptations of mammals to the Ocean / Handbook of Physiology – Environment. Dill D.B. (ed). DC: American Physiology Society, Washington. P. 741–747.
180. Lima C. J., 2005. Sleeping under the risk of predation// Anim. Behav. V. 70. P. 723–736.
181. Lind J., Enquist M., Ghirlanda S., 2015. Animal memory: a review of delayed matching-to-sample data // Behav Processes. V. 117. P. 52–58.
182. Liwanag H.E., 2010. Energetic costs and thermoregulation in northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) pups: the importance of behavioral strategies for thermal balance in furred marine mammals// Physiol Biochem Zool. V. 83. N. 6. P. 898-910.
183. Loughlin T.R., Gelat T.S., 2018. Steller sea lion, *Eumetopias jubatus* / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 931-935.
184. Lucas E.A., Sterman M.B., 1974. The polycyclic sleep–wake cycle in the cat: effects produced by sensorimotor rhythm conditioning. Exp. Neurol. V. 42. P. 347–368.
185. Luppi P.H., Clement O., Sapin E., Peyron C., Gervasoni D., Léger L., Fort P, 2012. Brainstem mechanisms of paradoxical (REM) sleep generation. Pflugers Arch. V. 463. N. 1. P. 43-52.
186. Lyamin O.I., 1993. Sleep in the harp seal (*Pagophilus groenlandica*). Comparison of sleep on land and in water // J. Sleep Res. V. 2. P. 170-174.
187. Lyamin, O.I., 2004. Sleep in young steller sea lions and northern fur seals: a comparative study / Sea Lions of the World: Conservation and Research in the 21st Century. Abstracts of the 22nd Lowell Wakefield Fisheries Symposium, Anchorage, AK, p. 31.
188. Lyamin O., 2012. Sleep in Aquatic Mammals / Encyclopedia of Sleep and Dreams: The Evolution, Function, Nature, and Mysteries of Slumber. McNamara P., Barrett D. (eds). ABC-CLIO eBook Collection. Santa Barbara, CA: Greenwood P. 662-665.
189. Lyamin O.I., Chetyrbok I.S., 1992. Unilateral EEG activation during sleep in the Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus* // Neurosci. Lett. V. 143. P. 263-266.
190. Lyamin O.I., Siegel J.M., 2005. Rest and activity states in the hippopotamuses / Abstracts of the 33rd annual symposium of European Association for Aquatic Mammals. P. 15.
191. Lyamin O.I., Siegel J.M., 2006. Cetacean sleep behavior varies with body size / Sleep 29, A38.
192. Lyamin O.I., Siegel J.M., 2019. Sleep in Aquatic Mammals // Handbook of Behavioral Neurosciense. V. 30. P. 375-393.
193. Lyamin O.I., Siegel J.M., 2024. Sleep: Giving it up to get it on // Current Biology. V. 34. N. 5. P. R213-R216.

194. Lyamin OI, Borshchenko VD, Siegel JM., 2023. A 108-h total sleep deprivation did not impair fur seal performance in delayed matching to sample task // J Comp Physiol B. 2023 Aug 18. (Epub ahead of print).
195. Lyamin O.I., Kibalnikov A.S., Siegel J.M., 2021. Sleep in ostrich chicks (*Struthio camelus*) // Sleep. V. 14. N. 44(5):zsaa259.
196. Lyamin O.I., Lapierre J.L., Mukhametov L.M., 2013. Sleep In Aquatic Species / Encyclopedia of Sleep. Kushida C.A. (ed) 2013. P. 57-62.
197. Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel L.M., 2004. Association between EEG asymmetry and eye state in Cetaceans and Pinnipeds// Archive Ital. Biology. 2004. V. 142. P. 557-568.
198. Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2017. Sleep in the northern fur seal // Current Opin. Neurobiol. V. 44. P. 144-151.
199. Lyamin O.I., Oleksenko A.I., Polyakova I.G., 1993. Sleep in the harp seal (*Pagophilus groenlandica*) // Peculiarities of sleep in pups during the first month of their lives. J. Sleep Res. V. 2. P. 163-169.
200. Lyamin O.I., Shpak O.V., Siegel J.M., 2003. Ontogenesis of rest behavior in killer whales / Sleep, 26: A116.
201. Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Chetyrbok I.S., Vassiliev A.V., 2002c. Sleep and wakefulness in the southern sea lion // Behavioral Brain Research. V. 128/2. P. 129-138.
202. Lyamin O., Pryaslova J., Kosenko P., Siegel J., 2007a. Behavioral aspects of sleep in bottlenose dolphin mothers and their calves // Physiology and Behavior. V. 92. P. 725-733.
203. Lyamin, O., Pryaslova, J., Lance, V., Siegel, J., 2005a. Animal behaviour: continuous activity in cetaceans after birth // Nature. V. 435. P. 1177.
204. Lyamin O.I., Siegel J.M., Nazarenko E.A., Rozhnov V.V., 2022. Sleep in the lesser mouse-deer (*Tragulus kanchil*) // Sleep. V. 11. N. 45(7):zsab199.
205. Lyamin O.I., Shpak O.V., Nazarenko E.A., Mukhametov L.M., 2002b. Muscle jerks during behavioral sleep in a white whale (*Delphinapterus leucas* L) // Physiology and Behavior. V. 76. N. 3.P. 265-270.
206. Lyamin O., Shpak O., Siegel J., Mukhametov L.M. Characteristics of sleep and rest behavior in belugas in captivity / Abstract book of the 1st Int. Workshop on Beluga Whale Research, Husbandry and Management in wild and captive environment. - Valencia, Spain, 2007b. - P. 19.
207. Lyamin O.I., Kosenko O.P., Lapierre J.L., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2008c. Fur seals have a strong drive for bilateral slow wave sleep when sleeping on land // J. Neuroscience. V. 28. N. 48. P. 12614-12621.

208. Lyamin O.I., Lapierre J.L., Kosenko O.P., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2008b. EEG asymmetry and spectral power in the fur seal // *J. Sleep Research*. V. 17, P. 154-165.
209. Lyamin O.I., Manger P.R., Mukhametov L.M., Siegel J.M., Shpak O.V., 2000a. Rest and activity states in a gray whale // *Journal of Sleep Research*. V. 9. N. 3. P. 261-267.
210. Lyamin O.I., Manger P.R., Ridgway S.H., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2008a. Cetacean sleep: An unusual form of mammalian sleep // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 32. N. 8. P. 1451-1484.
211. Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M., Manger P.R., Shpak O.V., 2001. Resting behavior in a rehabilitating gray whale calf // *Aquatic mammals*. V. 27. N. 3. P. 256-266.
212. Lyamin O.I., Oleksenko A.I., Sevostiyarov E.A., Nazarenko E.A., Mukhametov L.M., 2000b. Behavioral sleep in captive sea otters // *Aquatic Mammals*. V. 26. N. 2. P. 132-136.
213. Lyamin O.I., Pavlova I.F., Kosenko P.O., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2012. Regional differences in cortical electroencephalogram (EEG) slow wave activity and interhemispheric EEG asymmetry in the fur seal // *J. Sleep Research*. V. 21. N. 6. P. 603–611.
214. Lyamin O.I., Kosenko P.O., Korneva S.M., Vyssotski A.L., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2018. Fur Seals Suppress REM Sleep for Very Long Periods without Subsequent Rebound // *Current Biology*. V. 28. N. 12. P. 2000-2005.
215. Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M., Nazarenko E.A., Polyakova I.G., Shpak O.V., 2002a. Unihemispheric slow wave sleep and the state of the eyes in a white whale // *Behavioral Brain Research*. V. 129. N. 2. P. 125-129.
216. Lyamin O., Kosenko P., Belyaev E., Kibalnikov A., Lapierre J., Mukhametov L., Siegel J., 2009. Selective sleep deprivation of the northern fur seal / *Abstracts of 18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals in Quebec*. P. 147.
217. Lyamin O.I., Kosenko P.O., Lapierre J.L., Vyssotski A.L., Lipp H.P., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2005b. Association between behavior and sleep in bottlenose dolphins / *Abstracts of the 16th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*. P. 174.
218. Lyamin O., Lapierre J., Kosenko P., Kodama T., Bhagwandin A., Korneva S., Peever J., Mukhametov L., Siegel J., 2016. Monoamine release during unihemispheric sleep and unihemispheric waking in the fur seal // *Sleep*. V. 39. N. 3. P. 625-636.
219. Lydersen C., 2018. Walrus: *Odobenus rosmarus* / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 1045-1048.
220. Mackiewicz M., Shockley K.R., Romer M.A., 2007. Macromolecule biosynthesis: a key function of sleep // *Physiol Genomics*. V. 31. P. 441–457.

221. Malungo I.B., Gravett N., Ganswindt A., Manger P.R., 2023. Male blue wildebeest increase activity during the rut, but not at the expense of rest // *J. Comp. Physiol. B.* Apr 28, 2023 (ahead of print).
222. Mann J., Smuts B.B., 1999. Behavioral development in wild bottlenose dolphin newborns (*Tursiops sp.*) // *Behavior.* V. 136. P. 529–566.
223. Martinez-Gonzalez D., Lesku J.A., Rattenborg N.C., 2008. Increased EEG spectral power density during sleep following short-term sleep deprivation in pigeons (*Columba livia*): evidence for avian sleep homeostasis. *J. Sleep Res.* 17:140–153.
224. Mascetti G.G., 2016. Unihemispheric sleep and asymmetrical sleep: behavioral, neurophysiological, and functional perspectives // *Nat. Sci. Sleep.* V. 12. N. 8. P. 221–38.
225. Mass A.M., Supin A.Y., 2018. Vision / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 1035-1044.
226. Mathews C.G., Lesku J.A., Lima S.L., Amlaner C.J., 2006. Asynchronous eye closure as an anti-predator behavior in the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*)// *Ethology.* V. 112. P. 286–292.
227. McAdam, A.G., Kramer D.L., 1998. Vigilance as a benefit of intermittent locomotion in small mammals // *Animal Behaviour.* V. 55. P. 109-117.
228. McBride, A.F., Hebb, D.O., 1948. Behavior of the captive bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* // *J. Comp. Physiol. Psych.* 41, 111–123.
229. McCormick J.G., 1969. Relationship of sleep, respiration and anaesthesia in the porpoises: a preliminary report // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 62. N. 3. P. 697–703.
230. McGinty D., Szymusiak R., 2011. Sleep promoting mechanisms in mammals. *Principles and Practice of Sleep Medicine (5th ed)*. Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. (eds). New York: Saunders. P. 169-184.
231. Mekonen S., Hailemariam B., 2016. Ecological behaviour of common hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) in boye wetland, jimma, Ethiopia // *American J. Of Scientific And Industrial Research.* V. 7, N. 2. P. 41-49.
232. Mignot E., 2008. Why we sleep: the temporal organization of recovery// *PLoS Biol.* V.6:e106.
233. Miller E. H., 1982. Herd organization and female threat behaviour in Atlantic walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* (L.)// *Mammalia.* V. 46. N. 1. P. 229-234.
234. Miller E.H., Kochnev A.A. *Ethology and Behavioral Ecology of the Walrus (Odobenus rosmarus)*, with Emphasis on Communication and Social Behavior / *Ethology and Behavioral Ecology of Otariids and the Odobenid*. Campagna C., Harcourt R. (eds.). Springer Nature, Switzerland, P. 437-488.

235. Miller P.J., Aoki K., Rendell L.E., Amano M., 2008. Stereotypical resting behavior of the sperm whale // *Curr. Biol.* V. 18, R21–R23.
236. Mitani Y., Andrews R.D., Sato K., Kato A., Naito Y., Costa D.P., 2010. Three-dimensional resting behaviour of northern elephant seals: drifting like a falling leaf // *Biol Lett.* V. 6. N. 2. P. 163-166.
237. Montgomery G.G., Best, R.C., Yamakoshi M., 1981. A Radio-Tracking Study of the Amazonian Manatee *Trichechus Inunguis* (Mammalia: Sirenia) // *Biotropica.* V. 13. N. 2. P. 81–85.
238. Moruzzi G., Magoun H.W., 1949. Brain stem reticular formation and activation of the EEG // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* V. 1. P. 455–473.
239. Mukhametov L.M., 1984. Sleep in marine mammals // *Exp. Brain Res.* V. 8. P. 227-238.
240. Mukhametov L.M., 1987. Unihemispheric slow-wave sleep in the Amazonian dolphin, *Inia geoffrensis* // *Neurosci. Lett.* V. 79. P. 128-132.
241. Mukhametov L.M., Lyamin O.I., Polyakova I.G., 1985. Interhemispheric asynchrony of the sleep EEG in northern fur seals // *Experientia.* V. 41. P. 1034-1035.
242. Mukhametov L.M., Supin A.Ya., Polyakova I.G., 1977. Interhemispheric asymmetry of the electroencephalographic sleep pattern in dolphins // *Brain Res.* V. 134. P. 581-584.
243. Mukhametov L.M., Lyamin O.I., Chetyrbok I.S., Vassilyev A.A., Diaz R., 1990. Sleep and wakefulness in an Amazonian manatee / *Sleep '90.* Horne J. (ed) Bochum: Pontenagel Press. P. 119–22.
244. Mukhametov L.M., Lyamin O.I., Chetyrbok I.S., Vassilyev A.A., Diaz P.R., 1992. Sleep in an Amazonian manatee, *Trichechus inunguis* // *Experientia.* V. 48. P. 417-419.
245. Nazarenko E.A., Lyamin O.I., Shpak O.V., Mukhametov L.M., 2001. Behavioral sleep in captive Baikal seals / *Abstracts of the 14th Biennial conference for biology of Marine Mammals.* P. 154.
246. Nelson D.L., Lein J., 1994. Behavior pattern of two captive Atlantic white-sided dolphins, *Lagenorhynchus acutus* // *Aquat. Mamm.* V. 20. P. 1–10.
247. Newman S.M., Paletz E.M., Rattenborg N.C., Obermeyer W.H., Benca R.M., 2008. Sleep deprivation in the pigeon using the Disk-Over-Water method // *Physiol. Behav.* V. 93. N. 1-2. P. 50-58.
248. Nicol S.C., Andersen N.A., Phillips N.H., Berger R.J, 2000. The echidna manifests typical characteristics of rapid eye movement sleep // *Neurosci. Lett.* V. 283. N. 1. P. 49-52.
249. Nir Y., Staba R.J., Andrillon T., Boucetta V.V., Cirelli C., Fried I., Tononi G., 2011. Regional slow waves and spindles in human sleep // *Neuron.* V. 70. N. 1. P. 153-69.
250. Norris K.S., Dohl T.P., 1980. Behavior of the Hawaiian spinner dolphin *Stenella longirostris* // *Fish. Bull.* V. 77. P. 821-849.

251. Oleksenko A.I., Lyamin O.I., 1996. Rest and activity states in female and baby of harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) // *J. Sleep Res.* V. 5 (suppl. 1). P. 159.
252. Oleksenko A.I., Mukhametov L.M., Polyakova I.G., Supin A.Y., Kovalzon V.M., 1992. Unihemispheric sleep deprivation in bottlenose dolphins // *J. Sleep Res.* V. 1. N. 1. P. 40–44.
253. Olivier P., Russel A., Burkanov V., Davis R., 2022. Diving behavior, foraging strategies, and energetics of female Steller sea lions during early lactation // *J. of Exp. Marine Biology and Ecology.* V. 550:151707.
254. Ookawa T., Takagi K., 1968. Electroencephalograms of free behavioral chicks at various developmental ages // *The Japanese Journal of Physiology.* V. 18. N. 1. P. 87–99.
255. Pack A.A., Herman L.M., Roitblat H.L., 1991. Generalization of visual matching and delayed matching by a California sea lion (*Zalophus californianus*) // *Anim. Learn. Behav.* V. 19. P. 37–48.
256. Parmeggiani P.L., 2007. REM sleep related increase in brain temperature: a physiologic problem // *Arch. Ital. Biol.* V. 145. P. 13–21.
257. Parmeggiani P.L., Zamboni G., Cianci T., Calasso, M., 1977. Absence of thermoregulatory vasomotor responses during fast wave sleep in cats // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* V. 42. P. 372–380.
258. Peters J., Vonderahe A., Schmid D., 1965. Onset of cerebral electrical activity associated with behavioral sleep and attention in the developing chick // *J. Exp. Zool.* V. 160. N. 3. P.: 255–261.
259. Piérard C., Liscia P., Philippin J.N., Mons N., Lafon T., Chauveau F., Van Beers P., Drouet I., Serra A., Jouanin J.C., Béracochéa D., 2007. Modafinil restores memory performance and neural activity impaired by sleep deprivation in mice // *Pharmacol. Biochem. Behav.* V. 88. P. 55–63.
260. Pigarev I.N., Pigareva M.L., 2014. Partial sleep in the context of augmentation of brain function // *Front Syst Neurosci.* V. 8, N. 75.
261. Pigarev I.N., Nothdurft H.C., Kastner S., 1997. Evidence for asynchronous development of sleep in cortical areas // *Neuroreport.* V. 8. N. 11. P. 2557-2560.
262. Pigarev I.N., Fedorov G.O., Levichkina E.V., Marimon J.M., Pigareva M.L., Almirall H., 2011. Visually triggered K-complexes: a study in New Zealand rabbits // *Exp Brain Res.* V. 210. P. 131–142.
263. Pilleri G., 1979. The blind Indus dolphin, *Platanista indi*. // *Endeavour.* V. 3. P. 45–56.
264. Piot E., Hippauf L., Charlanne L., Picard B., Badaut J., Gilbert C., Guinet C., 2024. From land to ocean: one month for southern elephant seal pups to acquire aquatic skills prior to their first departure to sea // *Physiol Behav.* Mar 24:114525. (Epub ahead of print).

265. Pokidchenko T. M., Lyamin O.I., Mukhametov L. M., Siegel J.M., 2005. Comparative study of EEG asymmetry in dolphins, fur seals and rats / Abstracts of the Second Interim Congress of the WFSRSMS (22– 26 September, 2005). New Delhi, India: P. 189.
266. Porrino L.J., Daunais J.B., Rogers G.A., Hampson R.E., Deadwyler S.A., 2005. Facilitation of task performance and removal of the effects of sleep deprivation by an ampakine (CX717) in nonhuman primates // PLoS Biol.V. 3. N. 9:e299.
267. Porrino L.J., Daunais J.B., Rogers G.A., Hampson R.E., Deadwyler S.A., 2005. Facilitation of task performance and removal of the effects of sleep deprivation by an ampakine (CX717) in nonhuman primates // PLoS Biol. V. 3. N. 9:e299.
268. Pryaslova J.P., Lyamin O.I., Siegel J.M., Mukhametov L.M., 2009. Behavioral sleep in the walrus // Behavioral Brain Research. V. 201.P. 80-87.
269. Rand R.W., 1967. The Cape fur seal (*Arctocephalus pusillus*) 3.General behavior on land and at sea // Invest. Rep. Div. Sea. Fish. S. Afr. V. 60. P. 1–39.
270. Rattenborg N.C., 2006. Do birds sleep in flight?// Naturwissenschaften. V. 93. N. 9. P. 413-425.
271. Rattenborg N.C., Amlaner C.J., 2010. A bird's eye of the functions of sleep / Evolution of Sleep. Phylogenetical and functional perspectives. McNamara P. (ed). Cambridge University Press. P. 145-171.
272. Rattenborg N.C., Amlaner C.J, Lima S.L., 2000. Behavioral, neurophysiological and evolutionary perspectives on unihemispheric sleep // Neurosci. Biobehav. Rev. V. 8. P. 817-842.
273. Rattenborg N.C., Amlaner C.J., Lima S.L., 2001. Unilateral eye closure and interhemispheric EEG asymmetry during sleep in the pigeon (*Columba livia*) // Brain Behav Evol. V. 58. N. 6. P. 323–332.
274. Rattenborg N.C., Lima S.L., Amlaner C.J., 1999. Facultative control of avian unihemispheric sleep under the risk of predation // Behav. Brain Res. V. 105. N. 2. P. 163–172.
275. Rattenborg N.C., van der Meij J, Beckers G.J.L., Lesku J.A., 2019. Local Aspects of Avian Non-REM and REM Sleep // Front Neurosci. V.13:567.
276. Rattenborg N.C., Mandt B.H., Obermeyer W.H., Winsauer P.J., Huber R., Wikelski M., Benca R.M., 2004. Migratory sleeplessness in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) // PLoS Biol. V. 2:E212.
277. Rattenborg N.C., Voirin B., Vyssotski A.L., Kays R.W., Spoelstra K., Kuemmeth F., Heidrich W., Wikelski M. 2008. Sleeping outside the box: electroencephalographic measures of sleep in sloths inhabiting a rainforest // Biol. Lett. V.4. N. 4. P. 402-405.

278. Rattenborg N.C., Voirin B., Cruz S.M., Tisdale R., Dell’Omo G., Lipp H.P et al., 2016. Evidence that birds sleep in mid-flight. *Nat. Commun.* V. 7: 12468.
279. Rechtschaffen A., Bergmann B.M., 2002. Sleep deprivation in the rat: an update of the 1989 paper // *Sleep* V. 25. P. 18-24.
280. Rechtschaffen A., Gilliland M.A., Bergmann B.M., Winter J.B., 1983. Physiological correlates of prolonged sleep deprivation in rats // *Science*.V. 221. N. 4606:182-4.
281. Rechtschaffen A., Bergmann B.M., Gilliland M.A., Bauer K., 1999. Effects of method, duration, and sleep stage on rebounds from sleep deprivation in the rat // *Sleep*. V. 22. N. 1. P. 11-31.
282. Rechtschaffen A., Bergmann B.M., Everson C.A., Kushida C.A., Gilliland M.A., 1989. Sleep deprivation in the rat: X. Integration and discussion of the findings // *Sleep*. V. 12. P. 68–87.
283. Reece W.P., 2015. Section IV: Respiration / *Dukes’ Physiology of Domestic Anamals* (the 13th ed.). Reece W.O., Erickson H.H., Goff J.P., Uemura E.E. (eds). Wiley-Blackwell. P. 203-245.
284. Reeves R.R., Stewart B.S., Clapham P.J., Powel, J.A., 2002. Pygmy and dwarf sperm whales / *Guide to Marine Mammals of the World*. National Audubon Society. New York. P. 244–247.
285. Ricciardi F., Jahoda M., Azzellino A., Almirante C., 2001. The definition of behavioral categories in Mediterranean fin whales (*Balaenoptera physalus*) on the basis of swimming-surfacing parameters / *Abstracts of the 15th Conference of European Cetacean Society*. P. 27–28.
286. Ridgway S.H., 1990. The central nervous system of the bottlenose dolphin / *The Bottlenose Dolphin*. Leatherwood S., Reeves, R.R. (eds.). San Diego: Academic Press. P. 69–97.
287. Ridgway S.H., 2002. Asymmetry and symmetry in brain waves from dolphin left and right hemispheres: some observations after anesthesia, during quiescent hanging behavior, and during visual obstruction // *Brain Behav. Evol.* V. 60.P. 265-274.
288. Ridgway S.H., Harrison R.J., Joyce P.L., 1975. Sleep and cardiac rhythm in the gray seal // *Science*. V. 187. N. 4176. P. 553-555.
289. Ridgway S., Keogh M., Carder D., Finneran J., Kamolnick T., Todd M., Goldblatt A., 2009. Dolphins maintain cognitive performance during 72 to 120 hours of continuous auditory vigilance // *J. Exp. Biol.* V. 212 (Pt10):1519-27.
290. Ries E.H., Paffen P., Traut I.M., Goedhart P.W. (1997). Diving patterns of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Wadden Sea, the Netherlands and Germany, as indicated by VHF telemetry // *Canadian J. of Zoology*. V. 75. N. 12. P. 2063-2068.
291. Rishniw M., Ljungvall I., Porciello F., Häggström J., Ohad D.G., 2012. Sleeping respiratory rates in apparently healthy adult dogs // *Research in Veterinary Science*. V. 93. N. 2. P. 965-969.

292. Rivera-García A.P., Ramírez-Salado I., Corsi-Cabrera M., Calvo J.M., 2011. Facial muscle activation during sleep and its relation to the rapid eye movements of REM sleep // *J. Sleep Res.* V. 20 (1 Pt 1). P. 82-91.
293. Robinson P.W., Simmons S.E., Crocker D. E., Costa D.P., 2010. Measurements of foraging success in a highly pelagic marine predator, the northern elephant seal // *J. Anim. Ecol.* V. 79. P. 1146–1156.
294. Rodriguez J.S., Zürcher N.R., Bartlett T.Q., Nathanielsz P.W., Nijland M.J., 2011. CANTAB delayed matching to sample task performance in juvenile baboons // *J. Neurosci. Methods.* V. 196. P.258–263.
295. Roffwarg H.P., Muzio J.N., Dement W.C., 1966. Ontogenetic development of the human sleep-dream cycle // *Science.* V. 152. P. 604-619.
296. Rosas, F.C.W., 1994. Biology, Conservation and Status of the Amazonian Manatee *Trichechus inunguis* // *Mammal Review.* V. 24. P. 49-59.
297. Roth T.C., Lesku J.A., Amlaner C.J., Lima S.L., 2006. A phylogenetic analysis of the correlates of sleep in birds // *J. Sleep Res.* V.15. P. 395–402.
298. Ruckebusch Y., 1972. The relevance of drowsiness in the circadian cycle of farm animals // *Anim Behav.* V. 20, N. 4:637-643.
299. Sanchez-Vives M.V., Mattia M., 2014. Slow wave activity as the default mode of the cerebral cortex // *Arch. Ital. Biol.* V. 152. P. 147–155.
300. Scammell T.E., Arrigoni E., Lipton J.O., 2017. Neural Circuitry of Wakefulness and Sleep // *Neuron.* V. 93. P. 747-765.
301. Schmidt M.H., 2014. The energy allocation function of sleep: a unifying theory of sleep, torpor, and continuous wakefulness // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 47. P. 122–153.
302. Schmidt M.H., 2018. Sleep-related erection neurophysiology: a journey of discovery // *Sleep Med.* V. 49. P. 24-27.
303. Schmidt M.H., Schmidt H.S., 2004. Sleep-related erections: neural mechanisms and clinical significance // *Curr. Neurol. Neurosci. Rep.* V. 4. N. 2. P. 170-178.
304. Schwierin B., Achermann P., Deboer T., Oleksenko A., Borbély A.A., Tobler I., 1999. Regional differences in the dynamics of the cortical EEG in the rat after sleep deprivation // *Clin. Neurophysiol.* V. 110, P. 869–875.
305. Scriba M.F., Ducrest A.L., Henry I., Vyssotski A.L., Rattenborg N.C., Roulin A., 2013. Linking melanism to brain development: expression of a melanism-related gene in barn owl feather follicles covaries with sleep ontogeny // *Front. Zool.* V. 10. N. 1:42.

306. Sekiguchi Y., Kohshima S., 2003. Resting behaviors of captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) // *Physiology and Behav.* V. 79. P. 643-653.
307. Semba K., 2004. Phylogenetic and ontogenetic aspects of the basal forebrain cholinergic neurons and their innervation of the cerebral cortex // *Prog. Brain Res.* V. 145. P. 3-43.
308. Sepulveda M., Harcourt R., 2021. Maternal Behavior in Otariids and the Walrus / *Ethology and Behavioral Ecology of Otariids and the Odobenid.* Campagna C., Harcourt R. (eds.). Springer Nature, Switzerland, P. 51-60.
309. Serafetinides E.A., Shurley J.T., Brooks R.E., 1972. Electroencephalogram of the pilot whale, *Globicephala scammoni*, in wakefulness and sleep: lateralization aspects // *Int. J. Psychobiol.* V. 2. P. 129–135.
310. Sergeant D.E., 1965. Migrations of the harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben) in the Northwest Atlantic // *J. Fish. Research Board of Canada.* V. 22. No. 2. P. 433-464.
311. Siegel J.M., 2001. The REM sleep-memory consolidation hypothesis // *Science.* V. 294. P. 1058–1063.
312. Siegel J.M., 2005. Clues to the functions of mammalian sleep // *Nature.* V. 437 . N. 7063. P. 1264-1271.
313. Siegel J.M., 2008. Do all animals sleep? // *Trends. Neurosci.* V. 31, P. 208-213.
314. Siegel J.M., 2009. Sleep viewed as a state of adaptive inactivity // *Nat. Rev. Neurosci.* V. 10. P. 747-53.
315. Siegel J., 2017. Rapid eye movement sleep / *Principles and Practice of Sleep Medicine* (the 6th ed). Kryger M.H., Roth T. and Dement W.C. (eds). Philadelphia: Saunders. P. 68-86.
316. Siegel J.M., 2022. Sleep function: an evolutionary perspective // *Lancet Neurol.* V. 21. P. 937-946.
317. Siegel J.M., Manger P.R., Nienhuis R., Fahringer H.M., Pettigrew J.D., 1996. The echidna *Tachyglossus aculeatus* combines REM and non-REM aspects in a single sleep state: implications for the evolution of sleep // *J. Neuroscience.* V.16. P. 3500-3506.
318. Siegel J.M., Manger P.R., Nienhuis R., Fahringer H.M., Shalita T., Pettigrew J.D., 1999. Sleep in the platypus // *Neuroscience.* V. 91. N. 1. P. 391-400.
319. Shane S.H., Wells R.S., Wursig B., 1986. Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review // *Mar. Mamm. Sci.* V. 2. P. 34–63.
320. O’Shea T.J., Poché L.B., 2006. Aspects of underwater sound communication in Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*) // *J. Mamm.* V. 87. P. 1061–1071.
321. Shein-Idelson M., Ondracek J.M., Liaw H.P., Reiter S., Laurent G., 2016. Slow waves, sharp waves, ripples, and REM in sleeping dragons // *Science.* V. 352. N. 6285. P. 590-595

322. Shurley J.T., Serafetinides E.A., Brooks R.E., Elsner R., Kenney D.W., 1969. Sleep in Cetaceans: I. The pilot whale, *Globicephala scammoni* // Psychophysiology. 1969. 6: 230.
323. Skinner L.A., Milsom W.K., Respiratory chemosensitivity during wake and sleep in harbour seal pups (*Phoca vitulina richardsii*) // Physiol Biochem Zool. V. 77. N. 5. P. 847-863.
324. Sobel N., Supin A.Y., Myslobodsky M.S., 1994. Rotational swimming tendencies in the dolphin (*Tursiops truncatus*) // Behav. Brain Res. V. 65, N 1. P. 41-45.
325. Sobieszek A., 1968. Spontaneous sleep and barbiturate spindles in dog EEG. J. Physiol. V. 197. P. 29-30.
326. Sousa-Lima R., Paglia A.P., Da Fonseca G., 2002. Signature information and individual recognition in the isolation calls of Amazonian manatees, *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). // Anim. Behav. V. 63. P. 301–310.
327. Spencer M.P., Gornall III T.A., Poulter T.C., 1967. Respiratory and cardiac activity of killer whales // J. Appl. Physiol. V. 22. N 5. P. 974-981.
328. Stafne G.M., Manger P.R., 2004. Predominance of clockwise swimming during rest in Southern Hemisphere dolphins // Physiol. & Behav. V. 82, N 5. P. 919-926.
329. Steriade M., 2011. Brain electrical activity and sensory processing during waking and sleep states / Principles and Practice of Sleep Medicine (the 5th eds). Kryger M.H., Roth T. and Dement W.C. (eds). New York: Saunders. P. 101-119.
330. Steriade M., Timofeev I., 2003. Neuronal plasticity in thalamocortical networks during sleep and waking oscillations // Neuron. V. 37. N. 4. P. 563-576.
331. Stewart B.S., 2018. Diving Behavior / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 262-267.
332. Stickgold R., 2005. Sleep-dependent memory consolidation // Nature. V. 437. N. 7063. P. 1272-1278.
333. Supin, A. Y., Popov, V. V., Mass, A. M., 2001. The sensory physiology of aquatic mammals. Boston: Kluwer Academic. P.343.
334. Szeto H.H., Hinman D.J., 1985. Prenatal development of sleep-wake patterns in sheep // Sleep. V. 8. N. 4. P. 347-55.
335. Szymusiak R., Satinoff E., 1981. Maximal REM sleep time defines a narrower thermoneutral zone than does minimal metabolic rate // Physiol Behav. V. 26. N. 4. P. 687-690.
336. Tamaki M, Bang J.W., Watanabe T., Sasaki Y., 2016. Night Watch in One Brain Hemisphere during Sleep Associated with the First-Night Effect in Humans // Curr. Biol. V. 26, N. 9. P.. 1190-1194.

337. Tarpley R.J., Ridgway S.H., 1964. Corpus callosum size in delphinid cetaceans // *Brain Behav. Evol.* V. 44. P. 156-165.
338. Tarpley R.J., Gelderd J.B., Bauserman S., Ridgway S.H., 1994. Dolphin peripheral visual pathway in chronic unilateral ocular atrophy: complete decussation apparent // *J. Morphol.* V. 222. N. 1. P. 91-102.
339. Tinker M.T., Bodkin J.L., Ben-David M., Estes J.A., 2018, Otters: *Enhydra lutris* and *Lontra felina* / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. Pages 664-671.
340. Thewissen J.G.M., *Sensory Biology / Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 847-848.
341. Thompson D., Duck C.D., McConnell B.J. and Garrett J., 1998. Foraging behaviour and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands // *Journal of Zoology.* V. 246. P. 135-146.
342. Trites, A.W., 2021. Behavioral insights into the decline and natural history of Steller sea lions / *Ethology and Behavioral Ecology of Otariids and the Odobenid*. Campagna, C., Harcourt, R. (Eds.). Springer Nature, Switzerland. P. 489–520.
343. Tobler I., 1992. Behavioral sleep in the Asian elephant in captivity // *Sleep.* V. 15. N. 1. P. 1-12.
344. Tobler I., 1995. Is sleep fundamentally different between mammalian species? // *Behav Brain Res.* V. 69. P. 35–41.
345. Tobler I., 2005. Phylogeny of sleep regulation / *Principles and Practice of Sleep Medicine*. Kryger M.K., Roth T., Dement W.C. (eds). (4th ed) PA: Elsevier Saunders. 2005: 77–90.
346. Tobler I., Borbely A.A., 1986. Sleep EEG in the rat as a function of prior waking. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol* // V. 64. P. 74– 76.
347. Tobler I., Borbely A., 1988. Sleep and EEG spectra in the pigeon (*Columbia livia*) under baseline conditions and following sleep deprivation // *J. Comp. Physiology, A: Sensory, Neural and Behav. Physiol.* V. 163. P. 729-738.
348. Tobler I. and Deboer T., 2001. Sleep in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi* // *Sleep.* V. 24. P. 147–154.
349. Tobler I., Schwierin B., 1996. Behavioural sleep in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in a zoological garden // *J. Sleep Res.* V. 5(1). P. 21-32.
350. Tobler I., Franken P., Jaggi K., 1993. Vigilance states, EEG spectra, and cortical temperature in the guinea pig // *Am. J. Physiol.* V. 264: R1125–R1132.
351. Tononi G., Cirelli C., 2014. Sleep and the price of plasticity: from synaptic and cellular homeostasis to memory consolidation and integration // *Neuron.* V. 81. P.12–34.

352. Udevitz M.S., Jay C.V., Fischbach A., Garlich-Miller J.L., 2009. Modeling haul-out behavior of walrus in Bering Sea ice // *Canadian Journal of Zoology*. V. 87. N. 12. P. 1111-1128.
353. Van Enkhuizen J., Acheson D., Risbrough V., Drummond S., Geyer M.A., Young J.W., 2014. Sleep deprivation impairs performance in the 5-choice continuous performance test: similarities between humans and mice // *Behav. Brain Res.* V. 261. P. 40-48.
354. Vaseghi S., Arjmandi-Rad S., Kholghi G., Nasehi M., 2021. Inconsistent effects of sleep deprivation on memory function // *EXCLI J.* V. 20. P. 1011–1027.
355. Vaz-Ferreira R., 1981. South American sea lion *Otaria flavescens* (Shaw, 1800). / *Handbook of Marine Mammals*. Ridgway S.H., Harrison R.J. (eds). London: Academic Press. P. 39–65.
356. Vyazovskiy V.V., 2015. Sleep, recovery, and metaregulation: explaining the benefits of sleep // *Nat. Sci. Sleep*. V. 7. P. 171-184.
357. Vyazovskiy V., Borbely A.A., Tobler I., 2000. Unilateral vibrissae stimulation during waking induces interhemispheric EEG asymmetry during subsequent sleep in the rat. // *J. Sleep Res.* V. 9. P. 367–371.
358. Vyazovskiy V.V., Borbely A.A., Tobler I., 2002. Interhemispheric sleep EEG asymmetry in the rat is enhanced by sleep deprivation // *J. Neurophysiol.* V. 88. P. 2280–2286.
359. Vyazovskiy V.V., Achermann P., Borbely A.A., Tobler I., 2004. The dynamics of spindles and EEG slow-wave activity in NREM sleep in mice. *Arch. Ital. Biol.*, 2004, 142: 511–523.
360. Vyazovskiy V.V., Olcese U., Hanlon E.C., Nir Y., Cirelli C., Tononi G., 2011. Local sleep in awake rats // *Nature*. V. 28. N. 472(7344). P. 443-447.
361. Wallace C.F., Golla J.M., Allen M.L., 2021. Direct observations of a wolverine scavenging at an active gray wolf kill site // *Northwestern Naturalist*. V. 102. N. 2. P. 157-160.
362. Watkins W.A., Daher M.A., DiMarzio N.A., Samuels A., Wartzok D., Fristrup K.M., Gannon D.P., Howey P.W., Maiefski R.R., 1999. Sperm whale surface activity from tracking by radio and satellite tags // *Mar. Mamm. Sci.* V. 15. P. 1158–1180.
363. Wehr T.A., 1992. A brain-warming function for REM sleep // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 16. P. 379–397.
364. Weller D.W. Predation on marine mammals / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Würsig B.J., Theewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 772-780.
365. Weng K.C., Boustany A. M., Pyle P., Anderson S.D., Brown A., Block B.A., 2007. Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean // *Mar. Biol.* V. 152. P. 877–894.
366. Werner R, Campagna C., 1995. Diving behavior of lactating southern sea lions (*Otaria flavescens*) in Patagonia // *Can. J. Zool.* V. 73. P. 1975–1982.

367. Werth E., Achermann P., Borbely A.A., 1997. Fronto-occipital EEG power gradients in human sleep // *J. Sleep Res.* V. 6. P. 102–112.
368. Wiig O., Gjertz I., Griffiths D., Lydersen C., 1993. Diving patterns of an Atlantic walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* near Svalbard // *Polar Biol* 1993;13:71–72.
369. Williams T.M., 2018. Swimming / *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Würsig B.J., Thewissen J.G.M., Kovacs K.M. (eds). New York: Academic Press. P. 970-979.
370. Wu M.F., Gulyani S., Yao E., Mackiewicz E., Phan B., Siegel J.M., 1999. Locus coeruleus neurons: cessation of activity during cataplexy // *Neuroscience*. V. 91. P. 1389-1399.
371. Würsig B., Würsig M., 1980. Behavior and ecology of the dusky dolphin, *Lagenorhynchus obscurus*, in the South Atlantic // *Fishery Bull. U.S.* V. 77. P. 871–890.
372. Xie L, Kang H, Xu Q, et al., 2013. Sleep drives metabolite clearance from the adult brain // *Science*. V. 342. N. 6156. P. 373–377.
373. Xie W., Berry A., Lustig C., Deldin P., Zhang W., 2019. Poor sleep quality and compromised visual working memory capacity // *J. Int. Neuropsychol. Soc.* V. 25. N. 6. P. 583–594.
374. Zaid E., Rainsford F.W., Johnsson R.D., Valcu M., Vyssotski A.L., Meerlo P., Lesku J.A., 2024. Semelparous marsupials reduce sleep for sex. *Curr Biol*. V. 34. N. 3. P. 606-614.
375. Zellmer, N.T., Timm-Davis, L.L., Davis, R.W. (2021). Sea Otter Behavior: Morphologic, Physiologic, and Sensory Adaptations. In: Davis, R.W., Pagano, A.M. (eds) *Ethology and Behavioral Ecology of Sea Otters and Polar Bears*. *Ethology and Behavioral Ecology of Marine Mammals*. Springer, Cham. P. 23-56.
376. Zepelin H. *Mammalian sleep / Principles and practices of sleep medicine*. Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. (eds). Philadelphia: Saunders. 1989. pp. 30–49.

12. ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Общая характеристика проведённых исследований (виды и количество животных, виды экспериментов).

n	Вид / Методы исслед.	Иssl. вперв.	ЭЭГ	Пов.	Онт.	Нейрх.	Всего
1	Белуха (<i>Delphinapterus leucas</i>)	+	1	3			4
2	Черноморская афалина (<i>Tursiops truncatus ponticus</i>)		4	19	+		23
3	Косатка (<i>Orcinus orca</i>)			6	+		6
4	Дельфин Коммерсона (<i>Cephalorhynchus commersonii</i>)	+		3			3
5	Азовка (<i>Phocoena phocoena</i>)			2			2
6	Серый кит (<i>Eschrichtius robustus</i>)	+		1			1
7	Северный морской котик (<i>Callorhinus ursinus</i>)		36	5 ²		20	41
8	Южный морской лев (<i>Otaria flavescens</i>)	+	3				3
9	Северный морской слон (<i>Mirounga angustirostris</i>) ¹	+	13				5
10	Байкальский тюлень (<i>Pusa sibirica</i>)	+		2	+		2
11	Средиземноморский тюлень монах (<i>Monachus monachus</i>) ¹	+	6	+			6
12	Морж (<i>Odobenus rosmarus</i>)	+	1	3			4
13	Калан (<i>Enhydra lutris</i>)	+		2			2
14	Амазонский ламантин (<i>Trichechus inunguis</i>)	+	1	1			1
15	Гиппопотам (<i>Hippopotamus amphibius</i>)	+		3	+		3
	Всего	11	65	50	4	20	106

Примечания. Иssl. вперв. – сон был исследован впервые. Методы исследований: ЭЭГ – электрофизиологические, Пов. – поведенческие, Онт. – онтогенетические, Нейрх. – нейрохимические. ¹Исследования проводились в природе. ²Исследования когнитивных функций.

Таблица 2. Основные параметры сна китообразных по данным электрофизиологических исследований.

Животные ПАРАМЕТРЫ	Белуха ¹	Афалина ²	Афалина ³	Афалина ⁶	Азовка ⁷	Ам. речн. дельф ⁸
Кол-во животных	1	1	2	6	1	1
пол	самец	самец	самцы	3 самца и 3 самки	самец	самец
возраст	взросл	взросл	взросл	взросл	2 года	неск. недель
Продолжительность, % от 24ч						
МС	43%	50%	22-34%	34%	46%	57%
МС в левом полушарии	26%	36%		20%	29%	31%
МС в правом полушарии	28%	24%		18%	33%	42%
Композиция МС (% от всего МС):						
НА ОМС	47%	59%		51%	48%	35%
ВА ОМС	21%	20%		37%	19%	37%
АМС	15%	9%		4%	11%	14%
НА БМС	17%	12%		7%	22%	14%
ВА БМС	0%	0%		0%	0%	0%
ОМС+АМС	83%	88%	>90% ⁴	93%	78%	86%
Эпизоды ОМС						
число эпизодов, в день	13	-		5±1 (2-12)	-	-
длит эпизода, мин	44±4 n=26	-	53 ⁵ n=2	42±10 n=6	-	-
мин и максимальная длит. эпизод, мин	10-81	-	14-99	4-132	>60	-

Примечания. ¹Белуха (Lyamin et al., 2002a, 2004). ²Афалина (Lyamin et al., 2004). Данные – среднее для 2 дней. ³Афалины N2 и 3. В разные дни на МС приходилось от 22 до 34% от времени регистрации, не менее 90% МС было классифицировано как ОМС и АМС (Lyamin et al., 2005b; 2008a). Данные и расчеты из материалов конференции (Lyamin et al., 2005b; 2008a), включая дополнительные расчеты автора. ⁴⁻⁵В серии были перерывы в регистрации. Оценка МС и доли ОМС приводится для общего времени регистрации. Длительность эпизодов ОМС рассчитана для 15 эпизодов ОМС у дельфина 2 и 7 эпизодов у дельфина 3. Средняя длительность эпизода у дельфина 2 была 51 мин и у дельфина 3 – 55 мин. ⁶Данные для 6 афалин (Мухаметов и др., 1997). ⁷Мухаметов и Полякова (1981); ⁸Амазонские речные дельфины. Mukhametov (1987).

Таблица 3. Основные параметры сна у ластоногих на суше.

Группа	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Вид	СМК n=4	СМК n=4	СМК n=7	СМК n=4/4	СМК n=4	ЮМК n=1	ЮМЛ n=3	СМЛ n=2	ГТБ n=2	ГТС n=2	ГТМ n=4	БТ n=2	СМС n=11	Морж n=1
ПАРАМЕТР														
Возраст	10-20д	2-3м	>2л	>3л	>3л	взр	1г	3 / 4м	10-20 д	1 м	3-5м	1.5-3м	<2.5л	1.5-2г
Суммарная длительность (процент от времени суток)														
АБ	30.2	25.1	34.7	-	-	18.7	20.4	27.9/14.7	21.0	25.8	29.7	-	-	-
СБ	22.5	34.4	37.4	-	-	49.3	54.9	50.2/57.6	30.9	39.0	45.7	-	-	-
МС	34.2	33.4	23.7	21.0/18.5	19.4	27.4	15.0	15.8/20.8	40.1	27.8	21.4	22.5	27.0	19.4
РЕМ сон	13.1	7.1	4.2	4.7/3.2	5.5	4.6	9.7	6.1/6.9	8.0	7.4	3.2	2.2	9.2	6.9
Длительность эпизодов РЕМ сна (мин)														
Средняя	5.5	3.6	3.6	-/3.8	3.0	5.0	5.6	5.4/5.6	1.7	2.1	1.1	1.4	-	6.8
Максимальная	-	-	-	-	16	-	20	17				4.5	-	23
Число эпизодов РЕМ сна (в сутки)	32	27	18	-/14	18-59 ¹	10	17	16/17	65	52	40	-	-	15
Композиция МС (процент от всего МС)														
БМС	94.5	75.3	63.3	53.4/49.0	38.0	59.2	94.5	93.4/75.5	100	100	100	-	100	88.1
НА ОМС	3.4	17.1	16.5	-	-	12.7	2.3	2.2/13.0	0	0	0	-	0	3.2
ВА ОМС	0.0	0.4	3.0	-	-	1.4	0	0/0.9	0	0	0	-	0	0
АМС	2.1	7.2	17.2	-	-	26.7	3.2	4.4/10.6	0	0	0	-	0	8.7

Примечание. Для всех животных (кроме байкальских тюленей) данные были получены во время электрофизиологических исследований сна на суше (на помосте или на земле) или на снегу (гренландские тюлени). Для гренландских тюленей приводится общее время покоя (поведенческого сна). Подробная информация дана в тексте диссертации или в статьях. Сокращения для обозначения возраста: д – день, м – месяц, л – лет, г – год, “-” нет информации. Другие сокращения находятся в общем списке сокращений. Виды и группы исследованных ластоногих: Группы 1-5. Северные морские котики, СМК. Группы 1-3, Лямин и Мухаметов (1998); группа 4 – серия экспериментов по депривации БМС и РЕМ сна (по 4 животных); Lyamin et al. (2008c); Lyamin et al. (2009), Косенко (2010); группа 5, Lyamin et al. (2018).¹ два морских котика спали сидя. Эпизоды РЕМ сна сидя были значительно короче и их было больше, чем в позе лежа. Группа 6. Южный морской котик (ЮМК); Lyamin and Chetyrbok (1993). Группа 7. Южные морские львы (ЮМЛ); Lyamin et al. (2002c). Группа 8. Северные морские львы (СМЛ); Лямин (1994), Lyamin (2004). Группа 9-11. Гренландские тюлени (ГТБ, ГТС, ГТМ); Lyamin et al. (1993), Lyamin (1993).

Таблица 3. Основные параметры сна у ластоногих на суше (продолжение).

Группа 12. Байкальские тюлени (БТ); Nazarenko et al. (2001). Группа 13. Северные морские слоны (СМС); Kendall-Bar et al. (2023). Группа 14. Моржи, Лямин и др. (2012).

Таблица 4. Параметры дыхания у ластоногих на суше и в воде.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
ВИД ПАРАМЕТР	СМК n=4	СМК n=4	СМК n=7	СМК n=4/4	СМК n=4	ЮМК n=1	ЮМЛ n=3	СМЛ n=2	ГТБ n=2	ГТС n=2	ГТМ n=4	БТ n=2	СМС n=11	Морж n=1
МС (суша)	<20 с	<20 с	<20 с	<20 с	<20 с	<20 с	<37 с	<20 с	100 с	179 с	179 с	183 с	<= 21 м	30 с
РЕМ (суша)	<20 с	<20 с	<=60 с	<=60 с	<=60 с	<=60 с	69 с	85 с	-	-	-	63 с	0	91 с
Эпизодов РЕМ сна на одной дыхательной паузе (суша)														
%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	12%	57%	64%	>50%	100%	100%
Максимальная дыхательная пауза														
МС (вода)	-	<20 с	<20 с	-	<20 с	-	-	110 с	-	-	150 с	365 с	<=21 м	267 / 150 с
РЕМ (вода)	-	-	48 с	-	75 с	-	-	-	-	-	150 с	115 с	-	-

Примечание. В таблице указаны значения максимальной дыхательной паузы (ДП) или верхняя граница значений большинства ДП, а также процент эпизодов РЕМ сна на одной ДП. Обозначения групп животных такие же как в Таблице 3. У взрослых морских котиков было всего несколько эпизодов РЕМ сна в воде (группа 3). У гренландских и байкальских тюленей (группы 11 и 12) все эпизоды РЕМ сна регистрировались под водой. Для северных морских слонов (группа 13) максимальная задержка дыхания во время сна на суше по данным Castellini et al. (1994) и Huntley et al. (1981), в воде – средняя длительность погружений, которые включали МС и РЕМ сон в океане, для молодых слонов (Kendall-Bar et al., 2023). Максимальные значения ДП у моржа (группа 14) во время МС в воде даны для эпизодов сна на поверхности воды и под водой лежа на дне (Лямин и др., 2012). Сокращения: с – секунды, м – минуты. Другие сокращения такие же как в Таблице 3 или находятся в общем списке сокращений.

Таблица 5. Основные параметры сна северных морских котиков во время депривации билатерально-симметричного медленноволнового сна (БМС) на суше.

Параметры сна		Контроль	Депривация БМС			Восстановление		Попарное сравнение (Post hoc тест)		
			К2	Д1	Д2	Д3	В	ANOVA, р	Д и К	Д и В
МС	% 24ч	21.0 (2.0)	17.8 (1.8)	20.7 (2.5)	21.9 (3.1)	29.1 (2.8)	<0.01	-	^а Д1-3<В*. **	К<В*
	% К	100 (0)	85.1 (6.0)	90.8 (6.9)	104.2 (7.6)	139.2 (8.4)	-	-	-	-
РЕМ сон	% 24ч	4.7 (1.0)	2.3 (0.7)	3.1 (1.1)	3.3 (1.5)	6.1 (1.5)	<0.01	Д1<К*	^б Д1-3<В*. **	-
	% К	100 (0)	46.9 (8.0)	64.5 (11.0)	68.1 (19.8)	132.1 (7.7)	-	-	-	-
ВА БМС	% 24ч	6.1 (0.6)	0.8 (0.4)	0.6 (0.4)	1.1 (0.5)	9.2 (1.3)	<0.001	Д1-3<К**	Д1-3<В**	К<В**
	% К	100 (0)	12.1 (5.8)	9.4 (4.4)	19.1 (10.0)	152.5 (16.8)	-	-	-	-
НА БМС	% 24ч	4.2 (1.7)	3.9 (1.1)	3.9 (0.9)	4.5 (1.7)	5.1 (2.0)	нз	-	-	-
	% К	100 (0)	103.7 (11.2)	111.5 (21.0)	115.5 (21.4)	117.5 (23.3)	-	-	-	-
АМС	% 24ч	10.7 (3.5)	13.1 (3.2)	16.2 (3.5)	16.3 (4.2)	14.8 (5.5)	нз	-	-	-
	% К	100 (0)	136.0 (19.8)	172.4 (22.3)	173.1 (25.9)	129.5 (16.3)	-	-	-	-
	% Д1-3	65.3 (7.9)	85.0 (4.9)	106.8 (4.5)	107.5 (7.3)	86.8 (18.6)	<0.05	-	-	-
МС КА>0.3	% К	45.5 (10.0)	59.5 (12.4)	63.4 (8.5)	64.0 (12.3)	44.1 (13.3)	<0.002	Д2-3<К**	Д1-3<В**	-
	% 24ч	100 (0)	132 (4.4)	150 (17.0)	143.2 (11.8)	92.0 (11.0)	-	-	-	-

Примечание. Таблица из статьи Lyamin et al. (2008c). Данные для второго дня контрольных условий (К2), 3-х дней депривации (Д1-3) и периода восстановления (В) в процентах от 24-х часов и контрольных значений у 4-х взрослых морских котиков. ВА БМС и НА БМС – высокоамплитудный и низкоамплитудный билатеральный МС, АМС – асимметричный МС (весь МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ). МС КА>0.3 – доля эпох с КА>0.3 (критерий АМС). Среднее и стандартная ошибка измерений. Однофакторный ANOVA с повторениями, попарное сравнение: * и ** – $p < 0.05$, $p < 0.01$. нз – незначимо. ^аД1<В**, Д2<В**, Д3<В*. ^бД1<В**, Д2<В*, Д3<В*.

Таблица 6. Основные параметры сна у северных морских котиков во время депривации REM сна.

Параметры сна	Контроль	Депривация REM сна			Восстановление		Попарное сравнение (Post hoc тест)		
		К 1-2	Д1	Д2	Д3	В	ANOVA, p	Д и К	Д и В
REM сон, % 24-ч	3.2 (0.8)	0.5 (0.1)	0.4 (0.1)	0.7 (0.2)	4.9 (1.0)	p < 0.0001	Д1-3 < К**	Д1-3 < В**	нз
% К	100%	15%	13%	22%	152%	-	-	-	-
МС % 24-ч	18.5 (3.8)	18.2 (3.3)	17.5 (3.3)	19.6 (3.7)	22.9 (2.7)	нз	-	-	-
% К	100%	99%	95%	106%	124%	-	-	-	-
АМС % 24-ч	10.8 (2.6)	11.0 (2.1)	10.8 (2.2)	9.0 (2.2)	10.7 (2.9)	нз	-	-	-
%К	100%	102%	100%	84%	99%	-	-	-	-
АМС % МС	56.8 (10.9)	60.4 (3.4)	63.0 (9.0)	46.5 (6.2)	44.2 (9.5)	нз	-	-	-
% К	100%	106%	111%	82%	78%	-	-	-	-

Примечание. Таблица по результатам исследований Lyamin et al. (2009) и Косенко (2010). Данные для контрольных условий (К 1-2, среднее для 2-х дней), 3-х дней депривации REM сна (Д1-3) и периода восстановления (В, один день) у 4-х взрослых морских котиков. Среднее и стандартная ошибка измерений. Однофакторный ANOVA с повторениями, попарное сравнение: * и ** – $p < 0.05$, $p < 0.01$, нз – незначимо.

Таблица 7. Параметры сна у северных морских котиков на суше и в воде.

Параметр	единицы	Суша д 1-2	Вода д 1-5	Вода д 6-10	Вода д 11-14	Вода д 1-14	Восст. д 1	Восст. д 2	ANOVA	W vs B	W1 vs B W2 vs B	R1 vs B R2 vs B
Продолжительность стадий сна												
РЕМ сон	% 24ч	5.46±0.54 (n=4)	0.06±0.04 (n=16)	0.29±0.06 (n=17)	0.21±0.06 (n=5)	0.18±0.04 (n=38)	7.43±0.99 (n=4)	6.64±1.24 (n=4)	P=.001, F13,33=27.5	W ₁₋₁₁ <B***	R ₁ >W ₁₋₁₁ *** R ₂ >W ₁₋₁₁ ***	ns, p=.381 ns, p=.959
	%K	100	1.2±0.8	5.2±1.2	3.8±1.1	3.3±0.7	138±18	122±23				
МС	%24ч	19.4±0.8 (n=4)	13.2±2.0 (n=13)	17.6±0.8 (n=15)	17.0±2.3 (n=5)	15.8±1.0 (n=33)	31.5±1.2 (n=4)	27.8±2.0 (n=4)	p=.001, F13,28=18.9	W ₁ <B***	R ₁ >W ₁₋₁₁ ** R ₂ >W ₁₋₁₁ *	P<.001 p<.023
	%K	100	68±10	91±4	87±12	81±5	162±6	143±5				
ОМС	%МС	62.0±5.3 (n=4)	96.0±1.8 (n=12)	91.8±2.5 (n=13)	94.0±2.4 (n=5)	93.8±1.4 (n=30)	42.9±3.4 (n=4)	44.9±7.2 (n=4)	p=.001, F12,25=17.5	W ₁₋₁₀ >B*	R ₁ <W ₁₋₁₁ *** R ₂ <W ₁₋₁₁ **	ns, p=.288, ns, p=.451
	%K	100	155±3	148±4	152±4	151±2	69±6	72±12				
Длительность эпизода РЕМ сна												
	сек	174±53 (n=4)	26±5 (n=3)	15±2 (n=13)	16±1 (n=5)	13±2 (n=21)	108±26 (n=4)	123±39 (n=4)	p=.001, F13,33=6.5	W ₃₋₅ <B** W ₆₋₁₀ <B*** W ₁₁₋₁₄ <B***	R ₁ >W ₆₋₁₀ * R ₂ >W _{6-10, 11-14} *	ns, p=.355 ns, p=.625
	%K	100	15.2±2.6	8.5±1.3	9.2±0.7	7.2±1.2	62.3±14.9	70.8±19.7				
Число эпизодов РЕМ сна												
	/день	35±8 (n=4)	1±1 (n=3)	5±2 (n=17)	7±2 (n=5)	4±1 (n=38)	69±15 (n=4)	52±11 (n=11)	p=.001, F13,33=10.7	W _{1,3} <B*	R ₁ <W ₁₋₁₁ ** R ₂ <W ₁₋₁₁ **	ns, p=.875 ns, p=.055
		100	4.0±2.2	15.6±4.5	20.2±5.3	11.4±2.5	198.6±44.8	150±31.0				

Примечание. Таблица по результатам исследований Lyamin et al. (2018). Данные для контрольных условий (суша 1-2, среднее для 2-х дней), д 1-5, 6-10, 11-14 и 1-14 дней в воде (вода д 1-5 и т.д.), а также 1 и 2 дня восстановительного периода (Восст д 1 и 2) у 4-х взрослых морских котиков. Среднее и стандартная ошибка измерений. Однофакторный ANOVA с повторениями, попарное сравнение: * и ** – p < 0.05, p < 0.01, нз – незначимо. Сокращения: W – вода, B – контроль, R – восстановительный период, д – день.

Таблица 8. Продолжительность сна у северных морских слонов в разных условиях.

номер	Возраст (мес)	Вес (кг)	Время регистрации (дней)	Группа	Общее время сна в сутки (час)				Наибольшее время сна (час в 24 час)	Наименьшее время сна (час в день)
					На суше	В лагунах	На шельфе	В океане		
1	~8	118	~8	Lab	8.9	4.9	-	-	9.0	5.9
2	2	200	2	Wild	10.5	2.6	-	-	5.7	3.6
3	26	~120	26	Wild	5.3	1.3	-	-	3.5	3.1
4	20	141	20	Lab	9.7	4.8	-	-	11.6	4.5
5	20	196	20	Lab	9.9	5.7	-	-	9.3	6.3
6	20	177	20	Lab	8.0	7.2	-	-	7.0	6.9
7	~8	148	~8	Lab	12.6	7.6	-	-	14.1	6.8
8	2	116	2	Wild	10.7	0.1	-	-	9.3	4.0
9	~26	118	~26	Wild	13.0	0.0	7.5	2.6	13.9	5.3
10	2	154	2	Wild	14.0	0.6	-	-	8.1	6.4
11	~26	163	~26	XLOC	0.6	0.0	0.0	1.4	1.3	0.6
12	~14	157	~14	Wild	11.1	0.0	-	-	12.6	6.5
13	~26	211	~26	XLOC	9.6	0.0	0.0	1.0	8.7	0.0
				Lab (n=5)	9.8\pm1.7	6.0\pm1.3	-	-	-	-
				Wild (n=6)	10.8\pm3.0	0.9\pm1.0	-	-	-	-
				XLOC (n=2)	5.1\pm6.3	2.7\pm2.8	-	1.2\pm0.3	-	-
				Total (n=13)	9.5\pm3.4	2.7\pm2.8	-	1.7\pm0.7	-	-
				PB (n=170)	-	-	-	1.1\pm1.1	-	-
				PM (n=164)	-	-	-	2.2\pm1.6	-	-

Примечание. Таблица по результатам исследований Kendall-Bar et al (2023). Группы: Lab - лабораторные условия, Wild - на лежбище (лагунах и в океане), Xloc – животные были перевезены на 60 км от лежбища и выпущены в океан. PB и PM – две группы морских слонов, которые совершали более короткие и более продолжительные миграции (средняя длительность 75 \pm 10 и 218 \pm 25 дней). Общее время сна в сутки в часах для данных условий (с поправкой на общее время в данных условиях).

Таблица 9. Характеристика эпизодов поведенческого сна у тюленей монахов в природе.

Тюлень	Описание поведения	Глаза	Глубина, м	Реакция на наблюдателя
1, взрослый самец	Лежал на животе на дне.	Закрыты	5	Проснулся при приближении пловца на расстояние ~ 10 м и уплыл.
2, взрослый самец	Лежал на правом боку на дне.	Закрыты	4	Не реагировал на пловца при приближении на 1 м.
3, молодое животное	Лежал на правом боку на дне.	Закрыты?	7	Проснулся при приближении пловца на расстояние ~ 2 м и уплыл.
4, взрослый самец	На поверхности воды в горизонтальном положении животом вниз, голова была под водой.	закрыты	0	Проснулся при приближении пловца на расстояние примерно 3 м.
5, молодое животное	Лежал на животе на дне, повернулся на бок.	закрыты	5	Проснулся при приближении пловца на расстояние ~ 2 м и уплыл.
6, взрослая самка	На поверхности воды на левом боку, голова под водой.	закрыты	0	Одна задержка дыхания 3 мин и ДП 5-8 сек в период регулярного дыхания с закрытыми глазами.

Примечание. Таблица из работы Karamanlidis, Lyamin et al. (2017).