

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**

1.5.12 – Зоология, 1.5.5 – Физиология человека и животных

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в Лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Официальные оппоненты:

Чернецов Никита Севирович, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией орнитологии и директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук

Латанов Александр Васильевич, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии высшей нервной деятельности биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Бурдин Александр Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Камчатского филиала Федерального государственного бюджетного учреждения науки Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения Российской академии наук

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии имени П.П. Ширшова Российской академии наук (г. Москва)

Защита диссертации состоится «_____» _____ 2025 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета 24.1.109.01 на базе ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский пр-т, 33. e-mail: admin@sevin.ru, тел.: +7(495)9527324.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский пр-т, 33, и на сайте ИПЭЭ РАН по адресу www.sev-in.ru и на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу vak.minobrnauki.gov.ru.

Автореферат разослан «_____» _____ 2024 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Елена Александровна Кацман

1. ВВЕДЕНИЕ

1.1 Актуальность темы исследования

Сон определяется как состояние покоя в характерной позе со сниженной реакцией на внешние раздражители. Сон или сноподобные состояния есть у всех живых существ от простых форм до млекопитающих. Считается, что нормальный по длительности и регулярности сон необходим для поддержания разных процессов на молекулярном, клеточном и системном уровнях. При этом сон несовместим с такими видами активности, как: кормление, миграция, размножение и поиск укрытий. Способность животных реагировать на изменяющиеся условия окружающей среды во время сна снижается, что увеличивает риск неожиданного нападения хищников. Млекопитающие проводят во сне от 2 до 20 часов в сутки, а функциональные преимущества сна у долгожителей животных остаются неясными (Allison and Cicchetti, 1976; Campbell and Tobler, 1984; Siegel, 2005, 2022; Capellini et al., 2008; Ковальзон, 2024). Сон сопровождается изменениями в работе многих систем организма, включая нервную, сердечно-сосудистую, дыхательную, эндокринную и иммунную (Vyazovskiy, 2015). Межвидовые различия в продолжительности сна могут отражать вариации потребностей самого организма или вариации ограничений, накладываемых внешними факторами (Siegel, 2005; Lesku et al., 2006, 2008; Capellini et al., 2008).

Млекопитающие обитают в двух средах. Наземные спят на твёрдом субстрате, сохраняя регулярное дыхание. Многие спят в укрытиях. У них, как у птиц, сон состоит из двух стадий, включая медленноволновый сон (МС) и “парадоксальный”, или REM сон (т.е. сон с быстрыми движениями глаз), которые чередуются. Водные млекопитающие приспособились к обитанию в водной среде или в двух средах – на суше и в воде. Чтобы кормиться, они должны долго находиться под водой, однако им необходимо регулярно всплывать для дыхания. Спящие в воде млекопитающие сталкиваются с трудностями, определяемыми свойствами водной среды. Высокая турбулентность поверхности затрудняет поддержание поз сна и может привести к попаданию воды в лёгкие. В водной среде возможны вертикальные перемещения, ограниченные временем всплытия для дыхания, гидростатическим давлением и уровнем гипоксии. Теплопроводность воды выше, чем воздуха, поэтому животным, как правило, приходится предпринимать дополнительные меры для снижения теплопотерь. Укрытия для сна в воде ограничены, и при всплытии животные могут подвергаться нападению хищников. Водная среда исключает продолжительную неподвижность – ключевой признак сна у наземных млекопитающих (Allison and Cicchetti, 1976; Tobler, 1995; Siegel, 2005).

Для сна в воде морским млекопитающим требуются определенные поведенческие и физиологические адаптации. 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, стадией развития), условиями обитания (экологическими факторами), а также с природой самого сна. Результаты таких исследований представляют большой научный интерес и важны для понимания функции и механизмов сна как одного из двух состояний и формы поведения всех живых существ.

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

Были проведены исследования сна у 15 видов водных и полуводных млекопитающих, включая 6 видов китообразных, 6 видов ластоногих, а также 3 других вида. У 11 видов сон был исследован впервые. Исследования проводились в эколого-поведенческом и сравнительно-физиологическом направлениях, на стыке зоологии, физиологии, экологии и биотехнологии. Ценность 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 наиболее необычных форм сна у млекопитающих, 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 свидетельствуют об универсальном характере адаптивного снижения сна для реализации миграционного и репродуктивного поведения.
3. Сформулировано представление об однополушарном сне как о состоянии, в котором бодрствующее полушарие обеспечивает реализацию многих 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.

- Полученные результаты подчеркивают важность исследования механизмов 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

В работе применялись два метода исследований: поведенческий (наблюдения и круглосуточная видеорегистрация) и электрофизиологический (полисомнография).

1.6 Основные положения, выносимые на защиту

- 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.
- Однополушарный МС – основная форма сна у китообразных, а также сна в воде у ушастых тюленей. Однополушарный МС – это состояние, сочетающее свойства сна и бодрствования. REM сон отсутствует у китообразных в том виде, в котором он регистрируется у наземных млекопитающих. REM сон может присутствовать у китообразных в видоизмененном виде. Билатеральный МС – особенность сна настоящих тюленей.
- 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 REM 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 REM сном, но предполагает регулярные всплытия для дыхания. Сон на глубине снижает риск нападения хищников, а также уменьшает неблагоприятное воздействие погодных факторов на поверхности.
- 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 животных 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 (ESRS; Florence, Italy, 1994; Brussel, Belgium, 1996; Madrid, Spain, 1998); конференции Американской ассоциации профессиональных обществ по изучению сна (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 Mammalogy, Vancouver, 2001; Greensboro, 2003; San Diego, 2005; Cape Town, 2007; Quebec, 2009, Tampa, 2011; Dunedin, 2013; San Diego, 2015); 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”, Anchorage, 2004); конференции Европейской ассоциации по водным млекопитающим (EAAM; Harderwijk, Netherlands, 2005; Riccione, Italy, 2006); международные конференции по нейронаукам “Neuroscience” (Atlanta, 2006; San Diego, 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, 2007); конгрессы “Нейронаука для медицины и психологии» (Судак, 2012, 2015, 2018); конференцию “Совещание по эволюционной физиологии имени академика Л.А. Орбели” (Санкт-Петербург, 2020); конференцию “Морские исследования и образование” (Москва, 2023). Материалы работы обсуждались на коллоквиумах ИПЭЭ РАН.

1.8 Личный вклад

Личный вклад соискателя состоит в непосредственном участии на всех этапах диссертационного исследования, которое выполнялось совместно с коллегами, включая анализ научной литературы, планирование исследований, разработку методик, проведение хирургических операций и организацию ухода за экспериментальными животными, проведение экспериментов, сбор, анализ и интерпретацию результатов, а также написание и оформление рукописи диссертации и всех публикаций (в т.ч. в соавторстве) по всем выполненным исследованиям.

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 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 на конференциях.

В 1994 г. автором работы была написана и защищена кандидатская диссертация “Сравнительно-физиологическое исследование сна ушастых и настоящих тюленей” (Лямин, 1994). Специальность физиология человека и животных. В 2008-2010 гг. под руководством автора работы были защищены 3 кандидатские диссертации: Шпак О.В., “Поведенческие признаки сна китообразных” (2008); Пряслва 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 были частично изложены в этих кандидатских диссертациях.

1.11 Благодарности

Автор признателен родителям, родным и близким за поддержку, терпение и понимание. Автор выражает особую благодарность к.б.н. Льву Мухарамовичу Мухаметову (ИПЭЭ РАН) за многолетнее сотрудничество, всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах исследований. Автор благодарен доктору (PhD) Джерому М. Сигалу (J.M. Siegel, Калифорнийский Университет, Лос-Анджелес, США) за многолетнее сотрудничество. Автор 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. Laperriere, Университет Торонто, Канада), к.б.н. О.В. Шпак, к.б.н. Ю.П. Пряслву, 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. Бхагвандин (A. Bhagwandin, Южная Африка), И.Ф. Павлову, к.б.н. А. Кибальникова, к.б.н. А.И. Олексенко, И.Г. Полякову, И.С. Четырбок, Л.М. Лямину, А.В. Васильева. Автор признателен д.б.н. В.М. Ковальзону (ИПЭЭ РАН, Россия) за обсуждение результатов исследований и замечания на этапе подготовки диссертации, доктору (PhD) Полу Мангеру (Paul Manger, Университет Йоханнесбурга, Южная Африка) за совместную работу над статьями, 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, которые в разные годы помогали в исследованиях и уходе за животными на Утришской морской станции. Исследования были проведены при поддержке NIH (National Institute of Health, США), NSF (National Science Foundation, США), DARPA (Defense Advanced Research Projects Agency, США), ООО “Утришский дельфинарий” и РФФИ.

1.12 Список сокращений

ОМС – однополушарный медленноволновый сон; РЕМ сон – сон с быстрыми движениями глаз; 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; ЛПР – латентный период реакции; МС – медленноволновый сон; МП – медленное плавание; НА – низкоамплитудный; ПВН – повторяющиеся погружения и всплытия; ПС – парадоксальный (РЕМ) 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 ИПЭЭ РАН (Москва).

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В первом разделе главы (2.1. Сон и бодрствование – два состояния) изложены современные представления о сне как об одном из двух состояний животных. Сон или сноподобные состояния обнаружены у всех живых существ, но функции сна не совсем понятны. Первая группа гипотез отводит сну восстановительную функцию, но они не могут объяснить разнообразие фенотипов сна млекопитающих, так как экспериментальные данные были получены на небольшом числе видов, в основном в лабораторных условиях, и не учитывают все факторы природы. Другой подход рассматривает сон как состояние адаптивной неактивности. Сон снижает метаболизм, исключает активность, когда она нецелесообразна, и обеспечивает адекватную реакцию на внешние стимулы. Основная причина различий может быть связана с влиянием уникальных экологических условий. Этот подход помогает объяснить различия в продолжительности и структуре сна у некоторых видов.

В следующем разделе (2.2 Особенности сна наземных млекопитающих и птиц) перечислены основные признаки сна наземных млекопитающих и птиц, который состоит из двух стадий – МС и РЕМ сна. Большинство наземных млекопитающих спят лёжа, закрыв оба глаза. Во время сна они неподвижны. РЕМ сон характеризуется низкоамплитудной ЭЭГ, значительным снижением мышечного тонуса (до атонии), вздрагиваниями глаз, нерегулярным дыханием и другими признаками (Siegel, 2017). У некоторых видов птиц в МС регистрируются эпизоды межполушарной асимметрии медленных волн ЭЭГ, которые сочетаются с открыванием глаза, контралатерального бодрствующему полушарию (Amlaner et al., 1994; Rattenborg and Amlaner, 2010).

В следующих 3-х разделах (2.3 Механизмы сна, 2.4 Онтогенез сна, 2.5 Сон и когнитивные функции) изложена информация о механизмах сна, включая роль разных нейрохимических структур мозга в запуске и поддержании МС и РЕМ сна (Jones, 2011; Siegel, 2017), о гомеостатической теории регуляции сна (Borbély and Achermann, 2005), об изменениях сна в постнатальном развитии (Roffwarg et al., 1966) и значении сна в поддержании когнитивных функций (Stickgold, 2005), включая память (Siegel, 2001).

Раздел 2.6 Водные млекопитающие содержит информацию об их систематике, эволюции, адаптациях к водной среде и ареалах. Группа включает китообразных (инфраотряд Cetacea: зубатые и усатые киты; 94 вида), сирен (отряд Sirenia: дюгоны и ламантины; 5 видов), ластоногих (отряд Carnivora: Otariidae, ушастые тюлени; Phocidae,

настоящие тюлени; Odobenidae, морж; 35 видов), куньих (Mustelidae: калан, выдры), медвежьих (Ursidae: белый медведь) и гиппопотамовых (отряд Artiodactyla, Hippopotamidae). Сирены и китообразные произошли от древних парнокопытных около 50 млн лет назад. Ластоногие появились примерно 25 млн лет назад, гиппопотамовые – 20 млн лет, а калан – несколько млн лет назад (Foote et al., 2015; Berta et al., 2015). Адаптации водных млекопитающих включают: обтекаемое тело и видоизмененные конечности (Williams, 2018); адаптации кожи для термоизоляции; подкожный жир, служащий источником энергии (Castellini, 2018); высокочастотный слух, эхолокацию, зрение, адаптированное к низкой освещённости (Au, 2018; Mass and Supin, 2018); устойчивость к гипоксии, способность выдерживать давление при погружении на большие глубины (Stewart, 2018). Водные млекопитающие адаптировались к разным условиям обитания и применяют разные стратегии для успешного существования (Berta et al., 2015).

В разделе 2.7 (**История исследований сна китообразных**) приводятся результаты наблюдений Дж. Лилли (1964) и МакКормика (1969) за поведением дельфинов *Tursiops truncatus*, регистрации ЭЭГ у гринды (*Globicephala macrorhynchus*) (Shurley et al., 1969; Serafetinides et al., 1972), а также открытие однополушарного сна у дельфинов афалин (*Tursiops truncatus ponticus*) Л.М. Мухаметовым с коллегами (Мухаметов и Супин, 1975; Mukhametov et al., 1977) и результаты исследований сна у азовок (*Phocoena phocoena*) (Мухаметов и Полякова, 1981) и амазонских речных дельфинов (*Inia geoffrensis*) (Mukhametov, 1987). Латинское название дается при первом упоминании вида, названия исследованных видов – в Таблице. В заключении обобщены результаты первых исследований сна китообразных.

Раздел 2.8 (**Исследования сна ластоногих**) содержит обзор исследований сна ластоногих. Наблюдения в природе сводились к описанию поз покоя и режима активности на лежбище и в море. Электрофизиологические исследования сна были выполнены на 3 видах настоящих тюленей: сером тюлене (*Halichoerus grypus*), щенках северного морского слона (*Mirounga angustirostris*) и каспийском тюлене (*Pusa caspica*) (Ridgway et al., 1975; Huntley et al., 1981; Мухаметов и др., 1984). Во время сна они были неподвижны и, задерживая дыхание, могли спать под водой. У каспийских тюленей и морских слонов сон был БМС. Приводятся результаты исследований сна у 3 видов ушастых тюленей (северного и южноафриканского морских котиков, *Callorhinus ursinus* и *Arctocephalus pusillus*, и северного морского льва, *Eumetopias jubatus*) и одного вида настоящих тюленей (гренландского тюленя, *Pagophilus groenlandicus*), выполненные автором при работе над кандидатской диссертацией (Лямин, 1994). Сон ушастых тюленей сочетал признаки БМС и ОМС дельфинов, доля ОМС у щенков морского котика увеличивалась с возрастом. В воде морские котики спали на поверхности, сохраняя двигательную активность. Дыхание было регулярным. Сон гренландских тюленей не отличался от сна каспийских тюленей.

Глава 2 завершается **Заключением**. В начале 1970-х годов был открыт ОМС, одна из наиболее необычных форм сна. К концу 1980-х годов сон был исследован у 4 видов зубатых китов, 3 видов ушастых и 4 видов настоящих тюленей. Данные были получены на животных разного возраста и в разных условиях, все исследования выполнены в

лабораториях. Сон многих водных и полуводных млекопитающих с необычным образом жизни не был исследован. Соотношение между ОМС и состоянием глаз не было установлено. Функция и механизмы ОМС и ситуация с РЕМ сном у китообразных были непонятны. Вопрос о соотношении сна и когнитивных функций у диких животных оставался открытым. Поведенческие данные из океанариумов были важным дополнением, но их было очень мало.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1 Общая информация о выполненных исследованиях

Научный план исследований был одобрен Комиссией по биоэтике ИЭМЭЖ и ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова, а также Комиссией по проведению исследований на животных Калифорнийского университета в г. Лос-Анджелес (UCLA, США) и Национальной службой по морскому рыболовству США (NMFS, USA; 2002-2016 гг.).

В диссертационной работе представлены результаты исследований покоя и сна китообразных и амазонского ламантина (1990-2008 г.), а также ластоногих и других водных млекопитающих (1989-2022 г., Таблица).

Таблица. Общая характеристика проведённых исследований (виды и количество животных, виды экспериментов).

п	Вид \ Методы исследований	Вперв	ЭЭГ	Повед	Онт	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 ³	5 ²		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	106

Примечания. Иссл. вперв. – сон был исследован впервые. Методы исследований: ЭЭГ – электрофизиологические, Повед. – поведенческие, Онт. – онтогенетические, Нейрх. – нейрхимические. ¹Исследования проводились в природе. ²Исследования когнитивных функций. ³20 морских котиков принимали участие в нейрхимических экспериментах.

Значительная часть исследований выполнена на УМС, включая эксперименты на северных морских котиках, морже, каланах, байкальских тюленях, афалинах, белухе и азовках. Исследования на сером ките, косатках и дельфинах Коммерсона проводили в океанариуме SeaWorld (США), северных морских слонах – в Калифорнии (США), южных морских львах – в Перу. Видеорегистрация поведения афалин и белух проводилась в дельфинариях Москвы, Геленджика, Ростова-на-Дону и Тель-Авива, а гиппопотамов – в

зоопарке г. Тампа (США). Видеозаписи тюленей монахов сделаны в Средиземном море. Применялись два метода исследований: поведенческий (наблюдения и круглосуточная видеорегистрация) и электрофизиологический (полисомнография), который предполагает одновременную регистрацию ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ и ЭКГ.

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 других вида (Таблица).

3.3 Методы исследований поведения и сна китообразных

Раздел 3.3.1 содержит описание основных этапов хирургических операций по вживлению электродов для регистрации ЭЭГ коры головного мозга дельфинам, разработанные Л.М. Мухаметовым и А.Я. Супиным (Мухаметов и Супин, 1975; Супин и др., 1978). В наших исследованиях такие операции были успешно проведены на белухе и 4 афалинах (Lyamin et al., 2002a, 2004, 2005b; Рисунок 3.1).

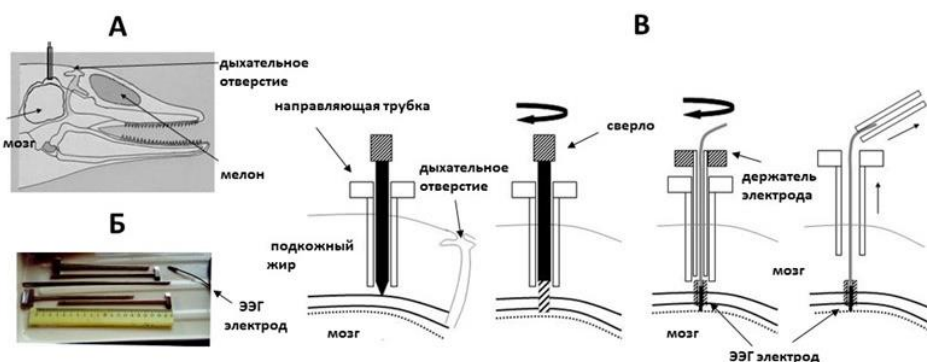


Рисунок 3.1. Методика вживления электродов для регистрации ЭЭГ у дельфинов. А. Общая схема. Б. Инструменты. В. Последовательность вживления электрода.

Раздел 3.3.2 описывает электрофизиологическую часть работы, выполненной на 4-х взрослых афалинах и одной белухе на УМС (Lyamin et al., 2002a; 2004). Регистрацию ЭЭГ проводили стационарными усилителями и АЦП CED 1401+ и Spike 2 (Великобритания), а также портативными регистраторами (Neurologger1, Evolocus, США), которые устанавливали на животных на шлейках. Полиграммы классифицировали в 30-сек эпохах, выделяли состояния бодрствования, НА и ВА ОМС и АМС (разная амплитуда медленных волн ЭЭГ в двух полушариях), рассчитывали мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2-4.0 Гц (МВА) в симметричных отведениях. Поведение и состояние глаз классифицировали в тех же эпохах (Lyamin et al., 2002a; 2004; Lyamin et al., 2005b). Регистрацию проводили от 2 до 12 дней.

Раздел 3.3.3 описывает методику видеорегистрации и наблюдений за 15 взрослыми афалинами и 4-мя детёнышами. У дельфинов 1 группы (4 взрослых) наблюдения проводили круглосуточно 2-3 дня через подводное стекло (Мухаметов и Лямин, 1997). У дельфинов 2 группы (4 взрослых) видеозапись проводили 4 дня раз в неделю круглосуточно (Лямин и др., 1999). У дельфинов 3 группы (4 пары матерей и детёнышей) видеозапись проводили с первых часов после рождения до 13-мес возраста детёнышей. Общее время наблюдений у разных пар было от 27 до 108 час. У двух пар регистрировали состояние глаз: 53 и 48 час. Для контроля провели видеозапись поведения 4 взрослых афалин, всего 8 ночей (Lyamin et al., 2007a). Поведение классифицировали по типу

плавания в 20-сек (группа 1) или 1-мин (группы 2-3) интервалах. Дискретные элементы поведения отмечали в реальном времени.

Следующие 5 разделов (3.3.4-3.3.8) содержат информацию об исследованиях на 5 видах китообразных, включая видеорегистрацию поведения 3-х взрослых белух круглосуточно 3-4 дня, и одной из них – еще 6 ночей (Lyamin et al., 2002b); 2-х пар матерей косаток и их детёнышей с первых часов после рождения до 13.5 мес. (пара 1, общее время наблюдений 177 час) и 5.5 мес. (пара 2, 160 час; Рисунок 3.2); 2-х взрослых косаток (Lyamin et al., 2003; Lyamin et al., 2005a); 3-х взрослых дельфинов Коммерсона круглосуточно 3 дня (Шпак, Лямин и др., 2009); и детеныша серого кита в возрасте 1 год круглосуточно 9 дней (Lyamin et al., 2000a; 2001). Обработку проводили как у дельфинов (серия 2 и 3). Также провели 3 серии по 3 дня круглосуточных наблюдений поведения азовки и её детёныша в возрасте 3-4 мес. Элементы поведения регистрировали и обрабатывали как у дельфинов в серии 1.



Рисунок 3.2. Видеорегистрация поведения косаток. Круговое плавание матери и детеныша (возраст меньше недели; фото SeaWorld), покой на дне и зависание у поверхности (возраст детеныша 2 месяца; фотографии Лямина О.И.).

3.4 Методы исследований сна ластоногих

Хирургические операции (Раздел 3.4.1) проводили под общей анестезией (южные морские львы – хлоралоза, морские котики и морж – изофлуран). Для премедикации применяли золетил, анальгезии – лидокаин, римадил. Животным вживляли электроды для регистрации ЭЭГ, ЭОГ, ЭМГ шейной мускулатуры и ЭКГ. Для сбора микродиализата вживляли до 4 пар направляющих канюль. Во время операции контролировали температуру тела, ЧСС, дыхание и уровень оксигенации крови. После операции давали антибиотики и анальгетики (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2002c, 2008b; Lapierre et al., 2007; Косенко и др., 2010; Lyamin et al., 2016, 2018). Установку накладных ЭЭГ электродов морским слонам проводили после седации телазолом (Kendall-Bar et al., 2022, 2023; Рисунок 3.3).



Рисунок 3.3. Регистрация электрофизиологических параметров у ластоногих (северный морской котик, южный морской лев, морж, северный морской слон). Дatalogгеры (Neurologger 1-3) обозначены стрелками. Фотографии Лямина О.И. и Jessica Kendall-Bar (морской слон).

Следующие 7 разделов содержат информацию о методиках исследований сна у ластоногих. *Раздел 3.4.2.* описывает общий подход электрофизиологических исследований сна у морских котиков (36 животных, самцы 2-4 года и самки от 4 лет, вес 18-40 кг). Регистрацию ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ и ЭКГ проводили в бассейне 4x4 м (глубина до 1.8м) в помещении. Исследовали сон на суше и в воде. Регистрация проводилась так же, как у дельфинов. Выделяли состояния АБ, СБ, МС (АМС и ОМС) и РЕМ сон в 20-сек эпохах (Lyamin et al., 2004, 2008b,c, 2016, 2018; Lapierre et al., 2007; Kendall-Bar et al., 2019).

В 2-х сериях (*Разделы 3.4.3 и 3.4.4*) на 4-х и 3-х морских котиках рассчитывали спектральные характеристики ЭЭГ, выраженность межполушарной асимметрии МВА (1.2-16 Гц) в СБ, МС и РЕМ. Регистрацию проводили 3 ночи (Lyamin et al., 2008b, 2012).

Концентрацию нейромедиаторов в микродиализате коры или подкорковых структур мозга определяли (*Раздел 3.4.5*) у 20 морских котиков методом высокоточной жидкостной хроматографии с электрохимической или флуоресцентной детекцией (EISOM, Япония). Для сбора микродиализата использовали канюли длиной 12-55 мм (СМА Microdialysis AB). Длительность эксперимента определялась временем их работы (36-72 час). Время пиков на хроматограммах составляло для ацетилхолина –13.7 мин, серотонина – 3.5 мин, гистамина – 16.0 мин и для норэпинефрина – 9.0 мин. Время сбора образца – 10 мин. Каждый эпизод классифицировали как АБ, СБ, БМС, АМС или РЕМ сон (75% критерий). Микродиализат был собран из 81 канюли. Концентрация нейромедиаторов была определена в 4693 образцах (Lapierre et al., 2007, 2013; Lyamin et al., 2016).

Депривацию БМС и РЕМ сна (*Раздел 3.4.6*) проводили в каждом случае на 4-х морских котиках. Эксперименты включали: 3 контрольных дня, 3 дня депривации БМС (серия 1) или РЕМ сна (серия 2) и 2 дня восстановления. Полиграммы обрабатывали как описано выше, морских котиков будили аудиозаписями криков других животных (Lyamin et al., 2008c; Lyamin et al., 2009; Косенко, 2010). Когнитивные функции тестировали в условиях 108-часовой общей депривации сна (*Раздел 3.4.7*). В серии 1 у 2-х морских котиков оценивали способность дифференцировать предмет по признаку размера (выбирать больший из двух кругов), а в серии 2 у 3-х морских котиков – выбирать предмет по образцу (альтернативный зрительный тест, задержки 4-25 сек). Процент ошибок и латентный период реакции (ЛПР) в условиях депривации сна сравнивали с параметрами в контрольный и восстановительный периоды (3 и 2 дня, Лямин и др., 2015; Lyamin et al., 2024).

Исследование сна у южных морских львов (*Раздел 3.4.8*) проводили на 3-х годовалых южных морских львах (все самки, вес 32-36 кг) круглосуточно 3-4 дня. Полиграммы обрабатывали так же, как у морских котиков (Lyamin et al., 2002c).

Электрофизиологическое исследование (*Раздел 3.4.9*) провели на 13 молодых северных морских слонах (возраст 2 мес до 2.5 лет, вес до 211 кг). ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ и ЭКГ регистрировали дисковыми электродами (Grass, США; герметизировали неопреновой резиной) даталоггерами (Neurologger3), включая 3-Д ускорение, глубину погружения, температуру, освещение, геомагнитное поле и GPS-координаты (WildLife Computer, США) до 5 дней. Регистрацию проводили в лабораторном бассейне (19.9 дней данных),

на лежбище (14.3 дня), в лагунах (8.3 дня) и в океане (8.1 дня). Выделяли состояния АБ, СБ, МС и РЕМ сон в 30-сек эпохах. Параметры двигательной активности 334 взрослых самок в период миграций в океане использовали для оценки продолжительности сна (Kendall-Bar, 2023).

Состояния покоя и сна исследовали у двух детёнышей байкальского тюленя (возраст 1.5- 6 мес; *Раздел 3.4.10*). Видеорегистрацию проводили по 3 дня, всего 3 серии. Поведение классифицировали в 1-мин эпохах (Nazarenko et al., 2001).

Поведенческие признаки сна в море были описаны у 6 взрослых тюленей монахов (*Раздел 3.4.11*) по видеозаписям (от 3-10 мин), сделанным подводными пловцами.

Исследования сна у моржей (*Раздел 3.4.12*) провели на 4 животных (1.5-3 года, вес 130-220 кг). Видеорегистрацию проводили круглосуточно 4-12 дней. Поведение классифицировали в 1-мин эпохах (Pryaslova et al., 2009). Регистрацию ЭЭГ, ЭОГ, ЭМГ и ЭКГ проводили у одного моржа даталоггером круглосуточно 5 дней на суше и 3 дня на плаву. Данные обрабатывали так же, как у морских котиков (Лямин и др., 2012).

3.5 Методы исследований сна у других водных и полуводных видов

Были проведены две серии экспериментов на амазонском ламантине (возраст 2 года, вес 63 кг; *Раздел 3.5.1*). В серии 1 в течение 3 дней круглосуточно регистрировали передвижение ламантина в пруду и рассчитывали пройденный путь. В серии 2 регистрировали ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ и ЭКГ у того же животного в бассейне непрерывно 5 суток (Mukhametov et al., 1990, 1992; Мухаметов и др., 1994). Регистрацию поведения двух молодых каланов (6-8 мес., вес 15 и 20 кг) проводили круглосуточно сериями по 3 дня (Lyamin et al., 2000b), как у афалин 1 серии (*Раздел 3.5.2*). Видеорегистрацию и наблюдения поведения пары взрослых гиппопотамов и их месячного детёныша проводили в зоопарке круглосуточно 3 дня (*Раздел 3.5.3*). Поведение классифицировали в 1-мин эпохах (Lyamin and Siegel, 2005).

3.6 Применение статистических критериев

Статистический анализ проводили с использованием программы SigmaPlot версия 11 и выше. Полные результаты тестов представлены в диссертации и в статьях.

4. ОСОБЕННОСТИ СНА БЕЛУХИ И ДЕЛЬФИНОВ АФАЛИН

Задачами этой серии было: 1) исследовать особенности сна белухи; 2) исследовать спектральные характеристики МС у белухи и афалины; 3) установить соотношение между паттерном ЭЭГ и состоянием глаз у белухи и афалины; 4) установить соотношение между мышечными вздрагиваниями и паттерном ЭЭГ у афалины. Исследования выполнены на 1-й белухе и 4-х афалинах. Основные результаты 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), выполненной под руководством автора.

4.1. Общая характеристика сна белухи

В двух суточных сеансах у белухи на МС приходилось в среднем 43%, на бодрствование (АБ и СБ) – 57% времени суток. 68% эпох классифицировали как ОМС, 15% – АМС, 17% МС – НА БМС. Две 30-секундные эпохи классифицировали как ВА БМС (БМС; 0.2% МС), но межполушарная асимметрия ЭЭГ была очевидной. Различия

во времени МС в полушариях составили 2% (в левом 26.0% и в правом 28.0% времени). Всего было 26 эпизодов МС, в среднем 44 ± 4 мин (10-18 мин), которые чередовались в полушариях (Рисунок 4.1, 4.2). За 2 дня было несколько вздрагиваний в СБ и МС. Белуха чередовала зависание у поверхности с погружениями до 7 мин. Всплывая, она делала серию вдохов с короткими интервалами (Lyamin et al., 2002a, 2004).

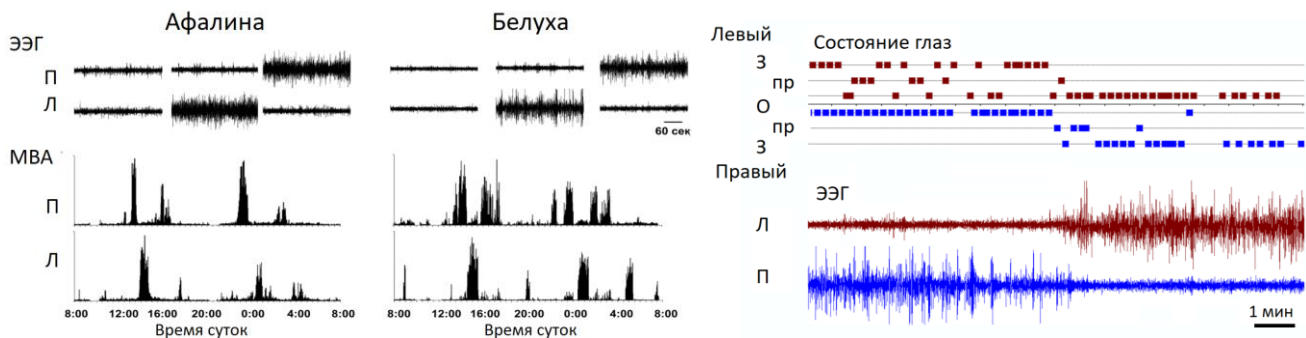


Рисунок 4.1. (слева) Чередующиеся эпизоды ОМС у афалины и белухи в течение дня.

Рисунок 4.2. (справа) Соотношение между паттерном ЭЭГ в полушариях коры мозга и состоянием глаз у белухи. Состояние: О – открыт, З – закрыт и пр – промежуточное. ЭЭГ: Л – левое и П – правое полушарие (Lyamin et al., 2004, 2008a; Lyamin and Siegel, 2019).

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 аналогичным. На МС и бодрствование приходилось по 50% времени. Почти 80% МС состояло из ОМС, 9% – АМС и оставшиеся 11% МС – НА БМС. По итогам двух дней МС в левом полушарии было в 1.5 раза больше, чем в правом (36% и 24% времени). Признаки РЕМ сна не регистрировали.

Ещё у 3-х афалин регистрацию ЭЭГ проводили даталоггерами (дельфины 2-4). Животные перемещались в просторном бассейне. Более 90% МС состояло из ОМС. У дельфинов 2 и 3 средняя длительность эпизода ОМС была 50 мин, а максимальная – 99 и 78 мин, соответственно. На зависание у них приходилось от 62 до 99% всего МС, остальной МС сочетался с плаванием. Дельфин 4 спал в движении 90% времени МС; 6% МС пришлось на зависание и 4% – на покой на дне бассейна. Эпизоды ОМС на дне бассейна у афалин были зарегистрированы впервые. Длительность эпизодов ОМС на дне была 120, 150 и 210 сек. Перед всплытием дельфин просыпался (Lyamin et al., 2005b, Lyamin et al., 2008a).

4.3 Мощность ЭЭГ во время сна у белухи и афалины

В НА ОМС мощность МВА в спящем полушарии у белухи и афалины увеличивалась 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. Развитие АМС сопровождалось ростом МВА (в 2-3 раза) только в бодрствующем полушарии. БМС у белухи по параметрам МВА не отличался от НА ОМС, а у афалины – от НА БМС. Средний абсолютный КА в НА ОМС у белухи и афалины был 0.6 и 0.7, а в ВА ОМС – 0.90. При развитии АМС КА уменьшился примерно на 0.1-0.2.

4.4 Состояние глаз и однополушарный сон у белухи и афалины

Установлена связь между состоянием глаз и ЭЭГ в двух полушариях: глаз, противоположный спящему полушарию, был чаще закрыт или прикрыт (Рисунок 4.2; у белухи не менее 83% времени МС, у афалины – не менее 92% МС), а глаз,

противоположный бодрствующему полушарию, чаще открыт (95-98% бодрствования; критерий χ^2 , $p << 0.001$). Открытое состояние глаз с вероятностью 80% было признаком СБ, а асимметричное состояние с вероятностью 91% у белухи и 80% у афалины было признаком МС. Одновременно закрытые глаза были редким событием (<2% времени; Lyamin et al., 2002a, 2004, 2008a).

4.5 Особенности дыхания белухи во время сна

Паттерн дыхания у белухи был прерывистым: частое дыхание с интервалом 15-20 сек чередовалось с задержками до 7 мин. При погружении и всплытии МВА чаще снижалась. Во время ОМС у поверхности снижение МВА параллельно с дыхательными актами не происходило. При переходе от АБ к СБ и МС длительность задержек дыхания увеличивалась (ANOVA на рангах, $p < 0.001$).

4.6 Мышечные вздрагивания во время сна и бодрствования у афалин

Вздрагивания – признак REM сна у наземных млекопитающих. В серии 2 у афалин регистрировались вздрагивания. У двух животных их число отличалось в 3 раза: в среднем 8 и 24 в день. Большинство вздрагиваний были одиночными (>60%), остальные – серийными: в среднем 3 серии в день по 2-4 вздрагивания, до 5 сек. У обеих афалин вероятность серийных вздрагиваний в первые 10 мин после окончания ОМС была выше случайной (57% и 43% от всех вздрагиваний; $p < 0.001$), а у одной (афалина 3) и в интервале 21-30 мин (29%, $p = 0.02$).

4.7. Обсуждение результатов

4.7.1 ОМС – особенность исследованных зубатых китов

Белуха стала 5-м видом зубатых китов, у которых сон исследовали электрофизиологическим методом (Lyamin et al., 2002a, 2004). Композиция МС и контрастность ОМС у белухи (70% МС) сопоставима с данными для афалины, азовки и амазонского речного дельфина (ОМС: 67-88%; АМС: 4-15%; НА БМС: 7-22%). У гринды МС также сопровождался межполушарной асимметрией ЭЭГ (Serafetinides et al., 1972). ВА БМС не регистрировался ни у белухи, ни у других китообразных. Есть основания предполагать, что ОМС характерен и для других зубатых китов (Lyamin et al., 2008a; Лямин и Мухаметов, 2013).

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

Впервые дана характеристика МС у афалины и белухи по интенсивности МВА. Основные результаты: в ОМС МВА (глубина сна) в спящем и бодрствующем полушарии соотносится как 30:1, АМС – более глубокая стадия по генерализации сна в мозге, но не в спящем полушарии, а БМС – это НА МС или НА АМС. “Однополушарный сон” – правомерное название для сна китообразных.

4.7.3 Однополушарный сон, движение и позы

Эпизоды ОМС у белухи сочетались с движением: при минимальных движениях сон был менее прерывистым, чем во время погружений и всплытий (Lyamin et al., 2002a; 2007b). Возможность сочетания ОМС с монотонными движениями – важная особенность сна зубатых китов и может быть функцией ОМС (Мухаметов и др., 1997). У афалины

впервые зарегистрированы эпизоды ОМС во время неподвижности. Это означает, что сочетание сна и движения – не единственная функция ОМС у зубатых китов.

4.7.4 Однополушарный сон и состояние глаз

У белухи и афалины во время сна установлена связь между состоянием глаз и параметрами ЭЭГ в двух полушариях. Открытый глаз в ОМС может быть следствием активированного состояния контралатерального полушария, которое участвует в анализе зрительной информации и поддержании бдительности. Закрывание одного глаза у дельфина не приводит к изменениям в ЭЭГ противоположного полушария (Ridgway, 2002), поэтому альтернативная точка зрения о том, что ОМС – следствие асимметричной афферентации от двух глаз (Serafetinides et al., 1972) – менее вероятна.

4.7.5 Однополушарный сон и дыхание

Прерывистое дыхание регистрировалось у белухи в бодрствовании и в МС. С развитием МС задержка дыхания увеличивалась. Эти данные согласуются с мнением, что дыхание у китообразных регулируется стволовым дыхательным центром (McCormick, 1969), как у наземных млекопитающих. Перед всплытием МВА у белухи в одном или обоих полушариях снижалась, а контрастность асимметрии ЭЭГ увеличивалась. Активация коры полушарий перед вдохом могла быть связана как с движением, так и с подготовкой к всплытию. Эти данные согласуются с точкой зрения, что ОМС (активное состояние одного полушария) необходимо китообразным для обеспечения рефлексов, которые ведут к дыхательному акту (Мухаметов и др., 1997).

4.7.6 Идентификация РЕМ сна

Установлена корреляция между мышечными вздрагиваниями и паттерном ЭЭГ у свободно плавающих афалин (Lyamin et al., 2005b). Серийные вздрагивания у афалин чаще регистрировались после ОМС, как РЕМ сон у наземных животных. Вздрагивания у афалин могли быть признаками РЕМ сна или "РЕМ-сон подобного состояния". РЕМ сон у дельфинов может не сопровождаться активацией ЭЭГ, падением мышечного тонуса и вздрагиваниями глаз. Примеры известны среди млекопитающих и птиц.

4.7.7 Важность и ограничения метода ЭЭГ-исследований

Сон исследован электрофизиологическим методом у 5 видов китообразных. Были установлены важные корреляции между физиологическими и поведенческими аспектами их сна. Этологические исследования и наблюдения за животными с учётом 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

Основными задачами исследований было: 1) охарактеризовать поведение, типы плавания, состояния активности и покоя у нескольких видов китообразных; 2) идентифицировать у них элементы поведения, которые могут иметь сходство с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих; 3) исследовать особенности формирования поведения, а также состояний активности и покоя у детёнышей китообразных в первый год жизни и у их матерей.

5.1 Особенности состояния покоя дельфинов афалин

Основные результаты опубликованы в нескольких статьях: Мухаметов и Лямин (1997), Лямин и др. (1999), Lyamin et al. (2005a, 2007a, 2008a). Результаты частично изложены в кандидатских диссертациях О.В. Шпак (2008) и Ю.В. Прясловой (2009), выполненных под руководством автора.

5.1.1 Типы плавания

У дельфинов афалин можно выделить 3 основных типа плавания: активное плавание (АП), круговое плавание (КП) и зависание у поверхности воды. Лежит на дне (ЛД) и стереотипное плавание “вверх-вниз” (ПВН) регистрировались реже. Три типа плавания (АП, КП, зависание) регистрировались у всех дельфинов, на них приходилось до 98% времени. У 3-х из 4 дельфинов 1 группы преобладало КП (44-68% времени, в среднем 43%), а на АП и зависание приходилось примерно по половине оставшегося времени. У дельфинов 2 группы большая часть времени приходилась на АП и зависание (примерно по 40%). ПВН и ЛД регистрировались в основном только у одной афалины в группе (10% и 5%, соответственно; у остальных <1% времени; Мухаметов и Лямин, 1997; Лямин и др., 1999).

5.1.2 Поведенческие признаки покоя и сна

Эпизоды неподвижности у афалин были редкими (обычно 1-2 сек, <10 мин в сутки; группа 1). Во время зависания (3 из 4 афалин 1 группы) и медленного КП (у одной) регистрировались вздрагивания (от 15 до 98 в день). Они были одиночными или серийными. Серии могли длиться несколько секунд и повторяться с определёнными интервалами. Несколько вздрагиваний у плывущего дельфина сопровождалось потерей ориентации: дельфин натыкался на сетевое ограждение или переворачивался через голову. В первую ночь вздрагиваний было меньше, чем в следующие. У трёх самцов 1 группы во время зависания регистрировали эрекции (до 31 за сутки, длительность от 4 до 102 сек), которые регистрируются в РЕМ сне у некоторых млекопитающих. Общее время 20-сек эпох покоя со вздрагиваниями / дезориентациями (эпохи “ПС?”) составляло 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=4). Почти все эпизоды состояли из одной 20-сек эпохи (23 ± 1 сек: Лямин и Мухаметов, 1997).

5.1.3-5.1.5 Состояние покоя, суточная ритмика, синхронизация поведения

Зависание и стереотипное плавание (КП и ПВН) могут быть и бодрствованием, и покоем (т.е. СБ и сном). Режим суточной активности афалин в океанариумах и морских парках определяется активностью людей возле бассейнов. АБ у афалин 2 группы, которые содержались вместе, было синхронизировано, а покой проходил в парах.

5.1.6 Состояния активности и покоя у детёнышей афалин и их матерей

После рождения детёнышей матери переходили к непрерывному плаванию и редко зависали на поверхности (Рисунок 5.1). В первые 2 недели у трёх афалин общее время зависания составляло $0.5 \pm 0.3\%$ (почти в 130 раз меньше, чем у 3 самок без детёнышей – $63.1 \pm 4.9\%$), а в первые 5 недель – $1.6 \pm 0.5\%$ (в 40 раз меньше). Время покоя у матерей увеличилось, начиная с 8 недели, и составляло $15.3 \pm 3.8\%$ (в 4 раза меньше; 8-54 недели). Первые 5-8 недель детёныши непрерывно следовали за матерями, не считая коротких остановок у поверхности (в первые 5 недель $0.2 \pm 0.1\%$ времени, т.е. в 8 раз меньше, чем у матерей). В первые две недели после родов матери и детёныши всплывали для дыхания

и погружались синхронно (до 98%). В остальных случаях детёныши всплывали одни, их матери продолжали движение. В период со 2-й по 15-ю неделю процент и средняя ДП (>40 сек) у матери была больше, чем у детёныша (8 периодов; $p < 0.05$, Т-тест; Lyamin et al., 2007a).

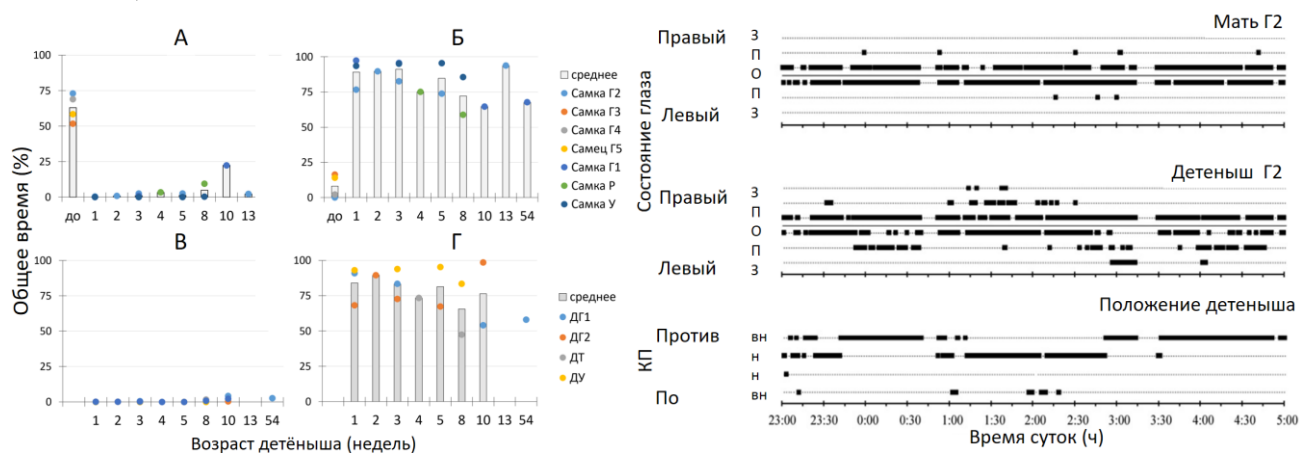


Рисунок 5.1. (слева) Продолжительность зависания и кругового плавания у детёнышей и взрослых афалин. А, Б – зависание и круговое плавание у взрослых, В и Г – у детёнышей. “до” – 1-2 недели до рождения детёныша Г2 (Lyamin et al., 2005a, 2007a).

Рисунок 5.2. (справа) Состояние глаз у матери и детёныша афалины во время кругового плавания. Пара Г2. Состояние глаза: О – открыт, П – прикрыт, З – закрыт. Против и по часовой стрелке – направление КП. Положения детёныша: вн – внутреннее, нар – наружное (Lyamin et al., 2007a).

5.1.7-5.1.8 Состояние глаз во время покоя, основные результаты

Состояние глаз у афалин в КП может быть асимметричным (открыт-закрыт; Рисунок 5.2). Животные всегда реагировали на раздражители со стороны открытого глаза. Первые 10 недель во время всплытий глаза у матерей были открыты от 92 до 100%, у детёнышей – от 60 до 99% случаев (две пары, разные периоды). У детёнышей глаз, направленный на мать, был открыт чаще ($95.0 \pm 1.4\%$ и $99.5 \pm 0.2\%$), чем противоположный ($82.5 \pm 5.4\%$ и $60.2 \pm 9.5\%$ случаев; $n = 4$ и 6 ; $p < 0.05$, ANOVA с повторениями).

5.2 Особенности состояния покоя белух

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.

5.2.1-5.2.4 Типы плавания, состояние покоя, их продолжительность; суточная ритмика

У белух были выделены 5 типов плавания: АП, КП, стереотипное плавание у стенки (СПС), зависание и покой на дне бассейна (ЛД). Продолжительность типов плавания у 3-х животных отличалась почти в 10 раз (АП от 2.5 до 28% времени суток, зависание – от 12 до 50%). СПС регистрировали у двух белух (от 6 до 60%), а КП и ЛД – у одной (в среднем 10% и 33-59% времени, соответственно). Покоем считали эпизоды спокойного зависания (ВП) и ЛД: от 20 до 50% времени. Средняя длительность эпизодов ЛД была 395 ± 16 ($n=400$) сек, максимальная – 15.5 минут. Двигательная активность в ЛД была минимальной. Суточный профиль активности белух, как и афалин, во многом определялся присутствием людей.

5.2.5-5.2.6 Элементы поведения с признаками РЕМ сна; основные результаты

В конце эпизодов ЛД у белухи регистрировались одиночные и серийные вздрагивания головы и туловища: от 84 до 182 в день, до 6 в серии, длительностью до 21 сек и в среднем 4.8 ± 0.5 ($n=97$) сек. Вздрагивания имели признаки периодичности с интервалом 21-37 мин. Общее время таких серий составляло $0.4 \pm 0.1\%$ ($n=3$) ночного времени (Lyamin et al., 2002b). В Разделе 5.2.6 суммированы основные результаты.

5.3 Особенности состояния покоя косаток

Основные результаты исследований опубликованы в статье Lyamin et al. (2005a), а также в материалах конференции Lyamin et al. (2003). Результаты частично изложены в кандидатской диссертации О.В. Шпак (2008), выполненной под руководством автора.

5.3.1-5.3.3 Типы плавания, состояния активности и покоя у детёнышей косаток и их матерей, особенности дыхания

У косаток были выделены 4 основных типа плавания: АП, КП, зависание и ЛД (Рисунок 3.2). Состоянием покоя у косаток можно считать все эпизоды ВП, ЛД и замедленного КП. У беременных самок покой был представлен эпизодами зависания и ЛД (в сумме до 60% ночного времени). Сразу после рождения детёнышей матери переходили к непрерывному плаванию, которое длилось 1-3 недели. Большая часть была АП. Начиная с 4-й недели, самка 1 останавливалась у поверхности (эпизоды 129 ± 13 сек, $n=34$, до 575 сек) и с 3-4 недели обе самки отдыхали на дне (в среднем 58 ± 2 и 68 ± 18 сек, 3 и 4 эпизода за ночь). К 8 неделе общее время плавания уменьшилось до 35% ночного времени у самки 1 и 21% у самки 2. Параллельно увеличилось время зависания (до 54%) и покоя на дне (в сумме до 33% ночного времени, длительность эпизода до 625 сек). Детёныши первые недели постоянно плавали за матерями, чаще дышали синхронно с ними, но временами всплывали по одному. Эпизоды покоя на поверхности появились у них также на 4-й неделе и были в 2-4 раза короче, чем у матерей. Эпизоды ЛД у детёнышей отсутствовали первые 6 месяцев. С ростом детёныша ДП у самок увеличились, синхронность дыхания снижалась.

5.3.4-5.3.5 Элементы поведения с признаками РЕМ сна и основные результаты

Мышечные вздрагивания были зарегистрированы у обоих детёнышей во время зависания и КП. У одного число вздрагиваний уменьшалось с возрастом: серийных от 13 за ночь в возрасте 6 недель до 2 в 6.5 мес., а одиночных в тот же период от 34 до 11 за ночь. У детёныша 1 (в ВП) и у взрослого самца (в АП и ВП) было зарегистрировано несколько эрекций. У одной из матерей регистрировались редкие одиночные вздрагивания. В Разделе 5.3.5 суммированы основные результаты.

5.4 Особенности состояния покоя дельфинов Коммерсона

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.

5.4.1-5.4.4 Типы плавания, состояние покоя, их продолжительность, суточная активность и особенности дыхания

У дельфинов Коммерсона выделили 5 основных типов плавания: АП, КП, спокойное плавание у дна (СП), медленное плавание у поверхности (МП) и зависание на

поверхности воды. Поведение в основном состояло из плавания (>97% времени; АП, КП и МП). Большинство эпизодов зависания (>91%) и МП (>80%) были короче 20 сек. Они сопровождались частым и регулярным дыханием: от 2 до 6 вдохов с короткими интервалами (>80% ДП короче 10 сек). Покоем считали эпизоды СП и замедленного КП, на которые приходилось в среднем 13% времени суток. Большинство ДП (>75%) были короче 30 сек, максимальная – 107 сек. Дельфины были активны (АП) большую часть дневного времени, когда в парке были посетители. Медленное КП регистрировалось в ночное время.

5.4.5-5.4.6 Элементы поведения с признаками РЕМ сна и основные результаты

Во время медленного КП и СП у дельфинов Коммерсона регистрировались вздрагивания (13, 31 и 35 за 3 дня у 3-х животных), а также эпизоды замедлений, нарушения позы, дезориентации до 12 сек. Продолжая плыть по инерции, они могли завалиться на бок, опустить голову вниз, реже переворачивались хвостом вверх (29, 47 и 51 эпизод за 3 дня). Общее время эпизодов было меньше 5 мин в сутки. У самца было 5 эрекций (4 во время СП или МП); 3 совпали с вздрагиваниями или были между ними. В Разделе 5.4.6 суммированы основные результаты.

5.5 Особенности поведения азовок

Основные результаты исследования опубликованы в материалах конференции Oleksenko and Lyamin (1996). Азовка и её детёныш находились в постоянном движении, детёныш следовал за матерью. Поведение разделили на АП и спокойное стереотипное плавание с постоянной скоростью (СП). На них приходилось у матери и детёныша примерно по 50% времени. Траектория СП имела форму круга или “восьмёрки”. Степень синхронизации поведения была $95.1 \pm 0.7\%$. Кратковременные остановки на поверхности сочетались с признаками активности. Вздрагиваний зарегистрировано не было.

5.6 Особенности покоя серого кита

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.

5.6.1-5.6.2 Типы плавания, состояние покоя, суточная ритмика

У кита выделены 5 типов плавания: АП, зависание на поверхности или в толще воды с признаками активности и без них (В1 и ВП), эпизоды покоя на дне (ЛД) и ПВП. На АП приходилось $37.9 \pm 1.3\%$ времени суток (среднее для 6 дней), на В1 и ВП – $8.8 \pm 0.5\%$ и $28.0 \pm 1.7\%$ времени, соответственно. Эпизоды ЛД регистрировались в канале (глубина 2 м). На них приходилось $13.2 \pm 1.7\%$ времени суток. Состоянием покоя считали ЛД и ВП, большая часть которого (ВП) приходилась на ночное время. Длительность эпизодов ВП достигала 98 минут (363 ± 36 сек, $n=400$). Большинство эпизодов ЛД (96%) были короче 3 мин, но некоторые были более 6 мин (115 ± 3 сек, $n=596$, максимум 431 сек). На покой и АБ приходилось примерно по 40% времени суток, и остальное время было СБ. Состояние покоя регистрировалось в основном с 21 до 4 часов утра, когда не было посетителей.

5.6.3 Особенности дыхания

Наиболее продолжительные ДП регистрировались во время ЛД – 147.4 ± 5.0 сек ($n=377$, максимум 460 сек), В1 под водой – 92.5 ± 2.5 сек ($n=236$ и 205 сек) и ВП на

поверхности – 63.2 ± 0.9 сек ($n=1030$ и 380 сек). Эти 3 типа плавания относились к разным состояниям: В1 под водой к СБ, а ВП (у поверхности) и ЛД – к покою.

5.6.4-5.6.6 Элементы поведения с признаками РЕМ сна, состояние глаз во время покоя и основные результаты

У кита регистрировались вздрагивания головы и реже туловища, а также вздрагивания век – в среднем 8 и 30 в день, соответственно. Они могли продолжаться несколько секунд, а век – до 20 сек. Большинство происходили ночью во время ВП. При этом кит мог заваливаться на бок (до 12 сек), а потом начинал активно плавать. Вздрагивания и эпизоды потери ориентации имели сходство с элементами РЕМ сна у наземных млекопитающих. Суммарное время таких эпизодов не превышало 0.4% времени суток. Состояние глаз у кита во время ВП могло быть асимметричным. В Разделе 5.6.6 суммированы основные результаты.

5.7 Обсуждение результатов

5.7.1 Основные типы плавания у китообразных

По поведенческим критериям сон наземных млекопитающих определяется как состояние неподвижности (Siegel, 2008). Двигательная активность – отправная точка для описания состояния. У китообразных (5 видов зубатых и 1 вид усатых китов, Разделы 5.1-5.7) 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 различных типов плавания отличалась у разных особей и видов и могла быть связана с размерами акватории и индивидуальными особенностями (возраст, пол, общее состояние). Разные формы АП у китообразных представляют собой активное бодрствование, а другие типы плавания могут быть СБ и сном.

5.7.2 Медленное стереотипное плавание, покой и сон

КП вдоль периметра бассейнов может занимать значительное время у разных видов китообразных. Направление КП – латерализация индивидуального или популяционного характера. Она не связана с латерализацией сна у афалин и, вероятно, у других китообразных (Luaman et al., 2008a). В океане у китообразных описаны периоды медленного передвижения в одном направлении, которые можно считать аналогом КП. В обоих случаях плавание может быть замедленным и монотонным и сочетаться с ОМС. У белух и афалин регистрируются эпизоды «стереотипного плавания на месте» (СПС и ПВН), которые, скорее всего, являются следствием стеснённых условий и изоляции (Мухаметов и Лямин, 1997). Короткие эпизоды всплытий и погружений у белухи и кита были периодами дыхания до и после задержки. Они могут быть СБ и ОМС. Следовательно, ОМС может сочетаться у китообразных с разной двигательной активностью.

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 у разных видов и возрастных групп. Как мы установили, взрослые косатки могут зависать до 20 минут (до 54% времени суток), а детёныш серого кита – до 98 минут (28% времени). У азовок, дельфинов Коммерсона,

амазонских речных дельфинов, а также у детенышей косатки и афалины эпизоды зависания в первые месяцы жизни отсутствовали (Lyamin et al., 2003, 2005a, 2007a). Афалины и белухи могут спать во время зависания, и их сон при этом – ОМС.

В природе периоды покоя на поверхности воды описаны у белух (Краснова, 2007), косаток (Ford, 2009), кашалотов (*Physeter microcephalus*) (Watkins et al., 1999) и некоторых усатых китов (Lyamin and Siegel, 2019). Неподвижное зависание характерно для крупных китообразных с большими запасами подкожного жира. Они устойчивы к волнению на поверхности, что позволяет дольше находиться в покое. Большой подкожный слой жира и низкая удельная площадь кожного покрова повышают плавучесть и снижают потери тепла (Lyamin et al., 2008a; Шпак и др., 2009). Зависание включает эпизоды СБ и сна. По аналогии с белухами и афалинами такой сон, скорее всего, однополушарный.

5.7.4 Непрерывное плавание и сон

Многие небольшие китообразные (вес меньше 150-200 кг), включая белобокого дельфина (*Lagenorhynchus acutus*) (Goley, 1999) и дельфина Коммерсона (Шпак и др., 2009), плавают непрерывно и спят только в движении. ЭЭГ-исследования на азовке и амазонском речном дельфине (Мухаметов и Полякова, 1981; Mukhametov, 1987) показали, что основной формой сна у них, как у афалин и белух, был ОМС. Непрерывное плавание неоднородно. Эпизоды спокойного плавания, замедления, остановки и дезориентации, как у дельфинов Коммерсона (Шпак и др., 2009), могут быть короткими эпизодами глубокого сна (ВА ОМС, АМС или РЕМ сна, но не ВА БМС) и, вероятно, характерны для других непрерывно плавающих видов.

Непрерывное плавание характерно для детёнышей и матерей косаток и афалин. Оно начинается сразу после рождения и длится несколько недель (Lyamin et al., 2003, 2005a, 2007a; Hill et al., 2013). Высокая активность матерей и детёнышей китообразных в первые недели их жизни описана в природе у афалин (Mann and Smith, 1999), белух (Краснова, 2007), а также у серых китов (Кусто, 2003). Точное время сна матерей и детёнышей неизвестно, но непрерывное плавание вряд ли совместимо с продолжительными периодами сна (Lyamin et al., 2005a). Снижение сна у матерей после рождения детёнышей – пример адаптивного уменьшения сна в связи с материнским поведением (Lyamin and Siegel, 2024).

5.7.5 Покой и сон на дне

Эпизоды покоя на дне бассейна описаны у афалин в разных океанариумах (McCormick, 1969; Лямин и др., 1999; Sekiguchi и Kohshima, 2003). У афалин такого поведения было мало (<5% времени), а у белух, косаток и детёныша серого кита значительно больше: в среднем 45% времени суток (эпизоды до 15 минут), 32% ночного периода (до 10 минут) и 13% времени суток (до 7.2 минут), соответственно. Покой на дне – распространённое поведение зубатых китов в океанариумах и, вероятно, в природе. Эпизоды покоя на дне у афалин сопровождались развитием ОМС (Lyamin et al., 2005b, 2008a), что, скорее всего, характерно и для других видов.

5.7.6 Сторожевая функция однополушарного сна

Афалины матери и их детёныши в первые недели жизни постоянно поддерживали визуальный контакт (Lyamin и др., 2005a, 2007a). Как и у взрослых белобоких дельфинов

(Goley, 1999), у детёнышей изменение положения возле матерей сочеталось с изменением состояния глаз. Эксперименты со зрительным стимулом подтвердили, что афалины и амазонские дельфины контролируют пространство открытым глазом (Мухаметов и Лямин, 1997; Олексенко и др., 1996). Открытые глаза у афалин и белух указывают на бодрствование, асимметричное состояние глаз – на ОМС (Lyamin et al., 2002a, 2004). Это означает, что открытый глаз детёнышей, направленный на мать, вероятно, позволяет координировать движение и спать одним полушарием. Плавая в одном направлении и меняя положение возле матери, детёныши могли чередовать сон в двух полушариях. 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, как чаще всего наблюдалось у матерей. ОМС у матерей был, скорее всего, фрагментирован всплытиями к поверхности для дыхания.

Сходство фенотипов покоя у зубатых китов указывает, что ОМС – характерная особенность этой группы. Экспериментальные данные подтверждают сторожевую функцию ОМС, включая обнаружение опасности (Lilly, 1964), поддержание контакта в группе (Goley, 1999) и между матерями и детёнышами (Lyamin et al., 2007a). Учитывая установленную связь между асимметричным состоянием глаз и паттерном ЭЭГ (в ОМС) у афалины и белухи, а также у ушастых тюленей и птиц, нельзя исключить, что сон ушастых китов может иметь признаки ОМС зубатых китов.

5.7.7 Поведенческие признаки РЕМ сна

Электрофизиологические исследования у более чем 30 дельфинов афалин не выявили признаков РЕМ сна в том виде, как у наземных млекопитающих (Мухаметов и др., 1997; Siegel, 2005) и у гринды (Shurley et al., 1969). В ходе исследований у 6 видов китообразных, включая афалину, белуху, косатку, дельфина Коммерсона, азовку и серого кита, были описаны элементы поведения с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих, включая вздрагивания, снижение мышечного тонуса (у 5 видов), прекращение двигательной активности и дезориентацию (3 вида), а у самцов эрекции (3 вида) с последующим пробуждением. Похожие эпизоды регистрируются в РЕМ сне у наземных (Bhagwandin et al., 2011) и полуводных млекопитающих (Лямин и Мухаметов, 1998), а эрекции – в РЕМ сне у некоторых млекопитающих (Affanni et al., 2001) и человека (Schmidt et al., 2018). Длительность такого состояния у белухи была не более 0.3% времени суток, у дельфинов Коммерсона и кита – не более 0.4%, а у афалин – 1.3%, что меньше или сравнимо со значениями у некоторых других млекопитающих (не более 1.3% у жирафа; 1% у ламантина; Tobler and Schwierin, 1996; Мухаметов и др., 1994).

6. СОН УШАСТЫХ ТЮЛЕНЕЙ

6.1 Особенности сна северных морских котиков

Исследования сна северных морских котиков были продолжением работ, по материалам которых была защищена кандидатская диссертация автора (Лямин, 1994). Общий подход описан в статьях: Лямин и Мухаметов, (1998), Lyamin et al. (2018).

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

Исследовали соотношение между стадиями ЭЭГ и асимметричным состоянием глаз у 3-х северных морских котиков на суше (Lyamin et al., 2004, 2017). Предварительные

результаты частично изложены в кандидатской диссертации Ю.В. Прясловой (2009), которая была выполнена под руководством автора диссертации. Было установлено, что у морских котиков во время сна на суше высокоамплитудные (ВА) медленные волны в ЭЭГ (МВА) регистрировались в полушарии, контралатеральном закрытому глазу, а десинхронизированная ЭЭГ или низкоамплитудные (НА) медленные волны – в полушарии, контралатеральном приоткрытому глазу. При симметричном развитии медленных волн ЭЭГ в двух полушариях (НА или ВА БМС) оба глаза, как правило, были закрыты. В REM сне глаза приоткрывались в периоды быстрых движений глаз. Асимметрии в состоянии или движении глаз не наблюдалось (Рисунок 6.1). Соотношение между межполушарной асимметрией ЭЭГ и асимметричным состоянием глаз в МС на суше у взрослых северных морских котиков было таким же, как у афалины и белухи.

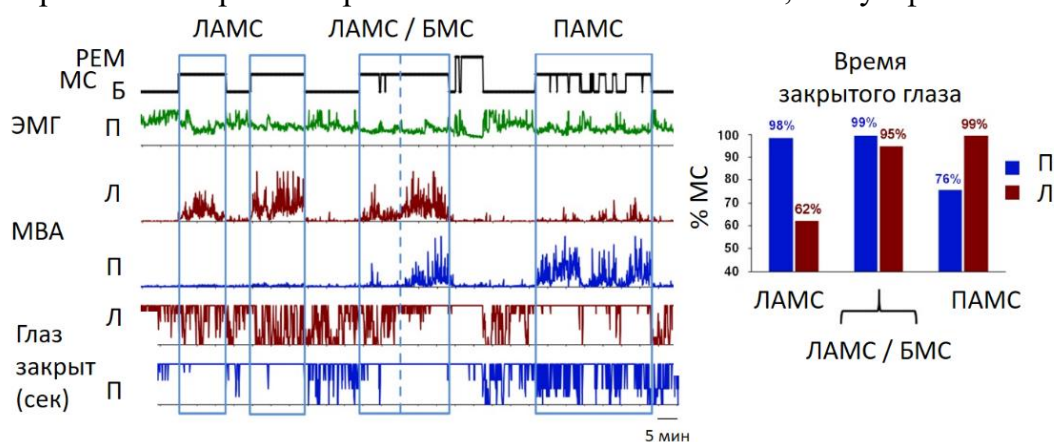


Рисунок 6.1. Соотношение между стадиями сна и бодрствования и состоянием глаз у северного морского котика на суше. На диаграмме слева: стадии (Б – бодрствование, МС и REM сон), интегральная ЭЭГ, МВА в полушариях, время закрытого состояния левого и правого глаза. Синими рамками выделены эпизоды ОМС и АМС в левом и правом полушариях (ЛАМС и ПАМС) и БМС. Справа – время закрытого состояния глаз для эпизодов ЛАМС, ЛАМС/БМС и эпизода ПАМС в процентах (Lyamin et al., 2017).

6.1.2. Спектральные характеристики ЭЭГ в стадиях сна и бодрствования

Исследовали выраженность межполушарной асимметрии ЭЭГ в разных частотных диапазонах в СБ, МС и REM сне (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 морских котиков увеличивалась в диапазоне от 1.2 до 16 Гц, особенно в диапазоне 1.2-4.0 Гц (в 60 раз больше, чем в среднем для СБ и REM сна), и 10-14 Гц (в 10-20 раз). Во всем диапазоне асимметрия ЭЭГ в МС была выражена больше, чем в СБ и REM сне.

6.1.3 Региональные различия мощности и межполушарной асимметрии ЭЭГ

Исследовали региональные особенности МВА в полушариях коры мозга и выраженность межполушарной асимметрии ЭЭГ у морских котиков (Lyamin et al., 2012). ЭЭГ регистрировали одновременно от 4-5 симметричных отведений дорзальной коры. В ОМС регистрировались региональные каудально-фронтальный и латерально-медиальный градиенты МВА в спящем полушарии (от большего значения к меньшему; однофакторный ANOVA с повторениями, для МВА у разных животных $p < 0.004-0.025$), но не в бодрствующем ($p > 0.05$), а также аналогичный градиент КА ($p < 0.002$). Эпизоды

межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС характеризовались разной степенью генерализации в дорзальной коре (ОМС и АМС).

6.1.4 Микродиализ нейромедиаторов в коре и подкорковых структурах

Определяли динамику концентрации нейромедиаторов в цикле сон-бодрствование у морских котиков (Lapierre et al. 2007, 2013; Lyamin et al., 2016). Концентрация моноаминов в левом и правом полушариях и подкорковых структурах (гипоталамус, хвостатое ядро и таламус) 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, $p > 0.05$). При переходе от АБ к СБ, БМС и РЕМ сну концентрации гистамина (НГ), норадреналина (NE) и серотонина (5HT) в коре полушарий у морских котиков снижались (Рисунок 6.2, А и 6.3, А). Различия были значимыми между АБ и БМС, АБ и РЕМ сном (попарно $p \leq 0.001$), а также СБ и БМС, СБ и РЕМ сном ($p < 0.05$). Различия между БМС и РЕМ сном были значимыми для NE и 5HT ($p < 0.05$), но не для НГ ($p > 0.05$). Различия между АБ и СБ были значимыми только для NE ($p < 0.001$). Концентрация NE и 5HT в подкорковых структурах в АБ была также больше, чем в СБ, БМС и РЕМ сне (попарно $p < 0.05$, после ANOVA, $p < 0.001$; для других пар $p > 0.05$; Рисунок 6.3 Б).

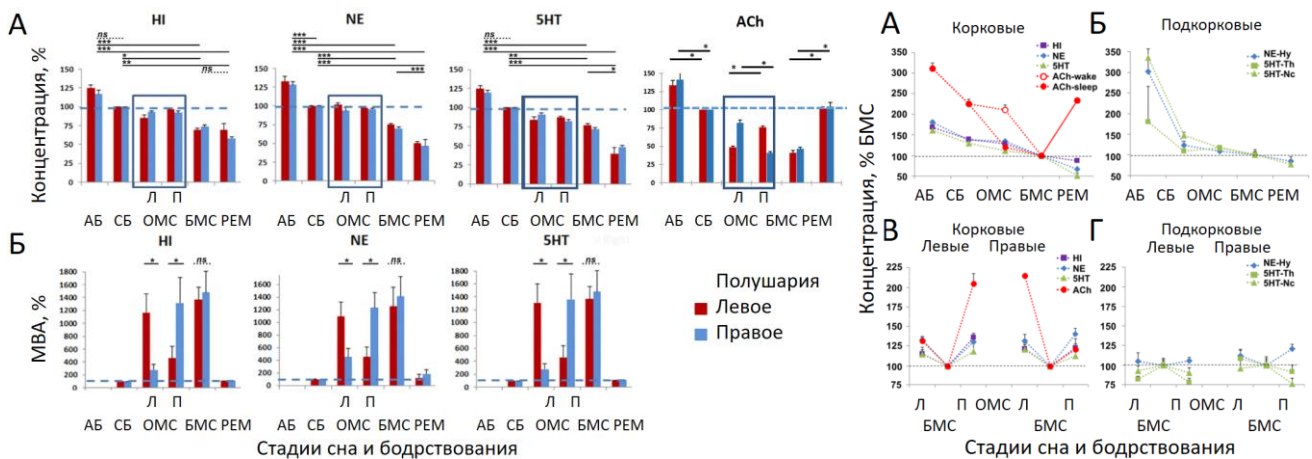


Рисунок 6.2. (слева) Концентрация моноаминов (НГ, NE и 5HT) и ацетилхолина (ACh) в полушариях коры во время сна и бодрствования у северных морских котиков. А. Концентрация медиаторов. Б. МВА в полушариях. В ACh-серии соотношение МВА в полушариях было таким же, как и в других сериях. Каждый столбик – среднее и стандартное отклонение в процентах от средней концентрации или МВА в СБ. Значимость различий – * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ и ns $p > 0.05$ (попарное сравнение после ANOVA) (Lapierre et al., 2007; Lyamin et al., 2016).

Рисунок 6.3. (справа) Выделение НГ, NE, 5HT и ACh в коре и в подкорковых структурах у морских котиков. А,Б. Выделение нейромедиаторов в основных стадиях. Для ОМС концентрация ACh дана для бодрствующего (открытый кружок) и спящего (закрашенный кружок) полушарий. В,Г. Концентрация в БМС и ОМС в левом и правом полушариях и подкорковых структурах. Значения – среднее и ошибка в процентах от среднего в БМС (Lyamin et al., 2016).

В отличие от моноаминов, концентрация ACh (снижаясь при переходе от АБ к СБ и к БМС) увеличивалась в РЕМ сне ($p < 0.001$, Рисунок 6.2 А, и 6.3 А,В). Попарные различия были значимые ($p < 0.05$), за исключением СБ и РЕМ сна, а также БМС и ипсилатерального полушария в АМС. Концентрация ACh в полушарии с ВА ЭЭГ (“спящем”) была ниже, чем с НА ЭЭГ (“бодрствующем”).

6.1.5 Депривация билатерально-симметричного МС на суше

Исследовали изменение структуры сна на суше у морских котиков в течение 3 дней депривации БМС (Lyamin et al., 2008c). Результаты частично изложены в кандидатской диссертации П.О. Косенко (2010), выполненной под руководством автора диссертации.

В контрольных условиях у 4 морских котиков на МС приходилось $21.0 \pm 2.0\%$, на РЕМ сон $4.7 \pm 1.0\%$ от времени суток; на АМС – $46.6 \pm 11.7\%$ от МС. Средние значения были сопоставимы с аналогичными в других исследованиях (Lyamin et al., 2008b, 2012, 2018). В период депривации у всех морских котиков регистрировались повторяющиеся попытки заснуть БМС (до 411 в день). Значимо сократилось количество ВА БМС: в среднем до 14% от контрольного значения ($p < 0.001$, для всех дней депривации; ANOVA с повторениями, $p < 0.001$). Количество НА БМС оставалось на уровне контрольных значений (103-116%, $p > 0.05$), количество РЕМ сна сократилось в среднем до 47-68% ($p < 0.05$ в 1-й день; ANOVA, $p < 0.002$), а выраженность межполушарной асимметрии МВА увеличилась по сравнению с контролем (в среднем 144%; $p < 0.01$ для 2 и 3-го дней). В 2-х восстановительных днях количество МС и ВА БМС увеличилось на 30 и 52% ($p < 0.05$). В среднем 30% прирост РЕМ сна и изменения остальных параметров были незначимыми (Lyamin et al., 2008c).

6.1.6 Депривация РЕМ сна на суше

Исследовали изменение структуры сна на суше у морских котиков в течение 3 дней депривации РЕМ сна (Lyamin et al., 2009; Kosenko, Lyamin et al., 2009). Результаты частично изложены в кандидатской диссертации П.О. Косенко (2010), которая была выполнена под руководством автора диссертации.

В контрольных сутках у 4-х морских котиков на МС приходилось $18.5 \pm 3.8\%$ и РЕМ сон $3.2 \pm 0.8\%$ времени суток; на АМС – $56.8 \pm 10.9\%$ всего МС. Все 3 дня депривации у животных регистрировались повторяющиеся попытки заснуть РЕМ сном (64 ± 9 в 3 день). Длительность прерванных эпизодов РЕМ сна была 10.1 ± 0.5 сек (в 30 раз короче, чем в контрольные сутки). Депривация РЕМ сна у морских котиков сопровождалась его сокращением до $18.0 \pm 2.0\%$ от контрольного значения ($p < 0.05$ попарно, для 3 дней; ANOVA, $p < 0.001$), но общее количество МС и доля АМС не отличались от контрольных значений ($p > 0.05$). После депривации количество РЕМ сна у всех животных превысило контрольные значения (112-214%), но средний прирост (52%) был незначимым, как и для длительности эпизодов РЕМ сна и времени всего МС ($p > 0.05$; Lyamin et al., 2009; Косенко, 2010).

6.1.7 Когнитивные функции в условиях депривации сна

В 2 сериях у морских котиков оценивали состояние когнитивных в условиях 108-час депривации сна (Лямин и др., 2015; Lyamin et al., 2024).

Серия 1. В контрольных условиях у обоих исследованных морских котиков процент ошибок при выборе большего круга зависел от сложности задачи, т.е. различий между диаметрами кругов (ANOVA с повторениями, $p < 0.001$ для обоих животных). Латентные периоды (ЛПП) с ростом сложности задачи изменялись в разных направлениях. В период депривации время покоя сократилось в среднем в 80 и 68 раз, а в 1-й восстановительный день увеличилось в 3.5 и 4.5 раза по сравнению с контрольными

днями (Лямин и др., 2015). В период депривации процент ошибок не отличался от контрольных значений ($p \geq 0.071$).

Серия 2. В контрольных условиях 3 морских котика выбирали объект по образцу с задержками от 5 до 15 сек. Процент ошибок зависел от сложности задачи, т.е. времени задержки (ANOVA, $p < 0.02$ у всех животных). У 2 из 3-х морских котиков время реакции зависело от образца и его положения относительно животного. В период депривации у всех животных увеличилось число попыток принять позу сна в воде (до 26 в день), время покоя не превышало $3.5 \pm 1.1\%$ покоя в контроле (в 33 раза меньше). В 1-й восстановительный день у всех животных время покоя увеличилось в 1.25-1.75 раз. В период депривации у всех животных процент ошибок снижался для 1 или 2 задержек. У 2-х морских котиков ЛПР не отличался от значений в контрольных условиях. У 3-го морского котика в половине случаев ЛПР был меньше контрольных значений для одинаковых образцов, задержек и положения образцов ($p < 0.05$). В период депривации у всех животных сохранилось предпочтение объекта или стороны предъявления.

6.1.8 Особенности сна на суше и в воде

Исследовали изменения структуры сна у 4-х северных морских котиков после перехода с суши в воду и обратно с применением даталоггеров, которые накладывают минимальные ограничения на подвижность животных (Lyamin et al., 2018).

Сон на суше. На суше у морских котиков на МС приходилось $19.4 \pm 0.8\%$ и на REM сон $5.5 \pm 0.5\%$ от времени суток, на АМС $62 \pm 5\%$ ($n=4$) от всего МС. Длительность эпизода REM сна составляла 3.0 ± 0.9 мин. Большинство ДП были в интервале 10-12 сек, в REM сне регистрировались задержки более 60 сек (Рисунок 6.4 А,Б,Д и 6.5, А).

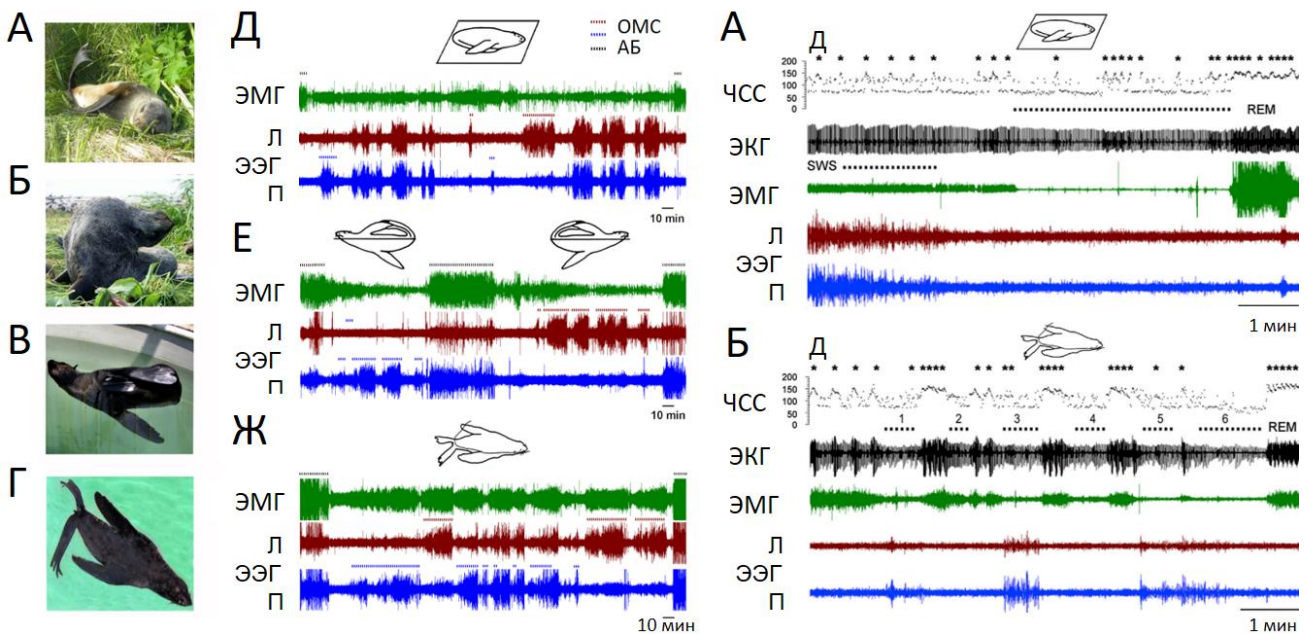


Рисунок 6.4. (слева) Сон морских котиков. А-Ж. Позы и полиграммы сна на суше и в воде. ЭЭГ двух полушарий мозга (Л, П) и ЭМГ шейной мускулатуры. Коричневые и синие пунктирные линии – ОМС в левом и правом полушариях; черные линии – АБ. Д – сон на суше, Е – в воде на правом и левом боку, Ж – в воде на животе (Lyamin et al., 2018).

Рисунок 6.5. (справа) REM сон на суше и в воде. А. Эпизод REM сна на суше в позе лёжа (REM, 3 мин). Б. Серия эпизодов REM сна в воде. Высокочастотная активность в ЭЭГ в эпизодах 1, 3 и 5 – артефакты погружения и вздрагиваний головы. Д – дыхательные акты (Lyamin et al., 2018).

Сон в воде. В воде $94 \pm 1\%$ всего МС приходилось на ОМС. В позе на боку ОМС развивался в полушарии, ипсилатеральном боку, на котором спал морской котик, в позе на животе – в обоих полушариях (Рисунок 6.4, В,Г,Е,Ж). Дыхание в воде было регулярным. ЧСС учащалась во время вдоха и урежалась во время ДП (Рисунок 6.5, Б). Эпизоды РЕМ сна были от нескольких секунд до 2 мин. Голова часто погружалась под воду, что приводило к ДП до 75 сек и брадикардии ЧСС. Гребковые движения в РЕМ сне отсутствовали, и животные заваливались на бок.

Морские котики содержались в воде от 10 до 14 дней. Общее количество МС в первый день сократилось до 20% от средних на суше ($p < 0.05$); в остальные дни варьировало от 45 до 129% ($p > 0.05$; ANOVA, $p = 0.001$, Рисунок 6.6, А). БМС в воде сократился в среднем в 10 раз (с 7.5% до 0.5 % времени суток; Рисунок 6.6, Б). Доля ОМС увеличилась с 62.0% до 93.8% от всего МС ($p < 0.001$). В первые 3-7 дней в воде РЕМ сон фактически отсутствовал. За весь период его количество сократилось в среднем в 30 раз, число эпизодов – в 8 раз, а длительность эпизода – в 12 раз (Рисунок 6.6, В,Г). К концу 10-го дня “дефицит” составил 765 ± 72 минуты, или $974 \pm 8\%$ расчетного количества. В 1-й и 2-й дни после возвращения на сушу у всех животных РЕМ сна было больше, чем в контрольных условиях, но прирост ($138 \pm 16\%$ в 1-й и $122 \pm 14\%$ во 2-й день) был незначимым ($p > 0.05$; Lyamin et al., 2018).

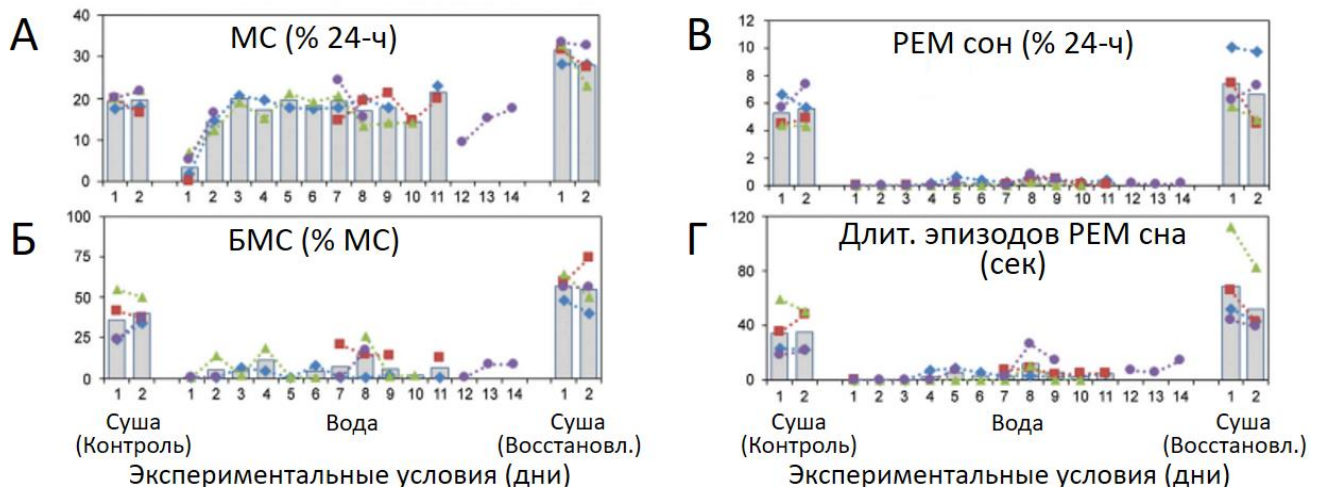


Рисунок 6.6. Параметры сна у северных морских котиков на суше и в воде. По оси абсцисс – экспериментальные условия и дни. Разными цветными маркерами – параметры у 4 исследованных животных. Столбики – средние значения (Lyamin et al., 2018).

6.1.9. Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС в воде и состояние глаз

Задачей исследования было установить корреляцию между состоянием глаз у северных морских котиков в воде и ОМС в позе на животе (2 животных, 6 часов МС), когда были видны оба глаза (Рисунок 6.7 А,Б; Kendall-Bar et al., 2019).

Большинство эпох МС были ОМС или АМС: МВА в одном полушарии превышала среднюю мощность в СБ в 7.3-22.4 раза, а в другом – всего в 1.4-5.1 раз (Рисунок 6.7, В; ПОМС и ЛОМС). Глаз, контралатеральный “спящему” полушарию, был почти все время закрыт: $99.4 \pm 0.1\%$ времени ОМС (7 эпизодов). Глаз, контралатеральный “бодрствующему” полушарию, был закрыт $75.2 \pm 2.5\%$, или открыт $24.8 \pm 2.5\%$ времени ОМС (Рисунок 6.7, Г; ОМС, кС и кБ). Он был ближе к воде или под водой и открывался 4-12 раз/мин (8.2 ± 1.0), а глаз, контралатеральный “спящему” полушарию – один раз в 2-

5 мин (Рисунок 6.7, Д). Среднее время открытого состояния обоих глаз было менее 2 сек, а закрытого отличалось более, чем в 20 раз ($p < 0.001$; 6 ± 1 сек и 126 ± 13 сек; Рисунок 6.7, Е). Глаз, контралатеральный бодрствующему полушарию, не закрывался более 3-х секунд $39.2 \pm 5.6\%$ времени ОМС.

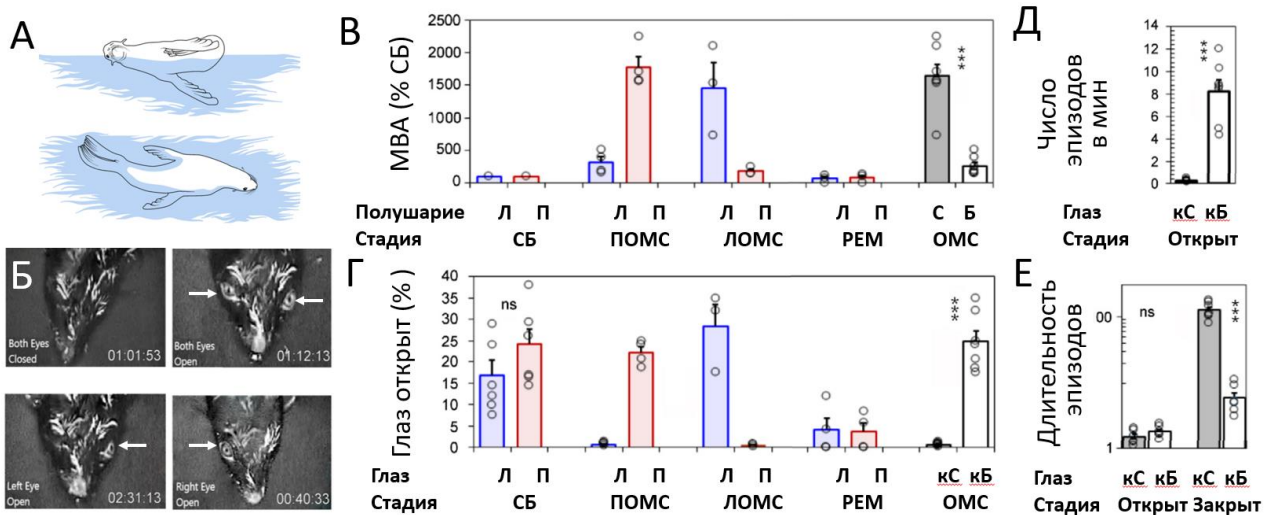


Рисунок 6.7. Соотношение между состоянием глаз и стадиями сна и бодрствования у морских котиков в воде. (А,Б). Позы сна на боку и на животе. Стрелка указывает на открытый глаз. (В) МВА – мощность ЭЭГ (1.2–4.0 Гц) в СБ, ОМС в правом и левом полушариях (ПОМС и ЛОМС) и РЕМ сне у 2-х морских котиков. С и Б – спящее и бодрствующее в ОМС полушарие. (Г) Общее время открытого глаза в разных стадиях. КС и КБ – глаз, контралатеральный спящему и бодрствующему полушариям. (Д, Е) Число и длительность эпизодов состояния глаз в ОМС. Столбики – средние для 7 эпизодов ОМС, кружки – значения в эпизодах. **, *** – значимость различий $p < 0.01$ и < 0.001 , ns – $p > 0.05$ (парный Т-критерий; Kendall-Bar et al., 2019).

6.2 Особенности сна южных морских львов

В этой серии исследовали особенности сна у 3-х годовалых южных морских львов на суше (Lyamin et al., 2002c). В разделах 6.2.1-6.2.4 дана общая характеристика стадий сна и бодрствования, межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС, особенностей дыхания и суммированы основные результаты. Поведенческие и полиграфические признаки стадий сна у южных морских львов на суше были такими же, как у морских котиков. На МС приходилось $15.0 \pm 2.5\%$ и на РЕМ сон – $9.7 \pm 2.0\%$ от времени суток. Доля РЕМ сна составляла $39.3 \pm 3.4\%$ времени сна (до 50%), длительность эпизода – 5.6 ± 0.5 мин, максимальная – 20 мин. Эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ в МС были редкими: $94.5\% \pm 1.2\%$ МС было БМС ($n=3$ для всех средних). Глаза были закрыты. ДП в СБ и МС были короче 40 сек, а в РЕМ сне – 70 сек.

6.3 Обсуждение результатов

6.3.1 Сравнение параметров сна южных морских львов и других ушастых тюленей

Южный морской лев стал четвертым видом ушастых тюленей, сон которых был исследован. Количество (9.7%) и длительность эпизодов РЕМ сна (5.6 мин) у годовалых животных были одними из самых высоких, а доля РЕМ сна (38%) – максимальной среди исследованных ушастых тюленей (19-28%). Это могло быть связано с более теплыми температурными условиями среды, которые благоприятствуют развитию РЕМ сна

(Parmeggiani, 1977). Доля ОМС у годовалых южных морских львов (5.5%) была такой же, как у 10-20 дневных щенков северного морского котика и 3-месячного сивуча (5-6%) – значительно меньше, чем у взрослых морских котиков (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2002c; Lyamin, 2004). Низкая доля ОМС у годовалых южных морских львов может быть связана с их возрастом.

6.3.2. Общая характеристика стадий сна и бодрствования у ушастых тюленей

По основным параметрам (неподвижность, две стадии сна, БМС, регулярное дыхание, ритмы ЭЭГ) сон ушастых тюленей напоминает сон хищных (например, Lucas and Serman, 1974; John et al., 2004; Campbell and Tobler, 1984; Siegel, 2005).

6.3.3. Межполушарная асимметрия медленных волн ЭЭГ

Главная особенность сна ушастых тюленей – межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС. Она регистрировалась в разных отделах дорзальной коры и была выражена в диапазоне 1.2-16 Гц. Степень генерализации МВА в двух полушариях, а также выраженность асимметрии ЭЭГ в симметричных областях коры может быть разной (Lyamin, 2004; Lyamin et al., 2008b; Lyamin and Siegel, 2019). Такие эпизоды напоминают ОМС у китообразных. Их можно считать наиболее выраженной формой “локального сна” (Krueger and Obal, 1993; Pigarev et al., 1997). Эпизоды АМС у птиц значительно короче, а контрастность асимметрии меньше (Rattenborg et al., 1999, 2000, 2001).

6.3.4. Механизмы однополушарного сна

Морской котик был использован как модель для изучения механизмов ОМС. Выделение моноаминов в ОМС в коре и подкорковых структурах у них было симметричным (Lapierre et al., 2013), а ацетилхолина – асимметричным, с большим значением в активированном полушарии. Эти данные предполагают асимметричную активацию коры из ипсилатеральных базальных отделов мозга (Semba, 2004; Lyamin et al., 2016). По результатам спектрального анализа ЭЭГ межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС у морских котиков выражена при частотах от 1.2 до 16 Гц. Асимметрия в диапазоне сонных веретён (12-16 Гц), которые у млекопитающих генерируются с участием таламических нейронов (Steriade and Timofeev, 2003), может быть следствием функциональной асимметрии в таламических структурах.

6.3.5. Межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС и состояние глаз

Морские котики спят на поверхности воды и могут стать добычей косаток и акул, которые обычно атакуют жертву у поверхности (Weller et al., 2009; Gelatt and Gentry, 2018). Косатки могут не издавать звуков, ориентируясь на зрение (Deecke et al., 2011). В позе на боку один глаз морского котика направлен в сторону воды, а асимметрия ЭЭГ связана с асимметрией состояния глаз, как у белухи и афалины (Lyamin et al., 2002a; 2004), а также у некоторых птиц (Rattenborg et al., 1999). Чередую открытие и закрывание глаз, морские котики поддерживают состояние “прерывистой бдительности”, на которое приходилось до 65% (в среднем 40%) времени сна в воде (Kendall-Bar et al., 2019). Такая стратегия применяется многими животными (Lima, 2005; Wallace et al., 2021). Морские котики сочетают её со сном. Корреляция между позой сна и ОМС у морских котиков – экспериментальное подтверждение сторожевой функции ОМС.

6.3.6 Межполушарная асимметрия ЭЭГ, позы сна и двигательная активность

Одна из первых гипотез предполагала, что ОМС позволяет китообразным спать в движении (Мухаметов и др., 1997). В воде морские котики спят на поверхности в характерной позе, что позволяет снизить потери тепла, сохранить регулярное дыхание и контролировать окружающую среду (разделы 6.1.8, 6.3.5). Для поддержания позы животные гребут вторым передним ластом (Лямин и Мухаметов, 1998; Lyamin et al., 2017, 2018). У северных морских котиков установлена корреляция между латерализацией двигательной активности, позой сна и МВА. В таких же позах сна спят в воде и другие виды морских котиков. Эти данные согласуются с гипотезой о роли бодрствующего полушария в поддержании двигательной активности во время ОМС.

6.3.7 Особенности сна морских котиков на суше и в воде

Переход с суши в воду сопровождается у морских котиков замещением БМС на ОМС, сокращением МС, а также РЕМ сна почти в 30 раз в первые 10-14 дней. У них накапливается дефицит РЕМ сна, но после возвращения на сушу его количество увеличивалось только у половины животных (Lyamin et al., 2018). Лишение крыс РЕМ сна, в дополнение к ухудшению общего состояния, приводило к увеличению РЕМ сна на 560% от исходного уровня в первый день восстановления (Kushida et al., 1989).

6.3.8 Депривация билатерально-симметричного МС и РЕМ сна

Метод депривации сна давно используется для изучения механизмов сна (Dement 1960; Rechtschaffen et al., 1999; Martinez-Gonzalez et al., 2008). Избирательная депривация БМС и РЕМ сна у морских котиков на суше сопровождалась попытками заснуть той стадией сна, которой их лишали. После депривации БМС у всех морских котиков увеличилось время МС, а прирост РЕМ сна после селективной депривации был незначимым. Результаты согласуются с теорией гомеостатической регуляции сна (Borbely et al., 1984). Морские котики более устойчивы к дефициту РЕМ сна, чем БМС.

6.3.9 Особенности сна морских львов

Северные и южные морские львы больше связаны с сушей, чем морские котики. Морские львы кормятся на шельфе и редко удаляются от берега более чем на 50 км (Olivier et al., 2022). Щенки северных морских львов в возрасте 4-5 месяцев уже могут спать в воде (Lyamin, 2004). Учитывая сходство экологии, поведения и сна южных и северных морских львов, можно предположить, что морские львы могут спать в воде, медленно перемещаясь вдоль поверхности, т.е. на фоне двигательной активности, временами заныривая на небольшую глубину. МС при этом преимущественно ОМС, как у щенка сивуча и морских котиков. Предположение согласуется с гипотезой, что одна из функций ОМС у ушастых тюленей – поддержание движения во время сна.

6.3.10 Когнитивные функции в условиях дефицита сна

У человека и животных когнитивные функции нарушаются уже после 24-часовой депривации сна или его сокращения (Stickgold et al., 2005). Главный результат нашего исследования в том, что 108-час депривация сна у морских котиков не влияла на дискриминацию объектов по визуальным признакам и выбор предмета по образцу по показателям процента ошибок и латентному периоду реакции. В аналогичных тестах процент правильных реакций у наземных животных и людей снижался, а латентный период увеличивался (Porrino et al., 2005; van Enkhuizen et al., 2014).

7. СОН НАСТОЯЩИХ ТЮЛЕНЕЙ И МОРЖА

7.1 Особенности сна северных морских слонов

Исследовали особенности сна северных морских слонов на лежбище и в океане. Результаты представлены в нашей статье Kendall-Bar et al. (2023).

7.1.1-7.1.5 Общая характеристика стадий сна и бодрствования, сравнение сна в разных условиях и основные результаты

Как у наземных млекопитающих, МС у морских слонов состоял из БМС. Взадрагивания и изменения позы, характерные для РЕМ сна, у морских слонов были менее выражены, чем у других ластоногих (Мухаметов и др., 1984; Lyamin et al., 1993). Три морских слона спали в открытом океане во время погружений (250 до 377 м), один – на шельфе, опускаясь на дно (249 м). Всего было 104 погружения средней длительностью 21 мин (Рисунок 7.1). При погружении гребковые движения прекращались с первыми признаками МС. Сон в океане состоял на 74% из МС и 26% из РЕМ сна. В РЕМ сне или перед его началом тюлени переворачивались вентральной стороной вверх и вращались по спирали (от 2 до 13 раз). Общее время сна на суше в лабораторных условиях составляло 9.8 ± 2.0 (n=5), на лежбище 10.8 ± 3.0 (n=6) и в океане 1.7 ± 0.7 часов в сутки (n=3), т.е. примерно в 5 раз меньше, чем на лежбище. После 48 и 60 часов в океане время сна у морских слонов на лежбище было сопоставимо с количеством сна у животных, находящихся на лежбище несколько дней. Используя установленные корреляции между двигательной активностью и стадиями сна, оценили время сна у взрослых самок во время миграций: 2.2 ± 1.6 часа в день для 164 миграций длительностью 218 ± 25 дней (Kendall-Bar et al., 2023).

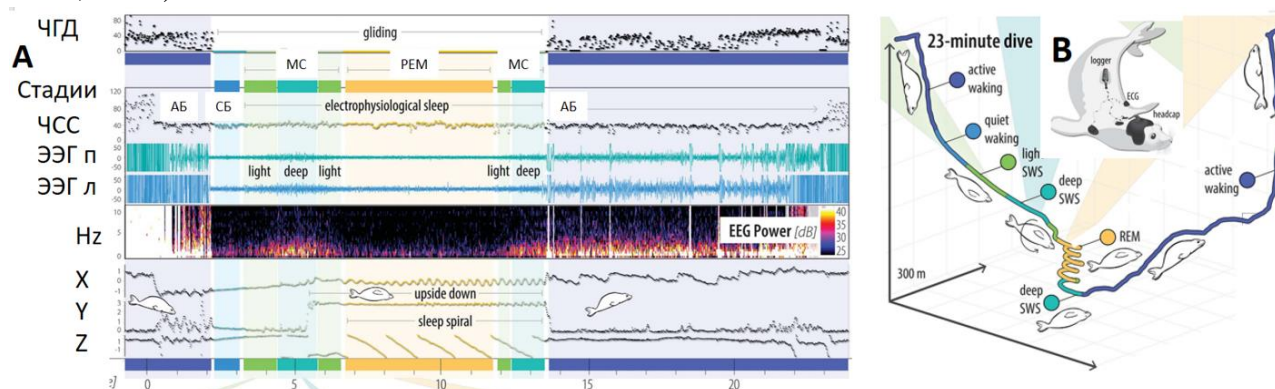


Рисунок 7.1. Сон у северного морского слона во время погружения в океане. А. ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ, ЭКГ, ЧСС, ускорения по осям X, Y, Z, мощность ЭЭГ (Hz), стадии сна и бодрствования (АБ, МС, РЕМ) и частота гребковых движений (ЧГД) у северного морского слона в океане. В. 3-х мерный профиль 23-мин погружения на 270 м морского слона. АБ (active waking), СБ (quiet waking), НА и ВА БМС (light и deep SWS) и РЕМ сна (REM). (Kendall-Bar et al., 2023).

7.2 Особенности покоя и сна байкальских тюленей

Задачей исследований было охарактеризовать покой и РЕМ сон у щенков байкальских тюленей по поведенческим признакам (Nazarenko, Lyamin et al., 2001).

7.2.1-7.2.5 Общая и количественная характеристика покоя, РЕМ сна и дыхания на суше и в воде и основные результаты

У байкальских тюленей покоем считали эпизоды неподвижности на животе (реже на боку), “втянув голову” с закрытыми глазами на помосте или у поверхности воды. В

РЕМ сне тюлени опускали голову на помост, регистрировались вздрагивания головы, туловища и глаз. В возрасте 3 месяца время покоя и РЕМ сна на суше составляло в среднем $22.5 \pm 2.0\%$ и $2.2 \pm 0.3\%$ времени суток. Средняя длительность эпизода покоя – 4–5 минут (максимум 29 мин), РЕМ сна – 1.4 ± 0.1 мин (от 6 сек до 4.5 мин). Почти весь покой и РЕМ сон приходились на ночное время. На суше дыхание у тюленей было регулярным в СБ и прерывистым в покое с ДП более 60 сек. Половина эпизодов РЕМ сна развивалась на одной ДП до 167 сек. В воде в возрасте 6 месяцев эпизоды покоя и РЕМ сна происходили на поверхности. Задержки дыхания превышали 6 мин. Все эпизоды укладывались в одну ДП до 70 сек. В *Разделе 7.2.5* суммированы основные результаты.

7.3 Особенности покоя у средиземноморских тюленей монахов

Изложены результаты просмотра видеозаписей покоя средиземноморских тюленей монахов в море (Karamanlidis, Lyamin et al., 2017). На 4-х из 6 видеозаписей тюлени лежали неподвижно на дне на глубине 4–7 м на животе или на боку с закрытыми глазами. В 2-х случаях тюлени были неподвижны у поверхности вентральной стороной вниз или на боку. Голова была под водой, глаза закрыты. Одна задержка дыхания длилась 3 минуты. По поведенческим критериям это были эпизоды МС. Характерных для РЕМ сна вздрагиваний не наблюдали.

7.4 Особенности покоя и сна моржа

Исследовали особенности покоя и сна моржа (Pryaslova, Lyamin et al., 2009; Лямин и др., 2012). Предварительные результаты изложены в кандидатской диссертации Ю.В. Прясловой (2009), выполненной под руководством автора.

7.4.1–7.4.4. Общая и количественная характеристика покоя и дыхания на суше; периоды активности и покоя

На суше у моржей дыхание было регулярным (ДП < 30 сек). РЕМ сон характеризовался вздрагиваниями вибрисс, глаз, реже головы, ласт. Длительность эпизодов была 8–61 сек. В РЕМ сне ДП достигали 2.5 мин. Моржи чередовали периоды плавания (40–84 часа) и покоя на суше (до 19 часов; Рисунок 7.2). В покое моржи проводили от 0% до 61% времени суток, в среднем $17 \pm 4\%$ (n=4). По поведенческим критериям (неподвижность, закрытые глаза) большая часть покоя была МС.

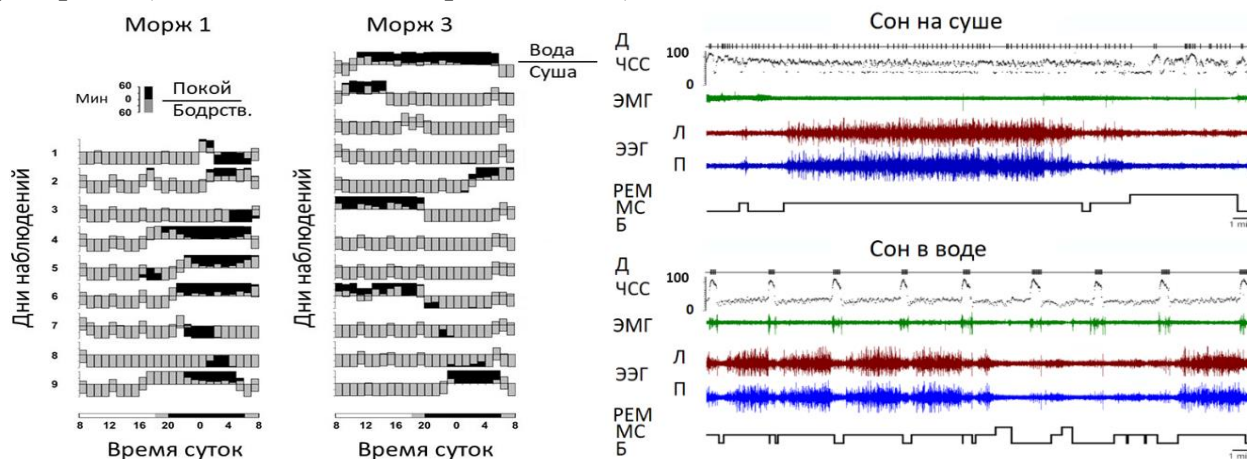


Рисунок 7.2. (слева) Периоды активности и покоя у моржа. Покой и бодрствование на суше показаны над осью X, в воде – под осью. Высота – минуты каждого часа (Pryaslova et al., 2009).

Рисунок 7.3. (справа) Полиграммы бодрствования (Б), МС и РЕМ сна у моржа. ЭЭГ левого (Л)

и правого (П) полушарий, ЭМГ шейной мускулатуры, ЧСС, Д – дыхательные акты. Во время задержек дыхания морж погружался на дно (Lyamin and Siegel, 2019).

7.4.4-7.4.5 Особенности покоя и РЕМ сна в воде

В воде значительная часть покоя (69%) приходилась на зависание в вертикальном положении; остальное время – зависание вдоль поверхности или лежа на дне бассейна. В воде дыхание становилось прерывистым с задержками до 4.5 минут. Все эпизоды РЕМ сна происходили на одной задержке дыхания до 120 секунд.

7.4.6-7.4.9. Общая характеристика сна на суше и в воде, параметры дыхания и сердечного ритма в МС и РЕМ сне, сон в воде; основные результаты исследования

На суше у моржа МС занимал $19.4 \pm 2.0\%$, а РЕМ сон – $6.9 \pm 0.4\%$ от времени суток ($n=5$). Длительность эпизода РЕМ сна составляла 6.8 ± 0.6 мин ($n=76$), некоторые эпизоды были более 20 мин. МС состоял больше из БМС ($88.1 \pm 2.9\%$, Рисунок 7.3). Короткие эпизоды АМС сочетались с приоткрыванием глаза, контрлатерального подбужденному полушарию. Дыхание в МС было регулярным (ДП < 30 сек), в РЕМ сне регистрировались задержки до 70 сек (< 4% ДП). Мгновенная ЧСС у моржа изменялась в СБ от 85 до 100, в МС – от 45 до 80, в РЕМ сне – от 40 до 105 ударов в минуту. Сон в воде чаще происходил во время погружений на дно (89%) до 267 сек, остальной – на поверхности. В воде МС было в среднем столько же, сколько на суше ($20.5 \pm 0.8\%$, $n=3$). Он состоял в основном из БМС ($95.7 \pm 1.1\%$ МС). РЕМ сон в воде сократился в 6 раз, а его эпизоды были в 3 раза короче, чем на суше (Рисунок 7.3). В Разделе 7.4.9 суммированы основные результаты.

7.5 Обсуждение результатов

7.5.1 Общая характеристика стадий сна и бодрствования у настоящих тюленей

В разделе проводится сравнительный анализ особенностей сна и покоя у 9 исследованных видов настоящих тюленей: серого тюленя, каспийского тюленя, гренландского тюленя, северного морского слона, обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*), южного морского слона (*Mirounga leonina*), кольчатой нерпы (*Phoca hispida*), средиземноморского тюленя монаха и байкальского тюленя. Фенотипы сна и покоя у всех видов похожи, включая позы, неподвижность, закрытые глаза и полиграфические признаки обеих стадий. По этим признакам сон настоящих тюленей и наземных млекопитающих не отличаются.

7.5.2 Сон и паттерн дыхания настоящих тюленей на суше

У настоящих тюленей на суше дыхание в МС прерывистое с задержками от нескольких минут (щенки гренландского тюленя) до 21 мин у взрослых северных морских слонов (Blackwell and Le Boeuf, 1993). В РЕМ сне дыхание может отсутствовать в течение всего эпизода (Раздел 7.1 и 7.2; Castellini et al., 1994; Lyamin and Siegel, 2019). У ушастых тюленей на суше дыхание регулярное (ДП < 40 сек), как у наземных млекопитающих. Только в РЕМ сне регистрируются задержки до 85 сек (Раздел 6.3).

7.5.3 Сон и паттерн дыхания настоящих тюленей в воде

Переход с суши в воду сопровождался у гренландских и каспийских тюленей сокращением МС и РЕМ сна (Мухаметов и др., 1984; Lyamin, 1993). В воде прерывистый характер дыхания у настоящих тюленей был более выраженным, чем на суше. Задержки дыхания у исследованных тюленей были короче, чем в зоопарках (Bartholomew, 1954) и в природе (Kendall-Bar., et al., 2023), хотя фенотип сна у всех был похожим (например,

Ridgway et al., 1975; Матишов и др., 2012; Piot et al., 2024). Небольшое количество сна у тюленей под водой в электрофизиологических экспериментах могло быть следствием методики регистрации и небольшого возраста животных.

7.5.4 Сон в природе

Мы установили, что в океане северные морские слоны спят под водой (Kendall-Bar et al., 2023). Погружаясь, они прекращали движения и переходили к медленному дрейфу на глубине примерно 150 метров, где косатки и акулы встречаются редко (Baird et al., 2005; Weng et al., 2007). Сон морских слонов на глубине – это стратегия избежать хищников (Le Voeuf et al., 1986, 1989; Kendall-Bar et al., 2023). Эпизоды поведенческого сна на дне были впервые зарегистрированы у тюленей монахов (Karamanlidis et al., 2017). Считается, что у них нет естественных врагов, но сон под водой, по-видимому, для них также безопаснее, чем на поверхности. Сон под водой может быть единственным способом в замерзающих водоемах, где обитают многие виды настоящих тюленей. Арктические виды на льду и поверхности воды подвергаются хищничеству белых медведей (Kraf et al., 2000; Iversen et al., 2013).

7.5.5 Онтогенез сна

Удлинение ДП с возрастом – важная составляющая онтогенеза паттерна сна настоящих тюленей. Задержки дыхания позволяют спать под водой (Nazarenko et al., 2001; Kendall-Bar et al., 2023). Наиболее важные изменения параметров сна в постнатальном онтогенезе ушастых тюленей – увеличение доли ОМС, который позволяет спать в воде в движении (**Раздел 6.3**). Параметры сна у ластоногих определяются возрастными факторами и температурными условиями, что не исключает видовых особенностей.

7.5.6 Сон моржа

Сон у исследованного нами моржа на суше напоминал сон морских котиков: в основном БМС, регулярное дыхание, короткие эпизоды ОМС с приоткрыванием глаза. Необходимость мониторинга среды может определяться их высокой социальностью и хищничеством белых медведей (Lydersen et al., 2018). Паттерн дыхания моржей во время сна в воде, как и у настоящих тюленей, включал задержки дыхания. Только такой сон возможен в замерзающих водоемах в условиях ограниченного доступа к открытой воде. В бассейнах у моржей регистрировались чередующиеся периоды плавания до 3.5 дней и покоя на суше до 19 часов. Чередования периодов кормления и покоя на льду характерно для моржей в природе (Miller and Kochenev, 2021). Способность сокращать или исключать сон на несколько дней – важная адаптация моржей к турбулентности водной среды и необходимости перемещаться между местами кормления и отдыха.

7.5.7 24-часовой паттерн активности и покоя

По результатам исследований: 1) больше всего сна у китообразных и ластоногих, независимо от возраста, приходится на ночное время; 2) короткий дневной период сна или покоя может регистрироваться во второй половине дня; 3) распределение сна у щенков ластоногих было более равномерное, чем у взрослых животных. В морских парках и океанариумах большую часть дня присутствовали посетители, поэтому более детальный анализ этой группы данных не проводился.

8. СОН ДРУГИХ ВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

8.1 Стадии активности, покоя и сна амазонского ламантина

Исследовали особенности цикла активности-покоя амазонского ламантина в условиях, приближенных к естественным, а также особенности сна (Мухаметов, Лямин и др., 1994; Mukhametov, Lyamin et al., 1990, 1992). Подглава включает *Разделы 8.1.1-8.1.4*, в которых описаны профиль цикла активности-покоя ламантина в пруду, особенности сна, дыхания и ЧСС, а также суммированы основные результаты. В пруду 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). За сутки ламантин проплывал в среднем 3.5 км. Во время ЭЭГ-исследования ламантин спал, лежа на дне бассейна, голову приподнимал для вдоха. РЕМ сон характеризовался сниженным мышечным тонусом на фоне НА ЭЭГ, вздрагивания не регистрировались. В течение 2-х дней на МС приходилось в среднем 27%, на РЕМ сон – 1% от времени суток. 75% МС было БМС и 25% – АМС. МС регистрировался с 18 до 2 часов, наибольшее количество РЕМ сна – с 1 до 2 часов. Задержка дыхания составляла в СБ 172 ± 7 сек, в МС – 212 ± 5 сек и в РЕМ сне – 352 ± 22 сек. Все эпизоды РЕМ сна укладывались в одну ДП. Мгновенная ЧСС увеличивалась во время вдоха и уменьшалась во время ДП.

8.2 Стадии активности, покоя и сна у калана

Задачей исследований было охарактеризовать покой и РЕМ сон у калана по поведенческим признакам (Lyamin et al., 2000b). Подглава разбита на *Разделы 8.2.1-8.2.5*, в которых дается характеристика стадий активности и покоя у 2-х молодых каланов, описаны профиль активности и особенности дыхания, суммированы основные результаты. На суше каланы отдыхали лежа, в воде – в позе на спине. У них сохранялись движения хвоста, реже задних лап. Дыхание во время покоя было регулярным (средняя ДП 5.6-6.4 сек). В РЕМ сне каланы переворачивались на бок или на живот, голова погружалась под воду. РЕМ сон характеризовался вздрагиваниями, в воде – задержками дыхания до 70 сек (Рисунок 8.1). На покой приходилось от 24% до 35%, на РЕМ сон от 1.1% до 2.5% времени суток. Длительность эпизодов РЕМ сна составляла 153 ± 27 сек, от 5 до 314 сек, от 6 до 16 эпизодов в день. Основное количество покоя приходилось на ночное время. В это время каланы отдыхали на суше, а днём – в воде.

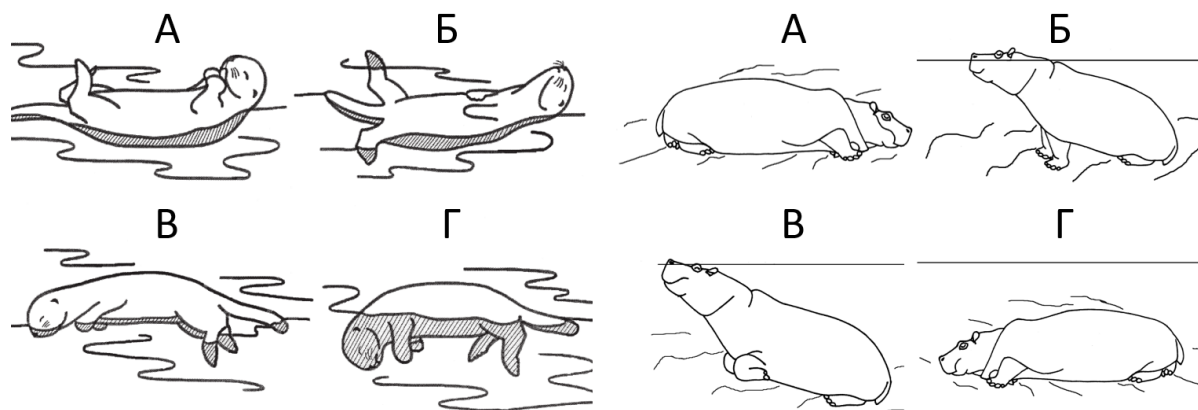


Рисунок 8.1. (слева) Характерные позы покоя и сна каланов в воде. А. Покой. Б. Переход от покоя к РЕМ сну. В. и Г. – РЕМ сон (Lyamin et al., 2000b). **Рисунок 8.2.** (справа) Позы покоя у гиппопотамов. А. Лёжа на суше. Б. Сидя или стоя в воде; ноздри, глаза и уши над поверхностью воды. В. Лёжа в воде, ноздри над водой. Г. Лёжа на дне (Lyamin and Siegel, 2005).

8.3 Стадии активности, покоя и сна гиппопотама

Задачей исследований было охарактеризовать покой и REM сон у гиппопотама по поведенческим признакам (Lyamin and Siegel, 2005, 2019; Lyamin et al., 2013). Подглава разбита на *Разделы 8.3.1-8.3.4*, в которых дается характеристика стадий активности и покоя гиппопотама, REM сна, паттерна дыхания и основные результаты. Днём гиппопотама (2-месячный детёныш, самка и самец) проводили примерно равное время на суше и в воде. Ночью они в основном находились в воде (в среднем 76% времени), где регистрировалась большая часть покоя (90% у самца и 82% у детёныша). Самец был активнее (активное бодрствование занимало 47% времени), чем мать и ее детеныш (36% и 34% времени суток). В воде взрослые в покое держали ноздри, глаза и уши над водой (более 70% покоя), у детёныша такого поведения было на треть меньше (Рисунок 8.2). Остальное время покоя детёныш был под водой, выставляя ноздри для дыхания (28.6% покоя). У всех животных регистрировались вздрагивания глаз, морды, ушей, т.е. предположительно REM сон, общее время которого не превышало 1.5% времени суток. На суше дыхание у гиппопотамов было регулярным. 98% ДП были короче 30 сек. В воде ДП могли быть более 60 сек, максимальная ДП у детёныша составляла 145 сек.

8.4 Обсуждение результатов

Данные о режиме активности ламантина в пруду (пройденный путь, профиль активности) согласуются с результатами в природе (Montgomery et al., 1981). В ЭЭГ-исследовании наибольшее количество MC приходилось на первую половину ночи, как и время сниженной активности (покоя) в пруду. Общее время покоя в пруду (20-25% времени суток) и сна в бассейне (26%) (Мухаметов и др., 1994) сопоставимы с временем покоя у ламантинов в аквариуме (17%; Best, 1984). Главные особенности сна ламантина – межполушарная асимметрия ЭЭГ в MC и отсутствие вздрагиваний в REM сне.

Фенотипы сна у калана и морского котика похожи: большая часть покоя и сна в воде происходит на поверхности в характерной позе (на спине и на боку), сопровождается движениями, в REM сне поза нарушается. Поддерживая голову над водой, животные сохраняют регулярное дыхание и визуальный контроль за окружающим пространством; конечности держат над водой, снижая потери тепла (Lyamin et al., 2000b; Davis, 2019).

В природе гиппопотама дневное время проводят в воде, а ночью кормятся (Eltringham 1999; Mekonen and Hailemariam, 2016). В зоопарке днем они проводили равное время на суше и в воде, а ночью почти всё время в воде. У них не было потребности в поиске корма, а температура воды была выше, чем воздуха. У взрослых большую часть покоя глаза и уши были над водой, у самки глаза были приоткрыты. У детёныша треть покоя сочеталась с погружениями, его состояние было менее бдительным. Общее время REM сна за сутки сопоставимо с оценкой времени REM сна у некоторых копытных (Schwierin and Tobler, 1996; Lyamin et al., 2021).

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Важнейшими признаками сна наземных млекопитающих являются: неподвижность, дифференциация сна на 2 стадии – билатеральный MC и REM сон, а также регулярное дыхание. Особенности фенотипов сна у водных млекопитающих определяются физическими свойствами водной среды. Три важнейших фактора оказали

решающее влияние на формирование параметров сна у водных млекопитающих: необходимость регулярно всплывать к поверхности воды для дыхания, контролировать состояние окружающей среды и обеспечивать эффективную терморегуляцию. Важнейшие признаки сна водных млекопитающих включают: сон во время движения, однополушарный сон (ОМС), сокращение или исчезновение REM 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. Все 5 исследованных видов относятся к разным семействам зубатых китов. ОМС, скорее всего, характерен и для других зубатых китов. В эволюции основные признаки ОМС должны были сформироваться у общего предка этой группы.

9.2 Фенотипы сна китообразных

Все китообразные могут спать в движении, а мелкие дельфины (азовки, дельфины Коммерсона) спят только в движении. Амплитуда и контрастность ОМС у китообразных модулируется двигательной активностью, которая неоднородна и может прекращаться на короткое время. У китообразных средних и крупных размеров (белуха, косатка, усатые киты) сон чаще регистрируется во время зависания у поверхности. Большая масса, толстый слой жира и низкая удельная площадь поверхности тела делают их более устойчивыми к волнению воды и снижают теплопотери. Они также могут спать неподвижно, погружаясь под воду. Мелким китообразным сложнее поддерживать позу на поверхности воды, и они быстрее переохлаждаются, если перестают двигаться. Дыхательные паузы у них короче.

9.3 Онтогенез сна у китообразных

Сразу после рождения детенышей матери (косатки, афалины, белухи) переходят к непрерывному плаванию, которое длится несколько недель. В течение этого времени детеныши следуют за матерями, всплывают для вдоха чаще синхронно и спят только в движении. 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 слаборазвитой нервно-мышечной координацией. Движение рядом с матерью повышает вероятность выживания детеныша, а мышечный термогенез компенсирует потери тепла, пока у них не сформируются необходимые механизмы и навыки поддержания жизнедеятельности. Высокая активность – отличительная черта постнатального онтогенеза китообразных, по сравнению с наземными млекопитающими. Глубина сна снижается при резких движениях, поэтому продолжительные периоды сна в первые недели или месяцы жизни детенышей маловероятны. Адаптивное снижение сна у матерей китообразных после родов является примером материнского поведения, которое повышает репродуктивный успех.

9.4 Сторожевая функция однополушарного сна

Асимметричное состояние глаз в покое характерно как минимум для 5-и видов зубатых китов, а также детеныша серого кита. В ОМС у белух и афалин открытый глаз контралатерален бодрствующему полушарию, а закрытый – спящему. Открытый глаз позволяет контролировать окружающее пространство и координировать движение в группе, что особенно важно для матерей и детенышей. Аналогичное соотношение между паттерном ЭЭГ в двух полушариях и асимметричным состоянием глаз существует у морских котиков, моржа и у некоторых птиц, что служит экспериментальным подтверждением гипотезы о сторожевой функции ОМС (поддержание бдительности и визуального контроля).

9.5 REM сон у китообразных

REM сон у китообразных отсутствует в форме, характерной для большинства наземных млекопитающих (стадия сна с редуцированным мышечным тонусом, вздрагиваниями глаз и низковольтной ЭЭГ). При этом у 7 видов китообразных (6 видов зубатых и один вид усатых) в состоянии покоя были зарегистрированы мышечные вздрагивания, признаки снижения мышечного тонуса, дезориентации. Такие эпизоды имеют сходство с элементами REM сна у наземных млекопитающих. Общая продолжительность таких эпизодов небольшая (0.2-1.3% от суток или не более 18 минут), но сопоставима с продолжительностью REM сна у нескольких видов млекопитающих. Учитывая пластичность REM сна, не исключено, что у китообразных REM 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 REM сон) и регулярное дыхание – признаки сна на суше у ушастых тюленей (морские котики и морские львы). Они 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/ОМС) у них сочетается с асимметричным состоянием глаз, как у китообразных, но контрастность межполушарной асимметрии ЭЭГ меньше. У щенков морских котиков и морских львов доля АМС меньше, чем у взрослых морских котиков, но она увеличивается к возрасту, когда они уже могут спать в воде. АМС с высокой вероятностью характерен и для других видов ушастых тюленей.

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 поверхности воды. Такая поза снижает потери тепла, обеспечивает регулярное дыхание и позволяет контролировать состояние окружающей среды. В воде ОМС замещает БМС, причем полушарие, контралатеральное движущемуся лапу и направленному в сторону воды глазу, находится в состоянии бодрствования. В такой позе отдыхают или спят скорее всего все морские котики. Замещение БМС на ОМС означает сокращение количества МС в одном полушарии в воде, по сравнению со сном на суше. В воде у них сокращается REM сон до полного отсутствия в первые 7-10 дней. Накопленный дефицит REM сна после возвращения на сушу не компенсируется. В естественных условиях сокращение REM сна и МС у морских котиков происходит в период миграций, когда требуется высокий

уровень активности и когнитивных функций для поиска корма и избегания хищников, по сравнению с периодом, когда животные отдыхают на суше. Такие изменения структуры сна трудно объяснить, если рассматривать сон как восстановительный процесс, а также в контексте представлений о важности сна для поддержания когнитивных функций и необходимости REM сна в ежедневном режиме. Исчезновение REM сна и глубокого БМС у морских котиков в океане адаптивно: обе стадии характеризуются сниженным мышечным тонусом и повышенным порогом пробуждения, а REM сон – нарушением терморегуляции. Их сохранение означало бы большую уязвимость морских котиков перед хищниками, риск попадания воды в дыхательную систему, частые пробуждения и гипотермию. Какую бы функцию REM сон не выполнял, его сокращение или исчезновение в первые недели пребывания в воде более полезно для морского котика.

9.8 Депривация сна на суше

У морских котиков в условиях избирательной депривации БМС и REM сна на суше нарастало давление депривируемой стадии сна, но они не переключались на ОМС и не отказывались от попыток заснуть REM сном. Метод депривации у морских котиков на суше не воспроизводит условия, когда они, оказавшись в воде, естественным образом изменяют структуру сна с “наземного” на “водный”.

9.9 Депривация сна и когнитивные функции

108-часовая депривация сна у северных морских котиков не оказывала негативного влияния на когнитивные процессы, которые были задействованы в определении объектов по визуальным признакам и в 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 не повлияла на поведенческие латерализации и предпочтения. Результаты исследования отличаются от результатов в похожих тестах на людях и лабораторных животных и предполагают, что дикие животные могут быть более устойчивы к дефициту сна, чем животные, находящиеся в более стабильных условиях, а изменение режима сна не обязательно сопровождается ухудшением когнитивных функций.

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 такая же, как у белухи и афалины, и 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. Находясь в воде, морские котики также сокращают длительность стадий БМС и REM сна, во время которых глаза закрыты, а пороги пробуждения самые высокие, что увеличивает степень бдительности. Бодрствующее полушарие в ОМС у морских котиков, по-видимому, способно обрабатывать мультимодальную информацию, включая зрительную, слуховую и соматосенсорную (от вибрисс и движущегося в воде лапа).

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. У морских котиков полушарие, контралатеральное движущемуся в воде ластву, находится в состоянии бодрствования или менее глубокого сна. У щенка морского льва ОМС в воде сочетался с двигательной активностью. Таким образом, второй функцией ОМС может быть поддержание двигательной активности, в котором участвует бодрствующее полушарие. В общем случае бодрствующее в ОМС полушарие может выполнять многие функции билатерального бодрствования, включая поддержание двигательной активности и анализ мультисенсорной информации.

9.11 Межполушарная асимметрия ЭЭГ у ушастых тюленей

Разные нейрохимические системы мозга вносят различный вклад в контроль ЭЭГ, поддержание сна, бодрствования и многих видов активности. Концентрация ацетилхолина в коре у морских котиков изменяется в связи с общим уровнем активации, а активность моноаминергической системы – с разными аспектами бодрствования. Асимметричное выделение ацетилхолина в ОМС предполагает и особую роль холинергической системы в генерации ОМС. Результаты микродиализа нейромедиаторов и спектрального анализа ЭЭГ предполагают асимметрию функционального состояния симметричных подкорковых структур мозга (передний мозг, таламус, гиппокамп) во время ОМС у морских котиков.

9.12 Сон настоящих тюленей

За исключением паттерна 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 тюленей могут превышать 20 минут. Анатомические и физиологические адаптации позволяют настоящим тюленям выдерживать гипоксию и избегать переохлаждения в условиях холода. Погружаясь на глубину, тюлени минимизируют 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 и снежных бурь. Сон во время погружений не требует двигательной активности, и медленные волны сна в ЭЭГ у настоящих тюленей развиваются синхронно, как у наземных млекопитающих. Отсутствие хищников также снижает ограничения на развитие эпизодов РЕМ сна на глубине. В то же время животные должны просыпаться для всплытия к поверхности и дыхания. Как у ушастых, так и настоящих тюленей продолжительность сна зависит от сезона / стадии биологического цикла и состояния животных.

9.13 Сон ламантина, моржа, калана и гиппопотама

Моржи и ламантины сочетают признаки сна настоящих тюленей и морских котиков: прерывистое дыхание на фоне неподвижности (у моржей в воде), а также сочетание эпизодов ОМС и БМС. Задержки дыхания позволяют животным спать под водой, снижая воздействие неблагоприятных условий среды, таких как холодные температуры, ледовая обстановка, волнение моря (моржи), а также солнечная радиация (ламантины). Эпизоды ОМС могут быть связаны с поддержанием бдительности, как у

ушастых тюленей. Фенотип покоя у гиппопотамов имеет определенное сходство со сном моржей и настоящих тюленей. Хотя кажется более вероятным, что МС у гиппопотамов состоит из БМС, нельзя исключать и вариант сочетания ОМС и БМС, как у ушастых тюленей. Сходство поведенческих фенотипов сна у каланов и морских котиков, включая двигательную активность в покое (МС), даёт основание предполагать, что у каланов сон в воде имеет признаки ОМС. Важность поддержания позы сна 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 животные 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 или мест гнездовья (моржи, морские котики, морские львы и большие фрегаты), 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 общее время и соотношение стадий сна. Значительные изменения структуры и количества сна происходят у животных и в связи с репродуктивным поведением (самцы морских котиков, львов и морских слонов, кулики, сумчатые мыши), включая материнское поведение (косатки, дельфины, возможно, каланы).

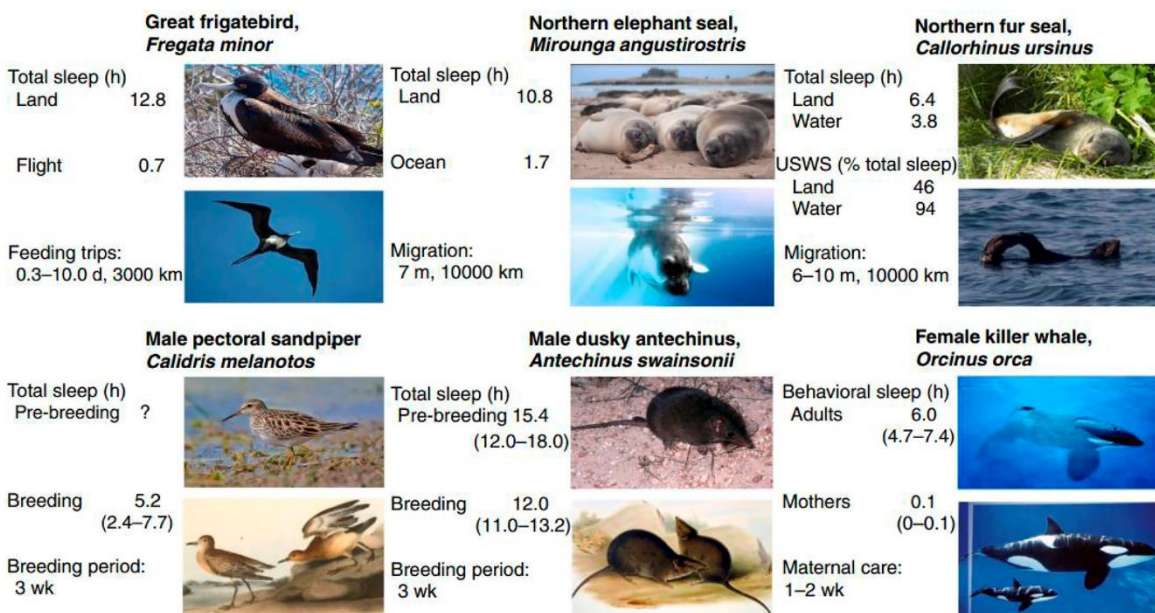


Рисунок 9.1. Примеры сокращения сна у животных, которые связаны с миграционным (верхний ряд: большой фрегат, северный морской слон, северный морской котик) или репродуктивным (нижний ряд: кулик, сумчатая мышь, косатки) поведением. Общее время сна – средние значения или диапазон изменений. ОМС – процент от общего времени сна (Lyamin and Siegel, 2024).

Таким образом, сезонные сокращения сна, связанные с периодами миграций и размножения, широко распространены среди животных. 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 частично. С эволюционной точки зрения такое сокращение сна является адаптивным. Более продолжительное и эффективное питание создаёт жизненно важные запасы и повышает общую физическую форму и здоровье, в то время как высокая активность коррелирует с репродуктивным успехом.

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 активированное 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 существенным 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 однополушарного МС 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.

Список наиболее важных работ, в которых опубликованы основные положения диссертации

В изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки России:

1. 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.
2. **Lyamin** O.I., Manger P.R., Mukhametov L.M., Siegel J.M., Shpak O.V., 2000. Rest and activity states in a gray whale // *J. Sleep Research*. V. 9. N. 3. P. 261-267.
3. **Lyamin** O.I., Oleksenko A.I., Sevostiyanov E.A., Nazarenko E.A., Mukhametov L.M., 2000. Behavioral sleep in captive sea otters // *Aquatic Mammals*. V. 26. N. 2. P. 132-136.
4. **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.
5. **Lyamin** O.I., Shpak O.V., Nazarenko E.A., Mukhametov L.M., 2002. Muscle jerks during behavioral sleep in a white whale (*Delphinapterus leucas* L) // *Physiology and Behavior*. V. 76. N. 2. P. 265-270.
6. **Lyamin** O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M., Nazarenko E.A., Polyakova I.G., Shpak O.V., 2002. Unihemispheric slow wave sleep and the state of the eyes in a white whale // *Behavioral Brain Research*. V. 129. N. 2. P. 125-129.
7. **Lyamin** O.I., Mukhametov L.M., Chetyrbok I.S., Vassiliev A.V., 2002. Sleep and wakefulness in the southern sea lion // *Behavioral Brain Research*. V. 128. N. 2. P. 129-138.
8. **Lyamin** O.I., Mukhametov L.M., Siegel L.M., 2004. Association between EEG asymmetry and eye state in Cetaceans and Pinnipeds // *Archive Ital. Biology*. V. 142. P. 557-568.
9. **Lyamin** O., Pryslova J., Lance V., Siegel J., 2005. Continuous activity in cetaceans after birth // *Nature*. V. 435. P. 1177.
10. **Lyamin** O., Pryslova J., Kosenko P., Siegel J., 2007. Behavioral aspects of sleep in bottlenose dolphin mothers and their calves // *Physiology and Behavior*. V. 92. P. 725-733.
11. 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 // *J. Neuroscience*. V. 27. N. 44. P. 11999-12006.
12. **Lyamin** O.I., Lapierre J.L., Kosenko O.P., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2008. EEG asymmetry and spectral power in the fur seal // *J. Sleep Research*. V. 17. P. 154-165.

13. **Lyamin** O.I., Kosenko O.P., Lapierre J.L., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2008. Fur seals have a strong drive for bilateral slow wave sleep when sleeping on land // *J. Neuroscience*. V. 28. N. 48. P. 12614-12621.
14. **Lyamin** O.I., Manger P.R., Ridgway S.H., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2008. Cetacean sleep: An unusual form of mammalian sleep // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 32. N. 8. P. 451-1484.
15. 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.
16. 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.
17. **Лямин О.И.**, Косенко П.О., Высоцкий А.Л., Лапьерр Д.Л., Сигал Д.М., Мухаметов Л.М., 2012. Особенности сна моржа // *Доклады Академии наук*. Т. 444. N. 4. С. 461-465.
18. **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.
19. **Лямин О.И.**, Мухаметов Л.М., 2013. Особенности сна китообразных // *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова*. Т. 63. N. 1. С. 61-74.
20. 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 // *J. Neuroscience*. V. 33. P. 2555-2561.
21. **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*. 2015. Т. 463. N. 6. С. 734.
22. **Lyamin** O.I., Lapierre J.L., Kosenko P.O., Kodama T., Bhagwandin A., Korneva S.M., Peever J.H., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2016. Monoamine release during unihemispheric sleep and unihemispheric waking in the fur seal // *Sleep*. V. 39. N. 3. P. 625-636.
23. Karamanlidis A.A., **Lyamin** O., Adamantopoulou S., Dendrinou P., 2017. First observations of aquatic sleep in the Mediterranean monk seal (*Monachus monachus*) // *Aquatic Mammals*. Т. 43. N. 1. С. 82-86.
24. **Lyamin** O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M., 2017. Sleep in the northern fur seal. *Current Opinion Neurobiology*. V. 44. P. 144-151.
25. **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.e2.
26. **Lyamin** O.I., Siegel J.M., 2019. Sleep in Aquatic Mammals // *Handbook Behavioral Neuroscience*. V. 30. P. 375-393.

27. 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. 14. N. 5. P. e0217025.
28. 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.
29. **Lyamin O.I.**, Siegel J.M., 2024. Sleep: Giving it up to get it on // Current Biology. V. 34. N. 5. P. R213-R216.
30. **Lyamin O.I.**, Borshchenko V.D., Siegel J.M., 2024. A 108-h total sleep deprivation did not impair fur seal performance in delayed matching to sample task // J. Comp. Physiol. B. V. 194. N. P. 315-333.

Главы в монографиях:

1. 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.
2. 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.
3. 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. С. 650- 668.
4. Назаренко Е.А., **Лямин О.И.**, Шпак О.В., 2001. Состояния активности и покоя у моржей / Морж: образ вида. Под ред. Д.С. Павлова, В.А. Бычкова. М.: Наука, С. 64 – 74.
5. **Lyamin O.**, 2012. Sleep in Aquatic Mammals / Encyclopedia of Sleep and Dreams: The Evolution, Function, Nature, and Mysteries of Slumber. Patrick McNamara, Deirdre Barrett (eds). Santa Barbara, CA: ABC-CLIO eBook Collection. P. 662-665.
6. **Lyamin O.I.**, Lapierre J.L., Mukhametov L.M., 2013. Sleep in aquatic species / Encyclopedia of Sleep. Kushida C.A. (ed). Waltham, MA: Academic Press. P. 57-62.

Другие публикации:

1. **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 Харьковского госуд. ун-та. Т. 2, №1. С. 103-106.
2. **Lyamin O.**, Siegel J., 2018. The adjustable REM sleep in Fur Seals // The Science Breaker. V.4. N. 4. P.2. <https://doi.org/10.25250/thescbr.brk146>.
3. **Лямин О.И.**, 2018. Эволюция сна от простых форм до млекопитающих // Эффективная фармакотерапия. Т. 35. С. 8-16.