

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 599.745+612.019 + 612.821.73

ОСОБЕННОСТИ СНА МОРЖА

© 2012 г. О. И. Лямин, П. О. Косенко, А. Л. Высоцкий,
Дж. Л. Лапьерр, Дж. М. Сигал, Л. М. Мухаметов

Представлено академиком Д.С. Павловым 07.02.2012 г.

Поступило 16.02.2012 г.

Организация сна у водных (китообразных) и полуводных (ластоногих) млекопитающих существенно отличается от сна наземных млекопитающих. Исследования сна у китообразных привели к открытию совершенно необычной формы сна — однополушарного медленноволнового сна (МС). Суть этого уникального феномена состоит в том, что в любой момент времени только одно полушарие коры головного мозга китообразных может быть в состоянии сна, тогда как другое полушарие находится в состоянии бодрствования [1]. Более того, все китообразные могут спать во время плавания, и у них до сих пор не обнаружена парадоксальная фаза сна (ПС, [1–3]). Сон морских котиков (наиболее исследованный вид семейства Ушастых тюленей — Otariidae) на суше напоминает сон наземных млекопитающих. У морских котиков регистрируются обе фазы сна (МС и ПС), при этом медленные волны в ЭЭГ двух полушарий развиваются чаще синхронно. Дыхание в МС у котиков всегда регулярное. В воде морские котики спят на поверхности на боку в характерной позе, держа ноздри над водой и поддерживая позу гребковой активностью одного переднего лапа. Доля МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ в воде у котиков увеличивается, а продолжительность ПС сокращается [4]. Настоящие тюлени (сем. Phocidae) во время сна и на суше, и в воде неподвижны. МС у настоящих тюленей развивается всегда одновременно в двух полушариях, как у наземных млекопитающих. Дыхание у спящих тюленей прерывистое: периоды регулярного дыхания чередуются с продолжительными дыха-

тельными паузами (ДП) — апноэ, длительность которых может превышать 10 мин [5–7]. Такой паттерн дыхания позволяет настоящим тюленям спать как на поверхности воды, так и под водой во время апноэ. Задача настоящего исследования состояла в электрофизиологическом изучении сна у моржа — еще одного вида ластоногих и единственного представителя семейства Odobenidae.

Эксперименты проводили на Утришской морской станции Института проблем экологии и эволюции РАН (п. Малый Утриш, Краснодарский край). Участвовала молодая самка моржа (возраст 2 года, масса 130 кг), которой под общей анестезией (изофлуран) были вживлены электроды для регистрации ЭЭГ двух полушарий головного мозга, исследовали электромиограммы (ЭМГ) шейной мускулатуры, электроокулограммы (ЭОГ) и электрокардиограммы (ЭКГ). Опыты проводили в бассейне с морской водой размером 5 × 5 м в двух экспериментальных условиях — “на суше” (морж спал на помосте, расположенном выше уровня воды) и “на плаву” (морж спал в воде, уровень воды был 1.6 м, помост отсутствовал). Регистрацию полиграмм (непрерывная запись ЭЭГ, ЭОГ, ЭМГ, ЭКГ) на суше вели с помощью стационарного полиграфа (“Медикор”, Венгрия) и аналого-цифрового преобразователя (“CED”, Великобритания). Регистрирующие электроды были подключены к полиграфу через гибкий кабель. Исследования сна в воде проводили с помощью разработанных нами портативных (масса около 200 г) 8-канальных цифровых рекордеров [8, 9], которые размещали на шлейке на спине у моржа. Одновременно проводили видеозапись поведения животного с помощью нескольких видеокамер. Полиграммы, зарегистрированные у моржа в течение 5 дней пребывания на суше и 3 дней в воде, были обработаны визуально в 20-секундных эпохах анализа и синхронизованы с поведением. ЭЭГ в симметричных корковых фронтально-окципитальных отведениях идентифицировали как десинхронизацию, либо низкоамплитудную или высокоамплитудную медленноволновую (1.2–4.0 Гц) активность. Для тех же эпох рассчитывали мощность ЭЭГ в симметрич-

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова
Российской Академии наук, Москва
Утришский дельфинарий, Москва
Калифорнийский университет, Лос-Анджелес
Научная корпорация “Сепалведа” Администрации
по делам ветеранов, Калифорния, США
Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону
Институт нейроиформатики Университета Цюриха,
Швейцария*

Таблица 1. Характеристика сна и бодрствования у моржа

Параметр сна	Сон на суше ($N = 5$)	Сон в воде ($N = 3$)
Общее количество сна (% от времени суток)	26.3 ± 1.9 (21.9, 31.3)	21.6 ± 1.4 (19.2, 23.9)
Медленноволновый сон (МС) (% от времени суток)	19.4 ± 2.0 (15.5, 24.4)	20.5 ± 0.8 (19.0, 21.8)
Парадоксальный сон (ПС) (% от времени суток)	6.9 ± 1.1 (5.5, 7.8)	1.1 ± 0.6 (0.1, 2.1)
Продолжительность билатерально-симметричного МС (% от всего МС)	90.2 ± 2.1 (85.6, 96.1)	96.7 ± 0.9 (95.8, 98.5)
Количество эпизодов ПС в сутки	15 ± 2 (11, 21)	$13 \pm 4^*$ (9, 16)
Длительность эпизодов ПС, мин**	6.4 ± 0.6 (0.3, 22.7)	1.8 ± 0.1 (0.7, 3.3)

Примечание. Данные представлены как среднее \pm ошибка измерений. В скобках даны минимальные и максимальные значения в различные сутки. N – количество суток регистрации. * Среднее рассчитано только по двум суткам. В 1-е сутки у моржа был зарегистрирован только один эпизод ПС длительностью 2.0 мин. ** Длительность эпизодов ПС в минутах на суше и в воде была рассчитана по всем зарегистрированным эпизодам – 76 эпизодов на суше и 26 эпизодов в воде.

ных отведениях в диапазоне медленных волн (1.2–4.0 Гц). Каждую эпоху классифицировали как бодрствование, МС или ПС, а МС как билатерально-симметричный или асимметричный. Методика вживления электродов и обработки данных подробно описана в предыдущих публикациях [например, 4, 10].

Во время сна на суше морж лежал на платформе на животе. Основное количество сна приходилось на ночное время суток (20:00–08:00 ч.; в среднем 94% от общего количества сна или 355 мин в сутки). В течение 5 дней морж спал в среднем около 6 ч в сутки (или 26% от времени суток), при этом 3/4 времени сна приходилось на МС и 1/4 на ПС (табл. 1). Медленные волны ЭЭГ у моржа чаще развивались синхронно в двух полушариях (рис. 1а), т.е. стадии ЭЭГ в двух полушариях были одинаковыми. На такой сон (билатерально-симметричный МС) в разные дни прихо-

дилось от 85 до 96% (в среднем 90%) всего МС. Оба глаза при этом были плотно закрыты. Реже у моржа регистрировали эпизоды межполушарной асимметрии ЭЭГ, во время которых стадии и мощность ЭЭГ в двух полушариях различались. Во время таких эпизодов один глаз мог приоткрываться, причем плотно закрытый глаз был всегда противоположен полушарию с более высокоамплитудными медленными волнами, а приоткрытый глаз – полушарию с низкоамплитудной ЭЭГ (рис. 2). По мере углубления сна (возрастания амплитуды медленных волн ЭЭГ) выраженность межполушарной асимметрии уменьшалась, а оба глаза плотно закрывались. ПС развивался после МС и характеризовался сниженным мышечным тонусом, периодическими подергиваниями вибрисс, головы, всего туловища, а также быстрыми движениями глаз. Всего за сутки у моржа регистрировалось от 11 до 21 эпизодов ПС

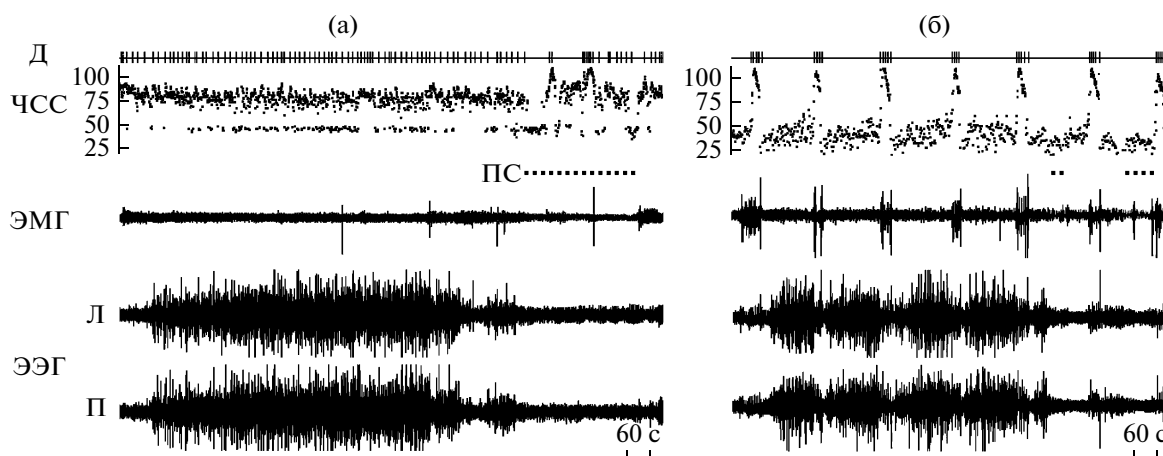


Рис. 1. Полиграмма основных состояний у моржа на суше (а) и в воде (б). ЭЭГ – электроэнцефалограмма левого (Л) и правого (П) полушарий. ЭМГ – электромиограмма шейной мускулатуры. ЧСС – мгновенная частота сердечных сокращений (число сокращений в минуту). Д – отметки дыхательных актов (вдохов). ПС – парадоксальный сон. Во время задержек дыхания в воде морж заныривал и ложился на дно бассейна.

(табл. 1). Большинство (90%) эпизодов ПС были короче 13 мин, но несколько эпизодов длились более 20 мин. Таким образом, организация сна у исследованного нами моржа на суше не отличалась от сна морских котиков [4, 10].

Дыхание у исследованного моржа во время МС на суше было регулярным. Большинство (95%) ДП имели длительность от 10 до 30 с. Частота сердечных сокращений во время ДП часто уменьшалась до 50 ударов в минуту, после чего перед вдохом возвращалась на уровень 70–80 ударов в минуту. Во время ПС дыхание становилось аритмичным: апноэ (ДП длительностью более 60 с, максимум 91 с) чередовались с периодами регулярного дыхания. Мгновенная частота сердечных сокращений во время ПС варьировалась от 40 до 105 ударов в минуту. Такой же прерывистый характер дыхания во время ПС регистрировали у моржей, у которых состояния покоя (МС и спокойное бодрствование) и ПС выделялись по поведенческим признакам [11]. Такой же характер дыхания во время сна на суше типичен и для ушастых тюленей: морских котиков [4, 12], детской сивучей и южных морских львов [13].

В воде морж также спал преимущественно в ночное время (в среднем 90% от общей продолжительности сна или 280 мин в сутки), занырявая и ложась на дно бассейна (в среднем 89% от всего сна в воде или 280 мин в сутки). Реже морж спал лежа на поверхности воды (7% или 22 мин) или располагаясь под углом к поверхности и касаясь задними лапами дна (3% или 9 мин). В течение суток регистрировали несколько периодов сна (эпизоды МС, прерывавшиеся короткими эпизодами пробуждения) длительностью от 40 мин до 6.5 ч. Периоды сна чередовались с периодами активного плавания. В течение 3 дней регистрации сон в воде был представлен главным образом МС, на который приходилось в среднем 95% от всего времени сна (табл. 1, рис. 16). Продолжительность асимметричного МС в воде сократилась, но такие различия в структуре МС на суше и в воде у моржа были на уровне статистической значимости (Т-тест, $p = 0.06$, после проверки нормальности распределения). Продолжительность ПС в воде у моржа также резко сократилась, почти в 6 раз по сравнению с количеством ПС на суше ($p \leq 0.001$). В то же время общая продолжительность сна в воде и на суше достоверно не различалась (Т-тест, $p > 0.05$).

Как уже говорилось, наибольшее количество сна в воде у моржа регистрировали во время повторяющихся заныряваний на дно (длительность от 160 до 250 с, в среднем 200 ± 6 , $n = 28$) и всплывтий к поверхности воды для дыхания (от 23 до 172 с, в среднем 63 ± 4 , $n = 46$). Во время всплывтия морж всегда просыпался, совершал подряд несколько вдохов (от 2 до 12, в среднем 6 ± 1 вдохов; средняя ДП составляла 11 ± 1 с), после чего опять погру-

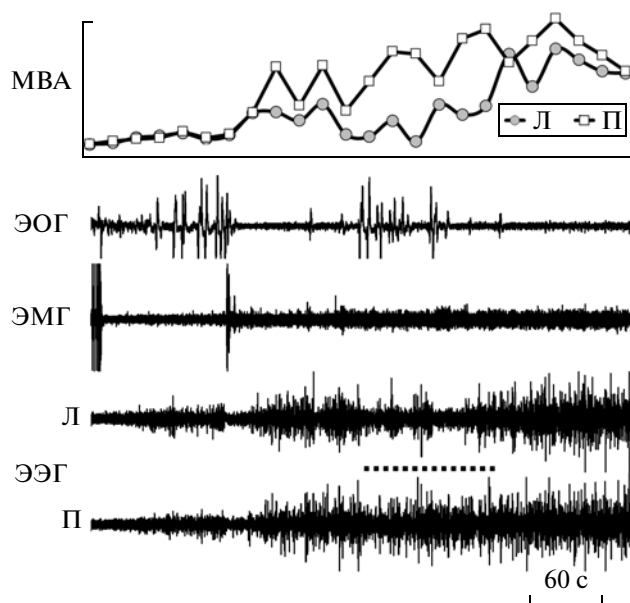


Рис. 2. Межполушарная асимметрия ЭЭГ во время медленноволнового сна на суше. Левое (Л), правое (П) полушария. ЭМГ – шейной мускулатуры. ЭОГ – правого глаза. МВА – медленноволновая активность (мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2–4.0 Гц, рассчитанная для 20-секундных эпох анализа). Пунктиром отмечен эпизод межполушарной асимметрии ЭЭГ (сниженная амплитуда медленных волн в левом полушарии) одновременно с приоткрыванием (по показателям ЭОГ и визуальным наблюдениям) правого глаза.

жался под воду. Подряд регистрировали до 11 таких циклов. Медленные волны в ЭЭГ развивались как во время погружения, так и после того, как морж ложился на дно. Лежа на дне, морж просыпался за несколько секунд до всплывтия. В начале периода сна при каждом всплывтии морж на короткое время открывал глаза, смотрел по сторонам и находился в бодрствующем состоянии в течение всего периода регулярного дыхания. По мере развития (углубления) периода сна продолжительность пробуждения во время всплывтия становилась все короче, глаза оставались закрытыми, а медленные волны в ЭЭГ развивались уже через 10–15 с после всплывтия, задолго до следующего занырявания.

Во время сна у поверхности воды ноздри моржа могли быть постоянно над водой или же голова каждый раз во время ДП опускалась под воду. Дыхание могло быть регулярным или прерывистым. Апноэ были короче (111–150 с, среднее 131 ± 6 , $n = 6$). Эпизоды МС на поверхности воды длились до 12 мин и во время дыхательных актов не прерывались пробуждением.

Эпизоды ПС в воде у моржа регистрировались только в положении лежа на дне бассейна. Как правило, 2–3 эпизода ПС развивались подряд в последовательных погружениях, всегда после серии эпизодов МС. Эпизод ПС начинался через

некоторое время после занывивания, чаще после короткого эпизода медленноволновой синхронизации ЭЭГ, и прерывался за некоторое время до всплытия к поверхности воды для дыхания. Полученные данные хорошо согласуются с результатами наблюдений за неоперированными моржами [11], у которых поведенчески сон выглядел точно так же.

Таким образом, впервые был исследован электрофизиологическим методом сон у моржа — представителя третьего семейства ластоногих. Сон у исследованного нами моржа на суше напоминал сон морских котиков, а сон в воде — сон настоящих тюленей. Как у моржа, так и у морских котиков МС на суше был преимущественно билатерально-симметричным, а сравнительно короткие эпизоды асимметричного МС сочетались с приоткрыванием только одного из глаз [14]. Такая же связь между асимметричным развитием медленных волн ЭЭГ и асимметричным состоянием двух глаз характерна для китообразных [3, 14], но контрастность и продолжительность эпизодов однополушарного МС у дельфинов и белух значительно больше, чем у морских котиков и исследованного нами моржа. Другое важное сходство морских котиков и моржей — это регулярный рисунок (паттерн) дыхания на суше и особенно во время МС. В целом, сон у котиков и моржей на суше по своей структуре — это, скорее, сон “типичного наземного млекопитающего” (преимущественно билатеральный МС, сопровождающийся регулярным дыханием).

Две главные особенности сна в воде у моржей (данное исследование, а также [11]) и настоящих тюленей — длинные апноэ и неподвижность [5–7]. Сон (билатеральный МС и ПС) может протекать у них не только на поверхности воды, но и под водой. Такой сон, как правило, прерывается регулярными пробуждениями во время всплытия к поверхности для дыхания. Моржи и большинство настоящих тюленей — обитатели полярных районов. Только такая структура сна позволяет животным спать и выживать в условиях замерзающих водоемов подо льдом, в условиях ограниченного доступа к открытой воде. Морские котики — обитатели более теплой климатической зоны. Они избегают льдов и спят всегда на поверхности воды на боку в характерной позе, поддерживая голову и три лапы над водой, при этом часто приоткрывая направленный в воду глаз. Такая поза позволяет снизить потери тепла через находящиеся в воздухе лапы, обеспечивает возможность регулярного дыхания и повышает вероятность обнаружения хищников (косаток и акул). Для поддержания позы необходимо сохранение гребковой активности одного переднего лапы, которая прерывается только во время коротких эпизодов ПС.

До настоящего исследования однополушарный (асимметричный) МС был обнаружен у дель-

финов и ушастых, но не у настоящих тюленей. У китообразных и морских котиков необходимость и целесообразность поддержания во время сна одного из полушарий мозга в бодрствующем состоянии связывалась с сохранением двигательной активности во время сна, а также с мониторингом (в первую очередь, зрительным) внешней среды во время сна [2, 3, 14]. Короткие эпизоды асимметричного МС на фоне приоткрывания одного глаза были зарегистрированы у нескольких видов птиц, и такая форма сна также связывается с необходимостью сохранять высокий уровень бдительности во время сна [15]. Тот факт, что асимметричный МС был обнаружен у моржа во время сна на суше и при этом сочетался с односторонним приоткрыванием глаза, служит еще одним аргументом в пользу гипотезы о том, что мониторинг внешней среды — одна из основных функций однополушарного МС. Несмотря на очевидную корреляцию между односторонней активацией мозга и приоткрыванием контрлатерального глаза во время однополушарного МС у китообразных, ушастых тюленей, моржей, а также птиц, причинно-следственные связи этих двух феноменов не очевидны. Приоткрывание одного глаза может быть следствием активированного состояния одного из полушарий, посредством которого животное осуществляет мульти-сенсорный контроль внешней среды [3, 14]. Необходимость мониторинга окружающей среды для моржа может определяться не только необходимостью ожидания нападения хищников, но и высоким уровнем социальности этих животных. Полученные данные дают основание предположить, что однополушарный МС появлялся в эволюции млекопитающих и птиц несколько раз в филогенетически разных группах. Не исключено, что в будущем такая форма сна будет обнаружена и у других представителей животного мира, для которых условия сна требуют эффективного визуального мониторинга внешней среды или сохранения двигательной активности во время сна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mukhametov L.M., Supin A.Y., Polyakova I.G. // Brain Res. 1977. V. 134. P. 581–584.
2. Мухаметов Л.М., Олексенко А.И., Полякова И.Г. В кн.: Черноморская афалина. М.: Наука, 1997. С. 492–512.
3. Lyamin O.I., Manger P.R., Ridgway S.H., et al. // Neurosci. Biobehav. Rev. 2008. V. 32. P. 1451–1484.
4. Лямин О.И., Мухаметов Л.М. В кн.: Северный морской котик. Систематика, морфология, экология, поведение. М.: Наука, 1998. С. 280–302.
5. Мухаметов Л.М., Супин А.Я., Полякова И.Г. // ЖВНД. 1984. Т. 34. С. 259–264.
6. Lyamin O.I. // J. Sleep Res. 1993. V. 2. P. 170–174.

7. *Castellini M.A., Milsom W.K., Berger R.J., et al.* // *Amer. Physiol.* 1994. V. 266. P. R863–R869.
8. *Lyamin O.I., Kosenko P.O., Lapierre J.L., et al.* In: XVI Biennial Conf. on the Biology of Marine Mammals. San Diego, 2005. P. 174.
9. *Vyssotski A.L., Serkov A.N., Itskov P.N., et al.* // *J. Neurophysiol.* 2006. V. 95. P. 1263–1273.
10. *Lyamin O.I., Lapierre J.L., Kosenko O.P., et al.* // *J. Sleep Res.* 2008. V. 17. P. 154–165.
11. *Pryaslova J.P., Lyamin O.I., Siegel J.M., et al.* // *Behav. Brain Res.* 2009. V. 201. P. 80–87.
12. *Lyamin O.I., Kibalnikov A.S., Kosenko P.O., et al.* // *Sleep.* 2011. V. 33. Suppl. P. 23.
13. *Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Chetyrbok I.S., et al.* // *Behav. Brain Res.* 2002. V. 128. P. 129–138.
14. *Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M.* // *Arch. Ital. Biol.* 2004. V. 142. P. 557–568.
15. *Rattenborg N.C., Amlaner C.J., Lima S.L.* // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2001. V. 24. P. 817–842.