



Институт проблем
экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова
Российской академии
наук, Москва

Начало исследований однополушарного сна морских млекопитающих

Л.М. Мухаметов

Адрес для переписки: Лев Мухарамович Мухаметов, lev.mukhametov@gmail.com

Рассказывается об открытии в начале 1970-х гг. группой ученых из Института эволюционной морфологии и экологии животных однополушарного сна у дельфинов, что привело к пересмотру представлений о механизмах сна.

Ключевые слова: сон, млекопитающие, дельфины, однополушарный сон

В 1961 г. опубликована книга профессора Джона Лилли «Человек и дельфин» [1], на русский язык она переведена в 1965 г. [2]. Книга вызвала огромный интерес к дельфинам во всем мире. Конечно, в ней были сформулированы различные недостаточно обоснованные предположения и целый ряд не сбывшихся в дальнейшем прогнозов. Например, Лилли утверждал, что в недалеком будущем дельфины станут первыми животными, с которыми человек начнет разговаривать, используя акустический язык. Может быть, именно некоторые фантазии автора и обусловили особый интерес к этим животным во всем мире. Тем не менее книга Лилли сыграла огромную

роль в формировании современного уважительного отношения людей к дельфинам. Имела она и практические последствия. Например, в середине 1960-х гг. был прекращен промысел дельфинов всеми причерноморскими странами, кроме Турции. В 1960-е гг. сначала в США, а затем и в СССР были созданы военные дельфинарии, где делались попытки практического использования дельфинов. В Советском Союзе так же, как и за рубежом, возникло много групп ученых и инженеров, которые занялись исследованиями дельфинов в самых различных аспектах.

Наша группа физиологов сна, обсуждая особенности поведения дельфинов, не могла оставить без

внимания явное противоречие: с одной стороны, сон млекопитающих, особенно парадоксальный, обязательно сопровождается их неподвижностью, а с другой – дельфины непрерывно находятся в движении. Они живут в воде, но дышат атмосферным воздухом, поэтому для каждого вдоха всплывают к поверхности воды. Дыхательные паузы у черноморских афалин, как правило, длятся всего 15 секунд. Трудно представить себе неподвижность дельфина во время сильного волнения на море и шторма. Из данных литературы выяснилось, что речные дельфины вообще плывут непрерывно от рождения до смерти. Естественно, возник вопрос: как сочетаются у дельфинов их постоянная двигательная активность и сон, особенно парадоксальный? Пришлось даже столкнуться с мнением, что сон у дельфинов вообще отсутствует [3]. Ответ можно было получить, только зарегистрировав электрическую активность мозга (ЭЭГ) у свободноподвижных дельфинов.



Такая возможность представилась в Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР, и я сменил место работы и перешел с кафедры высшей нервной деятельности биофака МГУ в этот институт в лабораторию А.Я. Супина. В 1973 г. была организована экспедиция на Черное море в район мыса Большой Утриш около г. Анапы. Были отловлены черноморские афалины для различных научных экспериментов, в том числе изучения их сна.

При первых же регистрациях ЭЭГ у афалин было зафиксировано обычное чередование десинхронизации и синхронизации ЭЭГ, характерное для цикла «сон – бодрствование» млекопитающих. Но при этом обнаружено однополушарное возникновение дельта-волн при десинхронизации ЭЭГ в другом полушарии, то есть межполушарная асимметрия ЭЭГ. Это явление сначала нами расценивалось как артефакт в результате некачественной регистрации электроактивности мозга, но тщательный анализ записей показал, что оно действительно существует [4]. В следующем экспедиционном сезоне 1974 г. уже все внимание было посвящено этому феномену, в результате была подтверждена его реальность и описаны его основные характеристики (рис. 1 и 2 [5]).

В последующих работах были определены количественные характеристики однополушарного сна дельфинов [6–9]. Подтверждена именно межполушарность этого явления, так как синхронизация возникала в различных полях одного полушария примерно одновременно [10]. Медленноволновая асимметрия наблюдалась и в подкорке – в разных ядрах таламуса синхронизация возникала тоже однополушарно и синхронно с однополушарной синхронизацией в ипсилатеральном полушарии [11]. Вживленные в кору полушарий термисторы показали, что температура коры мозга во время цикла «сон – бодрствование» меняется так же, как и у лабора-

торных млекопитающих, но однополушарно и синхронно с изменениями электрокортикограммы [12]. У афалин оказалось возможным осуществить депривацию сна не только билатерально, но и однополушарно. В односторонне депривуемом полушарии нарастало давление сна, а после депривации имела место отдача сна [13].

Одним из основных направлений исследований в последующие годы стало сравнительно-физиологическое. Мы пытались понять особенности сна и у других представителей водных млекопитающих: китообразных, ластоногих, сирен. И в первую очередь нас интересовало наличие однополушарного сна и у других млекопитающих. Кроме афалин, на которых впервые был описан однополушарный сон, этот феномен был четко зарегистрирован и у других дельфинов: черноморских морских свиней [14], амазонских дельфинов [15] и белухи [16]. Принципиальных различий в организации медленноволнового сна у этих видов не было.

Мы проводили электрофизиологические исследования сна у представителей всех трех семейств отряда ластоногих: настоящих тюленей (каспийских [17] и гренландских [18, 19]), ушастых тюленей (северных морских котиков [20], сивучей [21], южноафриканских морских котиков [22], южноамериканских морских львов [23]) и тихоокеанских моржей [24]. У настоящих тюленей однополушарный сон не обнаружен. Сон на суше у них такой же, как и у наземных млекопитающих. Но сон в воде у них тоже своеобразен: эпизоды сна, и медленноволнового, и парадоксального, приурочены к дыхательным паузам. Для каждого дыхательного акта, если он сопровождается движениями (всплытие, поднятие ноздрей над поверхностью воды), наступает короткое пробуждение, после которого прерванная стадия сна быстро восстанавливается. Зато у ушастых тюленей однополушарная синхронизация была обнару-

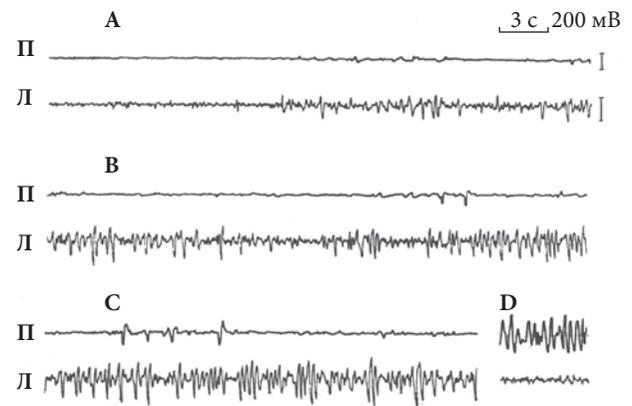


Рис. 1. Развитие эпизода однополушарных медленных волн электрокортикограммы в левом (Л) полушарии при десинхронизации в правом (П) полушарии дельфина-афалины. А, В, С – непрерывная регистрация, D – правосторонние дельта-волны электрокортикограммы. Интервал между С и D – 80 минут

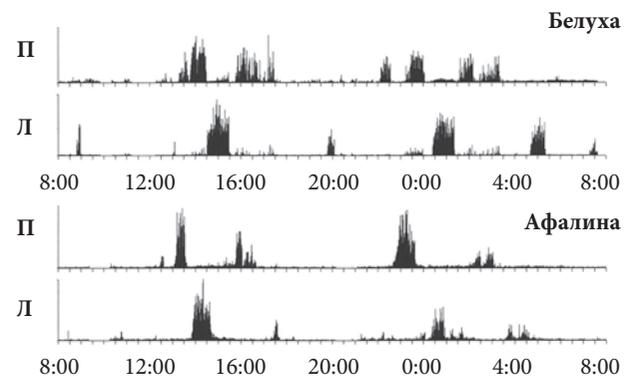


Рис. 2. Спектральная мощность медленных волн (1,2–4 Гц) электрокортикограммы в правом (П) и левом (Л) полушариях у белухи и дельфина-афалины на протяжении суточного сеанса

жена во время сна в воде, который обычно происходит на поверхности воды в позе на боку, когда одна передняя лапа движется, чтобы сохранять позу и держать ноздри над водой. На суше сон выглядит так же, как и у наземных животных, – без асимметрии ЭЭГ и без пробуждений для дыхания. У моржей сон протекает по типу сна настоящих тюленей.

В ходе зарубежных экспедиционных работ удалось также зарегистрировать электрополиграмму у одного карибского ламантина [25] и одного амазонского ламантина [26]. Сон обоих представителей отряда сирен оказался в основном схож со сном настоящих тюленей.



То есть сон, и медленноволновой, и парадоксальный, развивается во время дыхательных пауз, для дыхательных актов происходит короткое пробуждение, и затем сон быстро возвращается к прерванной стадии. У амазонского ламантина мы наблюдали также четкую межполярную асимметрию медленных волн электрокортикограммы при отсутствии двигательной активности, а также отсутствия фазических компонентов парадоксального сна.

При регистрации медленноволнового сна у морских млекопитающих мы получили четкие данные: либо это однополушарный сон дельфинов и ушастых тюленей, либо сон урывками во время дыхательных пауз с обязательными короткими побудками во время дыхательных актов, если они сопровождалась движениями. Но идентифицировать парадоксальный сон у дельфинов до сих пор не удалось. У тюленей настоящих и ушастых, моржей и представителей сирен парадоксальный сон четко выражен. У дельфинов поведенчески удавалось хорошо регистрировать типичные для парадоксального сна других млекопитающих вздрагивания головы, грудных плавников, мышц тела на фоне медленного стереотипного плавания. Но при параллельной регистрации ЭЭГ эти вздрагивания могли возникать и на фоне десинхронизации, и на фоне медленных волн. Важно, что вздрагивания, типичные для парадоксального сна других млекопитающих, у дельфинов возникают во время плавания, то есть двигательной активности. Можно предполагать, что парадоксальный сон у дельфинов либо отсутствует [27], либо существенным образом видоизменен, что вероятнее.

Поскольку известно, что жвачные млекопитающие продолжают движения челюстей во время сна, мы проверили электрополиграмму сна у кабарги [28] и косули [29]. Оказалось, что они действительно продолжают жевать во время медленноволнового сна, но прекращают во время парадоксального

сна. Межполушарная асимметрия ЭЭГ у этих оленей не была обнаружена.

Если нейрофизиологические механизмы однополушарного сна остаются неизвестными, то в отношении функционального значения этого явления можно предполагать, что оно обеспечивает постоянную двигательную и дыхательную активность дельфинов. У обитателей морей и рек полная или почти полная неподвижность практически невозможна из-за постоянного движения водной среды (волны, течения, шторма). Относительная неподвижность наблюдается только у крупных животных и в штилевом море. Всплывать для дыхательных актов тоже надо непрерывно и с весьма короткими интервалами. Медленноволновой сон в одном полушарии при активном состоянии другого – один из возможных выходов из ситуации, который и был реализован у водных млекопитающих. В естественном сне у дельфинов никогда не наблюдались дыхательные акты на фоне билатеральных дельта-волн. Билатеральные дельта-волны можно было спровоцировать инъекцией транквилизатора диазепама, но перед дыхательным актом обязательно возникает билатеральная или однополушарная десинхронизация, и только тогда происходит дыхательный акт [14]. Есть основания предполагать, что увеличением доз диазепама можно сохранить билатеральные дельта-волны на сравнительно долгий срок, и тогда дыхание прекратится.

Таким образом, в ходе эволюции при адаптации млекопитающих

к водной среде обитания природа пошла на существенное изменение физиологических механизмов сна.

Послесловие

*В.М. Ковальзон,
руководитель
секции сомнологии
Физиологического общества
им. И.П. Павлова*

Крупнейшим вкладом послевоенной отечественной сомнологии в мировую науку стало открытие в начале 1970-х гг. группой ученых из Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР (ныне – ИПЭЭ РАН) под руководством Льва Мухарамовича Мухаметова однополушарного сна у дельфинов. Дело в том, что вторичноводные млекопитающие, такие как дельфины, вынуждены постоянно всплывать на поверхность, чтобы вдохнуть, поскольку они, в отличие от рыб, дышат легкими. Регистрация ЭЭГ дельфинов показала, что мозг этих животных никогда не находится целиком в состоянии глубокого медленного сна, а полушария головного мозга спят *по очереди*. Если в левом полушарии наблюдается картина глубокого сна (высоковольтные медленные волны), то в правом – бодрствования (низковольтные быстрые колебания), и наоборот. Именно поэтому сон китообразных так заинтересовал Л.М. Мухаметова и его коллег. До того момента считалось, что головной мозг засыпает и спит «целиком».

Первые же результаты стадирования записей на черномор-

При регистрации медленноволнового сна у морских млекопитающих мы получили четкие данные: либо это однополушарный сон дельфинов и ушастых тюленей, либо сон урывками во время дыхательных пауз с обязательными короткими побудками во время дыхательных актов, если они сопровождалась движениями



Идентифицировать парадоксальный сон у дельфинов до сих пор не удалось. У дельфинов поведенчески удавалось хорошо регистрировать типичные для парадоксального сна других млекопитающих вздрагивания головы, грудных плавников, мышц тела на фоне медленного стереотипного плавания. Но при параллельной регистрации ЭЭГ эти вздрагивания могли возникать и на фоне десинхронизации, и на фоне медленных волн

В 1997 г. Иван Николаевич Пигарев, сотрудник Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, работавший тогда в Германии, опубликовал в одном международном журнале небольшую статью (совместно с немецким и американским коллегами) о том, что в опытах на обезьянах были обнаружены периоды *асинхронного* развития медленного сна в разных отделах коры *одного и того же* полушария [33]. Длительное выполнение монотонной двигательной задачи приводило к «засыпанию» зрительной коры, что отмечалось по активности нейронов, в то время как рука обезьяны продолжала выполнять движения, демонстрируя активность моторной коры. В дальнейшем сходные результаты были получены и другими группами в опытах на крысах и привели к формированию понятия так называемого локального сна у наземных млекопитающих, что значительно обогатило представления о механизмах сна. По мнению некоторых авторов, однополушарный медленный сон дельфинов – некий «предельный вариант» локального сна, распространенного на целое полушарие, характерного также и для наземных млекопитающих и некоторых видов птиц [34, 35]. Однако аналогичны (схожи по внешним проявлениям) эти феномены или гомологичны (схожи по механизмам) – остается неизвестным и является предметом текущих исследований. *

ских дельфинах-афалинах показали, что асимметрия в ЭЭГ дельфина – не эпифеномен и не случайность. Нормальный сон дельфина – именно чередующийся однополушарный медленный сон [30, 31]. Л.М. Мухаметов и В.М. Ковальзон показали, что асимметрия при этом возникает в динамике не только электрической активности, но и температуры мозга [12, 32]. Никаких признаков быстрого сна у этих животных ни по ЭЭГ, ни по колебаниям температуры мозга обнаружено не было. Инструментальная депривация сна в одном полушарии вызывала «отдачу» сна только в том же самом полушарии, тем самым подтверждая, что каждое полушарие обладает собственной потребностью во сне и недостаток сна в одном полушарии не может быть скомпенсирован удлинением и/или учащением периодов глубокого сна в другом [13]. Дальнейшая 40-летняя ис-

тория изучения сна дельфинов двумя поколениями исследователей с применением новейших методик показала, что такая организация естественного сна характерна, видимо, для всех видов зубатых китов, и выявила множество интересных деталей, однако ничего принципиально нового в первоначальную картину, обрисованную с помощью самой примитивной экспериментальной техники, не внесла [5]. Таким образом, в 1970–80-х гг. работы ученых из группы Л.М. Мухаметова привели к очередному пересмотру представлений о механизмах сна. В дальнейшем группа Л.М. Мухаметова и О.И. Лямина показала, что различные виды глубокой межполушарной функциональной асимметрии медленного сна довольно широко распространены среди многих групп водных млекопитающих, и не только зубатых китов, но и ушастых тюленей, моржей, дюгоней.

СОМНОЛОГИЯ

Литература

1. Lilly J.C. Man and dolphin. N.Y., 1961.
2. Лилли Дж. Человек и дельфин / под ред. С.Е. Клейнберга. М.: Мир, 1965.
3. McCormick J.G. Relationship of sleep, respiration and anaesthesia in the porpoises: a preliminary report // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1969. Vol. 62. № 3. P. 697–703.
4. Мухаметов Л.М., Супин А.Я. ЭЭГ-исследование различных поведенческих состояний свободноподвижных дельфинов // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 1975. Т. 25. № 2. С. 380–401.
5. Lyamin O.I., Manger P.R., Ridgway S.H. et al. Cetacean sleep: an unusual form of mammalian sleep // Neurosci. Biobehav. Rev. 2008. Vol. 32. № 8. P. 1451–1484.
6. Мухаметов Л.М., Супин А.Я., Строкова И.Г. Межполушарная асимметрия функциональных состояний мозга во время сна у дельфинов // Доклады Академии наук СССР. 1976. Т. 229. № 3. С. 767–770.
7. Mukhametov L.M., Supin A.Y., Polyakova I.G. Interhemispheric asymmetry of the electroencephalographic sleep patterns in dolphins // Brain Res. 1977. Vol. 134. № 3. P. 581–584.
8. Мухаметов Л.М., Олексенко А.И., Полякова И.Г. Количественная характеристика электрокортикографических стадий сна у дельфинов-афалин // Нейрофизиология. 1988. Т. 20. № 4. С. 532–538.
9. Мухаметов Л.М., Лямин О.И. Состояние покоя и активности у черноморских афалин. Черноморская афалина. М.: Наука, 1997.



10. Супин А.Я., Мухаметов Л.М., Ладыгина Т.Ф. и др. Электрофизиологическое исследование мозга дельфинов. М.: Наука, 1978.
11. Супин А.Я., Мухаметов Л.М. Некоторые механизмы однополошарного медленноволнового сна у дельфинов // Электрофизиология сенсорных систем морских млекопитающих / под ред. В.Е. Соколова. М.: Наука, 1986. С. 188–207.
12. Ковальзон В.М., Мухаметов Л.М. Колебания температуры мозга дельфинов, соответствующие однополошарному медленному сну // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1982. Т. 18. № 3. С. 307–309.
13. Oleksenko A.I., Mukhametov L.M., Polyakova I.G. et al. Unihemispheric sleep deprivation in bottlenose dolphins // J. Sleep Res. 1992. Vol. 1. № 1. P. 40–44.
14. Мухаметов Л.М., Полякова И.Г. Электроэнцефалографическое исследование сна у дельфинов-азовок // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 1981. Т. 31. № 2. С. 333–339.
15. Mukhametov L.M. Unihemispheric slow-wave sleep in the Amazonian dolphin *Inia geoffrensis* // Neuroscience Lett. 1987. Vol. 79. № 1-2. P. 128–132.
16. Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M. et al. Unihemispheric slow wave sleep and the state of the eyes in a white whale // Behav. Brain Res. 2002. Vol. 129. № 1-2. P. 125–129.
17. Мухаметов Л.М., Супин А.Я., Полякова И.Г. Электроэнцефалографическое исследование сна у каспийских тюленей // Доклады Академии наук СССР. 1982. Т. 266. № 3. С. 752–755.
18. Lyamin O.I., Oleksenko A.I., Polyakova I.G. Sleep in the harp seal (*Pagophilus groenlandicus*). Peculiarities of sleep in pups during the first month of their lives // J. Sleep Res. 1993. Vol. 2. № 3. P. 163–169.
19. Lyamin O.I. Sleep in the harp seal (*Pagophilus groenlandicus*). Comparison of sleep on land and in water // J. Sleep Res. 1993. Vol. 2. № 3. P. 170–174.
20. Мухаметов Л.М., Лямин О.И., Полякова И.Г. Межполушарная асимметрия электроэнцефалограммы во время медленноволнового сна у северных морских котиков // Доклады Академии наук СССР. 1983. Т. 273. № 5. С. 1264–1267.
21. Лямин О.И., Четырбок И.С. Межполушарная асимметрия электроэнцефалограммы в медленноволновом сне у щенков сивучей // Физиология морских животных. Тезисы Всесоюзной конференции, Апатиты. 1989. С. 99.
22. Lyamin O.I., Chetyrbok I.S. Unilateral EEG activation during sleep in the Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus* // Neurosci. Lett. 1992. Vol. 143. № 1-2. P. 263–266.
23. Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Chetyrbok I.S., Vassiliev A.V. Sleep and wakefulness in the southern sea lion // Behav. Brain Res. 2002. Vol. 128. P. 129–138.
24. Лямин О.И., Косенко П.О., Высоцкий А.Л. и др. Особенности сна моржей // Доклады Академии наук. 2012. Т. 444. № 4. С. 461–465.
25. Соколов В.Е., Мухаметов Л.М. Электроэнцефалографическое исследование сна у ламантина *Trichechus manatus* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1982. Т. 18. № 2. С. 191–193.
26. Mukhametov L.M., Lyamin O.I., Chetyrbok I.S. et al. Sleep in an Amazonian manatee, *Trichechus inunguis* // Experientia. 1992. Vol. 48. № 4. P. 417–419.
27. Mukhametov L.M. The absence of paradoxical sleep in dolphins // Sleep'86. Proceedings of the Eighth European Congress of Sleep Research / ed. by W.P. Koella, F. Obal, H. Schulz, P. Visser. New York: Gustav Fischer Verlag, 1988. P. 154–156.
28. Соколов В.Е., Мухаметов Л.М., Приходько В.И., Полякова И.Г. Электрофизиологическое исследование сна у кабарги // Доклады Академии наук СССР. 1988. Т. 302. № 4. С. 1005–1009.
29. Sokolov V.E., Mukhametov L.M., Prikhod'ko V.I. et al. Sleep in forest deer // J. Sleep Res. 1992. Vol. 1. Suppl. 1. P. 215.
30. Ковальзон В.М. Сон у дельфинов // Природа. 1982. № 6. С. 111–112.
31. Mukhametov L.M., Supin A.Ya., Kovalzon V.M. et al. Sleep in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) // Sleep'78 / ed. by L. Popoviciu, B. Asgian, G. Badiu et al. Basel: Karger, 1980. P. 429–431.
32. Kovalzon V.M. Brain temperature variations and ECoG in free-swimming bottlenosed dolphin // Sleep'76 / ed. by W.P. Koella, P. Levin. Basel: Karger, 1977. P. 239–241.
33. Pigarev I.N., Nothdurft H.C., Kastner S. Evidence for asynchronous development of sleep in cortical areas // Neuroreport. 1997. Vol. 8. № 11. P. 2557–2560.
34. Pigarev I.N., Pigareva M.L. Partial sleep in the context of augmentation of brain function // Front. Syst. Neurosci. 2014. Vol. 8. ID 75.
35. Pigarev I.N., Pigareva M.L. The state of sleep and the current brain paradigm // Front. Syst. Neurosci. 2015. Vol. 9. ID 139.

Research Start of Marine Mammals' Hemisphere Sleep

L.M. Mukhametov

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow

Contact person: Lev Mukhametov, lev.mukhametov@gmail.com

Narration on the discovery of hemisphere sleep in dolphins by the Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals research group in the early 1970s, which led to the revision of the knowledge on mechanisms of sleep.

Key words: sleep, mammals, dolphins, hemisphere sleep