

ОБЗОРЫ,
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 612.821.73

ОСОБЕННОСТИ СНА КИТООБРАЗНЫХ

© 2013 г. О. И. Лямин^{1,2,3}, Л. М. Мухаметов^{1,2}

¹ Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,

² ООО “Утришский дельфинарий”, Москва, Россия,

³ Научная корпорация Сепалведа Администрации по делам ветеранов и Калифорнийский университет, Лос-Анджелес, США,

e-mail: oilyamin@yahoo.com

Поступила в редакцию 04.04.2012 г.

Принята в печать 19.10.2012 г.

В ходе эволюции китообразные приспособились спать в среде, которую можно поистине считать экстремальной для теплокровных, дышащих атмосферным воздухом животных. Исследования сна у китообразных привели к открытию необычной формы сна — однополушарного медленноволнового сна. Две другие особенности сна китообразных (способность спать во время движения и закрывать во время сна только один глаз) напрямую связаны с однополушарным характером их сна. Парадоксальный сон в той форме, в какой он существует у всех наземных млекопитающих, у китообразных отсутствует. Перечисленные особенности сна китообразных позволяют: 1) непрерывно контролировать окружающее пространство, снижая уязвимость к нападению хищников и риск потерять контакт с другими особями группы, 2) регулярно всплывать к поверхности воды для дыхания, 3) осуществлять эффективную терморегуляцию.

Ключевые слова: однополушарный сон, медленноволновый сон, парадоксальный сон, китообразные, морские млекопитающие.

Sleep in Cetaceans

O. I. Lyamin, L. M. Mukhametov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia,

Utrish Dolphinarium Ltd., Moscow, Russia,

Sepulveda Research Corporation of Veteran Administration and University of California in Los Angeles, California, USA,

e-mail: oilyamin@yahoo.com

Over the course of evolution, cetaceans have adapted to sleep in conditions that can be considered extreme for warm-blooded and air breathing animals. Studies of sleep in cetaceans have led to the discovery of an unusual type of sleep called unihemispheric slow wave sleep. The ability of cetaceans to sleep during swimming and to close only one eye at a time are two other features of their sleep, directly related to its unihemispheric nature. Paradoxical sleep in the form it is recorded in all terrestrial mammals is absent in cetaceans. The pattern of sleep in cetaceans allows them to 1) monitor the environment for predators and conspecifics to maintain group coherence, 2) surface regularly for breathing and 3) maintain effective thermoregulation.

Keywords: unihemispheric sleep сон, slow wave sleep, paradoxical sleep, cetaceans, marine mammals.

DOI: 10.7868/S0044467713010097

Изучение особенностей сна у животных, обитающих в разных экологических нишах, а также выявление причин, по которым некоторые виды спят больше или меньше, чем

другие, — один из подходов, который может приблизить нас к пониманию функции и механизмов сна. Такие исследования проводятся десятки лет, и они уже выявили очевидные

связи между морфологическими, анатомическими, физиологическими особенностями животных и средой их обитания, с одной стороны, а также структурой сна и его поведенческими проявлениями, — с другой. Задача настоящего обзора — обобщить имеющиеся данные об организации сна у китообразных, одной из самых необычных и наиболее специализированной группы млекопитающих. В ходе эволюции киты и дельфины приспособились спать в среде, которая является экстремальной (если не враждебной) по сравнению с любыми другими условиями, в которых могут спать теплокровные, дышащие атмосферным воздухом животные.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СНА У КИТООБРАЗНЫХ

В начале 60-х годов прошлого века американский нейрофизиолог Джон Лилли [20] на основании наблюдений за поведением дельфинов предложил несколько неожиданных гипотез относительно организации сна китообразных. В конце 60-х годов Дж. Шерлей с коллегами предприняли попытку зарегистрировать ЭЭГ у гринды [44, 48]. В 1973 г. Л.М. Мухаметов и А.Я. Супин начали систематическое изучение сна у дельфинов на побережье Черного моря в пос. Большой Утриш, которое продолжается в настоящее время на Утришской морской станции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН [3, 4, 5, 8, 9, 23, 33]. Именно исследования на Утрише привели к открытию уникальных особенностей сна китообразных, включая: однополушарный медленноволновый сон (МС), способность спать во время движения, закрывая при этом только один глаз, а также отсутствие парадоксальной фазы сна (ПС).

ОДНОПОЛУШАРНЫЙ МЕДЛЕННОВОЛНОВЫЙ СОН

Одна из наиболее известных и необычных особенностей сна китообразных — “однополушарный медленноволновый сон” (ОМС). Суть этого уникального состояния заключается в том, что в одно и то же время одно полушарие коры головного мозга дельфинов может находиться в состоянии сна, а другое — в состоянии бодрствования [3–5, 36]. На полиграмме это выглядит так, что низковольтные быстрые волны ЭЭГ в одном полушарии регистрируют-

ся на фоне медленноволновой (1–4 Гц) низковольтной или высоковольтной ЭЭГ-активности в другом полушарии (рис. 1).

Наше современное знание об особенностях сна китообразных сформировалось в первую очередь на основании исследований сна у черноморских дельфинов афалин (*Tursiops truncatus* [3, 5, 36]). Кроме того, сон был исследован еще у четырех видов китообразных, а именно: одной гринды (*Globicephala* spp. [44, 48]); трех морских свинок — азовок (*Phocoena phocoena* [4]); двух амазонских речных дельфинов (*Inia geoffrensis* [34]) и одной белухи (*Delphinapterus leucas* [26]). Оказалось, что ОМС — это основная форма сна у всех исследованных китообразных. У разных видов на него приходится до 90% от общего времени сна. Большую часть остального времени МС у китообразных также характеризуется резко выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ. Такой сон называется “асимметричный медленноволновый сон” (АМС). В это время (4–15% времени сна) медленные волны регистрируются в обоих полушариях, но даже в этом случае они значительно отличаются по амплитуде, мощности спектра и синхронности их развития. Наконец, от 7 до 24% времени МС у китообразных приходится на билатерально-симметричный МС, во время которого низковольтные медленные волны развиваются синхронно в двух полушариях. Высоковольтный МС никогда не регистрировался у китообразных одновременно в обоих полушариях во время естественного сна [3, 5, 23, 33].

Эпизоды ОМС у китообразных развиваются в двух полушариях по очереди. Так, у шести дельфинов афалин за сутки регистрировали от 2 до 15 эпизодов сна (в среднем 5 ± 1 в день) длительностью от 4 до 132 мин (в среднем 42 ± 10 мин). У одной белухи в течение 2 сут было зарегистрировано 26 эпизодов сна длительностью от 10 до 81 мин (в среднем 44 ± 4 мин). Продолжительность МС по отдельности в левом и правом полушариях у дельфинов афалин не различалась, что говорит о равных потребностях двух полушарий мозга в МС [5, 23].

Китообразные — не единственные представители животного мира, у которых медленные волны на ЭЭГ развиваются асинхронно. Эпизоды АМС были зарегистрированы у амазонского ламантина — другого представителя водных млекопитающих [35]. МС с резко выраженной межполушарной асимметрией ЭЭГ

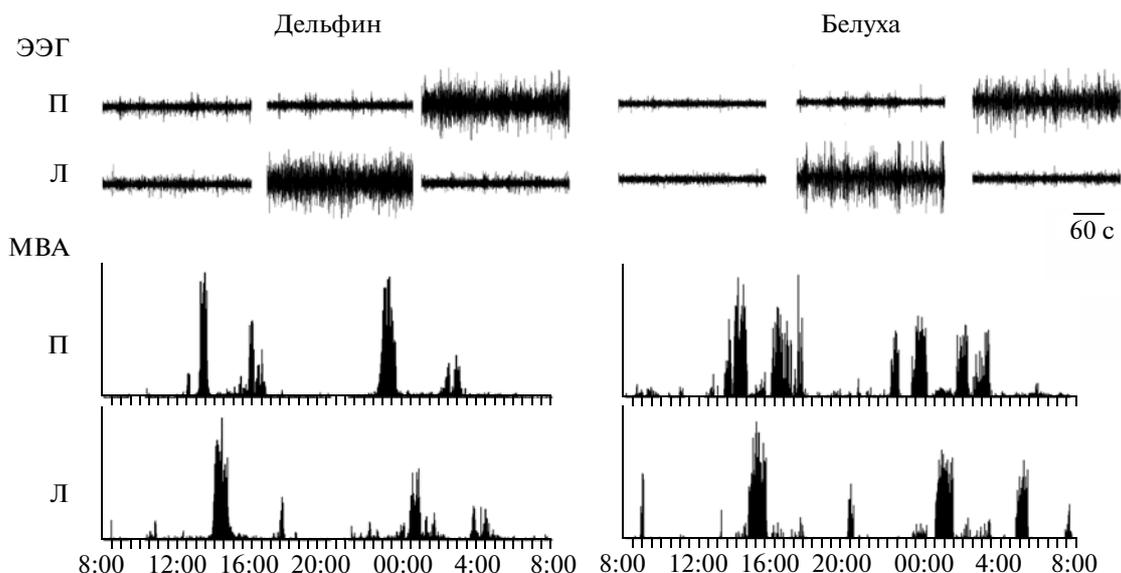


Рис. 1. Межполушарная асимметрия ЭЭГ (однополушарный медленноволновый сон) у дельфина афалины и белухи. Полиграммы слева направо – эпизоды билатерального бодрствования, медленноволнового сна в левом (Л) и в правом (П) полушариях. На диаграммах показана динамика медленноволновой активности (МВА; мощность ЭЭГ в диапазоне 1.2–4.0 Гц) в двух полушариях мозга у дельфина афалины и белухи в течение 1 сут. Значения мощности в каждом полушарии нормированы к максимальным значениям в течение данных суток.

Fig. 1. Interhemispheric EEG asymmetry (unihemispheric sleep) in a bottlenose dolphin and beluga. Polygrams (from left to right) show episodes of bilateral waking, slow wave sleep in the left (Л) and right (П) hemispheres, respectively. The diagrams show the course of SWA (MBA; EEG power in the range of 1.2–4.0 Hz) in the two brain hemispheres during one 24-h period. SWA in each hemisphere was normalized to the maximal value recorded in the same hemisphere during this 24-h period.

характерен для некоторых полуводных животных: морских котиков и львов – ластоногих семейства ушастых тюленей [1], а также моржей [39]. Наиболее короткие эпизоды АМС (часто длительностью всего несколько секунд) регистрируются у некоторых видов птиц [40]. Таким образом, ОМС у дельфинов – это крайний случай резко выраженной межполушарной асимметрии ЭЭГ, в первую очередь в диапазоне медленных волн (дельта- и тетадиапазоне, <8 Гц). Однако контрастность межполушарной асимметрии ЭЭГ и длительность таких эпизодов у китообразных несопоставимо больше, чем у других представителей животного мира.

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СНА

Неподвижность – одна из важнейших характеристик сна у наземных млекопитающих [45, 51]. Уже самые первые электрофизиологические исследования сна китообразных не оставили сомнений, что периоды ОМС регистрируются у них во время плавания. В условиях неволи такое плавание, как правило, пред-

ставляет собой стереотипное круговое плавание в одном направлении (против или по часовой стрелке). При этом по поведенческим критериям (например, скорости плавания) разграничить эпизоды сна и спокойного бодрствования практически невозможно [2, 3]. Аналогичные выводы были сделаны на основании исследований сна у азовок [4] и амазонских речных дельфинов [34]. В то же время афалины могут спать, зависая у поверхности воды, на фоне минимальных движений грудных плавников и хвостового стебля [5, 31]. Такие движения необходимы для поддержания определенного положения (“позы сна”), при котором дыхало находится параллельно поверхности воды (над или под водой). Контрастность межполушарной асимметрии ЭЭГ и амплитуда медленных волн в спящем полушарии во время зависания и медленного плавания не различаются. Таким образом, сон у китообразных может сочетаться с двигательной активностью, и в этом состоит одно из важнейших отличий сна китообразных от сна наземных млекопитающих.

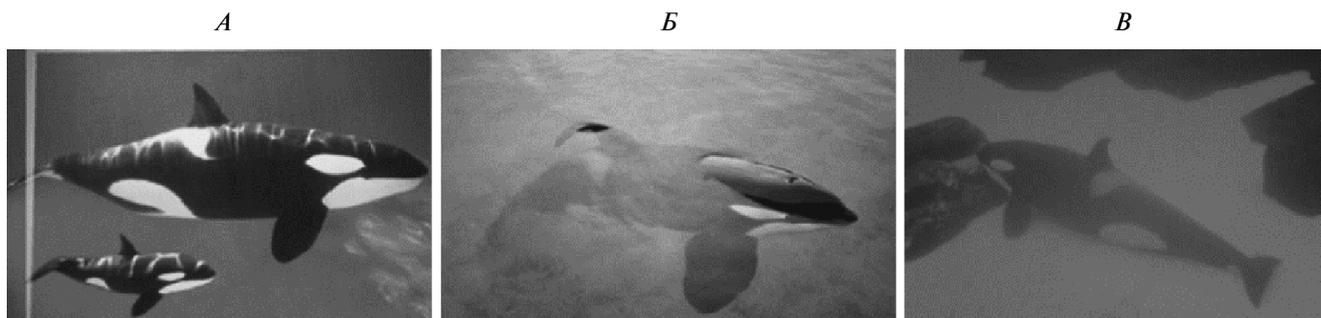


Рис. 2. Поведенческий покой у косаток. *А* – спокойное плавание, *Б* – зависание у поверхности воды, *В* – залегание на дне.

Fig. 2. Rest in killer whales. *A* – resting swimming. *B* – floating at the surface. *B* – lying on the bottom.

Наблюдения за поведением китообразных в аквариумах и морских парках сыграли важную роль в накоплении знаний об особенностях состояния покоя и сна китообразных. Продолжительные периоды спокойного плавания наблюдаются у многих видов в условиях неволи (рис. 2, *А*). Как правило, животные плавают группой в одном направлении по кругу бассейна, часто синхронно всплывая к поверхности воды для вдоха (например, [11, 12, 14]). Очевидно, что во время таких периодов китообразные могут находиться как в состоянии сна, так и спокойного бодрствования. Периоды спокойного плавания контрастируют с активным поведением (пищевым, социальным, игровым).

Наблюдения на дельфинах Коммерсона показали, что скорость кругового спокойного плавания у них непостоянная [11]. Время от времени животные полностью прекращали гребковые движения. Продолжая плыть по инерции, они могли заваливаться на бок или даже останавливались на несколько секунд. У трех дельфинов Коммерсона за сутки регистрировалось в среднем от 10 до 17 подобных эпизодов, причем большинство (более 83%) приходилось на ночное время. Можно предположить, что эпизоды прекращения двигательной активности и кратковременной потери координации у дельфинов Коммерсона – это проявление наиболее глубокого сна.

Не только дельфины афалины, но и другие китообразные могут подолгу отдыхать, “зависая” у поверхности воды (рис. 2, *Б*). Это обычное поведение для многих видов китообразных в условиях океанариумов. Например, у белух на зависание приходилось до 50% от времени суток [10], у косаток до 54% [23], у детеныша серого кита до 34% [25], а у азовок и дельфинов Коммерсона – менее 4%

[4, 11]. Аналогичное поведение наблюдается в природе у косаток, кашалотов и усатых китов. Известны случаи, когда отдыхавшие на поверхности воды усатые киты не замечали приближение судов, что приводило к столкновениям [23]. У крупных китообразных (косаток и серого кита) гребковые движения также присутствуют во время покоя у поверхности воды, но такие движения более редкие и менее выражены [23, 25, 29].

Оказалось, что практически непрерывное плавание характерно для всех мелких китообразных (например, азовка, дельфин Коммерсона, Амазонский речной дельфин, у всех масса тела меньше 150 кг). Они находятся в непрерывном движении 96–100% времени суток [4, 11, 34] и должны спать во время плавания. Непрерывное плавание характерно для новорожденных крупных китообразных [27, 28]. Напротив, взрослые китообразные средних (например, афалина – масса 200–350 кг, длина туловища до 2.8 м; белуха – масса до 1500 кг, длина до 5.5 м) и крупных размеров (например, косатка – масса до 6000 кг, длина до 9 м; серый кит – масса 16000–45000 кг, длина до 15 м) могут подолгу отдыхать (очевидно, и спать часть этого времени), зависая у поверхности [23].

Необходимость непрерывного плавания у мелких китообразных, особенно у детенышей, может определяться большими потерями тепла, так как относительная площадь поверхности тела увеличивается с уменьшением размера животного. При этом возрастают и относительные потери тепла. В случае дельфинов Коммерсона, которые обитают в холодной воде (10–12°C) у берегов Южной Америки, этот фактор становится еще более важным. Очевидно, что плавание (по сравнению с зависанием) сопровождается более ин-

тенсивной двигательной активностью и, следовательно, более интенсивным мышечным термогенезом. Другой причиной непрерывного плавания мелких китообразных может быть то, что им сложнее стабилизировать положение на поверхности воды из-за меньшей плавучести (минимальные запасы подкожного жира) и размеров. Кроме того, детеныши китообразных в начальный период их жизни еще плохо координируют гребковую активность и плавучесть [27, 28].

Необычная форма покоя у китообразных в условиях неволи - неподвижное залегание на дне (рис. 2, В). У дельфинов афалин продолжительность такого поведения была небольшой — от 0.2 до 5.4% от времени суток, а длительность отдельных эпизодов не превышала 5 мин [23, 31, 42]. У двух косаток, содержащихся в океанариуме в г. Сан-Диего, продолжительность покоя на дне составляла в среднем 4.7 и 10.6 % от времени суток. Отдельные эпизоды длились до 9 мин [10]. У белухи, содержащейся в Московском дельфинарии, на покой на дне бассейна приходилось в среднем 66% ночного времени, а длительность отдельных эпизодов достигала уже 15.5 мин [10]. Усатых китов (горбачей) несколько раз наблюдали неподвижно лежавшими на дне океана на мелководье [23], но насколько характерно для них такое поведение — неизвестно. У годовалого детеныша серого кита в условиях океанариума залегание на дно занимало в среднем 13% от времени суток и эпизоды длились до 7 мин [25]. Как было показано в электрофизиологическом исследовании, у дельфина афалины во время залегания на дно могут регистрироваться эпизоды ОМС. Каждый эпизод ОМС (длительностью до 210 с) прерывался пробуждением перед всплытием к поверхности для дыхания. После погружения медленные волны в спящем полушарии развивались в течение нескольких секунд [22].

Таким образом, все китообразные могут спать во время плавания, и многие виды — зависая у поверхности воды. В обоих случаях большую часть времени у них сохраняется двигательная активность. Кроме того, в условиях океанариумов некоторые китообразные могут спать, неподвижно залегая на дно бассейна. МС может сочетаться с двигательной активностью не только у китообразных, но и у морских котиков (сем. Otariidae [1]). Котики спят на поверхности на боку в характерной позе, держа ноздри над водой и поддерживая позу гребковыми движениями одного перед-

него лапа. Доля МС с межполушарной асимметрией ЭЭГ в воде у котиков больше, чем на суше. При этом полушарие, противоположное гребущему лапу, находится в более активированном состоянии по сравнению с другим (ипсилатеральным по отношению к лапе) полушарием (например, десинхронизация или низковольтные медленные волны в одном полушарии по сравнению с высоковольтным медленным сном в другом). С другой стороны, настоящие тюлени (сем. Phocidae) во время сна в воде неподвижны, и медленные волны на ЭЭГ двух полушарий у них всегда развиваются синхронно [6, 21]. Эти данные позволяют предполагать, что бодрствующее (активированное) состояние одного из полушарий во время ОМС у китообразных и морских котиков — необходимое условие сочетания сна и двигательной активности.

ОДНОПОЛУШАРНЫЙ СОН И ОДНОСТОРОННЕЕ ЗАКРЫВАНИЕ ГЛАЗА

В 60-х годах прошлого века Джон Лилли [20] на основании визуальных наблюдений предположил, что дельфины спят, закрывая только один глаз, а открытый глаз при этом сканирует окружающее пространство. Уже первые электрофизиологические исследования подтвердили, что дельфины афалины действительно часто спят, закрывая только один глаз, но однозначной корреляции между открытым/закрытым глазом и спящим/бодрствующим полушарием достаточно долго установить не удавалось [3, 5, 9, 41, 44, 48]. Наконец, одновременная видеозапись состояния двух глаз и регистрация ЭЭГ двух полушарий у одной белухи и двух афалин позволили выявить четкую взаимосвязь между состоянием глаз и асимметричным развитием медленных волн в двух полушариях мозга у этих представителей китообразных (рис. 3). Оказалось, что глаз, контралатеральный более глубоко спящему полушарию, был преимущественно закрыт (у белухи левый глаз 40% от времени сна в контралатеральном полушарии и правый глаз 52%; у афалины 55 и 60% соответственно) или прикрыт (46 и 31% от времени сна у белухи и 37 и 35% у афалины). В то же время глаз, контралатеральный бодрствующему полушарию, был открыт или прикрыт (95–98% от времени бодрствования в контралатераль-

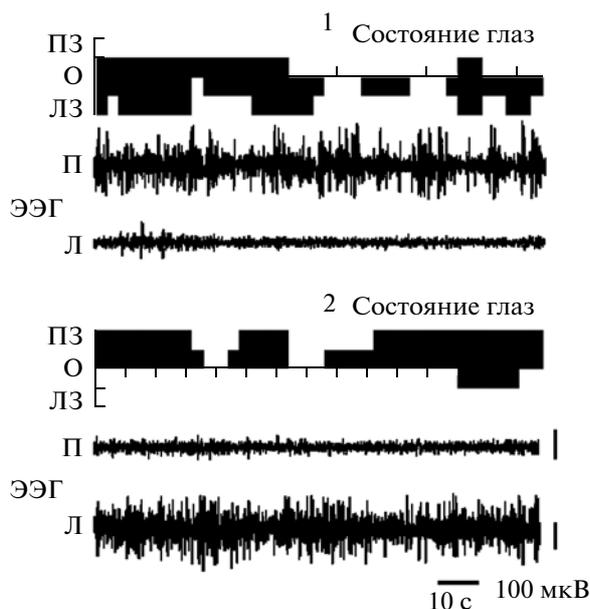


Рис. 3. Соотношение между однополушарным медленноволновым сном и состоянием двух глаз у белухи. ЭЭГ – электроэнцефалограмма правого (П) и левого (Л) полушарий. Состояние правого (П) и левого (Л) глаза обозначено как открыт (О), закрыт (З) и прикрыт (промежуточное положение). 1 и 2 – эпизоды однополушарного сна в правом и в левом полушариях соответственно.

Fig. 3. Association between unihemispheric sleep and state of two eyes in a beluga. ЭЭГ – electroencephalogram of the right (П) and left (Л) hemispheres. The state of the right (П) and left (Л) eyes is indicated as open (О), closed (З) and intermediate. 1 and 2 – episodes of unihemispheric sleep in the right and left hemispheres, respectively.

ном полушарии). Несмотря на очевидную связь между состоянием глаз и стадией ЭЭГ в двух полушариях в минутных интервалах, кратковременные быстрые изменения состояния глаз, длящиеся несколько секунд, не всегда сопровождалась одновременными изменениями на ЭЭГ двух полушарий. Оказалось, что одновременное открывание двух глаз с вероятностью около 80% соответствовало состоянию бодрствования. Закрывание одного глаза при открытом втором глазе с вероятностью 80% у дельфина и 91% у белухи свидетельствовало о развитии ОМС или более глубокого МС в полушарии, противоположном закрытому глазу. Одновременное закрывание двух глаз регистрировалось редко (всего 2% от времени наблюдений у белухи и 1.6% у дельфина [24, 26]). Таким образом, одностороннее закрывание глаза в большин-

стве случаев может служить надежным поведенческим критерием сна китообразных.

Похожая связь между асимметричным развитием медленных волн ЭЭГ и асимметричным состоянием двух глаз характерна для морских котиков [22] и некоторых птиц [40], хотя у последних речь идет скорее о кратковременном приоткрывании одного глаза при плотном закрывании другого. Несмотря на очевидную корреляцию между односторонней активацией мозга и приоткрыванием контралатерального глаза во время однополушарного МС у китообразных, ластоногих, а также птиц, причинно-следственные связи этих двух феноменов не очевидны. Посекундная корреляция между этими двумя феноменами отсутствует. Поэтому приоткрывание одного глаза – это скорее следствие активированного состояния одного из полушарий, посредством которого животное осуществляет визуальный, а возможно, и мультисенсорный контроль внешней среды [23].

Визуальные наблюдения свидетельствуют, что состояние покоя (медленное круговое плавание и зависание) сочетается с закрыванием одного глаза и у других видов, например амазонского речного дельфина [7], тихоокеанских белобоких дельфинов [13] и даже серого кита [25]. Так, у белобоких дельфинов отмечались периоды замедленного плавания в группе по кругу в одном направлении. При этом дельфины закрывали только один глаз, а открытый глаз был всегда направлен в сторону партнеров [13]. Детеныши дельфинов афалин и их матери также поддерживают постоянный визуальный контакт друг с другом как во время бодрствования, так и во время сна (рис. 4 [27]). В течение как минимум 2 мес. после рождения детеныши постоянно следовали за своими матерями, плавая с ними по кругу против часовой стрелки. Во время всплытия к поверхности воды для вдоха оба глаза у самок и их детенышей чаще были открыты (60 и 90% всех всплытий у двух детенышей, 92 и 98% у двух матерей). Если же состояние двух глаз у детенышей было асимметричным, то глаз, направленный в сторону матери, был открыт чаще (95 и 98% наблюдений у двух детенышей), чем глаз, направленный в противоположную от нее сторону (82 и 60% наблюдений). Если детеныши меняли свое положение относительно матери (плавая по внутреннему или наружному кругу), то одновременно у них изменялось и состояние глаз. Таким образом, если Дж. Лилли предпо-

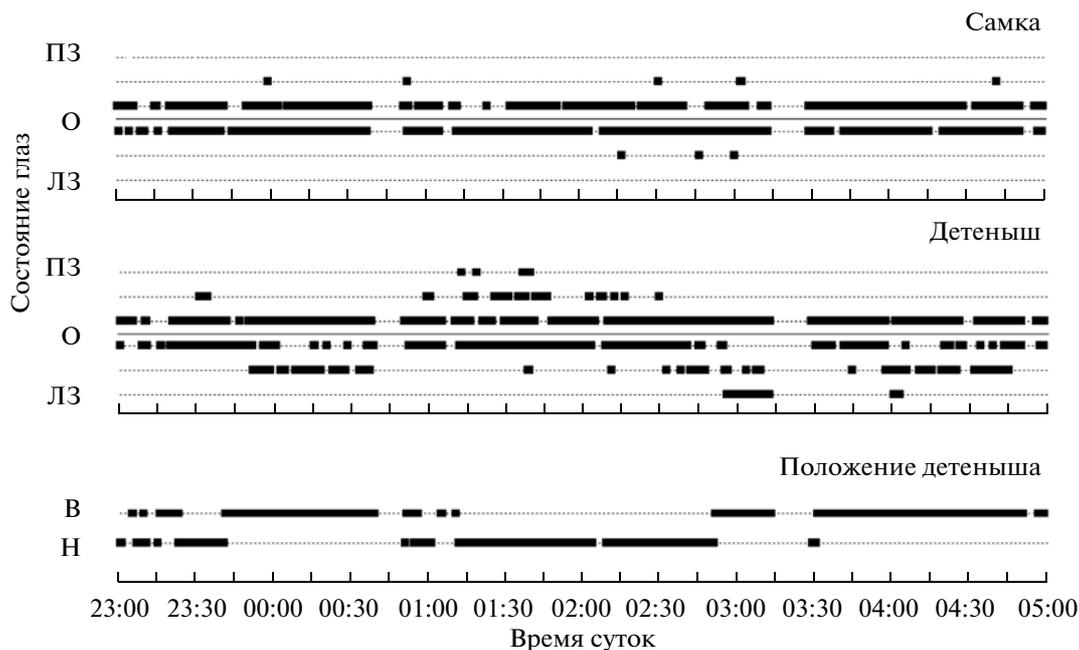


Рис. 4. Состояние двух глаз у матери и детеныша дельфина афалины во время спокойного кругового плавания против часовой стрелки. В большинстве случаев состояние глаза регистрировалось в момент всплытия к поверхности воды для вдоха. Верхняя и средняя диаграммы – состояние правого (П) и левого (Л) глаза у матери и детеныша, обозначенное как открыт (О), закрыт (З) и прикрыт (промежуточное положение). Нижняя диаграмма – положение детеныша относительно матери (В – внутренний круг, Н – наружный круг).

Fig. 4. The state of two eye in a bottlenose dolphin mother and her newborn calf during resting swimming a counterclockwise direction. In most case the state of eyes were noted during surfacing for breathing. The top diagram and middle diagrams show the state of right (П) and left (Л) eyes in the mother, marked as open (О), close (З) or intermediate. The bottom diagram indicate the position of the calf relative to it's mother (В – inner circle, Н – outer circle).

ложил [20], что дельфины во время сна не закрывают один глаз, чтобы сканировать состояние окружающей среды, то наблюдения на белобочих дельфинах, а также дельфинах афалинах и их детенышах предполагают, что открытый глаз помогает дельфинам координировать свое положение в группе или в паре [13, 27].

МЕХАНИЗМЫ ОДНОПОЛУШАРНОГО СНА

Многие нейрофизиологические методы (регистрация нейронной активности различных клеточных групп мозга, разрушение структур мозга, ответственных за регуляцию сна и бодрствования, а также разрушение связей между ними) никогда не применялись при изучении сна у дельфинов. Поэтому механизмы ОМС у китообразных практически не исследованы.

Известно, что электрическая стимуляция стволовой активирующей системы мозга у

животных вызывает реакцию активации, которая, в зависимости от интенсивности стимуляции, проявляется в десинхронизации ЭЭГ, снижении амплитуды медленных волн или пробуждении животного. Оказалось, что у дельфинов афалин пороги пробуждения для ОМС в ипсилатеральном по отношению к стороне стимуляции полушарии были примерно в 1.5 раза ниже, чем пороги пробуждения для ОМС в контралатеральном полушарии [8, 33]. Следовательно, восходящие стволовые активирующие влияния у дельфинов имеют выраженный латерализованный характер.

Межполушарная асимметрии ЭЭГ – это один из показателей (электрографический) состояния ОМС. Развитие МС у наземных млекопитающих сопровождается снижением температуры мозга [15]. Переход от бодрствования к МС у дельфинов также сопровождается понижением температуры мозга (в пределах десятых долей градуса), но только в

спящем полушарии. В бодрствующем во время ОМС полушарии температура существенно не отличается от температуры коры во время спокойного (билатерального) бодрствования. Изменения температуры мозга отражают изменения в его кровоснабжении. Следовательно, ОМС у дельфинов сопровождается неодинаковыми изменениями в кровоснабжении двух полушарий мозга [8, 16].

Депривация сна у млекопитающих вызывает компенсаторное увеличение продолжительности сна. У дельфинов афалин депривацию МС проводили как в обоих, так и в одном полушарии [9, 38]. После депривации количество МС у них возрастало (феномен “отдачи”). В случае билатеральной депривации продолжительность МС увеличивалась в обоих полушариях, а в случае односторонней — только в депривированном. В наибольшей степени “отдача” была выражена в первые 3 ч. Однако ее выраженность не была пропорциональна длительности депривации и “потерянному” количеству сна. Эксперименты по депривации сна показали необходимость развития МС в каждом полушарии и невозможность компенсировать отсутствие МС в одном полушарии сном в другом полушарии.

Фармакологические исследования свидетельствуют, что дельфины чрезвычайно чувствительны к барбитуратам. Изменения на ЭЭГ можно было наблюдать уже после инъекции препарата в дозе 6 мг/кг (внутримышечно) и они характеризовались развитием на ЭЭГ низкоамплитудных медленных волн во всех корковых отведениях. При увеличении дозы до 12 мг/кг билатеральные медленные волны становились высоковольтными. В это же время у дельфинов останавливалось дыхание [5, 9]. Поскольку амплитуда медленных волн под действием барбитуратов не превышала амплитуду медленных волн во время естественного ОМС, было сделано два предположения: 1) выключение дыхания у дельфинов — следствие угнетающего действия препарата на систему дыхательных рефлексов; 2) “сама возможность дыхания у дельфинов зависит от реализации цепи взаимно координированных рефлексов” [5, 9].

Опыты с введением дельфинам бензодиазепинов дали не менее неожиданные результаты [3–5, 9]. Оказалось, что введение седуксена дельфинам афалинам и азовкам в дозе 0.5–2.0 мг/кг (внутримышечно) приводит к развитию ОМС. При дальнейшем увеличении дозы медленные волны максимальной

амплитуды развивались на ЭЭГ в обоих полушариях. Однако всегда за несколько секунд до вдоха происходила активация одного из полушарий, т.е. дыхательный акт происходил на фоне ОМС. Таким образом, механизм действия бензодиазепинов на сон дельфинов отличается от действия барбитуратов и состоит, во-первых, либо в непосредственной активации неких специфических механизмов генерации ОМС или же, во-вторых, в снижении уровня активации мозга, что в свою очередь приводит к запуску ОМС. Активация одного из полушарий во время дыхательного акта у дельфинов рассматривается как важный аргумент в пользу гипотезы о том, что “сохранение дыхания в естественном сне” — одна из важнейших функций ОМС [5]. С другой стороны, известная гипотеза Дж. Лилли [20] о произвольном (“сознательном”) характере дыхания у дельфинов экспериментально не была подтверждена [31].

Одновременная регистрация ЭЭГ в коре и таламусе у дельфинов афалин показала, что медленные волны в ипсилатеральных структурах кортико-таламической системы развиваются синхронно. На основании полученных данных можно предположить, что ОМС у китообразных не является чисто корковым феноменом, а охватывает как минимум всю таламо-кортикальную систему [8].

Анатомические особенности мозга китообразных также могут играть определенную роль в генерации ОМС. В первую очередь — небольшие (по сравнению с большинством наземных млекопитающих) размеры мозолистого тела у дельфинов [49]. Мозолистое тело играет важную роль в межполушарной когерентности (синхронизации) медленноволновой ЭЭГ у людей и животных. С другой стороны, степень межполушарной асимметрии ЭЭГ у особей (людей и мышей) с практически полной атрофией (или врожденным отсутствием) мозолистого тела все-таки несопоставимо меньше (например, [53]), чем во время ОМС у китообразных. К другим особенностям мозга китообразных следует отнести полный перекрест волокон зрительного нерва на уровне хиазмы, а также относительно большие размеры задней комиссуры и относительно небольшие размеры гиппокампа (подробно обсуждается в обзоре [23]).

Учитывая большое сходство сна морских котиков и дельфинов, морской котик может быть использован как модель для изучения механизмов сна китообразных, например ро-

ли различных нейромедиаторных систем мозга в регуляции ОМС. Параллельная регистрация ЭЭГ и микродиализ нейромедиаторов в симметричных участках коры мозга у котиков показали, что во время ОМС концентрация ацетилхолина в бодрствующем полушарии была выше, чем в спящем [17]. Эти данные – первый известный случай динамической нейрхимической асимметрии в симметричных отделах мозга позвоночных животных. Известно, что восходящие к коре больших полушарий мозга млекопитающих ацетилхолинергические волокна берут начало преимущественно в переднем отделе мозга [43]. Поэтому можно предположить, что во время однополушарного развития медленных волн у морских котиков и дельфинов уровень активации симметричных холинергических отделов их переднего мозга также различается. В отличие от ацетилхолина концентрация серотонина в симметричных отделах коры морских котиков не зависит от асинхронности развития медленных волн в двух полушариях [18]. Дальнейшие исследования в этом направлении позволят изучить роль других активирующих систем мозга в генерации ОМС у морских млекопитающих, а также в регуляции поведения и активации коры головного мозга у млекопитающих в целом.

Для понимания механизмов ОМС у дельфинов большой интерес представляют эксперименты на наземных млекопитающих, в которых осуществлялась перерезка волокон, связывающих симметричные отделы головного мозга. Особо следует отметить работу Ф. Мишеля и Х. Роффварга (Michel и Roffwarg [32]), в которой проводили сагиттальное рассечение ствола головного мозга у кошек на уровне среднего мозга и моста. Оказалось, что таким образом можно добиться чередующегося асинхронного развития МС в двух полушариях у кошек, причем в любом полушарии медленные волны и веретена могли развиваться раньше, чем в другом.

Таким образом, на основании имеющихся данных можно предположить, что ОМС китообразных развивается вследствие поочередной асинхронной активности стволовых активирующих систем мозга во время МС, а также вследствие сниженного уровня межкорковой интеграции и когерентности. Не следует исключать и определенную роль в генерации ОМС асинхронной активности в восходящих афферентных (в первую очередь зрительной, возможно, соматосенсорной)

системах. Учитывая отсутствие посекундной корреляции между изменениями в состоянии глаз и паттерна ЭЭГ у дельфинов во время ОМС, скорее всего, именно “асимметричное состояние глаз” является результатом “асимметричного состояния мозга”, а не наоборот.

ПАРАДОКСАЛЬНЫЙ (БЫСТРЫЙ) СОН

Одна из наиболее загадочных особенностей сна у китообразных – это отсутствие парадоксального сна (ПС), “быстрого” или РЕМ сна. Эта стадия сна обнаружена у всех наземных млекопитающих. Ее основные признаки – падение мышечного тонуса, вздрагивания глаз, головы и конечностей, а также активация ЭЭГ [46].

Визуальные наблюдения и видеозапись поведения убедительно свидетельствуют, что вздрагивания головы регистрируются у многих китообразных, включая дельфинов афалин [2], амазонских речных дельфинов [7], белух [29], косаток [30], белобоких дельфинов [12], дельфинов Коммерсона [11], а также у детеныша серого кита [25]. Кроме того, у них наблюдаются вздрагивания глаз, челюстей, а также подергивания всего туловища, т.е. типичные фазические компоненты ПС, которые феноменологически не отличаются от вздрагиваний в ПС у наземных млекопитающих. Вздрагивания у китообразных регистрируются во время всех трех форм состояния покоя (медленное плавание, зависание или залегание на дно), но их количество сильно варьирует как у особей одного вида (например, у афалин от 15 до 98 в сутки [2]), так и у разных видов (меньше 7 за ночь у косаток и более 150 у белухи [29, 30]). Вздрагивания могут следовать группами или сериями. У белухи вздрагивания чаще приходились на конец эпизода покоя на дне бассейна, после чего животное всплывало к поверхности воды. В появлении вздрагиваний и подергиваний наблюдается определенная периодичность [29]. Важно отметить, что наибольшее количество вздрагиваний у детеныша косатки регистрировалось в первую неделю после рождения, причем у детеныша всегда их было больше, чем у его матери [10, 30]. С другой стороны, вздрагивания сами по себе не являются самодостаточными признаками ПС. У людей вздрагивания могут регистрироваться и в начале эпизода МС.

Существуют и другие поведенческие признаки ПС у млекопитающих, например эрек-

ции. У дельфинов афалин 80% всех зарегистрированных эрекции начинались во время покоя на поверхности воды [2]. Из пяти эрекции, зарегистрированных у одного из дельфинов Коммерсона, четыре произошли во время медленного плавания (т.е. состояния покоя или поведенческого сна). При этом в трех случаях они совпали по времени с вздрагиваниями или же регистрировались с интервалом в несколько минут [11]. С другой стороны, у косаток большинство эрекции приходилось на состояние активного поведения [23]. Поэтому факт эрекции у китообразных во время состояния покоя также не может быть прямым доказательством существования у них ПС.

ПС у наземных млекопитающих – это состояние с наиболее выраженным снижением мышечного тонуса вплоть до развития полной атонии. Уже говорилось, что все китообразные, по-видимому, могут спать во время плавания. Интересно, что у некоторых видов регистрируются эпизоды замедленного плавания, остановки, нарушения координации (см. выше). Такие эпизоды могли бы быть короткими эпизодами ПС или высоковольтного АМС.

Таким образом, у китообразных в состоянии покоя регистрируются фазические (вздрагивания) и тонические (эрекции, снижения двигательной активности, нарушения позы) элементы поведения, которые по своим характеристикам напоминают поведенческие признаки ПС у наземных млекопитающих.

В 1969 г. Дж. Шерлей и Е. Серафетинидес с коллегами предприняли попытку зарегистрировать ЭЭГ у дельфина гринды и по результатам исследования опубликовали два коротких сообщения [44, 48]. У животного, которого на ночь помещали в ванну с морской водой, регистрировались медленные волны ЭЭГ, и такая активность чаще развивалась асинхронно в двух полушариях. В последнюю из трех ночей и был зарегистрирован эпизод, который, по описанию авторов, “начался ровно через 60 мин после начала эпизода сна, продолжался 6 мин и сопровождался выраженным снижением мышечного тонуса”, а также движениями глаз. Этот эпизод был идентифицирован авторами как эпизод РЕМ сна. После этой публикации, в период с 1973 по 2005 г. на Утришской морской станции был исследован сон у более чем 30 дельфинов афалин. Вначале исследования проводились в небольших бассейнах на жи-

вотных, ограниченных в передвижении регистрирующими ЭЭГ проводами [5], затем на свободно плавающих афалинах с применением портативных цифровых рекордеров и одновременной видеозаписью [22, 23]. Эпизоды ПС в том виде, в каком они регистрируются у наземных млекопитающих или как описано у гринды [44, 48], никогда нами не регистрировались ни у одного из исследованных животных [3, 5, 23, 33, 36].

Попытка использовать “классическую триаду” (электромиограмма – ЭМГ, электроокулограмма – ЭОГ и ЭЭГ) для идентификации ПС у дельфинов не дала результатов [3]. Эпизоды полной неподвижности были у дельфинов крайне короткими, длительностью в несколько секунд. ЭМГ была крайне вариабельной: она могла быть низкой как во время ОМС, так и во время бодрствования. Возможно, это определяется тем, что антигравитационный тонус у китообразных выражен очень плохо. Вздрагивания глаз иногда наблюдались у дельфинов во время периодов покоя. Однако закономерных, параллельных ЭЭГ изменений глазодвигательной активности, которые можно было бы интерпретировать как “быстрые движения глаз”, обнаружено не было. Регистрация электрической активности латерального коленчатого тела и гиппокампа у дельфинов не выявила признаков ПГО (пункто-геникуло-окципитальных) – спайков и выраженного тета-ритма соответственно. С другой стороны, нужно учитывать, что оба последних показателя не являются универсальным признаком ПС даже у наземных млекопитающих. Нерегулярный рисунок дыхания и частоты сердечных сокращений – другие признаки ПС у многих наземных млекопитающих. В то же время дыхание у китообразных прерывистое как во время бодрствования, так и во время МС, что приводит к нерегулярному ритму сердечной деятельности. Задержки дыхания у китообразных могут превышать 10 мин. Поэтому эти показатели также сложно использовать для идентификации эпизодов ПС у дельфинов. Мышечные вздрагивания у дельфинов были редкими. Они регистрировались визуально. Какой-либо связи между вздрагиваниями и электрофизиологическими показателями установить не удалось. Отрицательные результаты, полученные в этой серии экспериментов, не доказывают отсутствия ПС у дельфинов. Было высказано предполо-

жение, что ПС может присутствовать у дельфинов в видоизмененном виде [3].

Исследования, проведенные на Утришской морской станции до 2000 г., дали бесценный экспериментальный материал. Однако использование традиционного кабельного метода регистрации ЭЭГ накладывало ограничения на размеры бассейнов, в которых можно было проводить эксперименты. Кроме того, в тот период времени невозможно было проводить непрерывную видеосъемку и точно сопоставить поведенческие и электрографические феномены. С появлением портативных регистрирующих цифровых устройств (рекордеров или дата логгеров) и возможности непрерывно вести видеозапись поведения животных это стало возможным. Несколько лет назад мы провели эксперименты на трех дельфинах афалинах, у которых регистрация ЭЭГ двух полушарий мозга проводилась с помощью многоканальных портативных цифровых рекордеров [22]. Рекордеры размещались на животных с помощью шлейки, что позволяло им свободно перемещаться по всему бассейну. Параллельно проводилась видеосъемка их поведения. Регистрация длилась непрерывно до 9 дней. У разных дельфинов регистрировалось в среднем 3, 9 и 12 вздрагиваний в день. У дельфина с наибольшим количеством зарегистрированных вздрагиваний и подергиваний 26% всех вздрагиваний приходилось на состояние бодрствования, 26% на ОМС, а остальное количество (46%) регистрировалось после окончания эпизода ОМС. Сходное распределение вздрагиваний по состояниям было у второго дельфина. Примерно таким же образом были распределены и серийные вздрагивания. Они регистрировались у двух из трех дельфинов: меньше 25% серийных вздрагиваний произошли в состоянии бодрствования, 25 и 35% в ОМС, 45 и 50% в 15-минутном периоде после окончания МС. По поведенческим и полиграфическим характеристикам это состояние было спокойным бодрствованием. Таким образом, в этой серии большая часть (3/4) вздрагиваний, как одиночных, так и серийных, приходилась у дельфинов на состояние ОМС или на период спокойного бодрствования, следовавший за МС.

Исследования на других водных млекопитающих показали, что у них регистрируется ПС. Так, эпизоды ПС были зарегистрированы у полностью водного млекопитающего - амазонского ламантина. Они не сопровожда-

лись заметными вздрагиваниями и продолжительность этого состояния не превышала 1% от времени суток [35]. ПС хорошо выражен в воде и у полуводных животных ластоногих (тюленей и моржей) и каланов, хотя в воде его меньше, чем на суше. У котиков и каланов ПС протекает на поверхности воды. Он фрагментирован, длительность эпизодов, как правило, не превышает 60 с, т.е. они значительно короче, чем на суше. При этом по всем признакам (атония, вздрагивания, активация ЭЭГ) ПС в воде у котиков не отличается от того, как он протекает на суше [1, 23]. При переходе от сна на суше ко сну в воде ПС может отсутствовать у котиков на протяжении нескольких дней. ПС в воде регистрируется у настоящих тюленей [6, 21]. У них эпизоды ПС развиваются во время задержки дыхания под водой. Таким образом, один из способов протекания ПС в воде — во время задержки дыхания под водой, как это происходит у тюленей и ламантинов, второй — короткие эпизоды на поверхности воды, как это происходит у морских котиков и каланов.

Итак, ПС у китообразных отсутствует в том в виде, в каком он регистрируется у большинства наземных млекопитающих [46]: это стадия, развивающаяся за МС и характеризующаяся сниженным мышечным тонусом, периодическими вздрагиваниями глаз и низковольтной высокочастотной ЭЭГ (активацией коры мозга). В то же время другая группа фактов указывает на то, что у китообразных есть элементы поведения (вздрагивания, а также нарушения координации и остановки во время плавания — показатели снижения мышечного тонуса), которые напоминают поведенческие признаки ПС у наземных млекопитающих. Далее, ПС в воде был зарегистрирован у всех исследованных водных млекопитающих, включая амазонского ламантина, и нескольких видов ластоногих, кроме китообразных. Следовательно, водная среда “не препятствует” развитию ПС и его отсутствие у китообразных определяется другими причинами. Наконец, даже у наземных млекопитающих ПС не всегда протекает в классическом виде, т.е. не всегда сопровождается активацией коры мозга, падением мышечного тонуса и быстрыми вздрагиваниями глаз. ПС с такими характеристиками — это ПС у кошки. У некоторых животных снижение мышечного тонуса достигает своего максимального развития уже в МС. Без выраженной гипотонии протекает ПС у многих видов

птиц [40]. Количество и интенсивность вздрагиваний во время ПС также варьирует у разных видов. Например, у кошки и кролика их число отличается в 8 раз [37]. У дамано суммарная продолжительность ПС может различаться в 9 раз в зависимости от того, считать ли наличие вздрагиваний необходимым признаком ПС или же таковым признаком может быть атония [14]. Вздрагивания редки у крупных животных, например слонов [50] и жирафов [52], а у амазонского ламантина их вообще не удалось зарегистрировать [35]. Наконец, у примитивных млекопитающих (например, сумчатых и однопроходных), а также у птиц ЭЭГ-активация коры мозга не всегда сопровождает ПС. Вздрагивания у них могут происходить на фоне медленных волн на ЭЭГ [19, 47].

Таким образом, на сегодняшний день условно нет убедительных доказательств как в пользу существования, так и отсутствия ПС у китообразных. Если предположить, что ПС у китообразных отсутствует, это будет означать, что китообразные являются единственной группой из всех исследованных теплокровных животных, у которых эта стадия сна отсутствует. Такая “исключительность” дельфинов, конечно же, возможна, но труднообъяснима. Более того, в эволюции водных млекопитающих сформировались как минимум два способа протекания ПС в водной среде — короткими эпизодами на поверхности воды (морские коты, каланы) и во время задержек дыхания под водой (настоящие тюлени и ламантины). Почему такой способ невозможен у дельфинов — непонятно. Другая гипотеза состоит в том, что ПС у дельфинов может протекать в модифицированной форме, что затрудняет его идентификацию [3, 23, 29]. На наш взгляд, таких форм могло бы быть три — в виде коротких эпизодов (как у многих птиц), без корковой активации (сумчатые, однопроходные, а также страусы) и с минимальным количеством фазических признаков (даман, ламантин, возможно, ехидна).

ЭВОЛЮЦИЯ СНА КИТООБРАЗНЫХ

На основании имеющихся данных можно предположить, что три фактора — необходимость регулярно всплывать к поверхности воды для дыхания, осуществлять эффективную терморегуляцию, а также необходимость постоянного мониторинга окружающей среды — сыграли решающую роль в формировании

особенностей сна у современных китообразных. Чередование сна в двух полушариях позволяет одному из полушарий постоянно находиться в бодрствующем (активированном) состоянии, что дает возможность сочетать сон с движением. Сочетание сна и движения в свою очередь позволяет животным регулярно всплывать к поверхности воды без пробуждения для дыхания и таким образом не только обеспечивать безопасное дыхание, но и контролировать свое положение в толще воды. Однополушарный характер МС, дающий возможность спать во время плавания, а также отсутствие ПС в том виде, в каком он существует у наземных млекопитающих, — важные адаптивные признаки сна китообразных, позволяющие также значительно снизить потери тепла в водной среде. Наконец, риск подвергнуться нападению хищников и потерять контакт с другими особями группы может быть тем фактором, который определяет необходимость постоянного мониторинга окружающей среды во время сна китообразных. ОМС с одним открытым глазом “помогает” контролировать состояние окружающей среды бодрствующим полушарием. Резкое сокращение длительности ПС также снижает продолжительность самой глубокой фазы сна (судя по порогам пробуждения), во время которой реакция животных на внешние стимулы снижена и, следовательно, животные становятся максимально уязвимыми к нападению хищников или рискуют потерять контакт с особями своей группы. На настоящий момент трудно сказать, какой из трех перечисленных факторов оказал решающее значение в формировании структуры сна современных китообразных. Не исключено, что все три фактора могли действовать одновременно [29].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Однополушарный медленноволновый сон и отсутствие парадоксального сна (во всяком случае, в той форме, в какой он существует у всех наземных млекопитающих) — главные особенности сна китообразных. Кроме того, все китообразные могут спать во время движения (плавания), закрывая во время сна только один глаз. Приоткрытый во время сна глаз всегда противоположен бодрствующему (подбужденному) полушарию. Именно однополушарный характер сна позволяет сочетать сон с движением, а также приоткрывать во

время сна один глаз. Механизмы однополушарного сна китообразных на сегодняшний день практически не исследованы. Необходимость всплывать к поверхности воды для дыхания, сохранять контроль за состоянием окружающего пространства, а также осуществлять эффективную терморегуляцию — ключевые факторы, которые определили организацию современного типа (паттерна) сна у современных китообразных.

Работа выполнена при поддержке Национального института здоровья США (NIH), Национального научного фонда США (NSF), а также ООО “Утришский дельфинарий” (Россия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Лямин О.И., Мухаметов Л.М.* Организация сна северного морского котика. Северный морской котик. Систематика, морфология, экология, поведение. Под ред. Соколова В.Е., Аристова А.А., Лисицыной Т.Ю. М.: Наука, 1998: 280—302.
2. *Мухаметов Л.М., Лямин О.И.* Состояния покоя и активности у черноморских афалин. Черноморская афалина. Под ред. Соколова В.Е., Романенко Е.В. М.: Наука, 1997: 650—668.
3. *Мухаметов Л.М., Олексенко А.И., Полякова И.Г.* Структура сна у черноморских афалин. Черноморская афалина. Под ред. Соколова В.Е., Романенко Е.В. М.: Наука, 1997: 492—512.
4. *Мухаметов Л.М., Полякова И.Г.* Электрофизиологическое исследование сна у дельфинов-азовок. Журн. высш. нерв. деят. 1981. 31 (2): 333—339.
5. *Мухаметов Л.М., Супин А.Я.* ЭЭГ исследование различных поведенческих состояний свободно-подвижных дельфинов. Журн. высш. нерв. деят. 1975. 25 (2): 386—401.
6. *Мухаметов Л.М., Супин А.Я., Полякова И.Г.* Электроэнцефалографическое исследование сна у каспийских тюленей. Докл. АН СССР. 1982. 226 (3): 752—755.
7. *Олексенко А.И., Четырбок И.С., Полякова И.Г., Мухаметов Л.М.* Состояния активности и покоя у амазонских дельфинов. Амазонский дельфин. Под ред. Соколова В.Е. М.: Наука, 1996: 257—266.
8. *Супин А.Я., Мухаметов Л.М.* Некоторые механизмы однополушарного медленноволнового сна у дельфинов. Электрофизиология сенсорных систем морских млекопитающих. М.: Наука, 1985: 188—207.
9. *Супин А.Я., Мухаметов Л.М., Ладыгина Т.Ф., Попов В.В., Масс А.Я., Полякова И.Г.* Электрофизиологическое исследование мозга дельфинов. М.: Наука, 1978. 213 с.
10. *Шнак О.В.* Поведенческие признаки сна китообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2008. 24 с.
11. *Шнак О.В., Лямин О.И., Мангер П.Р., Сигал Дж.М., Мухаметов Л.М.* Состояния активности и покоя у дельфинов Коммерсона (*Cephalorhynchus commersonii*). Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2009. 18: 97—104.
12. *Flanigan W.F.* More nocturnal observations of captive small cetaceans. II: The pacific white-sided dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*. *Sleep Res.* 1975. 4: 140.
13. *Goley P.D.* Behavioral aspects of sleep in pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*, Gill 1865). *Mar. Mamm. Sci.* 1999. 15:1054—1064.
14. *Gravett N., Bhagwandin A., Lyamin O.I., Siegel J.M., Manger P.R.* Sleep in the Rock Hyrax, *Procavia capensis*. *Brain. Behav. Evol.* 2012. 73(3):155—169.
15. *Kovalzon V.M.* Brain temperature variations during natural sleep and arousal in white rats. *Physiol. Behav.* 1973. 10: 667—670.
16. *Kovalzon V.M., Mukhametov L.M.* Temperature fluctuations of the dolphin brain corresponding to unihemispheric slow-wave sleep. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 1973. 18: 222—224.
17. *Lapierre J.L., Kosenko P.O., Lyamin O.I., Kodama T., Mukhametov L.M., Siegel J.M.* Cortical acetylcholine release is lateralized during asymmetrical slow-wave sleep in northern fur seals. *J. Neurosci.* 2007. 27(44): 11999—12006.
18. *Lapierre J., Kosenko P., Kodama T., Peever J., Mukhametov L., Lyamin O., Siegel J.* Unlike acetylcholine, cortical serotonin release is not lateralized during asymmetrical slow wave sleep in the fur seal. *Sleep.* 2012. 35 (Suppl.): A26.
19. *Lesku J.A., Meyer L.C., Fuller A., Maloney S.K., Dell’Omo G., Vyssotski A.L., Rattenborg N.C.* Ostriches sleep like platypuses. *PLoS One.* 2011. 6(8): e23203.
20. *Lilly J.C.* Animals in aquatic environments: adaptations of mammals to the ocean. *Handbook of Physiology—Environment.* Ed. Dill D.B. Washington, DC: Am. Physiol. Soc. 1964: 741—747.
21. *Lyamin O.I.* Sleep in the harp seal (*Pagophilus groenlandica*). Comparisons of sleep on land and in water. *J. Sleep Res.* 1993. 2: 170—174.
22. *Lyamin O.I., Kosenko P.O., Lapierre J.L., Vyssotski A.L., Lipp H.P., Mukhametov L.M., Siegel J.M.* Association between behavior and sleep in bottlenose dolphins. Abstracts of the 16th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. San Diego: Society for Marine Mammal Biology. 2005:174.
23. *Lyamin O.I., Manger P.R., Ridgway S.H., Mukhametov L.M., Siegel J.M.* Cetacean sleep: an unusual form of mammalian sleep. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2008. 32(8): 1451—1484.
24. *Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M.* Relationship between sleep and eye state in Cetaceans and Pinnipeds. *Arch. Ital. Biol.* 2004. 142(4): 557—568.

25. *Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M., Manger P.R., Shpak O.V.* Resting behavior in a rehabilitating gray whale calf. *Aquatic Mammals*. 2001. 27(3): 256–266.
26. *Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M., Nazarenko E.A., Polyakova I.G., Shpak O.V.* Unihemispheric slow wave sleep and the state of the eyes in a white whale. *Behav. Brain Res.* 2002. 129: 125–129.
27. *Lyamin O.I., Pryslova J., Kosenko P.O., Siegel J.M.* Behavioral aspects of sleep in bottlenose dolphin mothers and their calves. *Physiol. Behav.* 2007. 92: 725–733.
28. *Lyamin O.I., Pryslova J., Lance V., Siegel J.M.* Animal behaviour: continuous activity in cetaceans after birth. *Nature*. 2005. 435: 1177.
29. *Lyamin O.I., Shpak O.V., Nazarenko E.A., Mukhametov L.M.* Muscle jerks during behavioral sleep in a beluga whale (*Delphinapterus leucas* L.). *Physiol. Behav.* 2002. 76: 265–270.
30. *Lyamin O.I., Shpak O.V., Siegel J.M.* Ontogenesis of rest behavior in killer whales. *Sleep*. 2003. 26: 116.
31. *McCormick J.G.* Relationship of sleep, respiration, and anesthesia in the porpoise: a preliminary report. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1969. 62: 697–703.
32. *Michel F., Roffwarg H.P.* Chronic split brainstem preparation: effect on sleep-waking cycle. *Experientia*. 1967. 23: 126–128.
33. *Mukhametov L.M.* Sleep in marine mammals. *Exp. Brain Res.* 1984. 8: 227–238.
34. *Mukhametov L.M.* Unihemispheric slow-wave sleep in the Amazonian dolphin, *Inia geoffrensis*. *Neurosci. Lett.* 1987. 79: 128–132.
35. *Mukhametov L.M., Lyamin O.I., Chetyrbok I.S., Vassilyev A.A., Diaz R.* Sleep in an Amazonian manatee, *Trichechus inunguis*. *Experientia*. 1992. 48: 417–419.
36. *Mukhametov L.M., Supin A.Ya., Polyakova I.G.* Interhemispheric asymmetry of the electroencephalographic sleep pattern in dolphins. *Brain Res.* 1977. 134: 581–584.
37. *Narebski I., Tymicz J.* Rapid eye movements during the paradoxical sleep of rabbits. *Acta Neurobiol. Exp. (Wars)*. 1971. 31(1):13–18.
38. *Oleksenko A.I., Mukhametov L.M., Polyakova I.G., Supin A.Ya., Kovalzon V.M.* Unihemispheric sleep deprivation in bottlenose dolphins. *J. Sleep Res.* 1992. 1: 40–44.
39. *Pryslova J.P., Lyamin O.I., Siegel J.M., Mukhametov L.M.* Behavioral sleep in the walrus. *Behav. Brain Res.* 2009. 201: 80–87.
40. *Rattenborg N.C., Amlaner C.J., Lima S.L.* Behavioral, neurophysiological and evolutionary perspectives on unihemispheric sleep. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2000. 24: 817–842.
41. *Ridgway S.H.* Asymmetry and symmetry in brain waves from dolphin left and right hemispheres: some observations after anesthesia, during quiescent hanging behavior, and during visual obstruction. *Brain Behav. Evol.* 2002. 60: 265–274.
42. *Sekiguchi Y., Kohshima S.* Resting behaviors of captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Physiol. Behav.* 2003. 79: 643–653.
43. *Semba K.* Phylogenetic and ontogenetic aspects of the basal forebrain cholinergic neurons and their innervation of the cerebral cortex. *Prog. Brain Res.* 2004. 145: 3–43.
44. *Serafetinides E.A., Shurley J.T., Brooks R.E.* Electroencephalogram of the pilot whale, *Globicephala scammoni*, in wakefulness and sleep: lateralization aspects. *Int. J. Psychobiol.* 1972. 2: 129–135.
45. *Siegel J.M.* Clues to the functions of mammalian sleep. *Nature*. 2005. 437 (7063):1264–1271.
46. *Siegel J.M.* REM sleep. *Principles and Practice of Sleep Medicine*. Fifth ed. St. Louis, Missouri: Elsevier Saunders. 2011: 90–111.
47. *Siegel J.M., Manger P.R., Nienhuis R., Fahringer H.M., Pettigrew J.D.* Monotremes and the evolution of rapid eye movement sleep. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 1998. 353(1372):1147–1157.
48. *Shurley J.T., Serafetinides E.A., Brooks R.E., Elsner R., Kenney D.W.* Sleep in Cetaceans: I. The pilot whale, *Globicephala scammoni*. *Psychophysiology*. 1969. 6: 230.
49. *Tarpley R.J., Ridgway S.H.* Corpus callosum size in delphinid cetaceans. *Brain Behav. Evol.* 1964. 44: 156–165.
50. *Tobler I.* Behavioral sleep in the Asian elephant in captivity. *Sleep*. 1992. 15(1): 1–12.
51. *Tobler I.* Phylogeny of Sleep Regulation. *Principles and Practice of Sleep Medicine*. Eds Kryger M.H., Roth T., Dement W.C. W.B. Philadelphia: Saunders Com. 2005: 77–90.
52. *Tobler I., Schwierin B.* Behavioural sleep in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in a zoological garden. *J. Sleep Res.* 1996. 5(1): 21–32.
53. *Vyazovskiy V., Achermann P., Borbely A.A., Tobler I.* Interhemispheric coherence of the sleep electroencephalogram in mice with congenital callosal dysgenesis. *Neuroscience*. 2004. 124: 481–488.