

УДК 612.821.6

## ОСОБЕННОСТИ ЦИКЛА СОН–БОДРСТВОВАНИЕ И ЦИРКАДНОЙ АКТИВНОСТИ МАЛОГО ОЛЕНЬКА (*Tragulus kanchil*)

© 2021 г. О. И. Лямин<sup>1,2,3,\*</sup>, Д. М. Сигал<sup>3</sup>, Р. В. Евсигнеев<sup>4</sup>,  
Е. А. Назаренко<sup>1,2</sup>, академик РАН В. В. Рожнов<sup>1,2</sup>

Поступило 18.05.2021 г.  
После доработки 23.05.2021 г.  
Принято к публикации 23.05.2021 г.

Впервые изучены особенности сна и циркадной ритмики у малого оленька (*Tragulus kanchil*) – самого мелкого (вес 1.5–2.2 кг) представителя базальной группы (Tragulidae) парнокопытных, которые сформировались 40–50 млн. лет назад. В условиях, приближенных к естественным, на 6 животных выполнено 30 сут видеозаписи поведения и 15 сут полисомнографических исследований. Оленьки были активны менее 20% времени суток и 60–80% времени проводили в состоянии покоя. На медленноволновый сон (МС) приходилось  $49.7 \pm 3.7\%$ , на парадоксальный (РЕМ) сон –  $1.7 \pm 0.3\%$  времени суток. Большую часть МС ( $87.0 \pm 4.4\%$  времени) глаза у животных были открыты. Наибольшее количество МС и РЕМ сна регистрировалось в дневное время (09–16 ч) и в первой половине ночи (20–02 ч), наибольшая активность – в сумеречные часы (04–06 и 18–19 ч). Мы предполагаем, что основные параметры сна оленьков определяются в первую очередь экологическими факторами, такими как температурные условия и воздействие хищников, а также размерами тела и особенностями физиологии оленьков.

**Ключевые слова:** сон, РЕМ сон, медленноволновый сон, циркадная активность, экологические факторы, эволюция, малый оленек, *Tragulus kanchil*, оленьковые, копытные

**DOI:** 10.31857/S2686738921050218

Копытные – одна из наиболее интересных групп для сравнительных исследований особенностей сна животных. Эти млекопитающие обитают в разных биотопах, ведут преимущественно стадный образ жизни, среди них много одомашненных видов. Большинство электрофизиологических исследований сна были выполнены на домашних животных [1, 2] и лишь в трех работах исследовали сон диких парнокопытных [3–5]. Общая продолжительность сна у исследованных видов варьирует в диапазоне от 12 до 43% от времени суток, тогда как количество парадоксального сна (РЕМ сон, сокращение от *rapid eye movement*) у всех копытных относительно небольшое – от 1.2 до 7.2% от времени суток [1–5].

Оленьки (Tragulidae, Artiodactyla) – самые мелкие среди копытных млекопитающих. Они обитают в тропических лесах Южной Азии и Африки. Оленьки появились 40–50 млн. лет назад и в течение этого времени практически не изменились [6]. Это единственная сохранившаяся из известных базальных групп парнокопытных. У оленьковых, которых называют “живыми ископаемыми”, имеется ряд морфофизиологических и поведенческих признаков, которые считаются “архаичными” для парнокопытных [7]. Учитывая филогенетическое положение, особенности и размер животных, а также их распространение, оленьки представляют особый интерес для сравнительных исследований сна, в частности понимания роли экологических и эволюционных факторов в формировании параметров сна и проверки ряда гипотез о функции сна.

Задача данного исследования состояла в изучении сна и циркадной ритмики у малого оленька (*Tragulus kanchil*).

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Две серии экспериментов были выполнены на 6 взрослых самках оленька (вес 1.7–2.2 кг, длина тела 42–48 см) в национальном парке Бузямап

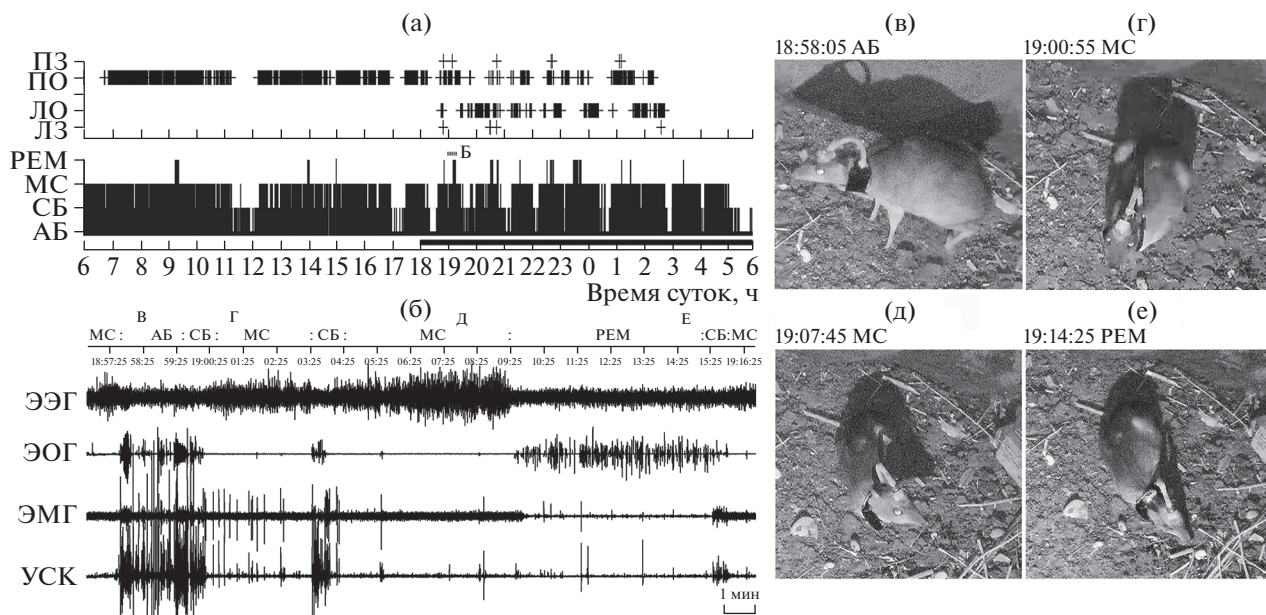
<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

<sup>2</sup> Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр, Ханой, СРВ

<sup>3</sup> Калифорнийский университет в г. Лос-Анджелес, Лос-Анджелес, США

<sup>4</sup> Самарский Университет, Самара, Россия

\*e-mail: oilyamin@yahoo.com



**Рис. 1.** (а) Динамика стадий сна и бодрствования и состояния глаз у малого оленька в течение одного дня. Состояние правого (П) и левого (Л) глаза: О – открыт, З – закрыт. (б) Электрополиграмма АБ, СБ, МС и РЕМ сна длительностью 20 мин. Электроэнцефалограмма (ЭЭГ), электроокулограмма (ЭОГ), электромиограмма (ЭМГ) и ускорение (УСК) во время эпизода, обозначенного пунктирной линией на (а). Стрелки над шкалой времени – время фотографирования. (в–е). Фотографии: АБ (в), МС в позе сфинкса (глаза открыты, отражают ИК-свет) (г, д), РЕМ сон в позе лежа (голова на земле, направленный на камеру глаз закрыт) (е). Темное время суток с 18 до 06 ч.

(Вьетнам). В первой серии методом видеосъемки исследовали особенности поведения оленьков (всего 14 дней у 3 животных). Во второй серии провели полисомнографические исследования с применением телеметрии (15 сут регистрации у 4 животных). Всем животным под общей анестезией были вживлены электроды для регистрации электроэнцефалограммы (ЭЭГ) коры головного мозга, электромиограммы шейной мускулатуры и электроокулограммы. Во время экспериментов животные находились по одному в вольере размером  $3.5 \times 3.5$  м с естественной растительностью, в нем находился домик (укрытие) размером  $0.9 \times 0.7 \times 0.7$  м, в котором животные проводили большую часть дневного времени. Режим освещения (рассвет в 06 ч, закат в 18 ч) и шума были естественными. В качестве корма животным два раза в день давали листья кустарников (в 06–07 ч и в 15–16 ч). Кроме того, с деревьев в вольер падали спелые плоды кешью. Электрополиграммы и видеозаписи поведения были обработаны в 20-сек эпохах анализа.

План исследований был одобрен комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Большую часть дневного времени оленьки находились в укрытии, ночного – в вольере. Две трети времени суток (в среднем  $64.0 \pm 2.1\%$  в серии 1 и  $66.7 \pm 4.7\%$  в серии 2) животные были в состоянии покоя в характерной позе, которая напоминала позу сфинкса: оленьки лежали, оперевшись на грудину, конечности подогнуты под туловище, шея вертикально, голова направлена вперед (рис. 1). Примерно 16% времени ( $18.3 \pm 3.2\%$  в серии 1 и  $14.0 \pm 3.4\%$  в серии 2) оленьки стояли. Меньше 2% времени ( $2.0 \pm 0.9\%$  и  $1.3 \pm 0.3\%$ ) оленьки лежали, вытянув голову вперед и положив на землю. На периоды высокой активности (передвижение по вольеру и кормление) приходилось  $15.7 \pm 4.1\%$  времени в серии 1 и  $18.0 \pm 2.6\%$  в серии 2. Таким образом, продолжительность основных форм поведения у интактных и оперированных оленьков была одинаковой, и более 80% времени животные были неактивны.

Электрополиграммы активного и спокойного бодрствования (АБ и СБ), медленноволнового сна (МС) и РЕМ сна у оленьков не отличались от таковых у других копытных (рис. 16). На бодрствование приходилось  $46.2 \pm 2.9\%$  времени суток, т.е. меньше половины всего дня. Почти 60% этого времени занимало СБ, во время которого в ЭЭГ на фоне низкоамплитудной (характерной для АБ и СБ) активности регистрировались всплески с частотой от 5 до 14 Гц.

В ночное время оленьки спали в основном на открытом пространстве вольера, днем – как правило, в домике. МС характеризовался высокоамплитудными медленными волнами в ЭЭГ с частотой ниже 6 Гц и сниженным мышечным тонусом (рис. 1). На МС приходилось  $49.7 \pm 3.7\%$  времени суток. Практически весь МС ( $96.2 \pm 2.2\%$ ) регистрировался в позе сфинкса и лишь небольшое количество – стоя ( $3.7 \pm 2.2\%$ ). Большую часть МС глаза у оленьков были открыты. Состояние одного или двух глаз было определено для  $47.6 \pm 13.4\%$  эпох МС. В среднем  $87.0 \pm 4.4\%$  этого времени глаза были открыты. В дневное время МС сопровождался частым (3–5 раз/сек) поверхностным дыханием (тепловая одышка) и обильным слюноотделением.

РЕМ сон характеризовался практически непрерывными движениями глаз, еще более низким, по сравнению с МС, мышечным тонусом (вплоть до атонии) и низкоамплитудной ЭЭГ, характерной для состояния бодрствования (рис. 1б). У всех оленьков в ЭЭГ увеличивалась активность в диапазоне тета-ритма (частота 6–7 Гц). В РЕМ сне глаза могли быть закрыты или открыты. Часто веки закрывались и открывались параллельно вздрагиваниям глаз. Продолжительность РЕМ сна у разных животных варьировала от 1.2 до 2.4% времени суток и составляла в среднем  $1.7 \pm 0.3\%$ , или 3.2% от общего количества сна. Всего  $35.3 \pm 6.4\%$  РЕМ сна было зарегистрировано в позе сфинкса и  $64.7 \pm 6.4\%$  в позе лежа (голова на поверхности земли). Длительность эпизодов составляла  $2.0 \pm 0.2$  мин и варьировала от 20 сек до 8 мин. В день регистрировалось  $12.3 \pm 1.5$  эпизодов РЕМ сна.

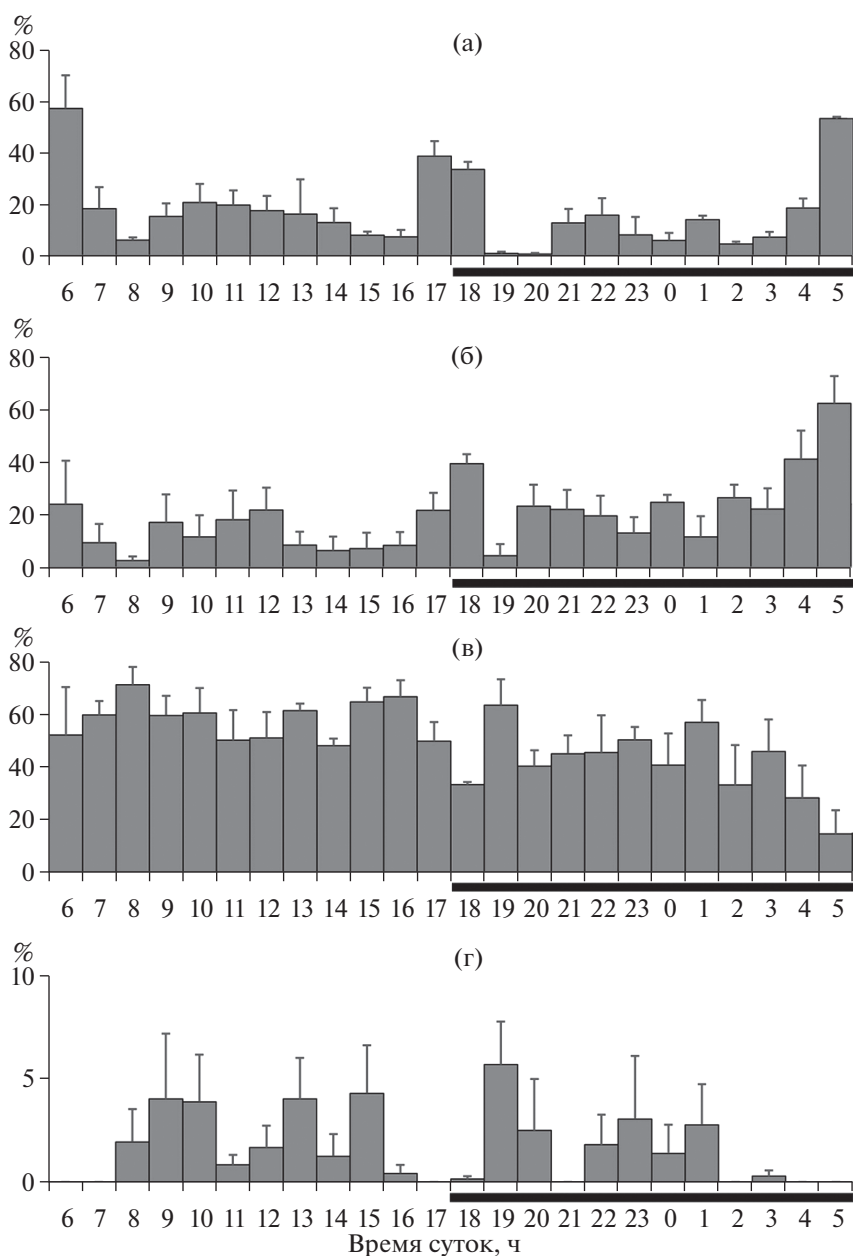
Жвачка (ЖВ, ритмичное пережевывание пищи) регистрировалась у оленьков в СБ и МС. Всего на ЖВ приходилось  $17.0 \pm 3.7\%$  времени суток:  $68.3 \pm 9.1\%$  всей ЖВ регистрировалось во время МС и  $26.8 \pm 7.1\%$  – в СБ. Как и у других копытных [1, 2], ЖВ у оленьков никогда не совпадала по времени с РЕМ сном.

Эпизоды бодрствования и сна у оленьков регистрировались в течение всего дня (рис. 2). В обеих сериях животные были наиболее активны перед рассветом (04–06 ч, до 60% времени) и сразу после заката (18–19 ч, 36%), наименее активны – утром (07–09 ч, 10%) и во второй половине дня (13–17 ч, 8%). Наибольшее количество времени животные проводили в МС в утренние часы (07–09 ч, до 71%), наименьшее – перед рассветом (05–06 ч, 15% времени). В период с 9 ч утра до 5 ч утра следующих суток среднее почасовое количество МС постепенно снижалось. Почасовое количество АБ и МС у оленьков значимо зависело от времени суток (АНОВА с повторениями,  $p < 0.001$  и  $p = 0.008$  соответственно). Эпизоды РЕМ сна совпадали с периодами наибольшего количества МС (08–16 и 19–02 ч).

В результате исследований мы установили, что стадии МС и РЕМ сна у оленьков хорошо дифференцированы, как и у других плацентарных млекопитающих. При этом общее количество МС (49.7% от времени суток или почти 12 ч) у самого маленького из копытных оказалось самым большим среди всех исследованных копытных, а количество РЕМ сна (1.7% от времени суток или 25 мин) – сопоставимым с величинами у других видов [1–5, 8] (рис. 3). Рекордное количество МС у оленьков согласуется с общей тенденцией увеличения продолжительности сна у копытных с уменьшением веса (рис. 3а). Считается, что более крупные травоядные животные должны тратить больше времени на поиск и поедание пищи, что сокращает время для сна. Разнообразная диета оленьков (листья, плоды, грибы, а иногда и насекомые) и небольшие потребности в количестве корма [6] оставляют им больше времени для сна. С другой стороны, низкий уровень активности и большое количество МС делают оленьков также менее заметными для диких кошачьих, для которых мелкие копытные составляют значительную долю добычи. Поэтому главная стратегия противодействия хищникам у оленьков – это затаивание [6, 7]. Наконец, высокая дневная температура воздуха в тропическом лесу (больше 30°C) и узкая термонейтральная зона у оленьков (15–30°C) также могут быть связаны с большим количеством МС и СБ. Интенсивная двигательная активность оленьков в таких условиях приводит к гипертермии [9]. Таким образом, большая продолжительность МС у оленьков согласуется с представлением о сне как о состоянии адаптивной неподвижности, которое снижает или исключает активность животных, когда она нецелесообразна [8, 10].

Небольшое количество РЕМ сна у копытных также часто связывают с тем, что они являются добычей для диких кошек [6]. РЕМ сон сопровождается атонией или сниженным мышечным тонусом, и высокими порогами пробуждения [8, 11, 12]. Оба фактора могут замедлять реакцию животных на опасность. Продолжительность РЕМ сна у оленьков, как и двух других диких видов, исследованных в условиях максимально приближенных к естественным, была самой низкой среди копытных (рис. 3б). С другой стороны, наибольшее количество РЕМ сна было зарегистрировано у домашних животных – пони и свиней [2], одним из основных принципов селекции которых было формирование спокойного отношения к человеку. Следовательно, небольшое количество РЕМ сна у оленьков согласуется с данными о связи между продолжительностью РЕМ сна и защищенностью животных, а также уровнем бдительности во время сна.

Считается, что оленьковые ориентируются в первую очередь на обоняние и слух, тогда как стадные копытные для обнаружения хищников

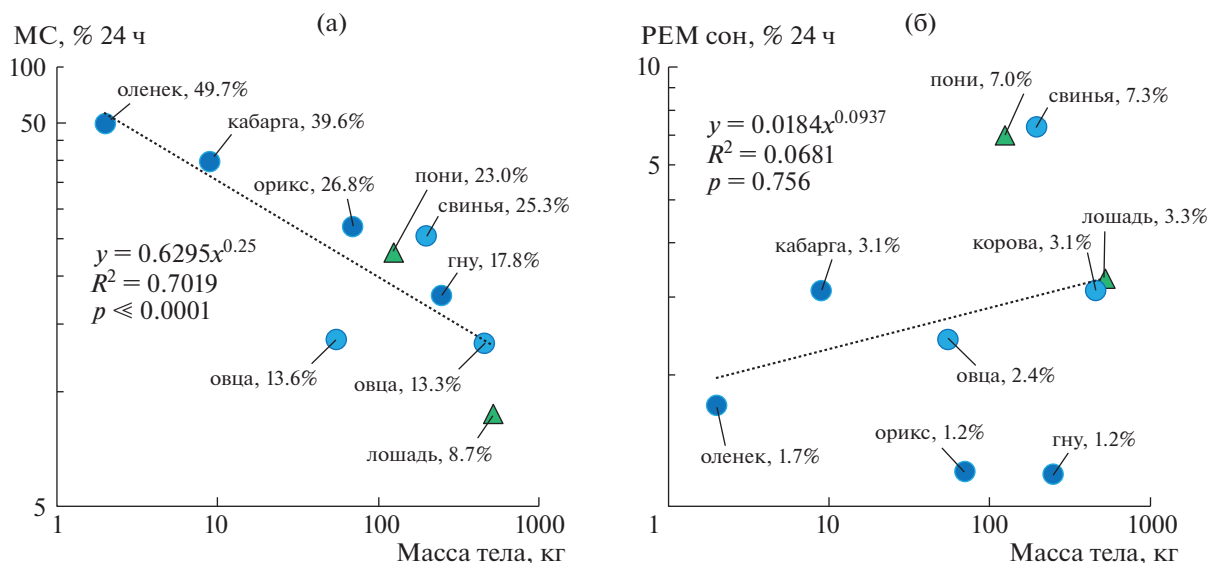


**Рис. 2.** Усредненное почасовое количество АБ, МС и РЕМ сна у оленьков (среднее  $\pm$  S.E.M.). (а) Серия 1 – поведенческие исследования (3 животных, 4–5 дней у каждого), АБ. (б–г) Серия 2 – электрофизиологические исследования (4 животных, 1 день у каждого). (б) АБ, (в) МС, (г) РЕМ сон. Темное время суток с 18 до 06 ч.

используют зрение и коллективную бдительность [6, 7, 13]. Мы установили, что большую часть времени оленьки спали на открытом пространстве с открытыми глазами. Поэтому есть основания предполагать, что оленьки способны обрабатывать зрительную информацию во время МС, что также может способствовать более высокой бдительности. Интересно, что у пони и свиньи при рекордной для копытных продолжительности РЕМ сна глаза во время МС были закрыты [1, 2]. В совокупности эти данные поддерживают идею

о том, что МС с открытыми глазами и небольшое количество РЕМ сна – признаки более настороженного состояния животных.

Небольшое количество РЕМ сна у оленьков может быть связано также с высокой температурой воздуха и особенностями терморегуляции животных. В отличие от МС, РЕМ сон характеризуется нарушением терморегуляции. Так, учащенное дыхание у оленьков (один из способов понижения температуры тела) регистрировалось во время СБ и МС, но прекращалось за некоторое



**Рис. 3.** Соотношение между количеством МС (а) и РЕМ сна (б) и массой тела у копытных. Темно- и светло-синие кружки – дикие и домашние парнокопытные (Artiodactyla) соответственно. Треугольники – непарнокопытные (Perissodactyla). Данные о количестве сна из работ [1–5, 8].  $R^2$  – коэффициент корреляции,  $p$  – уровень значимости.

время до начала эпизода РЕМ сна и восстанавливалось уже после пробуждения. Во время РЕМ сна у животных также растет температура мозга [14]. Хотя мы не обнаружили у оленьков отличий в количестве и длительности эпизодов дневного и ночного РЕМ сна, но все наиболее продолжительные эпизоды РЕМ сна (4–8 мин) были зарегистрированы у них до 9 ч утра или после 16 ч, т.е. вне наиболее жаркого времени суток. К тому же у оленьковых отсутствует система проточного охлаждения поступающей к мозгу крови, которая есть у других видов парнокопытных (так называемая “чудесная сеть” [15]). Таким образом, сниженное количество РЕМ сна может способствовать не только повышению бдительности животных, но и снижению риска перегрева мозга.

Учитывая, что хищники в тропическом лесу могут быть активны в разное время суток [6, 13], сумеречная (крепескулярная) активность оленьков может быть стратегией максимально увеличить активность в периоды наиболее комфортного (с точки зрения температурных условий) времени суток. При этом полифазный сон, а также снижение степени цикличности в виде чередования эпизодов МС и РЕМ сна, делает поведение оленьков пластичным, изменяющимся в зависимости от внешних условий (например, режима активности хищников).

Таким образом, проведенное нами исследование особенностей сна и циркадной ритмики малого оленька в условиях, максимально приближенных к естественным, показало, что эти самые мелкие копытные большую часть времени суток находятся в состоянии покоя и МС, причем МС

сопровождается преимущественно открытым состоянием глаз. Всего на МС у оленьков приходится около половины времени суток (наибольшее количество среди исследованных копытных), а РЕМ сон очень краток (как у диких видов). Другие важные особенности оленьков – сумеречный характер активности, полифазный сон, сниженная цикличность стадий сна. Мы не обнаружили каких-либо признаков связи между параметрами сна у оленьков и их филогенетическим статусом. Полученные нами данные предполагают, что особенности цикла сон–бодрствование у оленьков определяются в первую очередь экологическими факторами, такими как характер питания, температурные условия и воздействие хищников, а также размерами тела и особенностями физиологии оленьков.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А. Трошенко за изготовление телеметрической системы.

#### ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследования выполнены в рамках госзадания ИПЭЭ РАН по теме НИР Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ruckebusch Y. // Anim Behav. 1972. V. 20. P. 637–643.
2. Dallaire A., Ruckebusch Y. // Can. J. Comp. Med. 1974. V. 38. № 1. P. 65–67.

3. Соколов В.Е., Мухаметов Л.М., Приходько В.И., и др. // Доклады Академии Наук СССР. 1988. Т. 302. № 4. С. 1005–1009.
4. Davimes J.G., Alagaili A.N., Bhagwandin A. et al. // Sleep. 2018. V. 41. № 5.
5. Malungo I.B., Gravett N., Bhagwandin A., et al. // IBRO Neuroscience Reports. 2021. V. 10. P. 142–152.
6. Meijaard E. In: Handbook of the Mammals of the World. V. 2. Hoofed Mammals. Madrid: Lynx Editions, 2011. P. 320–335.
7. Janis C. In: Living fossils. Springer-Verlag: New York, 1984. P. 87–94.
8. Siegel J.M. // Nature. 2005. V. 437. № 7063. P. 1264–1271.
9. Whittow G.C., Scammell C.A., Leong M. et al. // Comp. Biochem. Physiol. Part A. 1977. V. 56. № 1. P. 23–26.
10. Siegel J.M. // Nature Rev Neurosci. 2009. V. 10. № 10. P. 747–753.
11. Тувьер В.Н., Уильямс Г. // Behavioral biology. 1972. V. 7. № 2. P. 205–215.
12. Ermis U., Krakow K., Voss U. // J. Sleep Res. 2010. V. 19. № 3. P. 400–406.
13. Рожнов В.В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК. 2011. 288 с.
14. Kovalzon V.M. // Physiol Behav. 1973. V. 10. № 4. P. 667–670.
15. Fukuta K., Kudo H., Sasaki M., et al. // J. Anat. 2007. V. 210. № 1. P. 112–116.

## CHARACTERISTICS OF SLEEP-WAKEFULNESS CYCLE AND CIRCADIAN ACTIVITY IN THE LESSER MOUSE-DEER (*TRAGULUS KANCHIL*)

**O. I. Lyamin<sup>a,b,c,#</sup>, J. M. Siegel<sup>c</sup>, R. V. Eysigneev<sup>d</sup>, E. A. Nazarenko<sup>a,b</sup>,  
and academician of the RAS V. V. Rozhnov<sup>a,b</sup>**

<sup>a</sup> *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolutions of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

<sup>b</sup> *Joint Russian-Vietnam Tropical Research and Technological Centre, Hanoi, Vietnam*

<sup>c</sup> *University of California in Los Angeles, Los Angeles, USA*

<sup>d</sup> *Samara University, Samara, Russian Federation*

<sup>#</sup> *e-mail: oilyamin@yahoo.com*

The pattern of sleep and circadian activity of the lesser mouse-deer (*Tragulus kanchil*), the smallest (body mass between 1.5 and 2.2 kg) representative of the basal group (Tragulidae) of even-toed ungulates which evolved 40–50 m.y.e. ago, were studied. In naturalistic conditions, a total of 30 of full-day video of the animal behavior and 15 days of 24-h polysomnographic data were collected in 6 animals. The mouse-deer were active less than 20% of 24-h and were quiescent during 60–80% of the remaining time. Slow wave sleep (SWS) accounted for on average  $49.7 \pm 3.7\%$  of 24-h and paradoxical (rapid eye movement, REM) sleep –  $1.7 \pm 0.3\%$  of 24-h. During the majority of SWS ( $87.0 \pm 4.4\%$ ) the eyes were open. The most of SWS and REM sleep occurred during the daytime hours (09–16) and in the first half of the night (20–02). The animals were most active during twilight hours (04–06 и 18–19). We suggest that the main features of sleep in the mouse-deer are largely determined by ecological factors, including environmental temperature and predation, as well as the size and physiology of the mouse-deer.

**Keywords:** sleep, REM sleep, slow wave sleep, circadian activity, ecology, evolution, the lesser-mouse deer, *Tragulus kanchil*, Tragulidae, ungulates