

УДК 574.24+612.821.7

СОН С ОТКРЫТЫМИ ГЛАЗАМИ У ДВУХ ВИДОВ ОЛЕНЕЙ – ИНДИЙСКОГО ЗАМБАРА (*RUSA UNICOLOR*) И ПЯТНИСТОГО ОЛЕНЯ (*CERVUS NIPPON*)

© 2023 г. О. И. Лямин^{1,2,3,*}, Д. М. Сигал³, Е. А. Назаренко^{1,2}, Мань Ву²,
академик РАН В. В. Рожнов^{1,2}

Поступило 01.07.2023 г.

После доработки 06.07.2023 г.

Принято к публикации 10.07.2023 г.

Методом видеорегистрации было установлено соотношение между позами, стадиями сна и состоянием глаз у двух видов оленей – индийского замбара (*Rusa unicorn*) и пятнистого оленя (*Cervus nippon*). Животные обоих видов отдыхали в положении лежа – в стернальном, держа голову над землей, и в латеральном, положив голову на круп или на землю. На покой приходилось не менее 80% времени в этих позах. По поведенческим критериям большая часть покоя была медленноволновым сном. Эпизоды вздрагиваний глаз (РЕМ сон) регистрировались только в латеральной позе, длительность эпизода не превышала 2 мин. В покое в стернальной позе глаза у оленей большую часть времени были открыты: в среднем 96% у замбаров и 82% у пятнистых оленей. Длительность эпизода открытого глаза достигала у замбаров 8.4 мин и у пятнистых оленей до 3.3 мин. В латеральном положении такие эпизоды были в 4 и в 1.5 раза короче. Сон с открытыми глазами с приподнятой над землей головой может быть важным механизмом поддержания бдительности у копытных.

Ключевые слова: сон, медленноволновый сон, РЕМ сон, покой, бдительность, индийский замбар, *Rusa unicorn*, пятнистый олень, *Cervus nippon*, Cervidae, копытные

DOI: 10.31857/S2686738923700373, **EDN:** SQCYEK

Неподвижность и характерная поза – два важнейших признака сна, который у млекопитающих и птиц состоит из двух стадий: медленноволнового сна (МС) и РЕМ (парадоксального) сна. Большинство наземных млекопитающих и птиц спят с закрытыми глазами [1]. В то же время некоторые морские млекопитающие могут закрывать во время сна только один глаз [2, 3], а некоторые копытные [4–6], грызуны [7] и птицы [8] могут спать с двумя открытыми глазами. Сон с открытыми глазами может позволить животным поддерживать более высокий уровень бдительности. У копытных количественная корреляция между стадиями сна и состоянием глаз была установлена только у одного дикого вида – малого оленка [5, 6].

У этих млекопитающих в МС глаза были открыты фактически все время, а в эпизодах РЕМ сна глаза могли быть как закрыты, так и открыты. Неизвестно, в какой степени сон с открытыми глазами характерен для диких копытных и обеспечивает ли такой сон более высокий уровень бдительности.

Задачей данного исследования было охарактеризовать состояние глаз во время сна у двух видов оленей – индийского замбара (*Rusa unicorn*) и пятнистого оленя (*Cervus nippon*), а также установить соотношение между позами покоя, стадиями сна и состоянием глаз. Оба вида – типичные представители современных диких оленей (сем. Cervidae). Замбары в 2–3 раза крупнее пятнистых оленей. Оба вида – социальные животные [9].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на 8 индийских замбарах и 5 пятнистых оленях (взрослые самцы, самки и молодые особи до 2 лет) в национальном парке Бузямап (Вьетнам). Животные содержались в просторном вольере (30 × 30 м). Видеорегистрацию поведения оленей проводили в течение 2 дней (IP-видеокамера Proline, 5 МП, зум 10).

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

²Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр, Ханой, СРВ

³Калифорнийский университет в г. Лос-Анджелес, Лос-Анджелес, США

*e-mail: oilyamin@yahoo.com

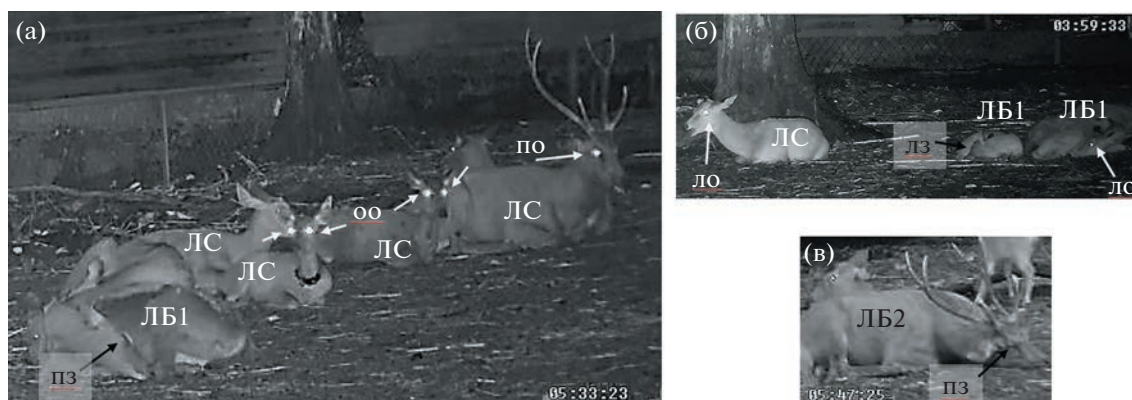


Рис. 1. Позы покоя у индийских замбаров и пятнистых оленей. (а, б) Две основные позы покоя лежа у замбаров (а) и пятнистых оленей (б): стеральная (ЛС) и латеральная свернувшись (ЛБ1). Открытые глаза оленей светятся в темноте в ИК-свете видеокамеры. Состояние правого (п) и левого (л) глаз: о – открыт, з – закрыт, оо – открыты оба глаза. (в) Поза ЛБ2 у крупного самца замбара (голова лежит на земле перед животным).

Замбары и пятнистые олени отдыхали в группах и держались обособленно. Животных кормили 2 раза в день. Крупным планом регистрировали ту группу животных, в которой было больше особей в позах покоя. Большую часть дневного времени олени были активны. Для анализа были выбраны в основном периоды ночного покоя (более 20 ч видеозаписи), во время которых олени были хорошо видны минимум 1.5 ч. Поведение животных (позы, двигательная активность, состояние глаз) классифицировали в 5 сек эпохах. План исследований был согласован и 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 ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Большую часть времени наблюдений животные находились в положении лежа: замбары $94.7 \pm 2.2\%$ и пятнистые олени $98.0 \pm 0.9\%$ времени. Олени отдыхали лежа, опираясь на грудину, или на боку (рис. 1). Конечности были согнуты и лежали вдоль туловища. Передние ноги могли быть подогнуты под туловище. В остальное время олени стояли, переходили с одного места на другое или ели. В зависимости от положения шеи и головы у оленей можно выделить 3 позы лежа: 1) опираясь на грудину, шея вертикально, голова над землей (стеральное положение, ЛС); 2) шея повернута назад, голова на крупе животного или на земле (латеральное, или боковое положение “свернувшись”, ЛБ1); 3) шея и голова на земле перед животным (ЛБ2). Поза ЛС регистрировалась у всех оленей обоих видов. В этой позе они проводили большую часть времени: замбары $85.0 \pm 3.3\%$ и пятнистые олени $80.7 \pm 7.7\%$ времени наблюдений. Поза ЛБ1 регистрировалась у 6 из

8 замбаров ($8.3 \pm 3.2\%$) и у 4 из 5 пятнистых оленей ($17.1 \pm 8.1\%$). Поза ЛБ2 регистрировалась у 2 из 8 замбаров: у крупного самца и у молодого животного (в среднем 1% времени). У пятнистых оленей регистрировались только короткие эпизоды ЛБ2 (до 10 сек, у каждого всего <1 мин). Таким образом, у замбаров и пятнистых оленей есть 2 основные позы покоя – стеральная и латеральная свернувшись (ЛС и ЛБ1).

Известно, что копытные могут спать лежа и стоя [4–6, 10, 11]. Неподвижности в позе ЛС у оленей практически не было. Большую часть времени в этой позе у замбаров и пятнистых оленей регистрировались жвачка и движения ушей, которые чаще были асинхронными. Таким образом, состояние оленей в позе ЛС представляло собой покой без каких-либо других движений, кроме жвачки и движения ушей, и спокойное бодрствование (СБ), которое характеризовалось редкими движениями (поворотами) головы, изменениями основной позы и реже замедленной чисткой. На покой в ЛС приходилась большая часть времени: у замбаров $77.2 \pm 3.4\%$ и у пятнистых оленей $67.1 \pm 8.3\%$ времени лежа или $84.8 \pm 2.2\%$ и $81.5 \pm 2.5\%$ времени в позе ЛС соответственно (табл. 1). В позах ЛБ1 и ЛБ2 жвачка не регистрировалась. Большую часть времени в этих позах олени были неподвижны, если не считать движения ушей. В позе ЛБ1 на покой приходилось у замбаров $83.3 \pm 8.5\%$ и пятнистых оленей $90.1 \pm 2.6\%$ всего времени ЛБ1. Пятнистые олени в ЛБ1 проводили в 3 раза больше времени, чем замбары. В позе ЛБ2, которая регистрировалась у 2 замбаров (всего 3 и 7 мин), на покой приходилось 88% времени. Таким образом, у обоих видов оленей в позах лежа состояние покоя (поведенческого сна) было основным. Покоя стоя у оленей в период наблюдений не было.

Таблица 1. Характеристика покоя у индийских замбаров и пятнистых оленей в разных позах (ЛС, ЛБ1 и ЛБ2). Значения — среднее и ошибка измерений для 8 замбаров и 5 пятнистых оленей соответственно. Для эпизодов РЕМ сна — для 3 у замбаров и 5 у пятнистых оленей

Поза	Замбары			Пятнистые олени		
Продолжительность покоя, РЕМ сна и СБ, % времени леж ¹						
ЛС	77.2	±	3.4	67.1	±	8.3
ЛБ1	4.8	±	2.6	14.3	±	7.2
ЛБ1_РЕМ	1.7	±	0.9	2.1	±	1.0
ЛБ2	1.0	±	0.9	0.0	±	0.0
СБ ¹	15.3	±	2.2	16.5	±	2.1
Длительность эпизода, мин						
ЛС	0.9	±	0.1	0.8	±	0.1
ЛБ1	1.0	±	1.0	1.1	±	0.2
ЛБ1_РЕМ	1.4	±	0.6	1.4	±	0.2
Максимальная длительность эпизода, мин ²						
ЛС		10.0			5.8	
ЛБ1		2.1			6.1	
ЛБ1_РЕМ		1.9			1.9	
ЛС	6.8	±	0.6	4.2	±	0.3
ЛБ1	1.4	±	0.2	4.4	±	0.9
Процент эпизодов длительностью больше 1 мин, %						
ЛС	26	±	3	25	±	6
ЛБ1	37	±	15	26	±	7
Продолжительность эпизодов длительностью больше 1 мин, % времени наблюдений						
ЛС	71	±	4	60	±	8
ЛБ1	50	±	18	68	±	8

¹Для всех трех поз (ЛС — лежа на груди, ЛБ1 и ЛБ2 — лежа на боку, свернувшись и положив голову на землю перед собой соответственно). ² Максимальное и среднее максимальное значение.

Средняя длительность эпизодов покоя ЛС и ЛБ1 у обоих видов составляла 1 мин, не менее 25% эпизодов покоя были длиннее 1 мин. Максимальная длительность эпизодов покоя в ЛС была у замбаров 10 мин и у пятнистых оленей 6 мин. В позе ЛБ1 более длинные эпизоды покоя регистрировались, наоборот, у пятнистых оленей. Как следствие, больше 60% всего покоя в позе ЛС и не менее половины покоя в ЛБ1 у оленей обоих видов было представлено эпизодами длиннее 1 мин (табл. 1).

Длинные эпизоды неподвижности не характерны для СБ животных. Например, у оленков 82% всех эпизодов СБ были короче 1 мин, а больше половины эпизодов МС были длиннее 1 мин [5, 6]. Неподвижность — важнейшая характеристика сна, а неподвижность в сочетании с вздрагиваниями глаз и атонией — признаки РЕМ сна. Жвачка и движения ушей у копытных не прерывают МС, но жвачка никогда не регистрировалась в РЕМ сне [4–6, 10]. Важно отметить, что у млекопи-

тающих РЕМ сон, как правило, развивается после эпизодов глубокого (по параметрам электроэнцефалограммы) МС. У замбаров и пятнистых оленей эпизоды покоя в позе ЛБ1 предшествовали эпизодам РЕМ сна. Это еще один аргумент в пользу того, что у обоих видов оленей существенная доля покоя в позах ЛС и ЛБ1 была МС.

У замбаров и пятнистых оленей в позе ЛБ1 (свернувшись) регистрировались характерные для РЕМ сна вздрагивания глаз. Параллельно двигались веки, глаза открывались и закрывались. В ночное время такие эпизоды легко определить по прерывистому свечению зрачка глаза в отраженном ИК-свете, тогда как в позе ЛС свечение было либо постоянным (при открытом глазе), либо отсутствовало (при закрытом). У оленей обоих видов вздрагивания глаз в РЕМ сне были практически непрерывными, как у оленков [5, 6]. Выраженных вздрагиваний головы и конечностей в РЕМ сне у оленей не было, а движения ушей визуально не отличались от движений в по-

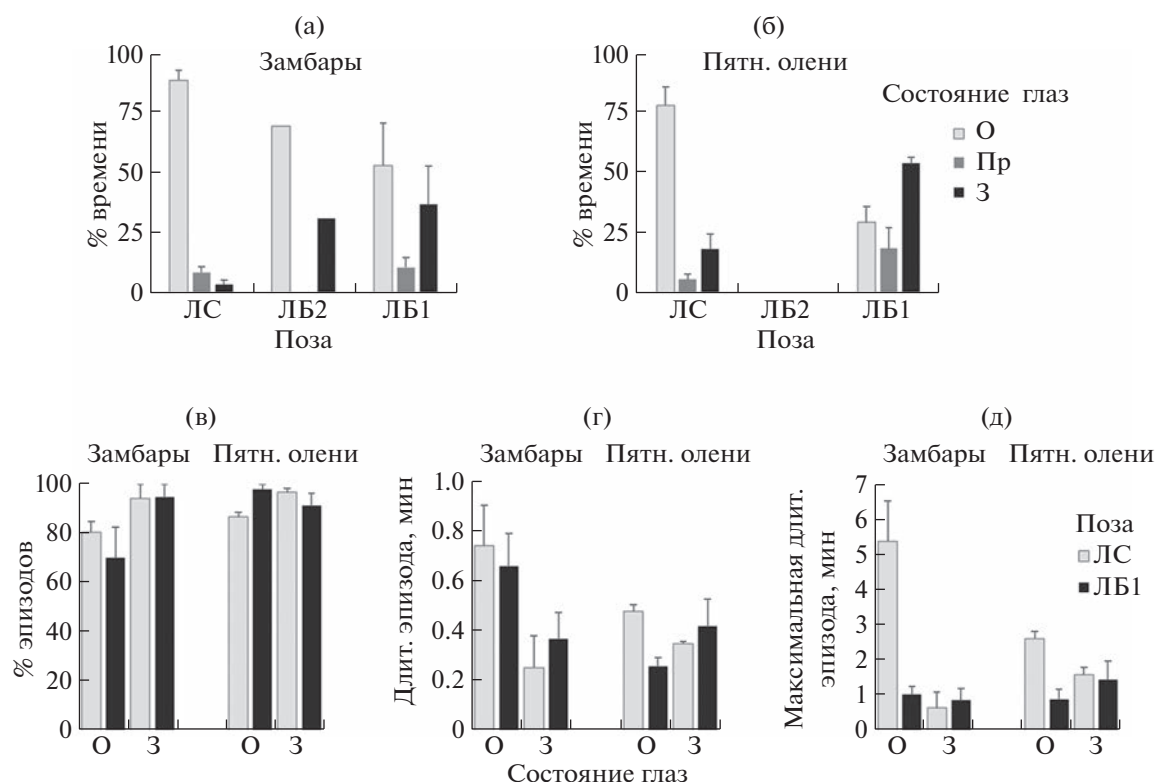


Рис. 2. Состояние глаз и позы сна у индийских замбаров и пятнистых оленей. (а, б) Продолжительность разных состояний глаза (о – открыт, пр – промежуточное, з – закрыт) у замбаров и пятнистых оленей в позах ЛС, ЛБ1 и ЛБ2. (в, г, д) Процент эпизодов длительностью < 1 мин, а также средняя и средняя максимальная длительность эпизодов открытого и закрытого глаза в позах ЛС и ЛБ1. Данные – среднее $\pm$ ошибка измерений для 6 замбаров и 4 пятнистых оленей, кроме ЛБ2 (для 1 замбара).

кое в позе ЛС. Таким образом, покой в позе ЛБ1 у обоих видов оленей включал эпизоды МС и РЕМ сна.

У обоих видов оленей на РЕМ сон приходилось в среднем 2% от всего времени лежания, примерно 26% ЛБ1 у замбаров и вдвое меньше (13%) у пятнистых оленей (табл. 1). Было зарегистрировано 3 очевидных эпизода РЕМ сна у 3 замбаров и 5 эпизодов у 3 пятнистых оленей. Средняя и максимальная длительность эпизодов РЕМ сна у двух видов были одинаковыми: 90 сек и 120 сек. Таким образом, не только суммарная продолжительность, но и длительность эпизодов РЕМ сна у оленей была такой же короткой, как и у других исследованных копытных [4–6, 10–13]. Эпизоды РЕМ сна у оленей развивались в интервале от 5 сек до 8 мин после того, как животные принимали позу ЛБ2 (у замбаров в среднем через 4 мин и у пятнистых оленей через 3 мин).

У оленей обоих видов в состоянии покоя в позе ЛС, как минимум, один глаз был открыт и реже прикрыт: у замбаров – в среднем 96% и у оленей – 82% времени, когда хотя бы один глаз был виден (рис. 2а, б). Во время покоя в ЛБ1 и ЛБ2 у обоих видов глаза были открыты и закрыты примерно

равное время (например, открыты у замбаров 63% и у пятнистых оленей 47% покоя в ЛБ1). Всегда, когда были видны оба глаза, состояние левого и правого глаз было одинаковым (открыт или закрыт). В РЕМ сне глаза вздрагивали и часто открывались, т.е. состояние глаз в РЕМ сне у оленей могло быть любым. Таким образом, большую часть времени покоя в позе ЛС и примерно половину в ЛБ1 глаза у оленей обоих видов были открыты, а большая часть покоя по поведенческим критериям было МС.

У обоих видов оленей в позах ЛС и ЛБ1 большинство эпизодов открытого глаза были короче 1 мин (от 70 до 98%; рис. 1в). Средняя длительность эпизода была меньше 1 мин (рис. 1г). При этом регистрировались и эпизоды открытого глаза длительностью в несколько минут: у замбаров до 8.4 мин (в среднем 5.4 мин) и у пятнистых оленей до 3.3 мин (в среднем 2.6 мин, рис. 1д). В покое в позе ЛБ1 эпизоды открытого глаза у замбаров были в 4, а у пятнистых оленей – в 1.5 раза короче. Таким образом, у обоих видов оленей в покое наиболее длинные эпизоды открытого глаза регистрировались в позе лежания с приподнятой над землей головой.

У обоих видов оленей в покое процент эпизодов закрытого глаза длительностью <1 мин был больше 91% (рис. 2в). В позе ЛС средняя длительность эпизода закрытого глаза у замбаров была примерно в 2 раза короче, чем открытого глаза (рис. 2г). Средние максимальные значения длительности открытого и закрытого глаза отличались у замбаров в 8 раз (5.4 и 0.6 мин соответственно), а у пятнистых оленей — в 1.7 раза (2.6 и 1.6 мин, рис. 2д). В позе ЛБ1 различия между эпизодами открытого и закрытого глаза были минимальными. Таким образом, эпизоды закрытого глаза в покое у замбаров и пятнистых оленей были короткими и редко превышали 1 мин.

Итак, применяя только метод видеорегистрации, мы установили, что значительная часть времени, которое индийские замбары и пятнистые олени проводили в стеральной и латеральной позах, по поведенческим критериям, была МС, а эпизоды вздрагиваний глаз в позе свернувшись были РЕМ сном. В отличие от оленьков, у замбаров и пятнистых оленей на РЕМ сон приходилось не более 25% времени в позе на боку свернувшись. Поэтому сама латеральная поза по умолчанию не является признаком РЕМ сна у всех копытных, если нет вздрагиваний глаз. Замбары и пятнистые олени, по-видимому, могут спать лежа, положив голову на землю перед собой, но эта поза не является основной.

Полученные нами данные дают основание предположить, что большую часть времени олени обоих видов спали с открытыми глазами. При этом общее время поведенческого сна с открытыми глазами у оленей было меньше, чем у оленьков [5, 6]. Наиболее длинные эпизоды открытых глаз были зарегистрированы у замбаров и пятнистых оленей в стеральном положении, когда голова находится над землей и обзор окрестностей лучше, чем в позе лежа на боку свернувшись. Логично предположить, что сон с открытыми глазами в такой позе обеспечивает более высокий уровень бдительности, чем в случае, если голова животного лежит на земле. Известно, что многие социальные животные координируют поведение, что исключает развитие сна одновременно у всех особей в группе [14, 15]. Сон с открытыми глазами — это другой механизм поддержания бдительности. Сон с открытыми глазами, скорее всего, характерен и для других видов диких копытных.

Еще одним способом повышения бдительности у оленей можно считать сокращение времени сна в позе на боку свернувшись. В таком положении РЕМ сон у оленьков достигает своего максимального развития, судя по выраженности признаков этой стадии сна [5, 6]. В то же время сон на боку свернувшись замедляет скорость реакции и делает животных более уязвимыми. Оленьки, которые ведут одиночный образ жизни, находятся в

такой позе только во время РЕМ сна. У замбаров и пятнистых оленей, которые ведут социальный образ жизни и спят в группах, большая часть времени в позе на боку с высокой вероятностью является глубоким МС. Это может означать, что уровень бдительности оленей обоих видов во время сна скорее всего ниже, чем у оленьков. Интересно, что у пятнистых оленей сна на боку свернувшись было больше, чем у замбаров. Это может быть признаком разного уровня бдительности у спящих замбаров и пятнистых оленей.

Таким образом, сон с открытыми глазами у копытных может быть важным механизмом поддержания бдительности, а продолжительность сна в двух основных позах — компромиссом между достижением максимальной глубины, эффективности и “пользы” для животного данной стадии сна (МС и РЕМ), а также поддержанием необходимого уровня бдительности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят С.М. Корневу и Е. Петрову за помощь в просмотре видеозаписей поведения оленей.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Siegel J.M. // *Nature Rev Neurosci*. 2009. V. 10. № 10. P. 747–753.
2. Lyamin O.I., Manger P.R., Ridgway S.H. et al. // *Neurosci Biobehav Review*. 2008. V. 32. №. 8. P. 1451–1484.
3. Lyamin O.I., Mukhametov L.M., Siegel J.M. // *Curr Opin Neurobiol*. 2017. V. 44. P. 144–151.
4. Ruckebusch Y. // *Anim Behav*. 1972. V. 20. P. 637–643.
5. Лямин О.И., Сигал Д.М., Евсигнеев Р.В. и др. Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2021. Т. 500. № 1. С. 437–442.
6. Lyamin O.I., Siegel J.M., Nazarenko E.A., Rozhnov V.V. // *Sleep*. 2022. V. 45. № 7. P. zsab199.
7. Pigarev I.N., Fedorov G.O., Levichkina E.V., et al. // *Exp Brain Res*. 2011. V. 210. P. 131–142.
8. Lesku J.A., Meyer L.C., Fuller A. et al. // *Ostriches sleep like platypuses*. *PLoS One*. 2011. V. 6. № 8. P. e23203.
9. Кузнецов Г.В. // Млекопитающие Вьетнама. 2006. Москва. КМК. С. 426
10. Sokolov V.E., Mukhametov L.M., Prikhod'ko V.I., et al. // *Proceeding of the Academy of Sciences of USSR*. 1988. V. 302. № 4. P. 1005–1009.
11. Williams D.C., Aleman M., Holliday T.A. et al. // *J. Vet Intern. Med*. 2008. V. 22. № 3. P. 630–638.

12. Davimes J.G., Alagaili A.N., Bhagwandin A., et al. // Sleep. 2018. V. 41. № 5:zsy038.
13. Malungo I.B., Gravett N., Bhagwandin A., et al. // IBRO Neuroscience Reports. 2021. V. 10. P. 142–152.
14. Burger A.L., Fennessy J., Fennessy S., Dierkes P.W. // Ecol Evol. 2020. V. 10. P. 2917–2927.
15. Brügger R.K., Willems E.P., Burkart J.M. // Animal Behaviour. 2023. V. 196. P. 183–199.

SLEEP WITH OPEN EYES IN TWO SPECIES OF DEER, THE INDIAN SAMBAR (*RUSA UNICOLOR*) И SIKA DEER (*CERVUS NIPPON*)

© 2023 г. О. И. Lyamin^{a,b,c,#}, J. M. Siegel^c, E. A. Nazarenko^{a,b}, Mạnh Vũ^b,
and Academician of the RAS V. V. Rozhnov^{a,b}

^aA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolutions of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

^bJoint Russian-Vietnam Tropical Research and Technological Center, Hanoi, Vietnam

^cUniversity of California in Los Angeles, Los Angeles, USA

[#]e-mail: oilyamin@yahoo.com

The relationship between postures, sleep stages and eye state was established in two species of deer, the Indian sambar (*Rusa unicolor*) and sika deer (*Cervus nippon*), based on video recording. In both species, the state of rest or behavioral sleep was recorded in the sternal position, holding the head above the ground, and in the lateral position, with the head resting on the croup or on the ground. Rest accounted for at least 80% of the time in these positions. Based on behavior criteria a substantial portion of rest represented slow-wave sleep. Episodes of rapid eye movements (REM sleep) were recorded in the lateral position. They did not exceed 2 min. When the deer were in the sternal posture, they kept their eyes open most of the time: on average 96% of the time in sambars and 82% in sika deer. Episodes of the open eye in this posture lasted up to 8.4 min in sambars and up to 3.3 min in sika deer. In the lateral position, such episodes were 4 and 1.5 times shorter. Sleeping with open eyes in ungulates may be an important mechanism of maintaining vigilance.

Keywords: sleep, REM sleep, slow wave sleep, rest, vigilance, Indian sambar, *Rusa unicolor*, sika deer, *Cervus Nippon*, Cervidae, ungulates