

И. Г. КАРМАНОВА

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЦИРКАДНОЙ БИОРИТМИКЕ БОДРСТВОВАНИЯ И СНА У ПОЗВОНОЧНЫХ

(Представлено академиком Е. М. Крепом 22 VII 1975)

С развитием наших знаний о биоритмике биохимических и физиологических процессов в живом организме все очевиднее проявляется общая закономерность цикличности биологических процессов (¹, ², ⁵, ⁷). В этом плане представляет интерес сравнительное изучение становления циркадной биоритмики бодрствования и сна в ряду позвоночных. Однако этот вопрос изучен недостаточно. Первая попытка представить становление суточной периодики сна и бодрствования у позвоночных принадлежит Н. А. Рожанскому (⁶). Особенности строения сетчатки (преобладание палочек или колбочковых рецепторов) у разных представителей позвоночных легли в основу взглядов Н. А. Рожанского на эволюцию сонно-бодрой периодичности в ряду позвоночных. Несмотря на то, что со взглядами Н. А. Рожанского трудно согласиться, надо отметить положительное значение постановки вопроса о необходимости изучения эволюции суточной периодичности сна и бодрствования в зависимости от периодики освещенности. Проблема становления циркадной биоритмики сна несомненно нуждается в дальнейшем детальном сравнительно-физиологическом исследовании. Важно при таком исследовании учитывать видовые и сезонные влияния на циркадную периодику сна и бодрствования.

Настоящее сообщение содержит новые данные о становлении циркадной периодики бодрствования и сна. Материал получен на основе изучения видовых особенностей суточной периодики у следующих представителей рыб, амфибий, рептилий и птиц. 1) Представители хрящевых рыб (*Chondrichthyes*): черноморская акула-катран (*Squalus acanthias*), скат-хвостокол (*Dasyatis pastinaca*); представители костистых рыб (*Teleostei*): кефаль (*Mugil sp.*), морской налим (*Gaidropsarus mediterraneus*), скорпена (*Scorpaena poreus*), горбыль (*Sciaena umbra*). Наблюдения на этих рыбах проведены в один и тот же сезон, с сентября по ноябрь, на базе севастьяновского аквариума. В лабораторных условиях методикой контактной и бесконтактной регистрации (⁸) актограммы, частоты сердечного ритма и дыхания суточный периодизм сна и бодрствования был изучен у вышеуказанных видов и у карликового сомика (*Ictalurus nebulosus*). 2) Представители амфибий: травяная лягушка (*Rana temporaria*). Методика изучения была такой же, как для карликового сомика. 3) Представители рептилий: болотная черепаха (*Emys orbicularis*), серый варан (*Varanus griseus*). 4) Представители птиц: куры породы белый леггорн, сова серая (*Syrnium aluco*), сова-белянка (*Nuctea scandiaca*). Методические условия изучения циркадной периодики бодрствования и сна у рептилий и у птиц были основаны на полиграфическом методе, включающем помимо регистрации актограммы, дыхания, сердечного ритма, регистрацию биоэлектрической активности разных отделов головного мозга, движений глазных яблок и электромиограммы шейных мышц. Эпоха регистрации указанных параметров составляла от 30 мин. до 24 час. Поведенческие и электрографические показатели бодрствования и сна тщательно анализировались и подвергались статистической обработке.

Важный этап анализа циркадной периодики бодрствования и сна в наших исследованиях состоял в сопоставлении суммарной длительности бодрствования и сна в разное время суток у разных видов позвоночных, ведущих как дневной, так и ночной образ жизни. Для уточнения полученных данных определяли коэффициент вероятности перехода одного состояния в другое и дневное и в ночное время суток.

Результаты сравнительно-физиологического изучения показали, что у рыб существуют особенности циркадной периодики бодрствования и покоя. В связи с тем, что вопрос — спят ли рыбы и амфибии требует еще свое-

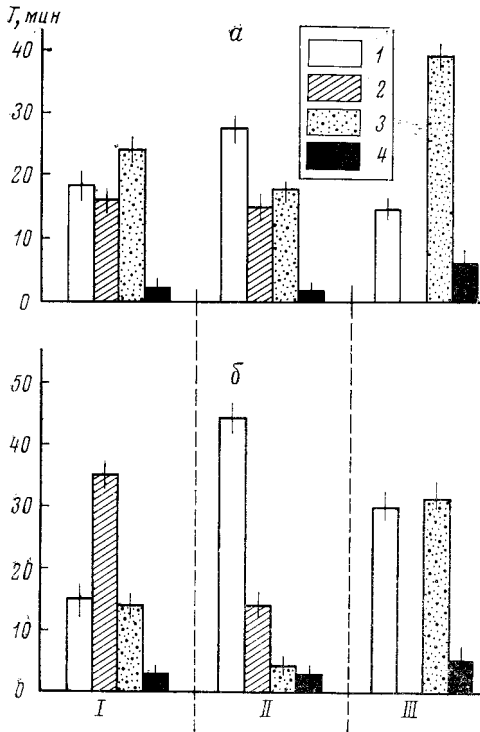


Рис. 1

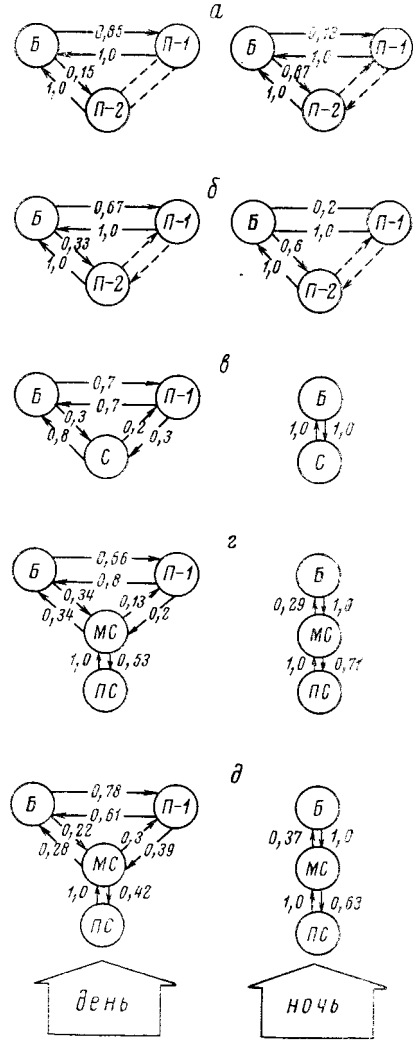


Рис. 2

Рис. 1. Усредненная суммарная длительность бодрствования, обездвиженности типа каталепсии (покой № 1), медленноволновой и парадоксальной стадий сна у кур (а) и у серых сов (б) в разное время суток. Т — длительность изучаемых состояний. I — бодрствование, 2 — покой типа каталепсии, 3 — медленноволновая стадия сна, 4 — парадоксальная стадия сна. I — день, II — сумерки, III — ночь

Рис. 2. Вероятность перехода бодрствования (Б) в дневной покой (П-1) и в ночной покой (П-2) и в сон (С) у изученных представителей рыб — карликовый сомик (а), амфибий — травяная лягушка (б), рептилий — болотная черепаха (в) и птиц — кур (г) и серая сова (д) в дневное и ночное время суток. МС — медленноволновый сон, ПС — парадоксальный сон. Цифры — величина коэффициентов вероятности

го изучения, нам казалось целесообразным применение в данном случае термина покой, понимая под этим состояние по своей биологической значимости аналогичное сну. Видовые особенности суточной периодики бодрствования и покоя, по нашим данным, можно разделить на три типа. У рыб, ведущих дневной образ жизни (кефаль, скат-хвостокол), был выявлен четкий

периодизм бодрствования и покоя: количество рыб, находящихся в бодрствовании, уменьшалось в ночное время суток. Другим типом суточной активности рыб было преобладание либо двигательной активности (катран и горбыль), либо покоя (скорпена и морской налим) в течение всех суток. У карликового сомика, ведущего ночной образ жизни, суточный периодизм бодрствования отличался от такового у рыб, ведущих дневной образ жизни. Суммарная его длительность повышалась в сумеречное и ночное время суток. Состояние покоя наблюдалось как в дневное время, так и в ночное. Изучение структуры покоя показало, что дневная форма отличается от ночной. У всех изученных других представителей позвоночных, ведущих ночной и дневной образ жизни, была отмечена та же закономерность. Наиболее четко она была выявлена на серых совах. Сравнительные характеристики суммарной длительности бодрствования, дневной формы покоя (или покоя № 1), медленноволновой и парадоксальной стадий сна серой совы, ведущей ночной образ жизни, и кур, ведущих дневной образ жизни, представлены на рис. 1. В ночное время суток суммарная длительность медленноволновой и парадоксальной стадий сна у дневных и ночных птиц была больше их длительности в дневное время суток. Дневная форма покоя (обездвиженность типа каталепсии) у обоих видов птиц преобладала в дневное время суток.

Анализ перехода бодрствования в покой № 1 и покой № 2 (ночная форма покоя) у изученных представителей позвоночных в дневное и ночное время суток представлен на рис. 2. Установлено увеличение вероятности перехода бодрствования в ночное время суток у рыб и амфибий в покой № 2 (ночной покой), а у рептилий и птиц — в состояние сна. Следовательно, прогрессивная эволюция циркадной периодики сна состоит в повышении вероятности перехода бодрствования в сон в ночное время суток независимо от того, какой образ жизни ведут животные (дневной, сумеречный или ночной). Последнее отражается на циркадной периодике бодрствования. У животных, ведущих сумеречный или ночной образ жизни, суммарная длительность бодрствования выше в это время суток по сравнению с таковой у дневных птиц (рис. 1).

Изучение влияния сезонной ритмики на циркадную показало, что у амфибий (*R. temporaria*) циркадный периодизм бодрствования и покоя подчинен годовой ритмике.

Таким образом, нами была сделана попытка понять, спят ли рыбы и амфибии и есть ли у них сонно-бодрая периодика. Представленные результаты говорят о биологической универсальности суточной периодики бодрствования и сна. У карликового сомика и у травяной лягушки нам удалось изучить структуру покоя и показать, как изменяются найденные нами две формы покоя по мере эволюции позвоночных. Важно, что и дневная и ночная формы покоя отражают циркадную периодику освещенности. Дневной покой связан с адаптацией животных к максимальному уровню освещенности, в то время как ночной — к минимальному. Изменчивость длительности циклов и разная степень выраженности ритмики бодрствования и сна у разных видов свидетельствует о том, что в процессе эволюции под влиянием естественного отбора циркадные ритмы совершенствовались. Полиграфический метод, использованный в данной работе, дал возможность выделить у представителей разных классов позвоночных 3 этапа становления циркадной ритмики сна и бодрствования. Первый этап формирования цикла бодрствования—сон связан с циркадной периодичностью бодрствования и покоя у водных и земноводных животных (рыбы, амфибии). Формы покоя у рыб и амфибий мы рассматриваем как предсон, или архисон (начальный этап эволюции сна). При этом дневная форма покоя, наблюдаемая у рыб, амфибий, рептилий и даже у некоторых теплокровных, не получает у них дальнейшего прогрессивного развития. Ночной покой рыб и амфибий мы рассматриваем как предадаптивную форму покоя по отношению ко сну рептилий, птиц и млекопитающих. Именно эта форма покоя

подверглась значительному эволюционному преобразованию и развилась в сон птиц и млекопитающих (рис. 2). В ночное время суток увеличивает-ся вероятность перехода бодрствования в ночной покой (рыбы, амфибии) и в сон (рептилии, птицы). Эволюция сонно-бодрой периодичности носит первично-адаптивный характер к уровням освещенности. Эта первичная адаптация возникает и изменяется вместе с изменением генотипа и фенотипа.

Второй этап формирования цикла бодрствование—сон связан с выпадением ночной формы покоя и заменой ее качественно новой формой покоя—сна. Это сон ныне живущих рептилий (³, ⁴) и рептилеподобных млекопитающих (ехидна) (⁵), лишенный парадоксальной стадии сна.

Третий этап состоит в усложнении структуры сна и в возникновении парадоксальной стадии сна (птицы, сумчатые и плацентарные млекопитающие). Циркадная ритмика бодрствования и сна в ночное время суток приобретает четкий монофазный характер (рептилии, птицы, млекопитающие). Найденные нами видовые особенности суточной периодики у рыб являются частными приспособлениями, или идиоадаптациями. У млекопитающих также имеет место процесс усиленной адаптивной радиации функции сна, это видно на многочисленных примерах разного количественного выражения медленноволнового и парадоксального сна от времени суток у животных, ведущих неодинаковый образ жизни.

Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
2 VII 1975

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. А. Аладжалова, Медленные электрические процессы в головном мозге, М., 1962. ² А. В. Войно-Ясенецкий, Первичные ритмы возбуждения в онтогенезе, Л., 1974. ³ И. Г. Карманова, М. Г. Белехова, Е. В. Чурносков, Физиол. журн. СССР, т. 57, № 4, 504 (1971). ⁴ И. Г. Карманова, Е. В. Чурносков, Журн. эволюцион. биохим. и физиол., т. 8, № 1, 59 (1972). ⁵ М. Е. Лобашов, В. Б. Савватеев, Физиол. суточного ритма животных, М.—Л., 1959. ⁶ Н. А. Рожанский, Материалы к физиологии сна, М., 1954. ⁷ А. М. Эмме, Биологические часы, Новосибирск, 1967. ⁸ T. Allison, H. Van Twywer, Arch. Ital. Biol., v. 110, 2, 145 (1972). ⁹ A. Rommel, J. Fisch. Res. Board of Canada, v. 30, 5, 693 (1973).