

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию
Лямина Олега Ириковича

«Сон водных млекопитающих: эколого-поведенческие и физиологические адаптации»

**Представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 1.5.12 – Зоология, 1.5.5 – Физиология человека и животных**

Диссертация **Лямина Олега Ириковича** посвящена исследованиям сна у уникальной, очень сложной для изучения группы млекопитающих, объединенных названием «морские млекопитающие». К этой группе относятся представители трех отрядов: китопарнонокопытные *Cetartiodactyla*, хищные *Carnivora* и сирены *Sirenia*.

В своей диссертационной работе автор приводит данные об экспериментальных исследованиях сна у представителей всех трех отрядов. Основная проблема изучения этой группы млекопитающих заключается в том, что два отряда *Cetartiodactyla* и *Sirenia* полностью перешли к водному образу жизни и утратили связь с сушей, а представители отряда *Carnivora* включающего ластоногих, куньих (калан) и медвежьих (белый медведь) приспособились к обитанию в двух средах: на твердом субстрате (суше или льду) где в основном происходит размножение и выкармливание потомства, и водной среде – где происходит добывание пищи.

Таким образом, все представители группы морских млекопитающих или постоянно, или большую часть времени проводят в водной среде, в которой они должны определенное время отдавать отдыху – сну. Для сухопутных животных основным условием сна является неподвижность, но это условие может быть соблюдено только у представителей ластоногих в период их нахождения на берегу. Китообразные, сирены и ластоногие (вне периода размножения), постоянно находятся в водной среде, где им необходимо спать и регулярно всплывать для дыхания. В процессе эволюции у всех видов морских млекопитающих должны были сформироваться механизмы, обеспечивающие безопасный отдых и сон в достаточно турбулентной среде, которые не допустили бы попадания воды в легкие в процессе сна, когда может потеряться контроль за дыханием.

В диссертации **Олега Ириковича** изложены результаты многолетних исследований сна у 15 видов морских млекопитающих включая 6 видов китообразных, 6 видов ластоногих, а также калана, амазонского ламантина и гиппопотама причем у 11 видов морских млекопитающих сон был исследован впервые. Уникальными являются данные о сне представителя усатых китов – сером ките, поскольку содержание в неволе таких крупных животных практически невозможно.

В своих исследованиях автор применял два метода исследований: поведенческий (наблюдения и круглосуточная видеорегистрация) и электрофизиологический (полисомнография), который предполагает одновременную регистрацию ЭЭГ, ЭМГ, ЭОГ и ЭКГ. Результаты исследований сна у морских млекопитающих, полученные автором, представляют большой научный интерес, в том числе и ввиду сложности работы с этой группой видов, и важны для понимания функции и механизмов сна как одного из двух состояний и формы поведения у млекопитающих. Подчеркну некоторые, самые важные, на мой взгляд, характеристики и достижения данного исследования.

1. Несомненной заслугой автора является широкий охват исследованных видов: в исследовании представлены представители всех отрядов группы морских млекопитающих. Из 15 исследованных видов сон у 11 из них был исследован впервые, особый интерес представляет изучение сна у редких видов: калана, амазонского ламантина и средиземноморского тюленя монаха.
2. Продолжение пионерных исследований российских ученых однополушарного сна у китообразных, и полученные автором новые данные о природе одной из наиболее необычных форм сна у млекопитающих, лежащих в основе современных представлений о локальном и глобальном сне - однополушарном сне у китообразных и ластоногих.
3. Экспериментальные данные, полученные в результате исследований, подтверждают гипотезы о функциях однополушарного сна, которые позволяют рассматривать сон как состояние адаптивной неподвижности, а также свидетельствуют об универсальном характере адаптивного снижения сна для реализации миграционного и репродуктивного поведения.
4. Сформулировано представление об однополушарном сне как о состоянии, в котором бодрствующее полушарие обеспечивает реализацию многих функций билатерального бодрствования, включая высокий уровень бдительности и поддержание движения. Сформулировано представление о двух способах сна в воде у млекопитающих и роли экологических факторов в формировании фенотипа их сна.

Ценность и научная значимость данных полученных в результате проведенных диссертантом оригинальных исследований, определяются необычными характеристиками сна водных и полуводных млекопитающих, которые кардинальным образом отличаются от сна наземных млекопитающих, включая однополушарный сон, отсутствие стадии парадоксального сна, продолжительные задержки дыхания и способность спать во время движения, в том числе с одним открытым глазом.

Несмотря на то, что было очевидно, что сон у видов входящих в группу морских млекопитающих, обитающих широчайшем спектре экологических условий, может быть видоспецифичен, у большинства видов он не был

достаточно исследован. Так не до конца были понятны вопросы соотношения между однополушарным сном и состоянием глаз, функция и механизмы однополушарного и ситуация с парадоксальным сном у китообразных. Вопрос о соотношении сна и когнитивных функций у животных в дикой природе оставался открытым, а данных по поведению животных из океанариумов хотя и были важным дополнением, но их было очень мало.

Таким образом, актуальность выбранной автором темы очевидна, и ее научная и практическая значимость сомнений не вызывает.

Структура и содержание диссертации. Диссертационная рукопись Олега Ириковича состоит из 12 глав, включая Введение, Литературный обзор, Материалы и методы, пять глав результатов исследований и их обсуждение, Заключение, Выводы, Список литературы и Приложение. Диссертация изложена на 278 страницах, включает 91 рисунок и 9 таблиц, которые находятся в Приложении. Список литературы содержит 376 источников, из них 328 на иностранных языках.

Публикации

Материалы диссертации изложены в 39 публикациях, включая 30 статей в журналах из списка ВАК, 6 коллективных монографий и 3 статьи в прочих журналах, а также в 61 тезисах докладов на конференциях.

Во **ВВЕДЕНИИ** диссертант обосновывает актуальность выбранной темы, оценивает состояние изученности проблемы, степень новизны проводимых им исследований. В этой же главе Олег Ирикович формулирует цели и задачи, которые он поставил перед собой в процессе работы над диссертацией, обосновывается научная новизна работы, а также формулируются положения, выносимые на защиту. В конце главы формулируется теоретическое и практическое значение результатов работы, описывается личный вклад автора и апробация результатов исследования. Особо хочется отметить, что автор представил результаты исследований на 47 международных и 14 всероссийских конференциях.

Глава 2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.

В этой главе автор подробно рассматривает историю, современное состояние и проблемы изучения сна у млекопитающих в целом и у морских млекопитающих в частности. Автор анализирует гипотезы функционального значения сна, и современные представления о сне как об одном из двух состояний животных. Несмотря на то, что сон свойственен всем животным, его функции не совсем понятны. Анализ литературы, проведенный автором, показал, что часть гипотез отводит сну восстановительную функцию, но они используют данные, полученные на небольшом числе видов, в основном в лабораторных условиях, и не учитывают все природные факторы. Другой подход рассматривает сон как состояние адаптивной неактивности. Основная причина различий между этими группами гипотез о функции сна может быть

связана с влиянием уникальных экологических условий. Такой подход помогает объяснить различия в продолжительности и структуре сна у некоторых видов морских млекопитающих.

В заключительной части главы, автор приводит перечень проблем в изучении сна, которые требуют дальнейшего изучения, и качаются в основном изучения сна у млекопитающих, перешедших к водному образу жизни.

Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.

В этой значительной по объему главе (27 страниц) автор подробно описывает методику наблюдений и инструментальных исследований. Большой объем главы связан с разнообразием исследованных видов, и особенностями методов наблюдений и инструментальных исследований применительно к каждому виду. Так автор подробно описывает методику имплантации электродов в мозг для регистрации ЭЭГ коры головного мозга дельфинам (афалины и белуха), и для регистрации ЭЭГ, ЭОГ, ЭМГ шейной мускулатуры и ЭКГ у ластоногих (южные морские львы, морские котики, морж). Впечатляют продолжительность круглосуточных наблюдений за сном таких видов как серый кит, косатка, азовка, ламантин и др.

Важным преимуществом работы Олега Ириковича является возможность осуществлять работы в российских и зарубежных океанариумах и местах содержания морских млекопитающих. Впечатляет приведенный автором перечень видов, количество исследованных животных и виды экспериментов по изучению сна.

Глава 4. ОСОБЕННОСТИ СНА БЕЛУХИ И ДЕЛЬФИНОВ АФАЛИН

Эта глава диссертации посвящена изучению сна у мелких китообразных в условиях неволи, в ней приводятся результаты исследований и их интерпретация. Автором были поставлены и успешно выполнены следующие задачи: 1) исследовать особенности сна белухи; 2) исследовать спектральные характеристики МС у белухи и афалины; 3) установить соотношение между паттерном ЭЭГ и состоянием глаз у белухи и афалины; 4) установить соотношение между мышечными вздрагиваниями и паттерном ЭЭГ у афалины.

В результате исследований сна китообразных электрофизиологическим методом автором установлены важные корреляции между физиологическими и поведенческими аспектами их сна. Этологические исследования и наблюдения за животными с учётом известных корреляций могут помочь прогнозировать паттерн сна у ещё неисследованных видов и изучать поведенческие аспекты сна в условиях, близких к естественным.

Глава 5. ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ ПОКОЙ КИТООБРАЗНЫХ.

Эта глава является продолжением описания изучения диссертантом сна у мелких китообразных (афалин, белух, дельфинов Коммерсона, азовок) а так же косаток и серого кита. Изучались поведенческие признаки покоя и сна, суточной ритмики, синхронизации поведения, состояния активности и покоя

у детёнышей афалин и их матерей, а так же особенности дыхания, типы плавания, состояния активности и покоя у детёнышей косаток и их матерей. Основными задачами исследований изложенных в настоящей главе было: 1) охарактеризовать поведение, типы плавания, состояния активности и покоя у нескольких видов китообразных; 2) идентифицировать у них элементы поведения, которые могут иметь сходство с признаками РЕМ сна наземных млекопитающих; 3) исследовать особенности формирования поведения, а также состояний активности и покоя у детёнышей китообразных в первый год жизни и у их матерей. Автор приходит к выводу, что сходство фенотипов покоя у зубатых китов указывает, что однополушарный медленный сон (ОМС) – характерная особенность этой группы. Экспериментальные данные, подтверждающие сторожевую функцию ОМС, включая обнаружение опасности, поддержание контакта в группе и между матерями и детенышами. Учитывая установленную связь между асимметричным состоянием глаз и паттерном ЭЭГ (в ОМС) у афалины и белухи, а также у ушастых тюленей и птиц, нельзя исключить, что сон усатых китов может иметь признаки ОМС зубатых китов.

Глава 6. СОН УШАСТЫХ ТЮЛЕНЕЙ

В этой главе автор излагает результаты изучения особенностей сна двух видов ушастых тюленей - многолетних исследований северных морских котиков в условия содержания в неволе, и южного морского льва.

Изучение сна ушастых тюленей проводилось как на суше, так и в воде. По основным параметрам (неподвижность, две стадии сна, БМС, регулярное дыхание, ритмы ЭЭГ) сон ушастых тюленей напоминает сон хищных. В воде морские котики спят на поверхности в характерной позе, что позволяет снизить потери тепла, сохранить регулярное дыхание и контролировать окружающую среду. В экспериментах автору удалось показать, что переход с суши в воду сопровождается у морских котиков замещением БМС на ОМС, сокращением МС, а также РЕМ сна почти в 30 раз в первые 10-14 дней. У них накапливается дефицит РЕМ сна, но после возвращения на сушу его количество увеличивалось только у половины животных. Сравнивая результаты своей работы с данными изучения других видов ушастых тюленей, автор пришел к выводу, что учитывая сходство экологии, поведения и сна южных и северных морских львов, можно предположить, что морские львы могут спать в воде, медленно перемещаясь вдоль поверхности, т.е. на фоне двигательной активности, временами занырявая на небольшую глубину. МС при этом преимущественно ОМС, как у щенка сивуча и морских котиков. Предположение согласуется с гипотезой, что одна из функций ОМС у ушастых тюленей – поддержание движения во время сна.

Глава 7. СОН НАСТОЯЩИХ ТЮЛЕНЕЙ И МОРЖА

Автор описывает результаты исследований особенностей сна северных морских слонов на лежбище и в океане, байкальской нерпы и моржа в условиях неволи, а также проводит анализ видеозаписей сна средиземноморского тюленя монаха. Кроме того, автор проводит

сравнительный анализ особенностей сна и покоя у 9 других видов настоящих тюленей: серого тюленя, каспийского тюленя, гренландского тюленя, северного морского слона, обыкновенного тюленя, южного морского слона, кольчатой нерпы, средиземноморского тюленя монаха и байкальского тюленя. Диссертант делает заключение, что фенотипы сна и покоя у всех видов настоящих тюленей похожи, включая позы, неподвижность, закрытые глаза и полиграфические признаки обеих стадий. По этим признакам сон настоящих тюленей и наземных млекопитающих не отличаются. Сон моржей на суше напоминает сон ушастых тюленей, а в воде - настоящих тюленей.

Результаты проведенных автором исследований сна у многих видов морских млекопитающих показали, что: 1) больше всего сна у китообразных и ластоногих, независимо от возраста, приходится на ночное время; 2) короткий дневной период сна или покоя может регистрироваться во второй половине дня; 3) распределение сна у щенков ластоногих было более равномерное, чем у взрослых животных.

Кроме того, удалось установить, что ушастые тюлени спят в воде только на поверхности, а настоящие тюлени могут спать как на поверхности, так и под водой.

Глава 8. СОН ДРУГИХ ВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В этой главе диссертации автор рассматривает особенности сна у трех видов млекопитающих - калана, амазонского ламантина и гиппопотама. В каждом из исследований нового вида автор ставит свои задачи.

Так автор установил, что фенотипы сна у калана и морского котика похожи: большая часть покоя и сна в воде происходит на поверхности в характерной позе (на спине и на боку), сопровождается движениями, в РЕМ сне поза нарушается, а главные особенности сна ламантина - межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС и отсутствие вздрагиваний в РЕМ сне.

Глава 9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Заключении автор подводит итоги изучения сна у млекопитающих ставшими объектами настоящего исследования. Рассматривается вопрос об онтогенезе сна у китообразных - наиболее продвинутой в смысле адаптаций к жизни в водной среде млекопитающих. Отмечается сторожевая функция однополушарного сна и отсутствие РЕМ у китообразных в форме характерной для большинства наземных видов, и т.д.

Заключительный раздел диссертации - **ВЫВОДЫ**, в котором автор подводит итоги своего исследования. Приведенные в автореферате выводы соответствуют приведенным в диссертации.

В целом диссертация представляет собой законченный научный труд и написана простым, выразительным языком. Я не обнаружил никаких спорных утверждений или ошибок, на которых стоило бы заострить внимание. Тем не менее, автору следует более внимательно относиться к терминологии, например Раздел 2.6.3. «Ареалы обитания» (стр. 29), конечно следовало бы назвать или «Среда обитания» или «Распространение современных видов

морских млекопитающих». Кроме того, отмечу, что довольно часто в тексте встречается двойное обозначение парадоксального сна REM и РЕМ, что можно принять за описание разных процессов.

Тем не менее, эти мелкие замечания, конечно, не снижают высокой оценки данной работы.

Диссертация **Лямина Олега Ириковича** является законченной научно-квалификационной работой, выполненной на высоком научном уровне в которой получены новые результаты, развивающие и углубляющие современные представления в области исследования одной из сложнейших для изучения научных проблем - физиологии морских млекопитающих.

Диссертация полностью удовлетворяет требованиям пп. 9-11, 13-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней» утвержденного постановлением Правительства РФ № 842 от 24.09.2013 г. и соответствует заявленной специальности, а ее автор, **Лямин Олег Ирикович**, безусловно заслуживает присуждения искомой ученой степени – доктора биологических наук по специальности 1.5.12 – Зоология, 1.5.5 – Физиология человека и животных

Официальный оппонент:

Доктор биологических наук,
Ведущий научный сотрудник лаборатории гидробиологии
КФ ТИГ ДВО РАН

БУРДИН Александр Михайлович
тел.: +79638889313,
e-mail: fewr@mac.com

«_15_» января 2025 г.

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:
03.02.08 – Экология. Биология (Биологические науки)

Адрес места работы:

Россия, 683000, Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6
Камчатский филиал федерального
государственного бюджетного учреждения науки
Тихоокеанского института географии
Дальневосточного отделения Российской академии наук
(КФ ТИГ ДВО РАН)

Телефон: +7 (4152)-41-24-64

E-mail: kftigkamchatka@terrakamchatka.ru

ОТДЕЛ
КАДРОВ

ПОДПИСЬ ЗАВЕРЯЮ
Инспектор ОК