

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
специальностям 1.5.12 – Зоология, 1.5.5 – Физиология человека и животных**

Актуальность темы исследования

Сон представляет собой фундаментальное состояние, присущее всем высшим позвоночным (хотя некоторые его элементы присущи и низшим позвоночным), однако его функции и механизмы на протяжении многих лет остаются предметом непрекращающихся научных дискуссий. В отличие от многих наземных животных, морские млекопитающие лишены естественных убежищ и вынуждены находиться в постоянной готовности к потенциальным угрозам. Им необходимо обеспечивать безопасное дыхание, для чего они вынуждены регулярно всплывать на поверхность воды, что вызывает определенные затруднения из-за высокой турбулентности водной среды. Высокая теплопроводность воды существенно усложняет поддержание постоянной температуры тела. Водная среда накладывает ограничения и предъявляет особые требования к организации сна обитающих в ней теплокровных животных. Перечисленные особенности среды обитания морских млекопитающих требуют альтернативных стратегий сна, реализуемых особыми физиологическими механизмами мозга. Поэтому исследования на морских млекопитающих открывают новые возможности для изучения их сна и влияния особенностей среды обитания на его механизмы.

Цель исследований и их новизна

Цель исследования О.И. Лямина состояла в характеристике поведенческих и физиологических адаптаций сна водных млекопитающих и установлении роли экологических факторов в формировании таких адаптаций. В ходе выполнения работы были изучены особенности сна у 15 видов водных и полуводных млекопитающих, причём на 11 из них исследования проведены впервые. Работа основана на мультидисциплинарном подходе, объединяющем такие разделы биологии как зоологию, физиологию, экологию и биотехнологию. Уникальной характеристикой сна этих животных является однополушарный сон, отсутствие фазы REM-сна, длительные задержки дыхания и способность спать в движении с одним открытым глазом, что отличает их от наземных млекопитающих и определяет научную значимость и новизну полученных в работе данных.

Теоретическое (научное) и потенциальное прикладное значение

По результатам проведенных исследований получены оригинальные данные о природе однополушарного сна у китообразных и ластоногих, а также, что важно, о его механизмах, в первую очередь о роли четырех нейрохимических систем мозга в его поддержании. Экспериментально подтверждены две гипотезы о функциях однополушарного сна. Впервые проведено исследование сна у представителя водных млекопитающих в естественных условиях. Сокращение сна в период миграции и размножения автор предлагает рассматривать как адаптивное, поскольку оно широко распространено среди мигрирующих животных. Однополушарный сон рассматривается как состояние, при котором бодрствующее полушарие воспроизводит важнейшие функции билатерального бодрствования, прежде всего мультисенсорный контроль и поддержание движений. Проведён детальный анализ имеющихся поведенческих данных, который допускает существование модифицированного REM-сна у китообразных. Эта гипотеза, безусловно, требует дальнейшей проверки, но с учётом новых данных о пластичности REM-сна она представляется даже более правдоподобной, чем полное отсутствие REM-фазы у китообразных. Полученные О.И. Ляминим данные имеют значение не только для понимания механизмов управления движениями и обработки сенсорной информации в разных состояниях, но и важны для изучения нарушений сна у человека.

Основные положения, выносимые на защиту

Первое положение относится к фенотипам сна в воде у китообразных, второе – к ключевым особенностям сна в воде китообразных и ушастых тюленей (однополушарный сон) и настоящих тюленей (задержки дыхания и билатеральный сон), третье – к двум способам сна в воде, включая однополушарный медленноволновый сон (МС) на поверхности для дыхания и защиты от хищников, а также билатеральный МС и REM-сон при погружениях, и четвертое – к адаптивному сокращению сна, происходящего в периоды миграций и размножения.

Степень разработанности темы

Однополушарный медленный сон был описан у китообразных в 1970-х годах Л.М. Мухаметовым с коллегами. К концу 1980-х годов, когда О.И. Лямин начал работу над докторской диссертацией, особенности сна были изучены у четырех видов зубатых, трех видов ушастых (исследования О.И. Лямина, изложены в кандидатской диссертации) и четырех видов настоящих тюленей. Эти исследования проводились в лабораторных бассейнах, у ластоногих — преимущественно на суше. Механизмы однополушарного сна, его связь с поведением, а также REM-сон у китообразных оставались малоизученными. Сон многих водных и полуводных млекопитающих с необычным образом жизни также не был исследован, а поведенческие данные из океанариумов содержали минимум информации.

Личный вклад автора

Личный вклад автора состоит в непосредственном участии на всех этапах диссертационного исследования, четко изложен и не вызывает никаких сомнений.

Структура и содержание диссертации

Диссертация О.И. Лямина оформлена традиционным образом. Она включает введение, литературный обзор, описание материалов и методов исследований, пять глав с результатами и их обсуждением, итоговое заключение, выводы, список использованной литературы, а также приложения с таблицами.

Каждая глава включает результаты и их обсуждение, которое делается с учетом всего объема уже представленных собственных, а также литературных данных. Обсуждение каждой главы вполне самостоятельно. В заключение автор подводит итоги работы, дает общую картину достигнутых результатов, конкретизируя гипотезы и интерпретации для всей группы водных млекопитающих в сравнении с наземными млекопитающими и птицами.

Текст диссертации состоит из 278 страниц, содержит 91 рисунок и 9 таблиц. Список литературы включает 376 источников, из них 328 — на иностранных языках. Материалы диссертации опубликованы в 30 статьях в журналах из списка ВАК и в 9 других публикациях (коллективных монографиях и иных изданиях), а также в 60 тезисах докладов.

Глава 1 «Введение» содержит все требуемые формальные составляющие этой части диссертационной работы.

В главе 2 «Обзор литературы» раскрыты современные представления о состоянии сна, особенностях сна наземных млекопитающих и птиц, механизмах сна, изменениях параметров сна в процессе онтогенеза, а также о соотношении продолжительности сна и состояния когнитивных процессов, то есть о тех направлениях, которые являются предметом изучения в рамках нейробиологии сна и сомнологии. Следующий раздел дает представление о систематике, эволюции и адаптациях морских млекопитающих. Последние два раздела содержат обзор исследований сна морских млекопитающих, которые были сделаны до начала исследований О.И. Лямина, а также тех исследований, результаты которых составили основу его кандидатской диссертации. Глава завершается **Заключением**, в котором дается оценка первым исследованиям сна китообразных и лаастоногих и обосновывается необходимость продолжения изучения поведенческих и физиологических аспектов необычного сна морских млекопитающих, так и их механизмов.

В главе 3 «**Материалы и методы**» дается подробное (возможно даже избыточное) изложение подходов и методов проведения всех исследований. Производит сильное впечатление и вызывает уважение набор достаточно сложных и трудоемких электрофизиологических методов, а также метода микродиасомноглиза нейромедиаторов для измерения их содержания во внеклеточной жидкости в целях нейрохимического анализа функционирования мозга. При этом эти методы применялись на крупных диких животных, требовавших особых условий содержания.

Глава 4 «**Особенности сна белухи и афалин**» содержит результаты ЭЭГ-исследований сна у этих видов. Белуха стала пятым видом зубатых китов, у которых был выявлен однополушарный сон. Среди важнейших результатов следует выделить следующие: 1) количественная характеристика межполушарной асимметрии ЭЭГ в однополушарном сне, 2) связь между состоянием глаз и параметрами ЭЭГ контралатерального полушария, 3) наличие эпизодов однополушарного сна во время неподвижного состояния на дне, 4) более высокая частота мышечных вздрагиваний у афалин после эпизодов однополушарного сна. По результатам выдвинуты предположения, что однополушарный сон является характерной особенностью всех зубатых китов; бодрствующее полушарие при этом участвует в анализе зрительной информации во время сна; вздрагивания могут быть признаком REM-сна, который у дельфинов может протекать без его «классических» проявлений.

Глава 5 «**Поведенческий покой китообразных**» содержит описание поведения шести видов китообразных (афалина, белуха, косатка, дельфин Коммерсона, азовка и серый кит) глазами сомнолога по примерно одинаковой схеме: характеристика типов плавания (форм поведения) в бассейнах, поведенческие признаки сна, особенности дыхания и изменения поведения в онтогенезе у двух видов – косатки и афалины. Для трех видов такое поведение сделано впервые, включая детеныша серого кита. Возможность наблюдений за поведением детенышем серого кита была большой удачей и этот шанс не был упущен. Автор описывает набор фенотипов сна китообразных (замедленное монотонное плавание, зависание, покой на дне, а также асимметричное состояние глаз) и связывает их представленность как с условиями содержания, так и особенностями самих животных и проводит аналогии между фенотипами сна китообразных в бассейнах и в природе. С учётом полученных электрофизиологических данных О.И. Лямин вполне аргументированно предполагает, что однополушарный сон характерен для всех представителей зубатых китов. Онтогенетический блок данных характеризует поведение детёнышей китообразных, главная особенность которого состоит в непрерывном плавании и сон только во время плавания в течение нескольких

недель или даже месяцев после рождения. В главе обсуждается адаптивное значение такого поведения. Сокращение продолжительности такого поведения в онтогенезе (непрерывного плавания) представляет собой важную особенность онтогенеза поведения китообразных. Характер изменений поведения детенышей с возрастом в аспекте сна и бодрствования отличает их от наземных млекопитающих, у которых продолжительность покоя и сна максимальна после рождения. По мнению автора, совокупность экспериментальных электрофизиологических и поведенческих данных подтверждает сторожевую функцию сна китообразных. Наконец, в заключительной части главы О.И. Лямин выдвигает предположение о выраженности REM-сна у китообразных в том виде, как он представлен у птиц. Детальный анализ имеющихся данных, а также представление о пластичности REM-сна вполне дают основание для такой точки зрения на «проблему REM-сна у китообразных».

Глава 6 «Сон ушастых тюленей» содержит результаты исследований сна двух видов ушастых тюленей – северных морских котиков и южных морских львов. Наибольшее число экспериментов выполнено на северном морском котике, который сочетает признаки сна наземных млекопитающих (билатеральный сон и неподвижность) и китообразных (однополушарный сон в движении). Необычная поза сна в воде у морских котиков позволила установить ряд экологических корреляций, которые подтверждают сторожевую функцию однополушарного сна, а также его роль в поддержании движений. Такая поза позволяет снизить потери тепла (три лапа над водой), контролировать окружающее пространство (один глаз направлен в воду) и обеспечить безопасное дыхание (ноздри над водой). REM-сон в воде может отсутствовать несколько дней, но его продолжительность превышает контрольные значения на суше лишь у половины животных после возвращения на сушу. Переключение между паттернами сна инициируется изменением внешних условий, а именно переходом от сна на суше ко сну в воде. Эксперименты по депривации сна продемонстрировали, что морским котикам не удается навязать «водный» паттерн сна, если они на суше. Сопоставляя в обсуждении новые результаты со своими данными по двум другим видам ушастых тюленей, автор заключает, что все морские котики и вероятно морские львы спят в воде таким же образом, сохраняя двигательную активность. Еще один блок результатов автора свидетельствует, что 108-часовая депривация сна у северных морских котиков не снижала когнитивные способности, включая рабочую память. Результаты отличаются от результатов аналогичных тестов на людях и лабораторных животных, подтверждая предположение, что дикие животные обладают большей устойчивостью к дефициту сна по сравнению с теми, кто обитает в постоянных условиях. Значительная часть результатов этой главы посвящена исследованиям некоторых характеристик сна у морских котиков, включая спек-

тральные характеристики ритмов ЭЭГ, региональные особенности межполушарной асимметрии ЭЭГ, специфику секреции четырех нейромедиаторов из нейронов в коре мозга и подкорковых структурах и их роли в регуляции состояний сна и активного поведения. Такие результаты являются существенным заделом и фундаментальной основой для будущих исследований.

В главе 7 «Сон настоящих тюленей и моржа» автор излагает результаты исследований сна и покоя северных морских слонов, байкальской нерпы, тюленя-монаха и моржа. Проведен сравнительный анализ сна и покоя у девяти видов настоящих тюленей. Установлено, что их фенотипы схожи (позы, неподвижность, закрытые глаза, полиграфические признаки двух стадий), сон не отличается от такового у наземных млекопитающих. Главной особенностью сна этих животных является прерывистый паттерн дыхания.

Ключевой блок данных – это первое электрофизиологическое исследование сна у морского млекопитающего в природе. Важно, что в океане северные морские слоны действительно спят под водой, подобно настоящим тюленям в лабораторных бассейнах, зоопарках и аквариумах. Эта работа представляет собой плод многолетнего коллективного труда десятка экспертов. Она «назревала» десятилетиями в ожидании новых технологий и энтузиастов, готовых посвятить ей годы жизни. «Почерк» и экспертная оценка О.И. Лямина четко прослеживаются на всех этапах исследования. Экологические аспекты такого поведения морских слонов объясняются присутствием в океане опасных хищников – косаток и акул, что убедительно аргументировано автором. Другим важным результатом этой части работы является выявление беспрецедентной способности сокращать продолжительность сна при изменении условий (присутствие хищников, самой воды как другой среды) и приоритетов (кормление). Автор оставляет обсуждение этого аспекта для заключительной части.

Исследования на моржах показали, что их сон на суше напоминает сон морских котиков, включая признаки однополушарного сна и асимметричное состояние глаз, тогда как в воде он сходен с настоящими тюленями. При этом моржи могли спонтанно плавать более трех дней, чередуя такие периоды с продолжительным отдыхом на суше. Это является еще одним примером способности морских млекопитающих сокращать сон при изменении условий обитания. Учитывая данные по тюленям-монахам и северным морским слонам, О.И. Лямин логично предполагает, что в природе заныривание и сон моржей на глубине представляют собой акт адаптации к непогоде и хищникам.

В главе 8 «Сон других водных млекопитающих» автор анализирует особенности сна калана, амазонского ламантина и гиппопотама. Фенотип сна калана сходен с морским котиком: покой в воде проходит на поверхности в характерной

позе, сопровождается движениями, а в REM-сне эта поза нарушается. Ключевыми особенностями сна ламантина является межполушарная асимметрия ЭЭГ в МС и отсутствие вздрагиваний в REM-сне. Эти данные были получены на одном животном. Для гиппопотамов характерен прерывистый характер дыхания и нырявания под воду.

В главе 9 «Заключение» автор подводит итоги своей работы, резюмируя представления об однополушарном сне, фенотипах сна, онтогенезе сна у китообразных, сторожевой функции однополушарного сна, «проблеме REM-сна» у китообразных, изменении структуры сна у морских котиков при переходе с суши в воду, устойчивости морских котиков к депривации сна, соотношении между однополушарным сном, состоянием глаз и двигательной активностью у морских котиков, роли различных нейрохимических систем мозга в развитии однополушарного сна, особенностях сна настоящих тюленей, а также сне ламантина, моржа, калана и гиппопотама. Основные положения этих разделов были сформулированы выше. Последний раздел посвящен данным последних 10–15 лет (включая собственные исследования автора по сну морских слонов, морских котиков и китообразных, а также моржей), которые подтверждают сокращение общего времени и структуры сна в периоды кормления и размножения. По мнению автора, сезонные сокращения сна, связанные с периодами миграций и размножения, широко распространены среди животных. Сокращение сна от нескольких дней до месяцев не оказывает негативного влияния на когнитивные процессы, поведение и физиологическое состояние животных. Дефицит сна компенсируется частично, с эволюционной точки зрения он адаптивен, способствуя репродуктивному успеху.

Глава 10 «Выводы» содержит лаконично изложенные выводы, которые полностью соответствуют цели и задачам исследования, а также приведены в автореферате.

Заключение

Диссертационная работа О.И. Лямина производит самое благоприятное впечатление и достойна самой высокой оценки. В физиологической части исследования выполнены на высоком профессиональном уровне с использованием как широко распространенных электрофизиологических методов (ЭЭГ), так и уникальных высокотехнологических средств (высоко интегрированные миниатюрные логгеры для регистрации поведенческих и полиграфических показателей в естественных условиях). Результаты диссертации включают огромный объем экспериментальных данных, полученных на большом числе видов водных животных с разными экологическими особенностями.

Одним из ключевых подходов работы является выбор северного морского котика и дельфинов афалин в качестве модельных животных, на которых проведено наибольшее количество экспериментов. Установленные взаимосвязи между поведенческими и физиологическими параметрами сна были использованы для формулирования предположений о структуре сна у других, еще не исследованных видов на основе их поведенческого фенотипа. Такой подход был применен при исследовании особенностей сна морских слонов в океане, который прекрасно себя оправдал.

Разделы обсуждения по каждой из пяти глав результатов представляют собой законченный самостоятельный обзорный материал в контексте описанных в них экспериментальных данных. Высказанные О.И. Ляминами гипотезы убедительно обоснованы. Некоторые из них носят дискуссионный характер (например, о модифицированном REM-сне у китообразных) и поэтому требуют дополнительных исследований. Все это четко изложено автором в тексте диссертации и не вызывает никаких возражений. Мне представляется интересным тот факт, что однополушарный сон присущ не только морским млекопитающим, но и птицам. В связи с этим возникает пожелание автору выполнить более подробный анализ сходств и отличий этой формы сна для этих групп животных в будущих исследованиях или публикациях.

Все результаты диссертационного исследования О.И. Лямина в полном виде представлены в его статьях, из которых подавляющее большинство опубликовано в высокорейтинговых международных журналах, а также в главах нескольких отечественных и зарубежных монографий. Автореферат полностью отражает основное содержание диссертации.

Традиционное замечание по оформлению диссертации большого объема можно высказать по поводу неизбежных опечаток, мелких технических ошибок и некорректных выражений. Считаю, что для такой насыщенной разнообразными научными подходами и обширным материалом диссертационной работы мелкие погрешности не дают оснований для какой-либо критики, учитывая важность и оригинальность результатов автора в широкой области нейробиологии. Некоторые разделы работы (описание исследований механизмов сна, спектральных характеристик ЭЭГ) требуют определенной квалификации для понимания. Они изложены на профессиональном уровне для узкого круга специалистов-сомнологов. Однако, суммируя основные результаты и упрощая их описание в конце разделов, автор предусмотрительно изложил их достаточно понятными для широкого круга потенциальных заинтересованных читателей. Поэтому этот комментарий характеризует диссертационную работу несомненно с положительной стороны.

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 заявленным специальностям, а ее автор, Лямин Олег Ирикович, безусловно заслуживает присуждения искомой ученой степени доктора биологических наук по специальностям 1.5.12 - Зоология, 1.5.5 - Физиология человека и животных.

Официальный оппонент:

Доктор биологических наук,
Заведующий кафедрой высшей нервной деятельности
биологического факультета
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»

ЛАТАНОВ Александр Васильевич
тел.: +7 (916) 377-28-78,
e-mail: latanov@neurobiology.ru

«31» января 2025 г.

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:
03.00.13 – Физиология

Адрес места работы:

119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет МГУ.

Телефон: +7 (495) 939-27-76

E-mail: info@mail.bio.msu.ru

ПОДПИСЬ РУКИ
ЗАВЕРЯЮ

Документовед. биологического факультета МГУ