

## 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

Диссертация О.И. Лямина имеет традиционную структуру и состоит из введения, литературного обзора, описания материала и методов, использованных в работе, пяти глав, заключения, выводов, списка использованной литературы и приложения с 9 таблицами. Текст диссертации изложен на 278 страницах текста и включает 91 рисунок и 9 таблиц, которые вынесены в приложение. Список литературы содержит 376 источников, из них 328 на иностранных языках. 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.

Актуальность работы Олега Ириковича Лямина не вызывает ни малейших сомнений. Сон есть своеобразное состояние, которое в обязательном порядке присутствует у всех высших позвоночных (вопрос о сне и сноподобных состояниях у других животных и их гомологии или аналогии со сном высших позвоночных представляется мне не столь однозначным и не вполне очевидным). При этом, несмотря на очевидную важность этого состояния для всех млекопитающих, включая человека, вопрос о механизмах и функции сна пока далёк от разрешения. Во сне многие млекопитающие более уязвимы для хищников, чем во время бодрствования, что заставляет их применять различные методы решения этой проблемы.

Спящие в воде млекопитающие сталкиваются с дополнительными трудностями, по сравнению с наземными формами. Им нужно поддерживать определённые позы сна, чтобы вода не попадала в дыхательные пути, что осложняется при турбулентности поверхности воды. Млекопитающие, обитающие в холодной воде, должны учитывать высокую теплопроводность воды, что может создавать терморегуляционные проблемы при длительной неподвижности. Помимо физиологических вопросов, связанных с состоянием сна, общих для всех млекопитающих, водные млекопитающие должны решать дополнительные экологические и поведенческие проблемы сна, специфические для этой группы животных.

Степень разработанности темы. Однополушарный медленный сон был открыт у китообразных в начале 70-х гг. XX века. Это очень необычная форма сна, открытие которой вызывало большой интерес как у физиологов, так и у специалистов по поведению животных (зоологов). К концу 1980-х гг., когда О.И. Лямин начинал свои исследования в

этой области, особенности сна были исследованы у четырех видов зубатых китов, трех видов ушастых тюленей и четырех видов настоящих тюленей. Информация была неполной, в том числе из-за объективных трудностей проведения исследований на морских млекопитающих. Данные были получены на животных разного возраста и в разных экспериментальных условиях. Записи ЭЭГ были сделаны исключительно в лабораторных условиях. У многих видов водных и полуводных млекопитающих с необычным образом жизни характеристики сна не были исследованы.

Очевидно, что адаптация к водному образу жизни у настоящих и ушастых тюленей сопровождалась изменениями в структуре сна, но имевшиеся записи ЭЭГ были недостаточно продолжительными, чтобы охарактеризовать эти изменения и установить факторы, которые их определяют. Было неизвестно, как ластоногие решают проблему длительного пребывания в воде во время сезонных миграций, когда животные большую часть времени активны. Эта проблема аналогична проблеме продолжительного дефицита сна у птиц – ночных мигрантов в период сезонных перелётов. Оставался открытым вопрос, в какой степени изменения структуры сна и потенциальный дефицит сна могут влиять на когнитивные функции этих животных. Все эти вопросы стали предметом исследований диссертанта.

Главной целью исследования О.И. Лямина было охарактеризовать поведенческие и физиологические адаптации сна водных млекопитающих и установить роль экологических факторов в формировании этих адаптаций. Следует признать, что эта цель была автором успешно достигнута. Олег Ирикович смог показать, что у млекопитающих есть два способа сна в воде. В результате анализа поведенческих признаков быстрого сна у китообразных автор пришёл к выводу, что у этой группы животных, возможно, существует быстрый сон в своеобразной модифицированной форме. Автор продемонстрировал феномен адаптивного снижения сна для реализации миграционного и репродуктивного поведения. Показано, что во время однополушарного сна бодрствующее полушарие обеспечивает реализацию многих функций билатерального бодрствования, включая высокий уровень бдительности и поддержание движения.

Научная новизна диссертационного исследования О.И. Лямина определяется тем, что автор провел исследования сна у 15 видов водных и полуводных млекопитающих, включая 6 видов китообразных, 6 видов ластоногих и трёх других видов водных и полуводных млекопитающих (амазонского ламантина, калана и гиппопотама). Из этих 15 видов у 11 сон был исследован впервые. Исследования были проведены в двух направлениях – сравнительно-физиологическом и эколого-поведенческом и состояли в изучении разных аспектов сна у неисследованных или недостаточно хорошо исследованных видов водных и полуводных млекопитающих. Особое внимание уделялось китообразным и ластоногим, а также некоторым другим видам, которые значительную часть времени проводят в воде. Ценность полученных данных и их научная значимость

определяются необычными характеристиками сна водных и полуводных млекопитающих, которые, как показал автор, существенно отличаются от сна наземных млекопитающих, включая однополушарный сон, отсутствие стадии быстрого сна, продолжительные задержки дыхания и способность спать во время движения, в том числе с одним открытым глазом.

Теоретическая и практическая значимость работы очевидна. Автором получены новые данные о природе однополушарного сна у китообразных и ластоногих, одной из самых необычных форм сна, которая была обнаружена у млекопитающих, а также одной из отправных точек, лежащих в основе современных представлений о локальном и глобальном сне. Получены данные, которые подтверждают гипотезы о функциях однополушарного сна, позволяют рассматривать сон как состояние адаптивной неподвижности, а также об универсальном характере феномена адаптивного снижения сна для реализации миграционного и репродуктивного поведения. Автором диссертации сформулировано представление об однополушарном сне как о состоянии, во время которого 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. Проведен анализ возможных поведенческих признаков быстрого сна у китообразных, результаты которого допускают существование у этой группы быстрого сна в модифицированной форме. Сформулированы поведенческие признаки сна китообразных и ластоногих, которые предоставляют новые возможности для классификации и интерпретации особенностей их поведения в природе и при содержании в условиях океанариумов и морских парков, а также создания оптимальных условий для содержания животных вне их естественной среды обитания. Полученные результаты подчеркивают важность исследования сна морских млекопитающих для понимания механизмов измененных состояний, расстройства и патологий сна у человека (нарушения дыхания во время сна, двигательные расстройства, инсомния, нарушение быстрого сна, парасомнии и др.).

Положения, вынесенные автором на защиту, заключаются в следующем.

Автор полагает, что ключевые признаки сна современных водных млекопитающих сформировали три основных фактора: необходимость всплывать к поверхности воды для дыхания, контролировать состояние окружающей среды и поддерживать эффективную терморегуляцию. У полуводных млекопитающих терморегуляция должна быть обеспечена в двух средах обитания: на суше и в воде. Температурные условия среды обитания и давление хищников суть важнейшие экологические факторы, которые определяют способ сна в воде.

О.И. Лямин утверждает, что однополушарный медленноволновой сон есть основная форма сна у китообразных, а также сна в воде у ушастых тюленей.

Однополушарный медленноволновой сон – это состояние, сочетающее свойства сна и бодрствования. Быстрый, или парадоксальный сон, как утверждает автор, отсутствует у китообразных в том виде, в котором он регистрируется у наземных млекопитающих, однако может присутствовать в видоизмененном виде. Для настоящих тюленей характерен билатеральный медленноволновой сон.

Автор считает, что у млекопитающих сформировались два основных способа сна в воде. Первый – однополушарный медленноволновой сон в движении на поверхности или в верхних слоях воды, что позволяет контролировать положение в условиях турбулентности, обеспечивать регулярное дыхание и терморегуляцию. Такой сон с открытым глазом и сниженное количество быстрого сна повышают вероятность успешного реагирования на приближение хищников. Второй способ – сон во время задержек дыхания и погружений под воду, который сочетается с билатерально-симметричным медленным и быстрым сном, но предполагает регулярные всплытия для дыхания. Сон на глубине снижает риск нападения хищников, а также уменьшает неблагоприятное воздействие погодных факторов на поверхности.

Сокращение сна в периоды миграций и размножения – широко распространенное явление среди различных животных, включая морских и наземных млекопитающих, а также птиц. Снижение продолжительности (дефицит) сна в течение нескольких недель или месяцев не оказывает необратимого негативного воздействия на когнитивные процессы, адаптивное поведение или физиологическое состояние животных и не всегда сопровождается выраженным компенсаторным увеличением количества сна. Снижение продолжительности сна имеет адаптивный характер и способствует накоплению жизненно важных ресурсов, улучшению общего состояния и репродуктивному успеху.

Степень достоверности результатов подтверждается публикаций всех основных положений диссертации в ведущих международных и отечественных научных изданиях. Результаты исследований О.И. Лямина неоднократно докладывалась на представительных научных мероприятиях в России, США, Канаде, Бельгии, Новой Зеландии, ЮАР, Нидерландах, Италии и других странах.

Личный вклад автора заключается в непосредственном участии во всех этапах диссертационного исследования, в том числе анализ научной литературы, планирование исследований, разработку и подготовку методик исследований, организацию ухода за экспериментальными животными, проведение экспериментов, включая проведение операций по вживлению регистрирующих электродов и проб, сбор экспериментальных данных, анализ и интерпретация результатов, а также написание всех публикаций (включая в соавторстве) по выполненной работе. Все выводы и положения сделаны самим соискателем.

Во введении автор обосновывает актуальную выбранной им темы исследований, характеризует цели и задачи, указывает на научную новизну проделанной работы,

обосновывает её теоретическое и научно-практическое значение работы, кратко характеризует применяемую им методологию исследований (следует подчеркнуть, что методология – это не материал и методы; они подробно описываются в следующей главе диссертации), формулирует основные положения, выносимые на защиту, перечисляет способы апробация результатов работы, выделяет свой личный вклад в работу и т.д.

Во второй главе «Литературный обзор» приводится исчерпывающий обзор мировой литературе по проблеме сна у водных и полуводных млекопитающих. Следует отметить, что в соответствии с междисциплинарной природой проведённых О.И. Ляминим исследований и написанной им диссертации, обзор литературы включает как нейробиологические исследования физиологии сна, так и поведенческие работы, выполненные на водных млекопитающих.

В главе «Материалы и методы» автор, в соответствии с её названием, исчерпывающе описывает методы, применённые им в ходе исследований, и виды млекопитающих, от которых был собран материал. Методы, применённые автором, соответствуют самым высоким мировым стандартам (state-of-the-art), а диапазон объектов впечатляет своим разнообразием.

В главе 4 «Особенности сна белухи и дельфинов афалин» изложены результаты электрофизиологических исследований особенности сна белухи, приведены спектральные характеристики медленного сна у белухи и афалины, установлено соотношение между стадиями медленного сна и состоянием глаз у белухи и афалины, установлено соотношение между мышечными вздрагиваниями и паттерном ЭЭГ у афалины, а также идентифицировать элементы поведения у белухи, которые, по мнению автора, могут быть признаками быстрого сна. Исследования были проведены на одной особи белухи и четырех особях дельфина афалины. Следует отметить, что параметры сна белухи были исследованы впервые. Анализ ЭЭГ у многих особей разных видов дельфинов не выявили признаков парадоксального (быстрого) в том виде, в каком он регистрируется у наземных млекопитающих. Ключевой признак быстрого сна – вздрагивание глаз – не удалось зафиксировать у дельфинов, т.к. автору не удалось отладить методику вживления электродов в надглазничные выступы у этих животных. Вопрос о наличии или отсутствии этого важнейшего поведенческого признака этой формы сна у дельфинов остался открытым. Как автором в ходе его исследований, так и другими исследователями были зарегистрированы мышечные вздрагивания, похожие на соответствующие реакции у наземных млекопитающих. Кроме того, во время вздрагиваний у животных наблюдались признаки снижения мышечного тонуса (заваливание на бок), прекращения двигательной активности во время плавания и дезориентации. В этой главе автор воздерживается от подробного обсуждения значения этих наблюдений, создавая тем самым определённый саспенс.

В главе 5 «Поведенческий покой китообразных» автор излагает результаты и обсуждает поведенческие исследования сна у афалин, белух, косаток, дельфинов Коммерсона, азовок и серого кита. Автор отмечает, что у шести видов китообразных были зарегистрированы мышечные вздрагивания, которые он считает поведенческими признакам быстрого сна, который не удаётся отметить у этих животных методами электрофизиологии (см. предыдущую главу). Если согласиться с мнением автора, что эти вздрагивания являются поведенческим указанием на быстрый сон, приходится признать, что эта форма сна занимает менее 1% в общей продолжительности сна китообразных, что меньше, чем у любых других млекопитающих.

В главе 6 «Сон ушастых тюленей» автор приводит результаты своих нейробиологических и поведенческих исследований сна северных морских котиков. В главе 7 «Сон настоящих тюленей и моржа» приведены и обсуждены результаты аналогичных исследований, проведённых автором на северных морских слонах и моржах. В главе 8 «Сон других водных млекопитающих» приведены данные, полученные на амазонском ламантине, калане и гиппопотама. Для амазонского ламантина были получены и проанализированы записи ЭЭГ, для калана и гиппопотама в распоряжении автора были только результаты поведенческих исследований ритма активности и покоя.

В разделе «Заключение» автор в сжатой форме суммирует полученные результаты и выводы, подробно описанные в предыдущих главах. Перечисление этих выводов не входит в задачу оппонента; они в наиболее концентрированном виде отражены в положениях, выносимых на защиту, которые уже обсуждались в отзыве. В разделы «Выводы» приводятся основные выводы, которые автор делает из проведённой работы. Эти выводы сформулированы чётко и понятно, их количество (десять) является вполне разумным для докторской диссертации.

В целом финальные положения не вызывают существенных возражений, кроме одного. Важным выводом, который делает автор из проведённых исследований, является представление о том, что водные млекопитающие могут существенно сокращать количество сна в определённых поведенческих ситуациях безо всякого ущерба для когнитивных функций. Автор подчёркивает, что 108-часовая депривация сна у северных морских котиков не оказывала никакого негативного влияния на когнитивные процессы и функции, которые были задействованы в определении объектов по визуальным признакам и в поддержании кратковременной памяти. Более того, в таком состоянии морские котики решали когнитивные задачи даже лучше, чем в контрольных условиях. Автор приходит к выводу, что снижение продолжительности сна в период размножения и сезонных миграций не является проблемой для водных млекопитающих, и приводит в качестве параллели мигрирующих птиц. Действительно, до недавнего времени было принято считать, что мигрирующие ночью дневные птицы испытывают сильный дефицит сна на протяжении многих недель. Однако последние исследования показали, что для птиц эта

проблема сильно преувеличена (Bäckman et al. 2017a. J. Avian Biol. 48: 309–319. <https://doi.org/10.1111/jav.01068> ; Bäckman et al. 2017b. J. Comp. Physiol. A 203: 543–564. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1165-9> ), поскольку ночной миграционный полёт в период миграции имеет место далеко не каждую ночь в течение нескольких недель (см. обзор: Чернецов 2023. Труды Зоологического института РАН 327 (4): 607–622. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.4.607> ). Нельзя сказать, что проблема дефицита сна у мигрирующих птиц отсутствует, но она является далеко не такой острой, как было принято считать. Это замечание, однако, касается только сравнения с птицами и никак не затрагивает сути исследований автора на водных млекопитающих.

При желании можно сделать ряд мелких замечаний по оформлению диссертации. Где-то научные латинские названия не выделены курсивом, на с. 129 в тексте на русском языке белокрылая морская свинья вдруг оказывается названа Dall's porpoise. Но это незначительные замечания, которые лишь слегка портят впечатление от аккуратно оформленной и в целом хорошо вычитанной рукописи.

В целом нельзя не признать, что диссертационная работа Лямина Олега Ириковича на тему «Сон водных млекопитающих: эколого-поведенческие и физиологические адаптации» является цельным комплексным научным трудом и отвечает всем требованиям, предъявляемым к диссертациям на соискание учёной степени доктора биологических наук. По существу содержания и оформлению она соответствует требованиям пунктов 9–14 «Положения о присуждении учёных степеней», утверждённого постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. № 842, предъявляемым к докторским диссертациям. Считаю, что Лямин Олег Ирикович заслуживает присуждения учёной степени доктора биологических наук по специальностям 1.5.12 – зоология и 1.5.5 – физиология человека и животных.

23 января 2025 г.

Чернецов Никита Севирович

Директор ~~Федерального государственного~~ бюджетного учреждения науки  
Зоологического ~~института~~ Российской академии наук  
доктор биологических наук (специальность 1.5.12 – зоология),  
член-корреспондент РАН  
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1  
Тел.: (812) 328-00-11  
e-mail: [director@zin.ru](mailto:director@zin.ru)  
<https://www.zin.ru/>