



СОЦИАЛЬНАЯ СРЕДА РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА И ФОРМИРОВАНИЕ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ В ЗРЕЛОМ ВОЗРАСТЕ

ШИШЕЛОВА А.Ю.*, *Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН; Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова, Москва, Россия, e-mail: ihna_ann@mail.ru*

РАЕВСКИЙ В.В.**, *Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия, e-mail: vraevsky@ihna.ru*

Настоящее исследование посвящено изучению влияния изменения социальной среды в гнезде со 2-го по 20-й день жизни особи на проявление исследовательского поведения в зрелом возрасте. Исследование выполнено на крысах линии Wistar. Для оценки двигательной активности использовали стандартные показатели поведения в «открытом поле». Анализировали длину пути, среднюю скорость перемещения индивида, максимальную скорость перемещения за период тестирования, время, проведенное без видимого перемещения, число выходов в центральную зону. Установлено, что у интактных особей, воспитанных совместно с сенсорно депривированными сибсами, изменяется выраженность исследовательского поведения. Выявлено, что критическим периодом, в течение которого изменение социальной среды оказывает более существенное влияние на формирование исследовательского поведения, является период с 9-го по 20-й день жизни.

Ключевые слова: онтогенез поведения, ограничение видоспецифической афферентации, исследовательское поведение.

Введение

Исследование динамики формирования ранних поведенческих реакций позволило установить фундаментальную закономерность, заключающуюся в наличии корреляций сроков первого проявления видоспецифических форм поведения и созревания у новорожденных (Шिशелова, Раевский, 2009). Такая синхронность, по нашему мнению, является фактором, способствующим интеграции разрозненно сформированных форм поведения в функциональные системы, обеспечивающие адапта-

Для цитаты:

Шिशелова А.Ю., Раевский В.В. Социальная среда раннего онтогенеза и формирование исследовательского поведения в зрелом возрасте // Экспериментальная психология. 2019. Т. 12. № 3. С. 142—147. doi:10.17759/exppsy.2019120311

* Шिशелова А.Ю. Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории нейроонтогенеза, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН; доцент кафедры физиологии, Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова. E-mail: ihna_ann@mail.ru

** Раевский В.В. Доктор биологических наук, заведующий лабораторией нейроонтогенеза, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН. E-mail: vraevsky@ihna.ru



цию организма в зрелом возрасте. Ограничение видоспецифической информации (выстригание вибрисс у крысят) в разные сроки постнатальной жизни выявило два критических периода раннего онтогенеза — со 2-го по 9-й день и с 10-го по 20-й день жизни, характеризующиеся специфическими изменениями корреляционных связей между сроками появления ранних поведенческих реакций. В то же время обнаружено, что указанные изменения можно выявить и у интактных животных, выращенных в особых условиях, к которым относятся меньшее проявление материнской заботы или воспитание совместно с сибсами, подвергшимися вибриссэктомии (Шишелова, Раевский, 2009; Шишелова, Раевский, 2016; Curley, Davidson, Bateson, Champagne, 2009). Обнаруженная закономерность позволяет предположить, что изменение социальной среды в гнезде может оказывать долговременное воздействие на формирование адаптивного поведения. В задачу настоящей работы входило изучение особенностей исследовательского поведения взрослых животных, выращенных совместно с вибриссэктомированными сибсами.

Методика

Работа выполнена на потомстве самок Wistar, полученных из питомника «Столбовая». Все эксперименты выполняли в соответствии с требованиями Директивы Совета Европейского Сообщества (86/609/ЕЕС) об использовании животных для экспериментальных исследований.

В трех пометах со 2-го по 9-й день и в четырех пометах с 9-го по 20-й день жизни у половины крысят ежедневно выстригали усовые вибриссы, другую половину помета подвергали хэндлингу. Последние составляли две экспериментальные группы (N=11 и N=13 крысят обоего пола соответственно).

Две контрольные группы (по три помета в каждой) были представлены интактными животными, воспитанными в обычных условиях, но подвергаемыми ежедневной процедуре хэндлинга со 2-го по 9-й или с 9-го по 20-й день жизни.

В возрасте 3 месяцев с помощью компьютерной программы «Easy Track» однократно тестировали поведение самцов в течение первых (t_1) и вторых (t_2) пяти минут пребывания в «открытом поле». Поведение крыс в течение первых 5 минут в «открытом поле» в равной степени определяется как тревожностью в незнакомой обстановке, так и исследовательской активностью (Denenberg, 2000). Результаты последующего 5-минутного тестирования более специфично отражают исследовательские реакции. Анализировали длину пути, среднюю скорость перемещения животного, максимальную скорость перемещения за период тестирования, время, проведенное без видимого перемещения (продолжительность «сидения»), число выходов в центральную зону (квадрат в центре поля).

При обработке данных использовали непараметрические статистические критерии — парный Вилкоксона (T), Манна—Уитни (U) и сравнение двух пропорций.

Результаты

Поведение сибсов крыс, вибриссэктомированных со 2-го дня.

Сравнительный анализ поведения животных в первые и вторые пятиминутные отрезки тестирования в открытом поле (t_1 и t_2) позволил установить, что у крыс контрольной группы двигательная активность выше в первые 5 минут тестирования (табл. 1).



Таблица 1

Показатели двигательной активности в «открытом поле» самцов крыс, выращенных в стандартной социальной среде и совместно с вибриссэктомированными со второго дня жизни сибсами, за периоды t_1 и t_2

Показатель поведения	Контрольная группа $n=15$		Экспериментальная группа $n=6$	
	t_1	t_2	t_1	t_2
Длина пути, см	1657,3 ± 160,6	1036,3** ± 199,1	1273,4 ± 178,8	763,5 ± 215,1*
$V_{\text{ср}}$, см/с	5,5 ± 0,5	3,5 ± 0,6**	4,3 ± 0,6	2,5 ± 0,7*
$V_{\text{макс}}$, см/с	38,1 ± 1,6	32,6 ± 3,8	31,4 ± 1,8#	22,0 ± 5,6*#
Продолжительность «сидения», с	131,0 ± 10,2	195,4 ± 18,5**	147,0 ± 17,9	206,8 ± 27,4*

Примечание: $M \pm m$; «*» — $p < 0,05$; «**» — $p < 0,001$ (парный критерий Т Вилкоксона, сравнение показателей в периоды t_1 и t_2); «#» — $p < 0,05$ (тест U, сравнение контрольной и экспериментальной группы); n — число животных в группе.

Так, от первого ко второму периоду теста длина пути и средняя скорость статистически значимо уменьшались, а продолжительность отсутствия перемещения («сидение») возрастала. У крыс, выращенных совместно с вибриссэктомированными сибсами, также происходило заметное уменьшение двигательной активности и увеличение продолжительности «сидения» во второй период по сравнению с первым.

Показатели двигательной активности в указанные периоды тестирования у крыс контрольной и экспериментальной групп не различались, за исключением $V_{\text{макс}}$ ($p = 0,018$ для периода t_1 и $p = 0,047$ для периода t_2).

Поведение сибсов крыс, вибриссэктомированных с 9-го дня.

Сравнительный анализ поведения животных в первые и вторые пятиминутные отрезки тестирования в открытом поле (t_1 и t_2) показал, что у крыс контрольной группы от первого ко второму периоду теста статистически значимо уменьшаются общая длина пройденного пути, средняя скорость перемещения и число крыс, выходящих в центральную зону. Продолжительность сидения возрастает, а максимальная скорость перемещения в оба периода остается сходной в обеих группах животных (табл. 2).

В отличие от контрольных животных, у крыс, выращенных совместно с вибриссэктомированными сибсами, показатели поведенческой активности в периоды t_1 и t_2 не различались. По сравнению с контрольной группой у сибсов вибриссэктомированных животных были статистически значимо больше длина пройденного пути и скорость движения. В противоположность этому, продолжительность сидения была меньше. Еще одно различие заключалось в большем посещении центральной зоны «открытого поля» сибсами вибриссэктомированных крысят в течение второго периода (t_2).

Обсуждение

Результаты многочисленных исследований адаптивного поведения животных свидетельствуют об особом значении материнской заботы для обеспечения оптимального развития новорожденных (Pérez-Torrero, Rubio-Navarro; 2015, Tang, Reeb-Sutherland, Romeo, McEwen, 2014). Существенное значение при этом имеет тактильная афферентация, отражающая контактное взаимодействие, как с матерью, так и с сибсами (Ardiel, Rankin, 2010). Настоящее ис-



Таблица 2

Показатели двигательной активности в «открытом поле» самцов крыс, выращенных в стандартной социальной среде и совместно с вибриссэктомированными с девятого дня жизни сибсами, за периоды t_1 и t_2

Показатель поведения	Контрольная группа n=12		Экспериментальная группа n=7	
	t_1	t_2	t_1	t_2
Длина пути, см	1018,0 ± 159,4	518,7 ± 136,4 **	1830,8 ± 213,7 #	1308,8 ± 172,9 ##
V _{ср} , см/с	3,4 ± 0,5	1,8 ± 0,5 **	6,1 ± 0,7 #	4,4 ± 0,6 ##
V _{макс} , см/с	29,1 ± 2,0	21,6 ± 3,7	42,6 ± 4,3 ##	39,2 ± 4,4 #
Продолжительность «сидения», с	179,5 ± 14,4	239,1 ± 15,6 **	115,1 ± 15,5 #	163,4 ± 16,1 #
Число крыс, выходящих в центральную зону	12 (100%)	3 & (25%)	7 (100%)	7 && (100%)

Примечание: M ± m для первых четырех показателей; «*» — p < 0,05; «**» — p < 0,001 (парный критерий Т Вилкоксона, сравнение показателей в периоды t_1 и t_2); «#» — p < 0,05; «##» — p < 0,01 (тест U, сравнение контрольной и экспериментальной группы); & — сравнение показателей в периоды t_1 и t_2 , && — сравнение контрольной и экспериментальной групп (сравнение двух пропорций, p < 0,01); n — число животных в группе.

следование продемонстрировало влияние изменения социальной среды в гнезде в виде сенсорной депривации части крысят на формирование поведения интактных сибсов. Ключевым фактором в формировании поведения индивида служит взаимодействие с объектами окружающей среды (Крылов, Александров, 2009). При этом индивид не только получает видоизмененные сигналы от окружающих объектов (что в наших условиях моделировалось путем ограничения вибриссной афферентации у части крысят в помете), но и оказывает влияние на них. Таким образом, модификация поведения у депривированных животных может служить причиной изменения поведения интактных сибсов. При этом установлено, что указанная процедура по изменению социальной среды оказывает незначительное влияние в случае, когда вибриссэктомия осуществляется со 2-го по 9-й день жизни, в то время как сенсорная депривация с 9-го по 20-й день обуславливает изменение исследовательского поведения взрослых животных по большинству показателей двигательной активности. С одной стороны, такая разная чувствительность к сенсорным факторам в раннем онтогенезе свидетельствует о большей пластичности нервных процессов в период со 2-го по 9-й день жизни, что обеспечивает лучшую адаптацию развивающегося организма. С другой стороны, полученные в настоящем исследовании результаты хорошо согласуются с полученными нами ранее данными о более существенном нарушении корреляционных связей между сроками появления ранних поведенческих реакций после осуществления вибриссэктомии с 9-го дня жизни, что препятствует объединению разрозненно сформированных реакций в целостное поведение (Шишелова, Раевский, 2009). Возможно, нарушение видоспецифического сенсорного притока в более поздние сроки происходит уже на фоне развития ряда «преспециализаций» нейронов головного мозга, служащих основой для процесса специализации нейронов во время развития индивидуально-специфических поведенческих актов в более зрелом возрасте (Александров, 2011).

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют об обоснованности выделения в раннем онтогенезе исследованных нами индивидов двух критических периодов, в разной степени чувствительных к изменениям социальной среды, в которой индивиды развиваются.



Финансирование

Работа поддержана грантом РФФИ № 18-013-00597 «Социальные факторы, аггравирющие проявление абсанс-эпилепсии».

Литература

1. Александров Ю.И. Закономерности актуализации индивидуального опыта и реорганизации его системной структуры: комплексное исследование. Методологические проблемы системного анализа // Труды ИСА РАН. Москва. 2011. Т. 61. № 3, С. 4–29.
2. Крылов А.К., Александров Ю.А. Особенности взаимодействия рефлексорного агента со средой: модельное исследование // Экспериментальная психология. 2009. Т. 2. № 1. С. 5–22.
3. Шишелова А.Ю., Раевский В.В. Влияние вибриссэктомии в раннем постнатальном онтогенезе у крысят на развитие поведения // Журнал высшей нервной деятельности. 2009. Т. 59. № 3. С. 326–334.
4. Шишелова А.Ю., Раевский В.В. Влияние опыта материнства на формирование видоспецифического поведения потомства в раннем онтогенезе // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2016. Т. 52. № 5. С. 347–353.
5. Ardiel E.L., Rankin C.H. The importance of touch in development // *Pediatr. Child Health*. 2010. Vol. 15 (3). P. 153–156.
6. Curley J.P., Davidson S., Bateson P., Champagne F.A. Social enrichment during postnatal development induces transgenerational effects on emotional and reproductive behavior in mice // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2009. Vol. 3 (25). P. 1–14. doi: 10.3389/neuro.08.025.2009
7. Denenberg V.H. Evolution proposes and ontogeny disposes // *Brain and Language*. 2000. Vol. 73 (2). P. 274–296.
8. Pérez-Torrero E., Rubio-Navarro L. Maternal Behavior Their Adjustments and Implicated Factors [Электронный ресурс] // *Journal of Behavioral and Brain Science*. 2015. Vol. 5 (2). P. 40–55. URL: <http://dx.doi.org/10.4236/jbbs.2015.52004>
9. Tang A.C., Reeb-Sutherland B.C., Romeo R.D., McEwen B.S. On the causes of early life experience effects: evaluating the role of mom // *Front Neuroendocrinol*. 2014. Vol. 35 (2): 245–51. doi:10.1016/j.yfrne.2013.11.002

THE SOCIAL ENVIRONMENT OF EARLY ONTOGENESIS AND THE FORMATION OF RESEARCH BEHAVIOR IN ADULTHOOD

SHISHELOVA A.YU.*, *Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS; Pirogov Russian National Research Medical University, Moscow, Russia,*
e-mail: ihna_ann@mail.ru

RAEVSKY V.V.**, *Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia,*
e-mail: vraevsky@ihna.ru

For citation:

Shishelova A.Yu., Raevsky V.V. The social environment of early ontogenesis and the formation of research behavior in adulthood. *Ekspierimetal'naya psikhologiya = Experimental psychology (Russia)*, 2019, vol. 12, no. 3, pp. 142–147. doi:10.17759/exppsy.2019120311

* Shishelova A.Yu. PhD in Biological Sciences, Senior Researcher, Laboratory of Neuroontogenesis, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS; Associate Professor, Department of Physiology, Pirogov Russian National Research Medical University, Moscow, Russia. E-mail: ihna_ann@mail.ru

** Raevsky V.V. Doctor of Biological Sciences, Head of the Laboratory of Neuroontogenesis, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia. E-mail: vraevsky@ihna.ru



The influence of changes in the social environment in the nest from the 2nd to the 20th day of life on the manifestation of research behavior in adulthood has been studied. The study was performed on Wistar rats. To assess the motor activity used standard indicators of behavior in the “open field”. Analyzed the length of the path, the average speed of movement of the individual, the maximum speed of movement during the testing period, the time spent without visible movement, the number of exits to the central zone. It has been established that intact individuals, brought up together with sensory deprived siblings, change the severity of research behavior. It was revealed that the critical period during which a change in the social environment has a more significant influence on the formation of research behavior is the period from the 9th to the 20th day of life.

Keywords: behavior ontogeny, restriction of species-specific afferentation, exploratory behavior.

Funding

This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project № 18-013-00597 “Social factors aggravating manifestation of absence-epilepsy”).

References

1. *Aleksandrov Ju.I.* Zakonomernosti aktualizacii individual'nogo opyta i reorganizacii ego sistemnoj struktury: kompleksnoe issledovanie, “Metodologicheskie problemy sistemnogo analiza” [Laws of actualization of individual experience and reorganization of its system structure: a comprehensive study, “Methodological problems of system analysis”]. Trudy ISA RAN, Moscow, 2011, V. 61, № 3, pp. 4–29. (In Russ.).
2. *Krylov A.K., Aleksandrov Ju.I.* Osobennosti vzaimodejstviya reflektornogo agenta so sredoj: model'noe issledovanie [Peculiarities of interaction of a reactive agent with the environment: a model study] *Ekspperimental'naya psikhologiya [Experimental Psychology]*, 2009, V. 2, № 1, pp. 5–22. (In Russ., abstr. in Engl.).
3. *Shishelova A.Ju., Raevsky V.V.* Vlijanie vibrisssektomii v rannem postnatal'nom ontogeneze u kryssjat na razvitie povedenija [Influence of vibrissectomy in early postnatal ontogeny in rat pups on behavior development]. *Zhurnal vysshej nervnoj dejatel'nosti [Journal of Higher Nervous Activity]*, 2009, V. 59, № 3, pp. 326–334. (In Russ., abstr. in Engl.).
4. *Shishelova A.Ju., V.V.Raevskij.* Vlijanie opyta materinstva na formirovanie vidospecificheskogo povedenija potomstva v rannem ontogeneze [Influence of the motherhood experience on the formation of species-specific behavior of the offspring in early ontogeny] *Zhurnal jevoljucionnoj biohimii i fiziologii [Journal of evolutionary biochemistry and physiology]*, 2016, V. 52, № 5, pp. 347–353. (In Russ., abstr. in Engl.).
5. *Ardiel E.L., Rankin C.H.* The importance of touch in development. *Pediatr. Child Health*, 2010. Vol. 15 (3), pp. 153–156.
6. *Curley J.P., Davidson S., Bateson P., Champagne F.A.* Social enrichment during postnatal development induces transgenerational effects on emotional and reproductive behavior in mice. *Frontiers in behavioral neuroscience*, 2009. Vol. 3 (25), pp. 1–14. doi:10.3389/neuro.08.025.2009
7. *Denenberg V.H.* Evolution proposes and ontogeny disposes. *Brain and Language*, 2000. Vol. 73, pp. 274–296.
8. *Pérez-Torrero E., Rubio-Navarro L.* Maternal Behavior Their Adjustments and Implicated Factors. *Journal of Behavioral and Brain Science*. 2015. Vol. 5 (2), pp. 40–55. URL: <http://dx.doi.org/10.4236/jbbs.2015.52004>
9. *Tang A.C., Reeb-Sutherland B.C., Romeo R.D., McEwen B.S.* On the causes of early life experience effects: evaluating the role of mom. *Front Neuroendocrinol*. 2014. Vol. 35 (2), pp. 245–51. doi:10.1016/j.yfrne.2013.11.002