



## РАННИЙ СЕНСОРНЫЙ ОПЫТ ОПРЕДЕЛЯЕТ РАЗНООБРАЗИЕ 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

**АЛИЕВ Р.Р.\*\***, *Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, Пущино, Московская область; Московский физико-технический институт (государственный университет), Долгопрудный, Московская область; НИИ Кардиологии, Федеральный научно-клинический центр ФМБА, Москва, Россия,*  
e-mail: rubaliev@gmail.com

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

Работа посвящена исследованию значения раннего сенсорного опыта для формирования исследовательского поведения у взрослых животных. Изучали влияние ограничения видоспецифической афферентации у крыс линии Вистар с 9–го по 20–й день постнатального онтогенеза (выстригание вибрисс) на структуру поведения взрослых животных в «открытом поле». Для оценки двигательной активности животных использовали как стандартные показатели поведения в «открытом поле», так и численный анализ кинематических характеристик движения: положения животного, скорости и ускорения его движения. Обнаружено, что взрослые крысы, подвергавшиеся вибриссэктомии в критический период молочного вскармливания, имеют сниженную исследовательскую активность в «открытом поле». Установлено, что параметры движения таких животных характеризуются меньшей внутривидовой вариативностью по сравнению с контрольной группой. Таким образом, дефицит видоспецифической афферентации в раннем онтогенезе приводит к ограничению разнообразия исследовательского поведения в зрелом возрасте.

**Ключевые слова:** онтогенез поведения крыс, «открытое поле», удаление вибрисс, скорость движения, ускорение движения, исследовательская активность.

### Для цитаты:

Шिशелова А.Ю., Алиев Р.Р., Раевский В.В. Ранний сенсорный опыт определяет разнообразие исследовательского поведения в зрелом возрасте // Экспериментальная психология. 2015. Т. 8. № 1. С. 73–84.

\* **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. E-mail: ihna\_ann@mail.ru

\*\* **Алиев Р.Р.** Доктор физико-математических наук, ведущий научный сотрудник, Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН; заведующий лабораторией электрофизиологии, профессор кафедры вычислительной математики, Московский физико-технический институт (государственный университет); заведующий отделом экспериментальной кардиологии, НИИ Кардиологии, Федеральный научно-клинический центр ФМБА. E-mail: rubaliev@gmail.com

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



## Введение

Процессы, происходящие в развивающейся нервной системе во время раннего постнатального онтогенеза, являются основой для формирования сложных видов целенаправленного поведения, используемых во взрослом возрасте. Функциональные системы ранних поведенческих актов в последующем подвергаются реорганизации в результате взаимодействия особи со средой, расширения спектра потребностей и получения нового опыта в процессе их удовлетворения. По мере усложнения поведения и обучения в мозге происходит формирование новых специализаций нейронов и аккомодационная реконсолидация уже существующих нейронных взаимодействий (Сварник и др., 2011; Созинов и др., 2013).

В раннем онтогенезе развитие поведения и психики во многом определяется характеристиками поступающих от ближайшего социального окружения видоспецифических сигналов (Ardiel, Rankin, 2010; Curley et al., 2009; Curley et al., 2011; Denenberg, 2000; Pryce, Feldon, 2003; Rodel, Meyer, 2011). У незрелорождающихся животных в первые недели жизни основным источником видоспецифической афферентации являются мать и сибсы (Ardiel, Rankin, 2010; Denenberg, 2000; Pryce, Feldon, 2003). Сенсорную информацию о них норные животные получают главным образом с помощью вибрисс, преимущественно усювых (mystacial) (Grant, Mitchinson et al., 2012; Grant, Sperber et al., 2012; Landers, Sullivan, 2012; Miyazaki et al., 2012).

Созревание вибриссной системы у крыс происходит постепенно в течение первых 3-х недель жизни (Grant, Mitchinson et al., 2012; Erzurumlu, 2010; Shoykhet, Simons, 2008). Первым этапом является формирование корковых проекций усювых вибрисс в виде топически организованных скоплений нейронов – «бочонков». Этот процесс у крысят завершается к 5-му – 7-му дню постнатального онтогенеза (Erzurumlu, 2010) и позволяет оценивать количественные и качественные характеристики предметной среды. Однако в этот период восприятие через вибриссы является «пассивным» и осуществляется благодаря случайным отклонениям вибрисс при контактах с сибсами и матерью (Grant, Mitchinson et al., 2012). Это согласуется с характером поведения крысят в этом возрасте: большую часть времени они спят, прижавшись друг к другу, ходьба, стойки и другие характерные для взрослых животных проявления двигательной и исследовательской активности отсутствуют (Bolles, Woods, 1964).

После 8-го дня жизни начинают появляться активные движения усювых вибрисс («whisking»). К концу 2-й недели, перед открытием глаз, движения вибрисс у крысят становятся целенаправленными, «ощупывающими», сходными по характеру с наблюдающимися у взрослых особей. С этого возраста вибриссная система начинает активно участвовать в контроле текущего поведения (Grant, Mitchinson et al., 2012; Erzurumlu, 2010). В это же время формируются основные индивидуальные поведенческие акты: ходьба, манипуляционная активность, груминг, стойки с опорой и без опоры (Bolles, Woods, 1964; Grant, Mitchinson et al., 2012).

Для формирования ранних поведенческих реакций и открытия глаз характерным является наличие высокой степени корреляций между сроками их появления (Шишелова, Раевский, 2009). Согласно предложенной нами гипотезе, такая синхронность является фактором, обеспечивающим интеграцию разрозненно сформированных ранних форм поведения в новые функциональные системы, определяющие многообразие и, возможно, индивидуальный характер поведения. Ранее нами было показано, что проявление этой синхронности зависит от видоспецифической афферентации в раннем онтогенезе (Шишелова, Раевский, 2009). Ограничение ее за счет выстригания вибрисс с 9-го по 20-й дни жизни



разобщиает созревание указанных форм поведения. Последнее позволило сформулировать задачу настоящей работы – определение качества и степени влияния раннего сенсорного опыта на многообразие и индивидуальные характеристики исследовательской активности – одного из важнейших для адаптации видов поведения грызунов.

### Методика

Работа выполнена на выращенных в лаборатории самцах крыс линии Вистар, полученных от пяти первородящих самок. Все эксперименты были выполнены в соответствии с требованиями Директивы Совета Европейского сообщества (86/609/ЕЕС) об использовании животных для экспериментальных исследований.

На 2-й день после рождения проводили осмотр пометов, в каждом оставляли по 8 крысят. С 9-го по 20-й день жизни у половины крысят из каждого помета ежедневно ножницами выстригали усовые вибриссы (опытная группа), у другой половины помета теми же ножницами поглаживали область кожного покрова вокруг вибрисс (контрольная группа). В возрасте 28 дней крысят отсаживали от матери и далее содержали группами по 3–4 самца в каждой клетке. В возрасте 90 дней тестировали поведение самцов в «открытом поле». За 2 дня до теста проводили кратковременный хэндлинг животных (взятие в руки и пересадка в переноску на 5 мин) для снижения стрессогенности тестирования и повышения двигательной активности. Всего было исследовано поведение десяти контрольных и семи опытных животных.

«Открытое поле» представляло собой квадратную, равномерно освещенную арену черного цвета размером 108x108 см, огороженную стенками высотой 40 см. Эксперимент начинали с посадки животного в центр «открытого поля». Время тестирования составляло 10 мин.

Для тестирования использовали видеотрекинг. Поведение животного снимали видеокамерой, установленной на высоте 185 см над «открытым полем». Регистрирующий компьютер был размещен в соседней комнате. Управление, запись и анализ изображения осуществляли с помощью компьютерной программы «Easy Track», которая определяла координаты положения крысы каждые 40 мс. Координаты использовались для построения пути перемещения (траектории) и для вычисления кинематических характеристик движения. Центр координат был совмещен с центром «открытого поля». Перед тестированием в отображаемом программой «открытом поле» выделяли центральную зону в виде квадрата площадью 1/9 от всей площади «открытого поля» (рис. 1А).

Число стоек и актов груминга подсчитывали суммарно за 10 мин тестирования посредством визуального наблюдения за поведением животного на мониторе.

На первом этапе сбора данных с помощью программы «Easy Track» вычисляли следующие показатели двигательной активности: длину пройденного пути (ДП), среднюю ( $V_{ср}$ , усредненное значение за период тестирования) и максимальную скорости движения животного ( $V_{max}$ , наибольшее значение за период тестирования). Данные показатели оценивали за 10 мин теста (исходные значения и нормированные по каждому помету), а также отдельно за первую ( $t_1=0-5$  мин.) и вторую ( $t_2=5-10$  мин.) половину тестирования, для всего «открытого поля» и отдельно для центральной зоны. Для нормирования использовали следующую формулу: нормированное значение = (исходное значение – среднее значение) /  $\sqrt{D}$ . Для определения типичных значений показателей поведения высчитывали средние и медианы. В качестве меры вариабельности использовали ошибку среднего (ОС) и дисперсию ( $D$ ) – величины, связанные соотношением  $D=ОС^2*N$ , где  $N$  – размер выборки (Zar, 2010).



Для дальнейшего анализа использовали программу MatLab (версия R2012b). Данные о перемещении крысы в «открытом поле» (зависимость координат от времени)  $x(t)$  и  $y(t)$  обрабатывали с помощью фильтра Савицкого–Голея (Savitsky–Golay), обеспечивающего оптимальное сглаживание в смысле наименьших квадратов полиномами второго порядка на окне в 25 точек. Сглаживание не искажало полученные в эксперименте траектории, что проиллюстрировано на рис. 1Б, где сглаженные траектории практически неотличимы от экспериментально полученных траекторий (рис. 1Б, пунктир).

Затем данные дифференцировали по времени для нахождения абсолютных значений скорости,  $v$ :

$$v = \sqrt{\left(\frac{dx}{dt}\right)^2 + \left(\frac{dy}{dt}\right)^2}$$

и ускорения,  $a$ :

$$a = \sqrt{\left(\frac{dv_x}{dt}\right)^2 + \left(\frac{dv_y}{dt}\right)^2}$$

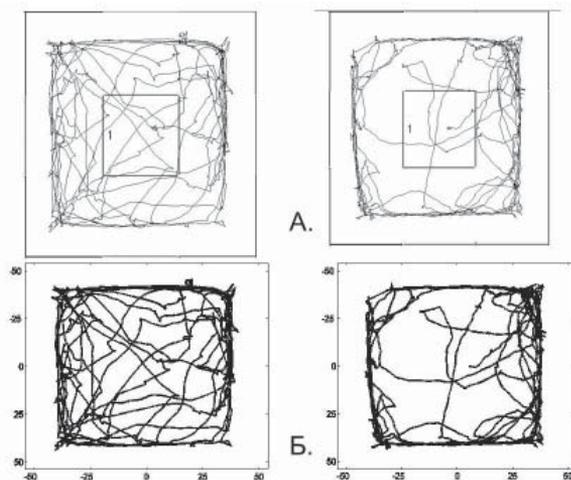


Рис. 1. Примеры траекторий движения крыс в «открытом поле» за 10 мин тестирования. На рис. А и Б слева приведены траектории контрольного животного, справа – опытного. А – траектории, построенные программой «Easy Track». Границы внешних квадратов соответствуют стенкам «открытого поля». Цифрой 1 обозначена центральная зона. Б – траектории, аппроксимированные в программе MatLab с помощью фильтра Савицкого–Голея (сплошная линия) и наложенные на оригинальные (пунктир). Видно, что траектории едва различимы. По вертикали и горизонтали указаны координаты «открытого поля»

В дополнение к названным параметрам вычисляли расстояние до ближайшей стенки,  $dw$ :

$$dw = \min(|x - lw|, |x - rw|, |y - dw|, |y - uw|),$$

где  $lw = -54$  см,  $rw = 54$  см,  $dw = -54$  см,  $uw = 54$  см – координаты левой, правой, нижней и верхней стенок.

Для оценки вероятности обнаружения животных, обладающих определенными кинематическими характеристиками, осуществляли построение кумулятивной функции частоты встречаемости. При построении этой функции для величин  $v$ ,  $a$ ,  $dw$  применяли оценку плотности вероятности Каплана–Мейера (Kaplan–Meier).



При обработке данных мы использовали непараметрические малочувствительные к распределению статистические тесты Манна–Уитни (в тексте этот тест обозначен как *U*), сравнения медиан Муда (Mood, 1950) (в тексте обозначен как *M*) и сравнения дисперсий Брауна–Форсайта (Brown–Forsythe, в тексте обозначен как *BF*) (Brown, Forsythe, 1974). Следует отметить, что классический тест Манна–Уитни можно использовать и для оценки медиан, однако тест Муда накладывает меньше ограничений на распределения, и этому тесту стоит отдавать предпочтение при оценке достоверности различий медиан.

Статистический анализ проводили в программах STATISTICA (версия 8.0) и MatLab (версия R2012b).

### Результаты

Сравнение исходных значений стандартных показателей двигательной активности (ДП, *V<sub>ср</sub>* и *V<sub>max</sub>*) за 10 мин теста не выявило статистически значимых различий между контрольными и опытными животными (табл. 1). При анализе данных, нормированных по пометам, было обнаружено статистически значимое уменьшение числа стоек и ДП в центральной зоне «открытого поля» у опытных крыс (табл. 1). Также выявлена тенденция к меньшей ДП во всем «открытом поле» у опытных животных по сравнению с животными контрольной группы (тест *U*,  $p=0,06$ ).

Таблица 1

#### Стандартные показатели поведения контрольных и опытных крыс в тесте «открытое поле»

Показатель поведения	Исходные данные		Данные, нормированные по пометам	
	Контроль N=10	Опыт N=7	Контроль N=10	Опыт N=7
Длина пути общая (см)	3109 ± 307	2876 ± 154	0,45 ± 0,30	-0,47 ± 0,17
Длина пути в центральной зоне (см)	144 ± 38	107 ± 22	0,52 ± 0,29	<b>-0,59 ± 0,13</b>
Средняя скорость движения (см/с)	5,2 ± 0,5	4,9 ± 0,2	0,44 ± 0,31	-0,45 ± 0,16
Максимальная скорость движения (см/с)	47,7 ± 4,4	42,1 ± 1,3	0,11 ± 0,24	-0,005 ± 0,40
Число стоек	16,2 ± 2,1	12,3 ± 1,9	0,51 ± 0,18	<b>-0,53 ± 0,32</b>
Число актов груминга	5,4 ± 1,1	8,1 ± 1,1	-0,30 ± 0,22	0,47 ± 0,37

*Примечание:* Жирным шрифтом выделены статистически значимо различающиеся значения для данных групп (тест *U*,  $p<0,05$ ).

Второй этап анализа состоял в сравнении показателей активности контрольных и опытных крыс в периоды *t1* и *t2*, поскольку во втором периоде теста двигательная активность отражает преимущественно исследовательское поведение (Маркель и др., 1988). Сначала мы проанализировали динамику двигательной активности для каждого животного. Обнаружено, что в период *t2* по сравнению с *t1* у 30% контрольных крыс была больше ДП во всем «открытом поле», у 60% – больше ДП в центральной зоне, у остальных контрольных животных эти показатели уменьшались. У каждого опытного животного ДП как во всем «открытом поле», так и в центральной зоне за период *t2* была меньше, чем за период *t1*.



Затем мы оценили изменение показателей активности животных от периода  $t1$  к  $t2$  по средним значениям, медианам и дисперсиям. У контрольных крыс показатели поведения в периоды  $t1$  и  $t2$  не различались (табл. 2, 3). У опытных крыс в период  $t2$  значения ДП и  $V_{ср}$  во всем «открытом поле», а также  $V_{max}$  в центральной зоне были ниже, чем в период  $t1$  (табл. 2). Статистическая значимость различий подтверждена путем сравнения медиан (тест  $M$ ,  $p < 0,05$ ) и  $U$ -тестом ( $p < 0,05$ , табл. 3). Для остальных показателей поведения опытных крыс в периоды  $t1$  и  $t2$  статистически значимые различия не были выявлены (табл. 3).

Таблица 2

**Кинематические характеристики двигательной активности контрольных и опытных крыс в «открытом поле» за периоды  $t1$  и  $t2$**

Измерения	Показатель поведения	Контроль, N=10				Опыт, N=7			
		1–5 мин		6–10 мин		1–5 мин		6–10 мин	
		СР ± ОС	<i>M</i>	СР ± ОС	<i>M</i>	СР ± ОС	<i>M</i>	СР ± ОС	<i>M</i>
Для всего «открытого поля»	Длина пути (см)	1689 ± 211	1682	1188 ± 176	1280	1699 ± 95	1692	1083 ± 109	1078
	Средняя скорость движения (см/с)	5,64 ± 0,70	5,62	3,98 ± 0,60	4,27	5,69 ± 0,32	5,65	3,62 ± 0,36	3,60
	Максимальная скорость движения (см/с)	38,71 ± 3,72	38,0	36,14 ± 4,19	36,06	45,80 ± 4,11	45,94	35,94 ± 1,53	36,19
В центральной зоне	Длина пути (см)	42 ± 14	18	80 ± 22	69	57 ± 12	61	33 ± 11	44
	Средняя скорость движения (см/с)	9,88 ± 2,06	9,96	7,64 ± 2,40	6,14	9,83 ± 1,59	10,20	4,51 ± 1,51	5,54
	Максимальная скорость движения (см/с)	22,80 ± 3,48	21,0	25,50 ± 5,60	23,71	36,94 ± 6,80	34,97	14,80 ± 4,96	19,25

*Примечание:* представлены значения средних величин (СР), ошибки среднего (ОС), медианы (*M*); жирным шрифтом выделены значения ОС, отражающие статистически значимые различия дисперсий у контрольных и опытных крыс в соответствующем периоде тестирования (тест  $BF$ ,  $p < 0,05$ ).

Далее мы сравнили контрольных и опытных животных по двигательной активности в каждый из периодов. Статистически значимых различий медиан для большинства показателей поведения в обоих периодах теста не было обнаружено (табл. 2, 3). Единственным значимым различием (табл. 3) было меньшее значение медианы  $V_{max}$  в центральной зоне в период  $t2$  у опытных животных по сравнению с животными контрольной группы (19,25 и 23,71, соответственно).

Статистически значимые различия между показателями двигательной активности контрольных и опытных животных были выявлены в отношении дисперсий. В период  $t1$  у контрольных и опытных крыс различались дисперсии ДП и  $V_{ср}$  в целом «открытом поле», в период  $t2$  – дисперсии  $V_{max}$  в целом «открытом поле» и ДП в центральной зоне (тест  $BF$ ,  $p < 0,05$ , табл. 3). У крыс из опытной группы дисперсии всех этих показателей были значительно меньше, чем у животных контрольной группы (табл. 2). Дисперсии остальных показателей поведения не различались у контрольных и опытных животных (табл. 3).



Таблица 3

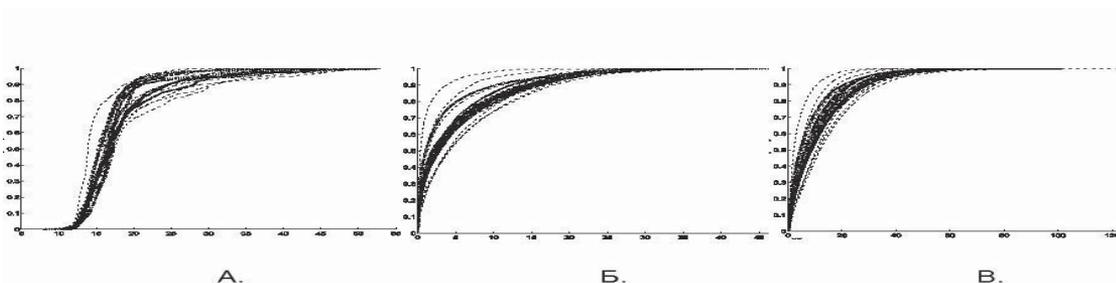
**Оценка статистических различий между кинематическими характеристиками двигательной активности контрольных и опытных крыс в «открытом поле» для периодов  $t_1$  и  $t_2$**

1	2	Сравнение показателей поведения для периодов $t_1$ и $t_2$						Сравнение показателей поведения у контрольных ( $N_1=10$ ) и опытных ( $N_2=7$ ) крыс					
		У контрольных $N_1=N_2=10$			У опытных $N_1=N_2=7$			Для $t_1$			Для $t_2$		
		<i>U</i>	<i>M</i>	<i>BF</i>	<i>U</i>	<i>M</i>	<i>BF</i>	<i>U</i>	<i>M</i>	<i>BF</i>	<i>U</i>	<i>M</i>	<i>BF</i>
3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
Для всего «открытого поля»	Длина пути (см)	0,11	0,37	0,40	<b>0,01</b>	<b>0,02</b>	0,35	1,0	1,0	<b>0,01</b>	0,52	0,30	0,18
	Ср. скор. (см/с)	0,13	0,37	0,45	<b>0,01</b>	<b>0,02</b>	0,38	1,0	1,0	<b>0,01</b>	0,52	0,30	0,16
	Макс. скор. (см/с)	0,76	1,0	0,49	0,054	0,25	0,053	0,23	0,30	0,99	1,0	1,0	<b>0,03</b>
В центральной зоне	Длина пути (см)	0,36	0,37	0,12	0,15	0,25	0,58	0,19	0,19	0,64	0,19	0,30	<b>0,02</b>
	Ср. скор. (см/с)	0,33	0,32	0,97	0,11	0,25	0,56	1,0	1,0	0,31	0,59	1,0	0,40
	Макс. скор. (см/с)	0,43	0,37	0,35	<b>0,04</b>	<b>0,02</b>	0,54	0,13	0,30	0,34	0,10	<b>0,04</b>	0,55

*Примечание:* Ср. скор. – средняя скорость движения; Макс. скор. – максимальная скорость движения; представлены значения  $p$  для тестов  $U, M, BF$ ; жирным шрифтом выделены значения  $p < 0,05$ .

Для детального описания кинематики движения крыс в «открытом поле» были построены кумулятивные кривые частоты встречаемости событий, т.е. оценки вероятности наблюдений определенных значений расстояния от животного до стенки ( $dw$ ), скорости движения ( $v$ ) и ускорения ( $a$ ) (рис. 2). На графиках для точки  $(x_0, P_0)$  ордината  $P_0$  показывает долю наблюдений, в которых показатель движения (т.е. положение, скорость или ускорение, рис. 2А, Б, В) не превышает соответствующего значения  $x_0$  (Zag, 2010).

Для всех показателей кривые, построенные по данным активности контрольных и опытных животных, имели сходную форму (рис. 2). Однако кривые, построенные на основе характеристик двигательной активности опытных крыс, располагались ближе друг к другу, узким пучком внутри более широкого пучка кривых, построенных для контрольных крыс (рис. 2).



*Рис. 2.* Кумулятивные функции распределения расстояния до стенки ( $dw$ ), скорости движения ( $v$ ) и ускорения ( $a$ ). Пунктирными линиями показаны кривые, построенные по данным контрольных крыс, сплошными линиями – кривые, построенные по данным опытных крыс. По горизонтали: А – расстояние от животного до стенки (см); Б – скорость движения животного (см/с); В – ускорение животного (см/с<sup>2</sup>), по вертикали на всех графиках – частота встречаемости



Для оценки статистической значимости этих наблюдений были построены распределения медиан скорости, ускорения и расстояния до стенки. Заметим, что на рис. 2 медиане соответствует точка пересечения кумулятивных кривых горизонтальной линией на уровне 0.5. Оказалось, что значения медиан этих распределений у контрольных и опытных крыс близки (рис. 3), в то время как величина дисперсий для контрольной группы больше, чем для опытной.

Статистический анализ подтвердил, что различия медиан не значимы (тест *M*,  $N_1=10$ ,  $N_2=7$ ,  $p>0,05$ : для скорости движения  $p=0,58$ ; для ускорения  $p=0,58$ ; для расстояния до стенки  $p=0,44$ ). В то же время различия дисперсий для скорости и ускорения оказались статистически значимыми (тест *BF*,  $N_1=10$ ,  $N_2=7$ ,  $p=0,012$  и  $p=0,04$ , соответственно). При анализе показателей расстояния от животного до стенки (рис. 3) не было выявлено статистически значимых различий дисперсий (*BF*,  $N_1=10$ ,  $N_2=7$ ,  $p=0,14$ ). Заметим, что при анализе дисперсий показателей расстояния от животного до стенки мы учитывали и значение единичного выброса (рис. 3А, кружок).

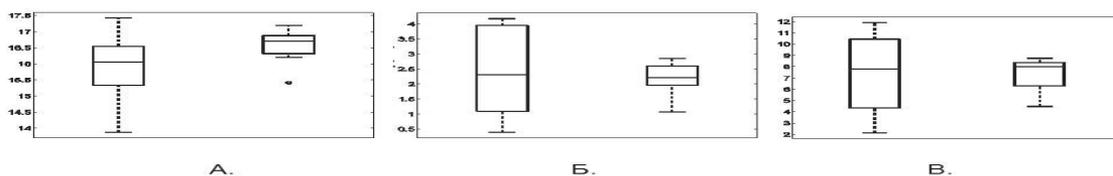


Рис. 3. Сравнение медиан и дисперсий: А – расстояния от животного до стенки (см); Б – скорости движения животного (см/с); В – ускорения движения животного (см/с<sup>2</sup>). На каждом рисунке слева – данные контрольной группы, справа – данные опытной группы. Нижняя и верхняя границы прямоугольников соответствуют 25 и 75 процентилем. Линия внутри прямоугольника – 50 процентиль (медиана). Линии, выходящие за прямоугольник, указывают разброс значений соответствующей величины. Кружком на рис. А указан единичный выброс

### Обсуждение

В настоящей работе мы проанализировали влияние снижения видоспецифического сенсорного притока от вибрисс с 9-го по 20-й дни жизни на кинематические параметры двигательной активности взрослых крыс в «открытом поле». Отправной точкой исследования было предположение, что отдаленный эффект ограничения видоспецифической афферентации наиболее вероятно будет выявляться в целенаправленном поведении взрослых животных в условиях «свободного поведения» в среде, требующей проявления активности для адаптации к новым условиям (Крылов, Александров, 2011).

Полученные данные указывают на то, что выстригание вибрисс у крысят с 9-го по 20-й день жизни не вызывает существенных изменений общего уровня двигательной активности в трехмесячном возрасте по показателям скорости движения (средней и максимальной) и длины пути.

В то же время нами был обнаружен ряд различий между контрольными и вибриссэктомизированными крысами в динамике и организации двигательной активности. Это было характерно как для первого, так и для второго 5-минутных периодов тестирования. Однако в связи с тем, что поведение крыс в течение первых 5 мин в «открытом поле» в равной степени отражает как тревожность в незнакомой обстановке, так и исследовательскую активность (Маркель и др., 1988), изменение вариабельности параметров перемещений в этот период может быть проявлением нарушений как оборонительного, так и исследовательского видов поведения и/или взаимодействия между ними. Результаты последующего 5-минутного тестирования наиболее специфично отражают исследовательские реакции. Полученные



данные свидетельствуют о том, что экспериментальных животных отличает меньшая двигательная активность по всем исследованным показателям: длина пути, средняя скорость движения во всем «открытом поле» и максимальная скорость движения в центральной зоне.

Уменьшение пройденного пути у опытных крыс, особенно в центральной (потенциально более опасной) зоне, свидетельствует о более низком уровне исследовательской активности. В пользу такого вывода свидетельствуют и полученные нами данные об уменьшении числа стоек у вибриссэктомированных крыс. Следует подчеркнуть, что обнаруженное явление характерно для ограничения сенсорного притока с 9-го по 20-й день жизни, когда вибриссэктомия нарушает синхронность формирования ранних поведенческих реакций. Удаление вибрисс с момента рождения приводит не к исчезновению, а к реорганизации корреляционных связей. Прозревание у таких депривированных крысят начинается раньше, и его темпы коррелируют с развитием большинства ранних поведенческих реакций (Шишелова, Раевский, 2009), что отражает адаптивные компенсаторные перестройки нейронных сетей мозга. Следовательно, обнаруженное Ли и соавт. увеличение пройденного пути и числа стоек у одномесячных крыс, подвергавшихся вибриссэктомии с 1-го по 4-й день жизни, имеет не случайный характер (Lee et al., 2009).

Наряду с этим, полученные результаты свидетельствуют о меньшей вариативности двигательной активности экспериментальных животных по сравнению с контрольными крысами: как по дисперсии исследованных показателей, так и по группировке кривых кумулятивных функций их распределения. Метод построения кумулятивных функций оказался эффективен для поставленной нами задачи и показал, что, несмотря на сходство средних динамических характеристик двигательной активности контрольных и опытных животных, последние ведут себя более стереотипно. В основе данного явления может лежать сужение границ проявления исследовательского поведения, подразумевающего разнообразие движений (скоростей) и резкости движений (ускорений) у депривированных крыс по сравнению с контрольными.

Кроме этого, временная динамика пройденного пути у всех опытных крыс была одинаковой и выражалась в уменьшении длины пути, пройденного за второй период, по сравнению с первым, а в группе контрольных крыс у части животных наблюдали уменьшение и у части – увеличение пройденного пути. Такого рода закономерность также позволяет говорить о меньшем разнообразии проявлений исследовательского поведения у депривированных животных.

Известно, что временная сенсорная депривация обуславливает ограничение учета деталей среды при организации поведения (Alexandrov, 2008). Вполне возможно, что наблюдаемое нами уменьшение разнообразия двигательной активности у животных, перенесших временную вибриссэктомию в раннем онтогенезе, происходит за счет менее структурированного анализа окружающей среды.

В целом результаты исследования свидетельствуют о том, что ограничение видоспецифического сенсорного притока в период с 9-го по 20-й день постнатального онтогенеза обуславливает более стереотипное поведение взрослых животных в условиях новой обстановки.

### **Вывод**

Ограничение видоспецифической соматосенсорной афферентации у крыс с 9-го по 20-й день постнатального онтогенеза вызывает уменьшение выраженности и разнообразия проявлений исследовательского поведения в зрелом возрасте.

#### *Финансирование.*

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-00741 «Измененное поведение матери – причина патологии потомства»).



### Литература

1. Крылов А.К., Александров Ю.И. Методы экспериментального исследования в парадигмах активности и реактивности // Современная экспериментальная психология: в 2 т. / Под ред. В.А. Барбанщикова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2011. Т. 1. С. 463–478.
2. Маркель А.Л., Галактионов Ю.К., Ефимов В.М. Факторный анализ поведения крыс в тесте открытого поля // Журнал высшей нервной деятельности. 1988. Т. 38. № 5. С. 855–863.
3. Сварник О.Е., Булава А.И., Фадеева Т.А., Александров Ю.И. Закономерности реорганизации опыта, приобретенного при одно- и многоэтапном обучении // Экспериментальная психология. 2011. Т. 4. № 2. С. 5–13.
4. Созинов А.А., Крылов А.К., Александров Ю.И. Эффект интерференции в изучении психологических структур // Экспериментальная психология. 2013. Т. 6. № 1. С. 5–47.
5. 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.
6. Alexandrov Yu.I. How we fragment the world: the view from inside versus the view from outside // Social Science Information. Spec. issue: Cognitive technologies. 2008. Vol. 47. № 3. P. 419–457. doi: 10.1177/0539018408092580
7. Ardiel E.L., Rankin C.H. The importance of touch in development // *Pediatr. Child Health*. 2010. Vol. 15. № 3. P. 153–156.
8. Bolles R.C., Woods P.J. The ontogeny of behaviour in the albino rat // *Animal Behavior*. 1964. Vol. 12. № 4. P. 427–441.
9. Brown M.B., Forsythe A.B. Robust Tests for Equality of Variances // *Journal of the American Statistical Association*. 1974. Vol. 69. P. 364–367.
10. 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. P. 1–14. doi: 10.3389/neuro.08.025.2009.
11. Curley J.P., Jensen C.L., Mashoodh R., Champagne F.A. Social influences on neurobiology and behavior: epigenetic effects during development // *Psychoneuroendocrinology*. 2011. Vol. 36. № 3. P. 352–371. doi: 10.1016/j.psyneuen.2010.06.005.
12. Denenberg V.H. Evolution proposes and ontogeny disposes // *Brain and Language*. 2000. Vol. 73. P. 274–296.
13. Grant R.A., Mitchinson B., Prescott T.J. The development of whisker control in rats in relation to locomotion // *Developmental Psychobiology*. 2012. Vol. 54. № 2. P. 151–168. doi: 10.1002/dev.20591.
14. Grant R.A., Sperber A.L., Prescott T.J. The role of orienting in vibrissal touch sensing // *Frontiers in behavioral neuroscience*. 2012. Vol. 6. P. 1–12. doi: 10.3389/fnbeh.2012.00039.
15. Erzurumlu R.S. Critical period for the whisker-barrel system // *Exp Neurol*. 2010. Vol. 222. № 1. P. 10–12. doi: 10.1016/j.expneurol.2009.12.025.
16. Landers M.S., Sullivan R.M. The Development and Neurobiology of Infant Attachment and Fear // *Dev Neurosci*. 2012. Vol. 34. № 2, 3. P. 101–114.
17. Lee L.J., Chen W.J., Chuang Y.W., Wang Y.C. Neonatal whisker trimming causes long-lasting changes in structure and function of the somatosensory system // *Exp Neurol*. 2009. Vol. 219. P. 524–532. doi: 10.1016/j.expneurol.2009.07.012.
18. Miyazaki T., Takase K., Nakajima W., Tada H., Ohya D., Sano A., Goto T., Hirase H., Malinow R., Takahashi T. Disrupted cortical function underlies behavior dysfunction due to social isolation // *Clin Invest*. 2012. Vol. 122. № 7. P. 2690–2701. doi: 10.1172/JCI63060.
19. Mood A.M. Introduction to the Theory of Statistics // McGraw-Hill Book Co, N. Y, 1950. 433 p.
20. Pryce C.R., Feldon J. Long-term neurobehavioural impact of the postnatal environment in rats: manipulations, effects and mediating mechanisms // *Neurosci Biobehav Rev*. 2003. Vol. 27. № 1, 2. P. 57–71.
21. Rodel H.G., Meyer S. Early development influences ontogeny of personality types in young laboratory rats // *Developmental Psychobiology*. 2011. Vol. 53. P. 601–613. doi: 10.1002/dev.20522.
22. Shoykhet M., Simons D.J. Development of thalamocortical response transformations in the rat whisker-barrel system // *Neurophysiol*. 2008. Vol. 99. P. 356–366.
23. Zar J.H. Biostatistical Analysis. 5th Edition. N.J.: Person PrenticeHall, Upper Saddle River, 2010. 944 p.



## EARLY SENSORY EXPERIENCE DETERMINES VARIETY OF EXPLORATORY BEHAVIOR IN ADULT AGE

**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

**ALIEV R. R. \*\***, *Institute for Theoretical and Experimental Biophysics RAS, Puschino, Moscow Region; Moscow Institute of Physics and Technology (MIPT), Dolgoprudny, Moscow Region; Federal Clinical and Scientific Center for Federal Biomedical Agency of Russia,*  
e-mail: rubaliev@gmail.com

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

An influence of restricted species-specific afferentation by vibrissae trimming from 9 to 20 day of rats postnatal ontogeny on open field behavior patterns in adulthood was studied. We estimated both standard indicators of open field behavior and additional kinematic measures of locomotor activity as speed, acceleration and position. The exploratory activity was reduced in adult rats vibrissectomized in the critical period of pre-weaning. The patterns of locomotion had less variability in the deprived rats in comparison with control animals. Thus, deficiency of species-specific afferentation in early ontogeny lead in the restricted variety of exploratory behavior in adult rats.

**Keywords:** rat behavior ontogeny, open field, vibrissectomy, speed of moving, acceleration of moving, exploratory activity.

### *Funding.*

This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project № 13-04-00741 «The modified behavior of mother is the reason of breed pathology»)

### *References*

- Alexandrov Yu. I. How we fragment the world: the view from inside versus the view from outside. *Social Science Information. Spec. issue: Cognitive technologies*, 2008, vol. 47, no. 3, pp. 419-457. doi: 10.1177/0539018408092580
- Ardiel E. L., Rankin C. H. The importance of touch in development. *Pediatr. Child Health*, 2010, vol. 15, no. 3, pp. 153–156.

### **For citation:**

Shishelova A. Yu., Aliev R. R., Raevsky V. V. Early sensory experience determines variety of exploratory behavior in adult age. *Ekspierimental'naya psikhologiya = Experimental Psychology (Russia)*, 2015, vol. 8, no. 1, pp. 73–84.

\**Shishelova A. Yu.* PhD (Biology), Senior Researcher, Neuroontogenesis Lab, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS ; Assistant Professor, Physiology Department, Pirogov Russian National Research Medical University. E-mail: ihna\_ann@mail.ru

\*\**Aliev R. R.* Dr. Sci. (Physical and Mathematical Sciences), Leading Researcher, Institute for Theoretical and Experimental Biophysics RAS; Header of the Electrophysiology Lab, Professor of the Computational Math Department, Moscow Institute of Physics and Technology; Header of the Experimental Cardiology Department, Federal Clinical and Scientific Center for Federal Biomedical Agency of Russia. E-mail: rubaliev@gmail.com

\*\*\**Raevsky V. V.* Dr.Sci. (Biology), Chief of Neuroontogenesis Lab, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS. E-mail: vraevsky@ihna.ru



3. Bolles R. C., Woods P.J. The ontogeny of behaviour in the albino rat. *Animal Behavior*, 1964, vol. 12, no. 4, pp. 427–441.
4. Brown M. B., Forsythe A.B. Robust Tests for Equality of Variances. *Journal of the American Statistical Association*, 1974, vol. 69, pp. 364–367.
5. 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, pp. 1–14. doi: 10.3389/neuro.08.025.2009.
6. Curley J. P., Jensen C. L., Mashoodh R., Champagne F.A. Social influences on neurobiology and behavior: epigenetic effects during development. *Psychoneuroendocrinology*, 2011, vol. 36, no. 3, pp. 352–371. doi: 10.1016/j.psyneuen.2010.06.005.
7. Denenberg V.H. Evolution proposes and ontogeny disposes. *Brain and Language*, 2000, vol. 73, pp. 274–296.
8. Erzurumlu R. S. Critical period for the whisker-barrel system. *Exp Neurol.*, 2010, vol. 222, no. 1, pp. 10–12. doi: 10.1016/j.expneurol.2009.12.025.
9. Grant R. A., Mitchinson B., Prescott T.J. The development of whisker control in rats in relation to locomotion. *Developmental Psychobiology*, 2012, vol. 54, no. 2, pp. 151–168. doi: 10.1002/dev.20591.
10. Grant R. A., Sperber A. L., Prescott T.J. The role of orienting in vibrissal touch sensing. *Frontiers in behavioral neuroscience*, 2012, vol. 6, pp. 1–12. doi: 10.3389/fnbeh.2012.00039.
11. Krylov A. K., Aleksandrov Yu. I. Metody eksperimental'nogo issledovaniya v paradigmativ aktivnosti i reaktivnosti [Methods of experimental investigation in paradigmas of activity and reactivity]. In V. A. Barabanshikov (ed.), *Sovremennaja eksperimental'naja psikhologiya [Modern Experimental Psychology]*. Moscow, Institut psikhologii RAN Publ., 2011, vol. 1, pp. 463–478.
12. Landers M. S., Sullivan R.M. The Development and Neurobiology of Infant Attachment and Fear. *Dev Neurosci.*, 2012, vol. 34, no. 2–3, pp. 101–114.
13. Lee L.J., Chen W.J., Chuang Y. W., Wang Y. C. Neonatal whisker trimming causes long-lasting changes in structure and function of the somatosensory system. *Exp Neurol.*, 2009, vol. 219, pp. 524–532. doi: 10.1016/j.expneurol.2009.07.012.
14. Markel A. L., Galaktionov Ju. K., Efimov V.M. Faktornyj analiz povedeniya krysa v teste otkrytogo polja [Factor analysis of rat behavior in open field test]. *Zhurnal vysshej nervnoj dejatel'nosti [Journal of Higher Nervous Activity]*, 1988, vol. 38, no. 5, pp. 855–863.
15. Miyazaki T., Takase K., Nakajima W., Tada H., Ohya D., Sano A., Goto T., Hirase H., Malinow R., Takahashi T. Disrupted cortical function underlies behavior dysfunction due to social isolation. *J Clin Invest.*, 2012, vol. 122, no. 7, pp. 2690–2701. doi: 10.1172/JCI63060.
16. Mood A.M. *Introduction to the Theory of Statistics*. McGraw-Hill Book Co, N.Y., 1950. 433 p.
17. Pryce C.R., Feldon J. Long-term neurobehavioural impact of the postnatal environment in rats: manipulations, effects and mediating mechanisms. *Neurosci Biobehav Rev.*, 2003, vol. 27, no. 1–2, pp. 57–71.
18. Rodel H. G., Meyer S. Early development influences ontogeny of personality types in young laboratory rats. *Developmental Psychobiology*, 2011, vol. 53, pp. 601–613. doi: 10.1002/dev.20522.
19. Shishelova A.Ju., Raevskiy V.V. Vliyanie vibrissjektiv na rannem postnatal'nom ontogeneze u krysat na razvitie povedeniya [Influence of Vvbrissetomy in early postnatal ontogeny in rat pups on behavior development]. *Zhurnal vysshej nervnoj dejatel'nosti [Journal of Higher Nervous Activity]*, 2009, vol. 59, no. 3, pp. 326–334.
20. Shoykhet M., Simons D.J. Development of thalamocortical response transformations in the rat whisker-barrel system. *J Neurophysiol.*, 2008, vol. 99, pp. 356–366.
21. Sozinov A. A., Krylov A. K., Aleksandrov Ju. I. Effekt interferencii v izuchenii psikhologicheskikh struktur [Interference effect in the study of psychological structures]. *Eksperimental'naya psikhologiya [Experimental Psychology (Russia)]*, 2013, vol. 6, no. 1, pp. 5–47.
22. Svarnik O.E., Bulava A.I., Fadeeva T.A., Aleksandrov Ju.I. Zakonomernosti reorganizacii opyta, priobretennogo pri odno i mnogojetapnom obuchenii [Conformity to natural laws of memory remodeling of skills, formed at the single- and multi-stage training]. *Eksperimental'naya psikhologiya [Experimental Psychology (Russia)]*, 2011, vol. 4, no. 2, pp. 5–13.
23. Zar J.H. *Biostatistical Analysis*. 5th Edition. N.J., Person PrenticeHall, Upper Saddle River, 2010. 944 p.