И. З. ПЛЮСНИНА

КРИТИЧЕСКИЙ ПЕРИОД ЗАПЕЧАТЛЕВАНИЯ У НОВОРОЖДЕННЫХ МОРСКИХ СВИНОК

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 8 II 1971)

В конце прошлого века было обращено внимание на значение раннего опыта в развитии социальных ответов у птиц. Сполдинг⁽¹⁾ выявил тенденцию у только что вылупившихся домашних цыплят следовать за первым попавшим в их поле зрения движущимся объектом. Более того, он указал, что цыпленок, который не слышал зова матери до 8—10-дневного возраста, затем воспринимает его как индифферентный звук. Лоренц⁽²⁾ указал на важность данного явления, которое он назвал «импринтингом». Он установил, что импринтинг в значительной степени отличается от процесса обучения: не требует тренировки, осуществляется без очевидных внешних вознаграждений или подкрепления, развивается очень быстро и, по-видимому, необратимо. Но наиболее важным, с точки зрения Лоренца, из всего, что отличает импринтинг от обычного обучения, является то, что привлечение к объекту и следование за ним может происходить только в определенный период жизни индивидуума. Этот период назвали «чувствительным»⁽³⁻⁵⁾.

Впервые Фабрициусом⁽³⁾ было установлено, что эффективность запечатлевания (импринтинга) у хохлатых утят неодинакова на протяжении всего чувствительного периода. Птицы, которые начинали следовать в конце чувствительного периода, следовали неуверенно и с очевидными признаками страха в последующих тестах, тогда птенцы, тренированные в начале чувствительного периода, подходили вплотную к объекту без всякого страха, демонстрируя более полное запечатлевание. Эти тесные связи эффективности запечатлевания с возрастом, в котором впервые предьявляется раздражитель, подробно проанализированы Гессом и его сотрудниками⁽⁶⁻⁹⁾. Было показано, что дикие утята полностью импринтируются при условии первоначального предьявления объекта в возрасте 9—20 час. после вылупления, и четкий пик максимальной запечатлеваемости находится между 13 и 16 часами. Этот период максимальной запечатлеваемости был назван критическим периодом или критическим возрастом. Подобный критический период найден и у других птиц, в частности, у домашних цыплят^(8, 9). В более поздних исследованиях на млекопитающих (морских свинках) была выявлена возможность запечатлевания до 35—36 дней жизни⁽¹⁰⁻¹³⁾. Целью настоящей работы было проследить развитие реакции запечатлевания у морских свинок в различном возрасте.

Морские свинки на пятый день жизни изолировались от самки и помещались в отдельные клетки. Затем два дня подряд на 6—7 дни жизни или на 14—15 дни жизни опытным животным в специальном манеже предьявлялся импринтируемый объект (белый шар) в течение 10 мин. Для привлечения внимания к объекту во время импринтирования внутри шара зажигался мигающий свет. Через 10 дней после предьявления объекта морские свинки снова помещались в этот манеж для выявления сохранности запечатлевания, где им предьявлялись одновременно два объекта: импринтируемый и незнакомый (дифференцировочный). Параллельно с опытной группой животных проводили тестирование контрольной группы

морских свинок, которым в указанные выше сроки не предъявлялось раздражителей. Как во время импринтирования, так и во время тестирования регистрировались: время, прошедшее с момента помещения животного в манеж до момента его подхода к объекту (латентный период), время нахождения около объекта и поведение животных.

При предъявлении импринтируемого объекта морским свинкам на 6 день жизни из 15 животных только два не подошли к шару, но при тестировании у последних оказался довольно короткий латентный период подхода к импринт-объекту (табл. 1). Все остальные животные, за исключением трех, у которых наблюдается высокий латентный период, быстро подходили к шару и находились около него длительное время (табл. 2).

Во время тестирования запечатлевание было выявлено почти у всех животных кроме одного, который ни разу не подошел к импринт-объекту и длительное время (562 сек.) находился около дифференцировочного объекта (табл. 2, 3). У опытных животных наблюдается достоверная разница ($P < 0,001$) во времени пребывания около импринт- и дифференцировочного объектов. Таким образом, эти детеныши во время теста проявили полное предпочтение импринт-объекта. Контрольные животные не проявили подобного предпочтения и в равной степени находились около объектов (табл. 2). Разницы в латентном периоде подхода к шару между опытными и контрольными животными не обнаружилось.

Поведение животных при предъявлении импринт-объекта на 6 день свидетельствовало о наличии у них ориентировочной реакции не только на объект, но и на манеж. Они активно двигались, стремительно отбегали от шара, постоянно возвращаясь к нему, иногда долгое время находились около объекта, издавая при этом тихие «курлыкающие» звуки. Во время тестирования почти все детеныши проявили ориентировочную реакцию и по отношению к дифференцировочному объекту, что выражалось в быстром обнюхивании объекта и кратковременном нахождении около него (табл. 2).

При импринтировании животных на 14 день жизни 5 морских свинок из девяти ни разу не подошли к объекту, проявляя реакцию страха неподвижно сидели в центре манежа или у противоположной стены от шара. У остальных наблюдался короткий латентный период; они сразу же подбегали к шару и неподвижно сидели около него в течение всего времени предъявления объекта, не проявляя ориентировочной реакции на окружающую обстановку (табл. 1, 3).

Во время тестирования запечатлевание было обнаружено у 7 детенышей, причем все, за исключением одного, сразу выбирали импринт-объект и ни разу не подходили к дифференцировочному объекту (табл. 3). Контрольные животные в большинстве случаев длительное время находились в центре манежа, затем подходили как к импринт-объекту, так и к дифференцировочному. Два детеныша не подошли ни к одному из объектов (табл. 3). Таким образом, поведение животных при импринтировании на 14—15 дни жизни и последующем тестировании свидетельствовало о преобладании у них оборонительной реакции.

В настоящей работе установлено, что запечатлевание у морских свинок в возрасте 6—7 дней отличается от запечатлевания в возрасте 14—15 дней. Все исследователи реакции запечатлевания у неопытных молодых птиц сходятся во мнении, что готовность к этой реакции претерпевает некоторые характерные изменения в неонатальном периоде. Фабрициус⁽³⁾ у хохлатых утят, Фабрициус и Бойд⁽¹⁴⁾, Рамсей и Гесс⁽⁶⁾ и Гесс⁽⁷⁻⁹⁾ у диких утят, Хайнд с соавторами⁽⁴⁾ у птенцов лысух и куропадок и Джейнс⁽¹⁵⁾ и Гесс⁽⁹⁾ у домашних цыплят четко показали, что период запечатлевания ограничивается прежде всего тенденцией избегания предъявленных предметов, которая с возрастом усиливается. Что касается окончания критического периода, то он, по-видимому, определяется подобно концу чувствительного периода, появлением реакции страха.

Таблица 1

Латентный период подхода к шару (в секундах)

импринтирование	6—7 дни		импринтирование	14—15 дни	
	тестирование			тестирование	
	опытные	контрольные		опытные	контрольные
30	30	13	Не подх.	65	306
Не подх.	30	2	» »	65	335
2	90	45	» »	2	300
Не подх.	20	57	2	2	Не подх.
275	15	15	2	2	484
15	Не подх.	80	Не подх.	Не подх.	Не подх.
10	6	12	» »	2	473
10	2	12	2	Не подх.	484
25	10	2	2	2	—
2	10	—	—	—	—
18	31	—	—	—	—
11	2	—	—	—	—
2	195	—	—	—	—
108	25	—	—	—	—
155	16	—	—	—	—

Таблица 2

Время нахождения около импринт- и дифференцировочного объектов (в секундах) при тестировании (импринтирование в возрасте 6—7 дней)

Опытные животные			Контрольные животные		Опытные животные			Контрольные животные	
импринтирование	импринт-объект	дифференцировочный объект	импринт-объект	дифференцировочный объект	импринтирование	импринт-объект	дифференцировочный объект	импринт-объект	дифференцировочный объект
480	418	24	190	131	537	430	0	428	144
0	423	8	201	207	90	565	25	—	—
415	540	59	82	434	538	429	25	—	—
325	419	30	87	256	567	586	6	—	—
0	429	51	160	235	580	463	0	—	—
585	0	562	83	328	296	432	66	—	—
590	503	72	453	79	39	471	40	—	—
590	574	24	588	0					

В наших опытах при предъявлении объекта была хорошо заметна смена ориентировочной реакции у детенышей морских свинок в возрасте 6—7 дней реакцией страха в возрасте 14—15 дней. Даже у тех животных, которые во время теста на 25 день показали явное предпочтение импринт-объекта, не было замечено проявления ориентировочной реакции по отношению к дифференцировочному объекту. На основании того, что в возрасте 6—7 дней не запечатлело импринт-объект 6% животных, а в возрасте 14—15 дней 22% животных, можно предположить, что во втором случае наблюдается менее полное запечатлывание, что также свидетельствует о наличии критического периода импринтинга у морских свинок. Реакция запечатлывания у морских свинок в возрасте 14—15 дней и в более поздние сроки, возможно, объясняется неполным развитием реакции страха или каким-либо ее торможением. Гесс (°) показал, что способность к движению у домашних цыплят сразу после вылупления слаба, затем быстро усиливается в возрасте от 4 до 16 час., достигая сравнительно высокого уровня. В результате автор делает вывод, что начало критического периода определяется зрелостью локомоторной способности. Морские сви-

Время нахождения около импринт- и дифференцировочного объектов (в секундах) при тестировании (импринтирование в возрасте 14—15 дней)

Опытные животные			Контрольные животные		Опытные животные			Контрольные животные	
импринтирование	импринт-объект	дифференцировочный объект	импринт-объект	дифференцировочный объект	импринтирование	импринт-объект	дифференцировочный объект	импринт-объект	дифференцировочный объект
0	520	0	215	77	0	0	0	0	0
0	392	53	29	222	0	598	0	127	470
0	598	0	262	32	598	0	0	116	0
465	598	0	0	0	598	598	0	—	—
598	598	0	50	66					

ки с первых часов жизни способны активно передвигаться, однако питание молоком матери не позволяет изолировать детенышей от самки сразу после рождения. Поэтому у млекопитающих трудно выявить начало не только критического, но и чувствительного периода. Тем не менее на основании полученных данных можно сделать вывод о наличии критического периода запечатлевания у морских свинок.

Институт физиологии
Сибирского отделения Академии наук СССР
Новосибирск

Поступило
1 II 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ D. A. Spalding, Brit. J. Anim. Behav., 2, 2 (1954). ² K. Lorenz, J. Ornithol., 83, 137 (1935). ³ E. Fabricius, Proc. X Intern. Ornithol. Congr., 375 (1951). ⁴ R. A. Hinde, W. H. Thorpe, M. A. Vince, Behaviour, 9, № 2—3, 214 (1956). ⁵ P. Guiton, Proc. Roy. Physical Soc., Edinburg, 27, 9 (1958). ⁶ A. O. Ramsay, E. H. Hess, Wilson Bull., 66, 196 (1954). ⁷ E. H. Hess, Ann. N. Y. Acad. Sci., 67, 724 (1957). ⁸ E. H. Hess, Science, 130, 133 (1959). ⁹ E. H. Hess, J. Comp. and Physiol. Psychol., 52, № 5, 515 (1959). ¹⁰ W. Shipley, Anim. Behav., 11, № 4, 470 (1963). ¹¹ W. Sluckin, Nature, 220, № 5172, 1148 (1968). ¹² А. Г. Понугаева, И. А. Якименко, Сборн. матер. IV научн. конфер. физиол., биохим. и фармакол. Зап.-Сиб. объедин., Красноярск, 1969, стр. 363. ¹³ И. З. Плюснина, Сборн. матер. симп. Адаптация орг. человека и животн. к экстрем. природн. факторам среды, Новосибирск, 1970, стр. 82. ¹⁴ E. Fabricius, H. Boyd, Wildfowl Trust. Ann. Rep., 6, 84 (1954). ¹⁵ J. Jaynes, J. Comp. and Physiol. Psychol., 50, № 1, 6 (1957).