

ИМПРИНТИНГЪТ: СЪЩНОСТ И ПРОЯВИ ПРИ ЧОВЕКА

Габриела Панайотова¹, Пиарета Николова¹, Рая Димитрова²,
Антония Хачмериян¹, Добринка Дончева¹, Златислав Стоянов¹

¹Катедра по физиология и патофизиология, Факултет по медицина,
Медицински университет – Варна

²Катедра по психиатрия и медицинска психология, Факултет по медицина,
Медицински университет – Варна

IMPRINTING: NATURE AND MANIFESTATIONS IN HUMANS

Gabriela Panayotova¹, Piareta Nikolova¹, Raya Dimitrova², Antoniya
Hachmeriyani¹, Dobrinka Doncheva¹, Zlatislav Stoyanov¹

¹Department of Physiology and Pathophysiology, Faculty of Medicine,
Medical University of Varna

²Department of Psychiatry and Medical Psychology, Faculty of Medicine,
Medical University of Varna

РЕЗЮМЕ

Импринтингът (на новороденото и полов) е процес на ранно научаване и паметово запечатване у индивида на ключов стимул или комплекс от стимули, определящ по-нататък реализацията на вродени форми на поведение. В настоящия литературен обзор са обобщени по-ранни и съвременни представи за неврофизиологията и неврохимията на импринтинга и потенциалните му ползи. Въпреки че според „класическите“ схващания импринтингът е присъщ на птици и на някои бозайници, има основания да се допуска наличието на импринтинг или подобни форми на обучение и при човека. В контекста на това предположение са обсъдени механизмите на изграждане на привързаност на новороденото към майката и на асортативния подбор на полов/брачен партньор при хора.

Ключови думи: импринтинг на новороденото, полов импринтинг, нервни/молекулярни механизми, бондинг/кърмене, избор на полов/брачен партньор

ABSTRACT

Imprinting (filial and sexual) is a process of learning a key stimulus or complex stimuli during early critical periods of development, further determining the implementation of innate forms of behavior. The present literature review summarizes earlier and current data regarding the neurophysiology and neurochemistry of imprinting, and its potential benefits. Although, according to the classic views, imprinting is inherent in birds and some mammals, there are reasons to assume that imprinting or similar forms of learning also exist in humans. In the context of this assumption, the mechanisms of newborn-mother bonding and of assortative mate choice in humans are discussed.

Keywords: filial imprinting, sexual imprinting, neural/molecular mechanisms, bonding/breastfeeding, mate choice

СЪЩНОСТ НА ИМПРИНТИНГА

Според една популярна класификация съществуват три вида учене (обучение) – просто, асоциативно и сложно (1,3). В категорията сложно обучение се включват импринтингът, латентното обучение и викарното обучение.

Импринтингът е процес на научаване и паметово запечатване у индивида на ключов стимул или комплекс от стимули, определящ по-нататък реализацията на вродени форми на поведение в общуването с индивиди от своя вид (2,3,22). За импринтинга е характерна дълготрайност и необратимост. Биологичният резултат от импринтинга е формиране на привързаности с родителите, с индивидите от своя вид, на предпочитания към полов партньор. Импринтингът е възможен само през определени критични (чувствителни) периоди – например ранните стадии на постнаталното развитие или в хода на половото съзряване. Ако импринтинг не се осъществи, в по-нататъшното развитие на поведението настъпват нарушения – не се оформят нормални форми на социално и полово поведение, характерни за възрастните индивиди.

Обичайно се говори за две форми на импринтинг – импринтинг на новороденото и полов импринтинг (3,8,22). Според „класическите“ схващания, импринтингът на новороденото е характерен за „зрялораждащи“ животни – за прекоксиалните птици и за някои бозайници (овце, кози, морски свинчета, някои антилопи) (2,8,22). Импринтингът на новороденото се реализира при непосредственото въздействие на стимула – първият движещ се обект, който новородените срещат, а това обичайно е родителят. В резултат на запамятаване на такива белези на родителя като форма на тялото, оперение, окраска, мирис, у новороденото се формира привързаност към конкретния родител. При този импринтинг се изгражда синовна връзка, която има ключова роля за развитието на поведението на потомството и за оцеляването на младите. Импринтингът на новороденото спомага за формирането на социални връзки и на способности да се живее в социални структури. Негови последствия могат да бъдат видени и в по-късни етапи от живота,

имайки обикновено адаптивна роля, насочвайки поведението на младото животно към защитата на родителите или други близки.

Другият вид импринтинг – половият (изучаван при алтрициалните птици, чиито малки се излюпват безпомощни), влияе на подбора на полов партньор, защото позволява на индивида да научи чертите на подходящ партньор (3,5,14). Половият импринтинг се осъществява малко по-късно в онтогенезата и се влияе не само от общуването с родителите, но и с други индивиди от вида, особено сибсите. Този тип учене развива концепция за собствената идентичност и определя кой ще се счете за привлекателен, когато се достигне полово зряла възраст (т.е., последствията се реализират при достигане на полово зрялост). Половият импринтинг допринася за развитието на полово предпочитание към конспецифични (принадлежащи към същия биологичен вид) индивиди (а не към хетероспецифични – принадлежащи към други биологични видове). И нещо повече – способства да се изгради разграничителен критерий, чрез който се предотвратява не само аутбридинг (чифтосване извън вида), но също така и инбридинг (с роднини). Въз основа на заученото чрез полов импринтинг, индивидът избира за полов партньор друг индивид, който е подобен на роднина, но не точно роднина.

През последните две десетилетия са видни опити към видовете импринтинг (и при животни и при хора) да се добави и лимбичен импринтинг. С термина лимбичен импринтинг някои психолози обозначават процесите, чрез които пренаталните, перинаталните и постнаталните преживявания се отпечатват върху лимбичната система на плода и новороденото, причинявайки ефекти през целия по-нататъшен живот (15). Обособяването на лимбичен импринтинг стъпва на посспецифичната дефиниция на импринтинга, давана в психологията – импринтингът е ранният практически опит в живота, който определя социалните отпечатъци, нагласи и поведение на биологичните организми в техните следващи етапи от живота; от импринтинга в ранните периоди от живота на индивида зависят неговата поведенческа психология, житейски избори и инстинкти по-късно (16).

История и начало на научните изследвания на импринтинга

Погледът назад в историята ни разкрива, че импринтигът на новороденото е използван от човека преди още научно той да го познава (17). В древен Рим, през първи век пр.н.е., начетеният земеделец и животновъд Луций Модератус Колумела, в свой трактат за аграрните и животновъдни практики, предлага на „всеки, който желае да създаде домашно стопанство за отглеждане на патици, да събира яйца от диви патици и да ги поставя в полога под домашните кокошки в своя двор – когато са отгледани по този начин, патиците вече не притежават своята дива природа”. Векове наред в друг край на света, в селските райони на Китай, производителите на ориз са „отпечатвали“ в новоизлюпените патета специална пръчка, която след това използвали, за да извеждат патиците на своите оризища, за да контролират популацията на охлювите в тях.

Изследването научно на импринтинга започва според някои през 19-и, според други в началото на 20-и век, но ако трябва да посочим име на учен, който пръв кодифицира и концептуализира изучаването на импринтинга, безспорно това е австрийският етолог Konrad Lorenz (1903–1989), споделил Нобеловата награда за физиология или медицина (1973 г.) с други двама именити ранни етолози, Nikolaas Tinbergen и Karl von Frisch, „за открития в моделите на индивидуално и социално поведение“. Именно работата на Konrad Lorenz с гъски и патици предоставя конкретни доказателства, че има критични чувствителни периоди в живота, в които могат да се осъществят определени видове обучение. Според по-късни проучвания за импринтинга на новороденото при птици това са първите 30 часа от живота и се посочва, че излагане на малки патета на движещ се визуален стимул за около 30 минути води до предсказуема синовна привързаност към стимула (22). За половия импринтинг при птици чувствителният период стартира приблизително от възраст 10 дни и отпечатването продължава изявено до около 20-дневна възраст, след което спада до нула (8).

Друго голямо име в изучаването на импринтинга е сър Gabriel Horn (1927–2012), пионер в изследването на невронните механизми

на учене и памет при импринтинг (9). Работейки със своите сътрудници върху птичи мозък, той успява да „локализира“ импринтинга. Установява, че невронните промени, лежащи в основата на отпечатването не са широко разпространени в мозъка, а са ограничени до няколко отделни мозъчни региона в птичия мозък, включващи интермедиярния и медиалния мезопалиум (ИММ). Там са намерени структурни промени, основани на протеинов синтез. При това тези морфологични промени са латерализирани в лявата страна на ИММ. В експериментите Хорн и сътрудници установяват, че в тези региони избирателно се усилва включването на белязан урацил в РНК (2). Приема се, че това отразява развитието в тези области на синаптични уплътнения – процес, за който е нужен усилен синтез на белтъци и РНК. Електронно-микроскопските наблюдения са показали, че площта на синаптичните контакти в посочените мозъчни участъци на експерименталните животни надвишавала с 20% тази при контролите. Показано било още, че в хода на импринтинга се променя поглъщането на 2-дезоксиглюкоза. Всичко това е позволило още тогава да се предположи, че процесът на отпечатване се съпровожда от повишаване на синаптичната активност и ефективността на синапсите.

Съвременни представи за неврофизиологията и неврохимията на импринтинга

По-нататъшните проучвания са позволили да се влезе доста надълбоко в неврофизиологията и неврохимията на импринтинга, като част от по-общия проблем за механизмите на учене и памет (22,28). Оформя се възгледът, че импринтигът е мощна и бърза форма на учене, свързана с процеси, имащи характеристиките на паметта за разпознаване, съществуваща при редица животински видове, включително човека. От факта, че характеристиките на импринтинга много наподобяват паметта за разпознаване при бозайниците, може да се предположи, че механизмите, разкрити в пилешкия мозък (ИММ), може да съществуват и в други гръбначни. Но най-изчерпателни остават данните за неврофизиологията и неврохимията на импринтинга при домашни птици. Едни от ранните промени в мозъка на експериментално обучаващи се за имприн-

тинг пилета са свързани с експресията на *c-fos* ген в ИММ, който е специфичен регулаторен ген от класа на “непосредствените ранни гени”. Заслужава да се отбележи, че това кореспондира с модела на двуфазния белтъчния синтез като основа на дълготрайната памет (19). Според него външните въздействия предизвикват в генома на неврона каскадна реакция, включваща две фази на активиране на белтъчния и РНК-синтез. Първата фаза съответства на индукцията на специфични регулаторни гени от класа на “непосредствените ранни гени” (*c-fos*). Продуктите на ранните гени индуцират експресия на “късни” гени – морфорегулаторни. Те определят втората фаза на активация на синтеза на РНК и белтък, което води до разрастване и/или промяна на междуклетъчните връзки в мозъка. В експериментите с домашни пилета е показано, че свързана с ученето промяна в експресията на *c-fos* гена и продукта му *Fos* в ИММ възниква в неврони, които са имуноположителни за гама-аминомаслена киселина (ГАМК/GABA). Така е идентифицирана популация от инхибиторни неврони, участващи в ранните етапи на формиране на паметта. *Fos* протеинът е компонент на AP-1 транскрипционния фактор, но не е известно кои гени с късен отговор се контролират от промяната в експресията на *Fos* в този конкретен случай (4).

При изследване на измененията в споменатия вече регион ИММ в мозъка на птици след обучение за отпечатване е установено увеличение на броя на NMDA рецепторите за глутамат в левия ИММ (22). За това, че NMDA рецепторите в ИММ са необходими за обучението се съди и от факта, че локално инжектиране на конкурентния NMDA рецепторен блокатор D-AP5 при изчислена концентрация, специфична за NMDA рецепторна блокада, предотвратява отпечатването. След обучение за отпечатване се повишава калциево-зависимото освобождаване на L-глутамат от ИММ.

Намерено е и свързано с обучението фосфорилиране на глутаматни AMPA рецептори. Последното е резултат от възникващо *in vivo* регулиране на калций/калмодулин-зависимата протеин киназа II (CaMKII), за която е добре известно, че има ключова роля за развитието на процеса на дълготрайна потенциация (10,19). Автофосфорилирането на

киназата я поддържа трайно активна, което обуславя удължена модификация на синаптичната ефикасност. Това се постига чрез модификация на глутаматните AMPA рецептори (повишено фосфорилиране на серин 831 в GluA1 субединицата на AMPA глутаматния рецептор), водеща до повишена пропускливост на йонните им канали. Освен това активираната CaMKII способства за повишаване на броя на AMPA-рецепторите в постсинаптичната мембрана (ПСМ).

Мишена на автофосфорилираната и активирана CaMKII са и синаптичните везикули в пресинаптичните окончания, където ензимът фосфорилира белтъка синапсин (11). Това води до мобилизиране на синаптичните везикули и повишено отделяне на невротрансмитер от пресинаптичните терминали – в ранните стадии на импринтига това са глутамат и ГАМК.

Ролята на глутамата за формиране на паметта (механизмите на дълготрайна потенциация) е добре известна (19). Ролята на ГАМК обаче е неясна, макар да има сведения, че прагът за асоциативна дълготрайна потенциация в синапсите на CA1 клетки в хипокампа на бозайниците зависи от GABA инхибиторни неврони, упражняващи задържане с права връзка (28).

На по-късни етапи след сеанса на обучение за отпечатване (>15 часа след края на тренировката) се наблюдават трофични промени и синаптична стабилизация приблизително пропорционално на количеството, научено от експерименталните пилета. По-конкретно, наблюдава се *in vivo* регулиране на адхезионни молекули на нервните клетки (NCAMs – neural cell adhesion molecules). За NCAMs се предполага, че са ангажирани в синаптичната пластичност – служат за стабилизиране (чрез директни адхезивни и вътреклетъчни взаимодействия) на определени синапси, които се модифицират чрез обучение.

Нарастват също така и количествата на клатрин, който има ключово значение за клатрин-медирана ендцитоза на протеините от синаптичните везикули след фузията им с пресинаптичната мембрана и рециклирането им. Увеличените нива на клатрин говорят за повишен оборот на синаптичните везикули за дълъг период от

време (27). Това увеличение може да отразява дългосрочна промяна в динамиката на обработката на трансмитера, свързана с *ир*-регулация на освобождаването на невротрансмитер в избрани синапси на IMM. Повишението на клатрина говори за важна роля на пресинаптичните събития в IMM по време на формирането на паметта (27,29).

При обучение за импринтинг нарастват нивата на амилоид прекурсор протеин (APP). Той се свързва с NR2A и NR2B субединиците на NMDA рецепторите, което води до подобряване на доставката на тези рецептори до клетъчната повърхност (12). Намерени са повишения в нивата и на други белтъци, които са по един или друг начин въввлечени в синаптичната пластичност – алфа-фодрин (известен още като мозъчен спектрин), MARCKS протеин, митохондриални протеини, когнин.

Импринтингът при хора

В началото научните възгледи са били, че импринтингът е форма на обучение, присъща само на животни. Впоследствие обаче започват да се изтъкват поведенчески закономерности при хора, които са свидетелство за наличието на импринтинг или подобни форми на обучение и при човека. Така например, съществуват предположения, че елементи на импринтинг на новороденото има при формирането на връзката между бебето и майката (при процесите, обозначаващи в англоезичната литература като „атачмент“ и „бондинг“). Намерено е, че в рамките на минути след раждането бебетата показват предпочитание към стимули, които приличат на лице, пред такива, които не са лицеподобни. След визуално възприятие на собствените си майки, новородените показват силно предпочитание към лицата на майките си (18). Това се счита за еволюционно целесъобразно, защото създаването на подходящи социални връзки (бебе-детегледач), за което говори предпочитането на лица, може да бъде една от основните нужди за оцеляване на потомството при видове (в частност *Homo sapiens*), чиито новородени са напълно зависими от грижите на родителите за тяхното оцеляване. Все още обаче, не е потвърдено, че предпочитанията за майчино лице при новородени се основават на бързо обучение (импринтинг) през първите часове (25).

За по-специфичен вариант на импринтинг на новороденото при хора говорят Mobbs и сътрудници (23). Според тях съществуват доказателства, че чрез импринтинг новородените могат орално да се фиксират към механичен стимул и естествено е след раждането това да е зърното/ареолата на майчината гърда. Като сетивно възприятие и отпечатвани черти, специфичното тук е, че не се касае за класическото за импринтинга на новороденото визуално възприятие на първия движещ се обект, а за стимулиране на рецептори от соматосензорната система. Mobbs и сътрудници считат, че оралното тактилно разпознаване се изгражда и осъществява на база дразненето на механосензори – клетките на Merkel, които през феталния период започват да пролиферират от деветата гестационна седмица нататък (21,24). Клетките на Merkel са широко представени в букалната лигавица. Структурно-функционално са асоциирани с бавно и частично адаптиращи се нервни окончания на влакна А-бета. Информацията от тях в крайна сметка достига до соматосензорната зона на церебралната кора. Mobbs и съавтори приемат осъществяването на такъв тип импринтинг за ранен етап от формирането на обслужваща кърменето връзка между новороденото и майката. Отпечатването скоро се последва от захващане (*latching*), което е първичен стадий от емоционалното и поведенческото развитие на бебето, през който стадий то разпознава майка си чрез устна тактилна памет. Заместването на естествения отпечатък на майчината гърда може да доведе, според Mobbs и сътрудници, до редица неблагоприятни последствия както за майката, така и за бебето, погледнато в светлината на еволюционния успех. Авторите считат, че познаването на тези процеси и осъзнаването на еволюционно им значение за оцеляване може да бъде действителен мотив в подкрепа на кърменето.

Дискутирайки импринтинга при хора в контекста на изграждане на привързаност на новороденото към майката („атачмент“, „бондинг“), ще споменем и лимбичния импринтинг, колкото и различен да е той по вероятни механизми от импринтинга на новороденото. Elena Tonetti-Vladimirova (15) определя лимбичния импринтинг като „вродена способност на нервната система за усвоява-

не и запаметяване на клетъчно ниво на цялата информация от заобикалящата среда през ранния период на формиране – от момента на зачеването, през деветте месеца на бременността, раждането и първите няколко години от живота”. Счита, че „всяко колебание на хормоналните, физическите и емоционалните преживявания на майката се регистрира от плода и некогнитивно се записва в развиващата се нервна система“, като тези ранни впечатления и усещания остават у индивида през целия му живот”. Изтъква се, че фетуси, които претърпяват травма, която се запечатва в критичния период от развитието на лимбичната система, по-късно в живота си често срещат проблеми при справянето с емоциите, при адаптацията в бързо променяща се среда, при учене (26). Концепцията за лимбичния импринтинг е в основата на схващанията, че ранната грижа за плода и новороденото е от изключително значение за психологическото развитие през целия живот (15). В контекста на атачмента се използва като аргумент в подкрепа на естественото раждане, на физическия контакт на новороденото с майката, на кърменето и т.н. (15,13).

Пример за вероятен полов импринтинг при човека е видим в проявите на асортативен (не на случаен принцип) подбор на полов/брачен партньор при хора. При асортативния подбор изборът на партньор за създаването на двойка е основан на фенотип (външни видими характеристики), например физически черти. В този контекст интересни резултати в подкрепа на импринтинга при хора съобщават Little и сътрудници (20). Те са потърсили конкретно отговор на въпроса дали не съществува корелация между цвета на косата и очите на родителите и цвета на косата и очите на партньорите на техните пораснали деца. Установява се, че родителските характеристики (цветът на коса и очи) корелират положително с тези на партньорите както за мъжете, така и за жените. Регресионният анализ, позволяващ да се оцени зависимостта на характеристиките на партньора от чертите на майката и на бащата, разкрива по-голяма корелация на цвета на косата и на очите на партньорите с тези физически черти на родителя от противоположния пол, отколкото на родителя от същия пол. Това авторите тълкуват като свидетелство, че „цветовите характеристики“

на родителите може да влияят върху избора на полов/брачен партньор от децата им. Привличане и предпочитания към родителски характеристики от противоположния пол се наблюдава при редица животни и обикновено се приписва на процесите на импринтинг в ранна възраст. Ето защо, макар да не могат да посочат ясен механизъм и да не могат да го асоциират задължително с процеси в ранно детство, Little и съавтори са склонни да приемат, че наблюдаваното от тях говори за протичащ при хората процес, донякъде аналогичен с импринтинга (20).

Споменатият асортативен подбор на партньор за създаване на двойка съществува в две разновидности – положителен и негативен. При положителния (наречен хомогамия) хората избират за партньор подобни на себе си (например висок човек избира висок човек) и този тип селекция е много често срещан. Някои автори предполагат, че специфичен вроден механизъм за разпознаване (търсене на фенотипно съвпадение) позволява на индивида, чрез търсене на прилика със себе си, да открива подобни нему индивиди. Vereszkei и сътрудници (6,7) твърдят, че хомогамията (положителният асортативен подбор) при хората се постига отчасти чрез полов импринтинг на родителя от противоположния пол по време на детството. Авторите предполагат, че децата създават ментален модел на фенотипа на своя родител от противоположния пол, който се използва като шаблон за намиране на партньори (нещо, което е показано при птици от DeAngelis и Hofmann, 2020). За да се избегнат възможни генетични предпоставки за фенотипното съвпадение и за да се търси ефект именно на половия импринтинг, са изследвани осиновени дъщери и членовете на семейства, в които са отглеждани. Съпоставките откриват значителна прилика в чертите на лицето между съпруга на дъщерята и нейния осиновител (приемен баща). Оказва се също, че този ефект може да бъде модифициран от качеството на връзката баща-дъщеря по време на детството. Тенденцията да избират партньори, подобни на бащата била по-открояна при дъщерите, които са получили повече емоционална подкрепа от своя осиновител, отколкото при дъщерите, чийто баща е предоставил по-малко положителна емоционална атмосфера (7). Резултатите в

това изследване кореспондират с данните от друго проучване на същия екип, в което е открита положителна връзка между степента на лицева прилика между съпруга на дъщерите и техните биологични бащи и емоционалната топлина, предоставена от тези бащи (6). Такива наблюдения, че изборът на партньор зависи от физическото и емоционалното присъствие на родителя от противоположния пол, са сериозна подкрепа на предположенията, че полов импринтинг е намесен в този тип селекция.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Човешкото поведение е сложен продукт от взаимодействие на гени и околна среда, формира се в резултат на генетичната предопределеност и факторите на средата. В това взаимодействие вероятно място има и импринтингът. Той може да се разглежда като способ, чрез който средата взаимодейства с наследствеността в определени чувствителни/критични периоди от живота на организма. Познаването на импринтинга с неговите същност, механизми и прояви би било от полза не само за разбирането на поведението при човека, но и на някои отклонения от поведенческата норма и справянето с тях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Пирьова Б, Биологична психология. София, Веда Словена – ЖГ, 2000.
2. Хорн Г. Память, импринтинг, мозг. Москва, Мир, 1988.
3. Шеперд Г. Нейробиология, т.2. Москва, Мир, 1987.
4. Ambalavanar R, McCabe BJ, Potter KN, Horn G. Learning-related Fos-like immunoreactivity in the chick brain: time-course and co-localization with GABA and parvalbumin. *Neuroscience*, 93(4), 1999, 1515–1524. doi.org/10.1016/S0306-4522(99)00217-1
5. Bateson P. Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature*, 273, 1978, 659–660.
6. Bereczkei T, Gyuris P, Kovacs P, Bernath L. Homogamy, genetic similarity, and imprinting; parental influence on mate choice preferences. *Pers. Individ. Diff.* 33, 2002, 677–690. doi:10.1016/S0191-8869(01)00182-9
7. Bereczkei T, Gyuris P, Weisfeld, GE. Sexual imprinting in human mate choice. *Proc. Biol. Sci.*, 271(1544), 2004, 1129–1134. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2672
8. Bischof HJ, Rollenhagen A. Behavioural and neurophysiological aspects of sexual imprinting in zebra finches. *Behav. Brain Res.*, 98(2), 1999, 267–276. https://doi.org/10.1016/S0166-4328(98)00093-x
9. Bolhuis JJ, Brown MW, Johnson MH. Brain, memory and development: the imprint of Gabriel Horn. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 50, 2015, 1–3. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2015.02.001
10. Carlson NR. *Foundations of Physiological Psychology*, 3 ed. Needham Heights, MA, Allyn and Bacon, 2005.
11. Cesca F, Baldelli P, Valtorta F, Benfenati F. The synapsins: key actors of synapse function and plasticity. *Prog. Neurobiol.*, 91(4), 2010, 313–348. https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2010.04.006
12. Cousin SL, Hoey SE, Stephenson A, Perkinson MS. Amyloid precursor protein 695 associates with assembled NR2A- and NR2B-containing NMDA receptors to result in the enhancement of their cell surface delivery. *J. Neurochem.*, 111, 2009, 1501–1513.
13. De Wit P. *Learning to breathe from the breath itself: An introduction to rebirthing-breathwork and a phenomenological exploration of breathing*. Scotts Valley, CA, CreateSpace Independent Publishing Platform, 2016.
14. DeAngelis RS, Hofmann HA. Neural and molecular mechanisms underlying female mate choice decisions in vertebrates. *J. Exp. Biol.*, 223(Pt 17), 2020, jeb207324. https://doi.org/10.1242/jeb.207324
15. Elena TV. Limbic imprint. In: Denniston, G.C., Hodges, F.M., Milos, M.F. (eds) *Circumcision and human rights*. Dordrecht, Springer, 2009. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9167-4_24
16. Hess EH. Imprinting: An effect of early experience, imprinting determines later social behavior in animals. *Science*, 130(3368), 1959, 133–141. DOI: 10.1126/science.130.3368.133
17. Hoppe L. Who's your mama? The science of imprinting. https://www.pbs.org/wnet/nature/my-life-as-a-turkey-whos-your-mama-the-science-of-imprinting/7367/
18. Johnson MH. Imprinting and the development of face recognition: From chick to man. *Curr. Dir. Psychol. Sci.*, 1(2), 1992, 52–55.
19. Kandel E, Schwartz J, Jessell T. *Essentials of neural science and behavior*. Prentice Hall International, Inc., 1995.
20. Little AC, Penton-Voak IS, Burt DM, Perrett DI. Investigating an imprinting-like phenomenon in humans partners and opposite-sex parents have similar hair and eye

- colour. *Evol. Hum. Behav.*, 24(1), 2003, 43–51. doi:10.1016/S1090-5138(02)00119-8
21. Lumpkin, EA, Marshall KL, Nelson AM. The cell biology of touch. *JCB*, 191(2), 2010, 237–248. <https://doi.org/10.1083/jcb.201006074>
 22. McCabe BJ. Visual imprinting in birds: Behavior, models, and neural mechanisms. *Front. Physiol.*, 10, 2019, 658. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00658>
 23. Mobbs EJ, Mobbs GA, Mobbs AE. Imprinting, latchment and displacement: a mini review of early instinctual behaviour in newborn infants influencing breastfeeding success. *Acta Paediatr.*, 105(1), 2016, 24–30. <https://doi.org/10.1111/apa.13034>
 24. Moll I, Moll R. Early development of human Merkel cells. *Exp. Dermatol.*, 1, 1992, 180–184.
 25. Rosa Salva O, Farroni T, Regolin L, Vallortigara G, Johnson MH. The evolution of social orienting: evidence from chicks (*Gallus gallus*) and human newborns. *PloS One*, 6(4), 2011, e18802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018802>
 26. Schore AN. *Affect dysregulation and disorders of the self*. Norton Professional Books, 2003.
 27. Solomonias RO, McCabe BJ, Jackson AP, Horn G. Clathrin proteins and recognition memory. *Neuroscience*, 80, 1997, 59–67. doi:10.1016/S0306-4522(97)00123-1
 28. Solomonias RO, McCabe BJ. Molecular mechanisms of memory in imprinting. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 50, 2015, 56–69. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.09.013>
 29. Solomonias RO, Meparishvili M, Mikautadze E, Kunelauri N, Apkhazava D, McCabe BJ. AMPA receptor phosphorylation and recognition memory: learning-related, time-dependent changes in the chick brain following filial imprinting. *Exp. Brain Res.*, 226, 2013, 297–308. doi:10.1007/s00221-013-3435-2

Адрес за кореспонденция:

Габриела Панайотова
 Факултет по медицина
 Медицински университет – Варна
 ул. Марин Дринов 55
 9002 Варна
 e-mail: gabrielapanayotova95@gmail.com
