



Коммуникации млекопитающих и птиц в раннем онтогенезе

Татьяна Борисовна Голубева
tbgolubeva@list.ru

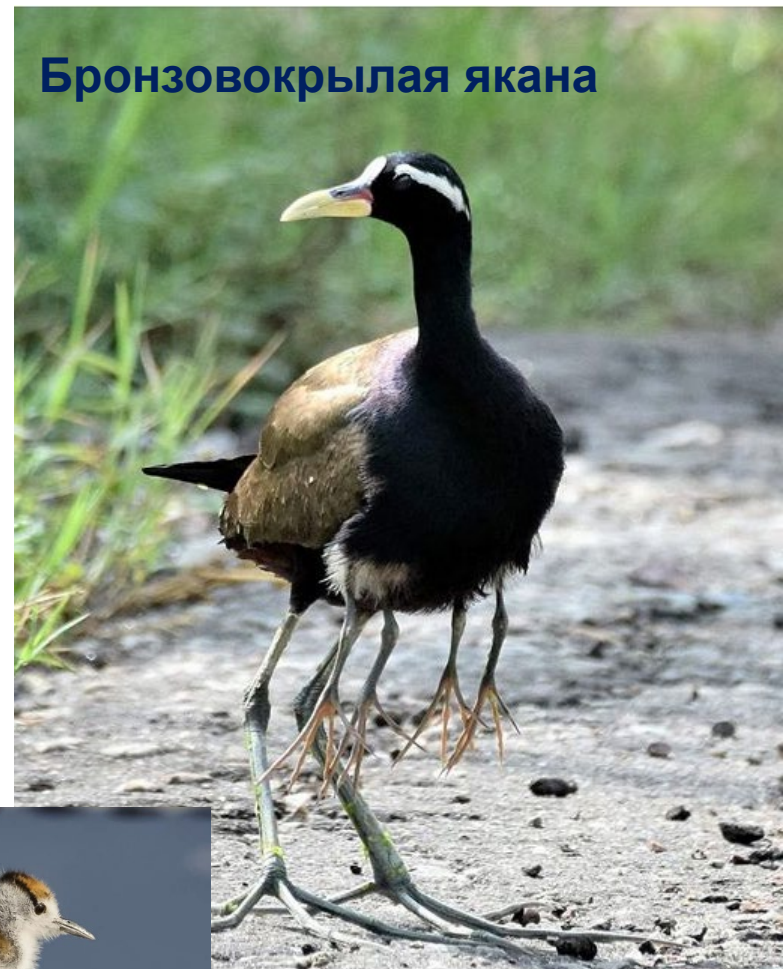


4 марта 2020

У эндотермных животных – птиц и млекопитающих – развита родительская забота о детенышах или птенцах, в которой важную роль играет коммуникация.



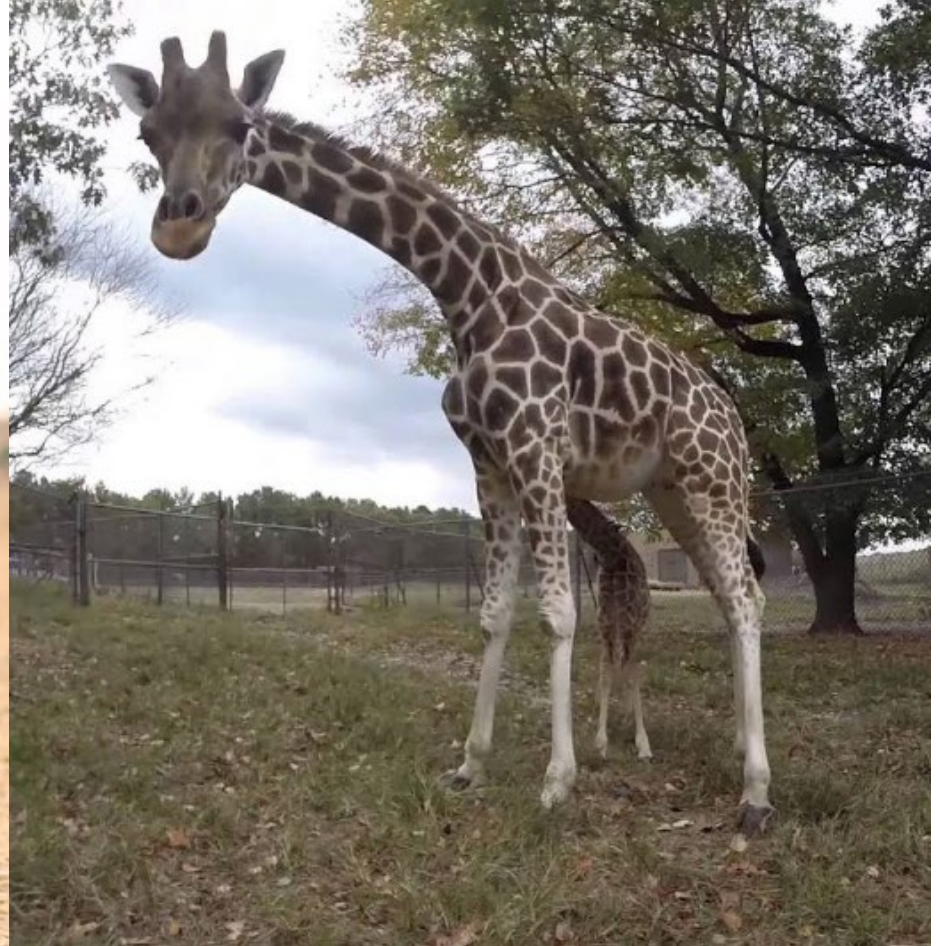
Родительская забота о потомстве характерна и для зрелорождающихся и для нерелорождающихся млекопитающих, и птиц.



У млекопитающих выделяют 4 типа онтогенеза по степени зрелости при рождении, от незрелорождающихся до зрелорождающихся.



Незрелорождающиеся ежи



Зрелорождающиеся животные, и млекопитающие, и птицы, прежде чем начать ходить, должны научиться стоять, принять правильное положение конечностей. Механорецепторы суставов и мышц должны сообщить об этом в моторные центры ЦНС. У большинства животных это происходит быстро, в течение нескольких десятков минут. **После этого с помощью обоняния новорожденные находят сосок.**

Наиболее незрелорождающиеся среди млекопитающих – сумчатые. Эмбриогенез опоссума (*Opossum virginia*) продолжается 11-13 суток. Не только центральная нервная система, но и периферические нервы и мышцы, и задние конечности в момент рождения совершенно незрелы. **Передние лапки, пальцы хорошо развиты. Все необходимое для продвижения новорожденного к сумке матери оказывается в полной функциональной готовности.**



Это продвижение **руководствуется обонянием** и связано с вполне эффективными движениями передних конечностей, цеплянием за шерсть и волнообразными движениями туловища. Детеныш прикрепляется к соску, развитие в сумке продолжается еще 20 дней.



Лактация у кормящей самки
длится 70-100 суток.





У птиц, как и у млекопитающих есть разные типы онтогенеза (типы развития) – от зрелорождающихся (у птиц они называются выводковые) до незрелорождающихся (птенцовых). Насчитывают до 9 градаций типов онтогенеза.

Наиболее зрелыми появляются из яйца сорные куры.

У сорных кур самец строит сооружения из земли, песка или прелых листьев, в течение нескольких месяцев постоянно работает, поддерживая благодаря очень чувствительным терморецепторам клюва температуру в «инкубационной камере», но как только вылупляются птенцы – самец уходит.



Цыплята сами постигают мир. Коммуникации между родителями и птенцами нет. Считается, что нет коммуникации и между птенцами.



4 основных типов онтогенеза

**Зрелорождающиеся,
Выводковые:**

*Японский перепел
Кряква*



Полувыводковые
*Серебристая чайка,
Крачи*



Полуптенцовые
Ушастая сова

**Незрело-
рождающиеся,
Птенцовые:**
Галка, грач,



Мухоловка-пеструшка,

Сойка



У эндотермных животных – птиц и млекопитающих – особенно развита родительская забота, и в наибольшей степени развита коммуникация потомства и родителей.

Развитие поведения и коммуникации животного в онтогенезе подчиняются определенным закономерностям – закономерностям системогенеза. Прежде всего это гетерохрония развития, принцип смены афферентаций, принцип минимального обеспечения.

Коммуникация без сенсорных систем невозможно. Развитие сенсорных систем идет постепенно и поэтапно, и определяется темпами развития эндотермии, терморегуляции.

Уровень зрелости сенсорной системы таким образом определяет возможности коммуникации родителей и новорожденных.

Родительское поведение в процессе филогенетического развития подстраивается под возможности восприятия и двигательной активности потомства.

Развитие коммуникации невозможно оценить без знания процесса созревания сенсорных систем.

Сенсорные системы не полностью развиты даже у зрелорождающихся животных, а у незрелорождающихся слух как правило появляется около рождения, а зрение – через какое-то время после рождения.



Порядок созревания и начала функционирования сенсорных систем у эндотермных животных строго определен и у всех одинаков.

Последовательность включения сенсорных систем в поведение птиц и млекопитающих одинакова:



1. Обоняние	куриный эмбрион Э 6,5 суток
2. Тактильная чувствительность	Э 6,5-7 сутки
3. Вестибулярная чувствительность	Э 8 сутки
4. Вкус	
5. Проприоцептивная чувствительность	Э 10 суток
6. Слух	Э 11-12 сутки
7. Зрение - светочувствительность	Э 17 суток
предметное зрение	перед вылуплением (21 сут)

Gottlieb, 1968 - 2002

У птиц и млекопитающих первым возникает пищевое поведение, затем – оборонительное (затаивание или убежание).

У рыб и амфибий сначала формируется оборонительное поведение. Порядок появления у них первых сенсорных систем - боковой линии, обоняния и зрения - диктуется экологическими требованиями, слух развивается последним.

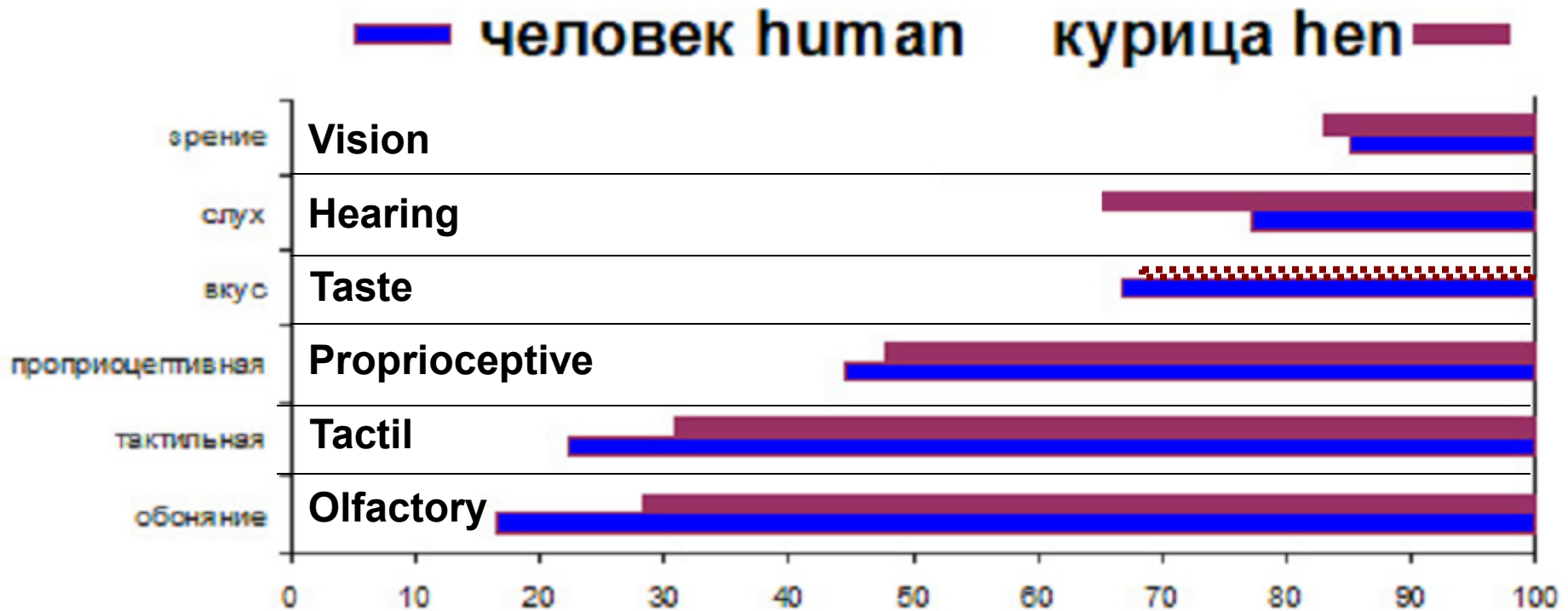
Оборонительное поведение у рыб и амфибий появляется первым, личинки и головастики сразу после вылупления не едят, питаются они желтком, рот развивается позднее.

Развитие сенсорных систем определяется экологическими условиями, в которые попадает личинка после вылупления. Слух – самое позднее эволюционное приобретение в акустико-латеральной системе, формируется последним.

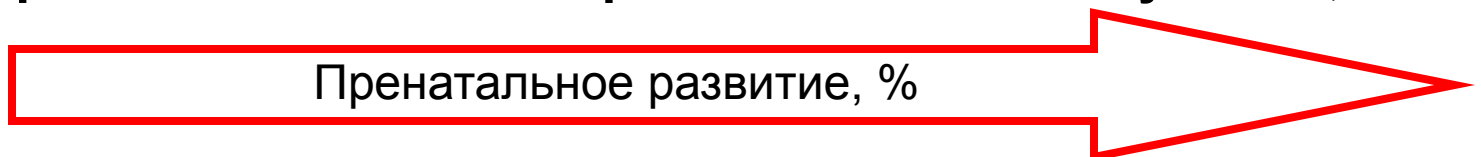
Птенцы и детеныши млекопитающих зависят от родителей, пищевое поведение у них появляется первым. У зрелорождающихся оно первым начинает формироваться в эмбриональный период, сразу или вскоре после вылупления оказывается сформированным и оборонительное поведение (реакция затаивания или убегания).

Порядок развития сенсорных систем определяется прежде всего развитием эндотермии и терморегуляции. Наиболее энергозатратны фоторецепторы, зрение появляется последним. На втором месте волосковые клетки органа слуха, слух развивается предпоследним. Наименее энергозатратны обонятельные рецепторные клетки и тактильные рецепторы, обоняние и тактильная чувствительность в онтогенезе птиц и млекопитающих появлятс первыми.

Последовательность развития сенсорных систем у птиц и млекопитающих



Продолжительность беременности или инкубации, %



В раннем онтогенезе млекопитающих коммуникация строится прежде всего на обонятельных стимулах, затем тактильных, акустических. Последним развивается зрение. Хотя в онтогенезе млекопитающих акустическая коммуникация играет большую роль, большинство млекопитающих общается в ультразвуковом диапазоне, а слух в онтогенезе развивается сначала на низких частотах, и только потом диапазон восприятия расширяется в сторону более высоких частот и тогда акустическая коммуникация возможна. Человеку ее трудно определять, потому что для регистрации ультразвуковых сигналов требуется специальная аппаратура. С момента открытия глаз зрение играет большую роль в коммуникации. И на всех этапах развития обоняние у всех млекопитающих (кроме высших приматов) также играет важную роль в коммуникации.

У птиц диапазон слуха почти такой же, как у человека, акустическую коммуникацию легко регистрировать. На ранних стадиях онтогенеза у многих видов важную роль может играть тактильная и вестибулярная стимуляция, но основные коммуникация – акустическая и зрительная. Обоняние у большинства птиц в раннем онтогенезе либо мало используется, либо пока не изучено. (У человека также плохое обоняние).

Исполинский рыжий кенгуру (*Macropus rufus*)

Самые незрелорождающиеся представители у млекопитающих – сумчатые (новорожденный - 750 миллиграммов, что составляет 33 миллионных веса матери)



За двадцать четыре часа до рождения детеныша самка тщательно вылизывает внутреннюю поверхность сумки. За час до родов она садится на основание хвоста, и продолжает инстинктивно лизать сумку и клоачную область. На свет появляется маленькое червеобразный детеныш, который, **руководствуясь обонянием (запечатлел запах околоплодной жидкости)** и с помощью более развитых передних лап добирается до сумки, сваливается в нее, находит сосок и надолго закрепляется на нем.

Новорожденный растет быстро. Но лишь к пятому месяцу он начнет высовывать голову из сумки. Тогда его тело уже слегка покрыто шерстью, стоящие ушки реагируют на любой шум. К концу шестого месяца он начинает вылезать из сумки и прогуливаться вокруг матери. К концу восьмого месяца он уже может окончательно покинуть свое убежище.



Развитие вокализации у выводковых птиц

Домашняя утка *Anas platyrhynchos domesticus*



Кряква

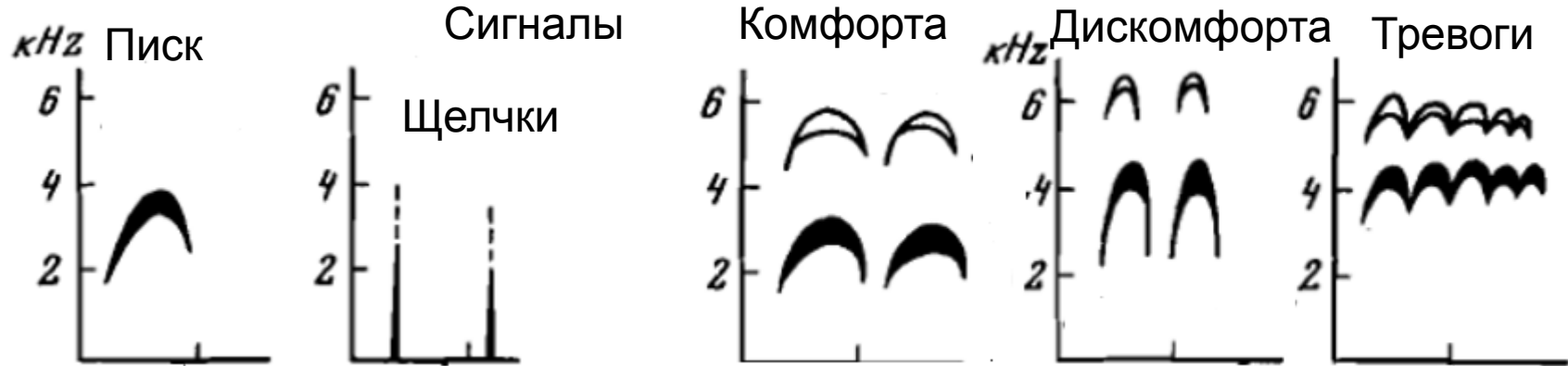
Anas platyrhynchos

Реакция следования
(приближения) за акустическим и /
или зрительным стимулом
характерна практически для всех
выводковых, полувыводковых и
птенцовых птиц.

У плода человека голос матери и в еще большей степени голос отца (слух развивается от низких частот к высоким) оказывается важным стимулом развития и какие-то акустические характеристики голоса запечатлеваются на последних стадиях беременности.

У выводковых и полувыводковых птиц интенсивная акустическая коммуникация начинается в конце эмбрионального периода, с момента выхода клюва эмбриона в воздушную камеру яйца, когда у эмбриона появляется вокализация. Наседка значительно увеличивает частоту издаваемых акустических сигналов (призывных или сигнала тревоги) с момента появления вокализации у эмбрионов. Голос родителей и собственная вокализация ускоряет развитие слуха и всего организма, и обеспечивает настройку слуховой чувствительности на частотные характеристики сигналов родителей и собственную вокализацию.

На следующем слайде показано развитие вокализации у эмбрионов домашней утки (*Anas platyrhynchos*).

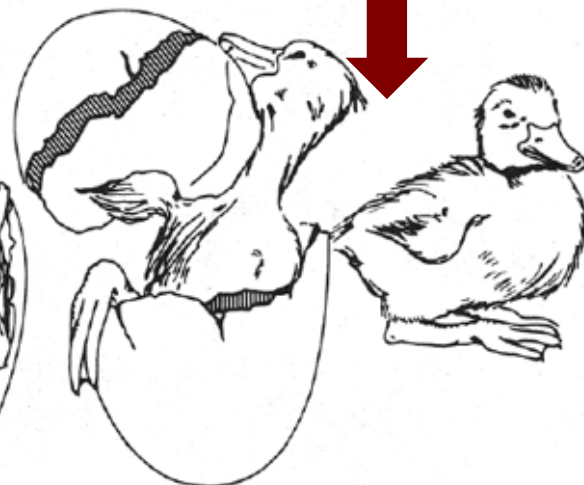


PULMONARY RESPIRATION BEGINS TENTING STAGE (DEVOCALIZE) PENETRATE AIR-SPACE PIP SHELL HATCH TEST AT 24 HRS.

Выход клюва в воздушную камеру яйца

Проклев

Вылупление, 27 сутки Э



Домашняя утка

23

24

25

26

27

28

DEVELOPMENTAL AGE (DAYS)

Возраст, сутки



Развитие вокализации у птенцовых птиц Краснозобый конек *Anthus cervina*

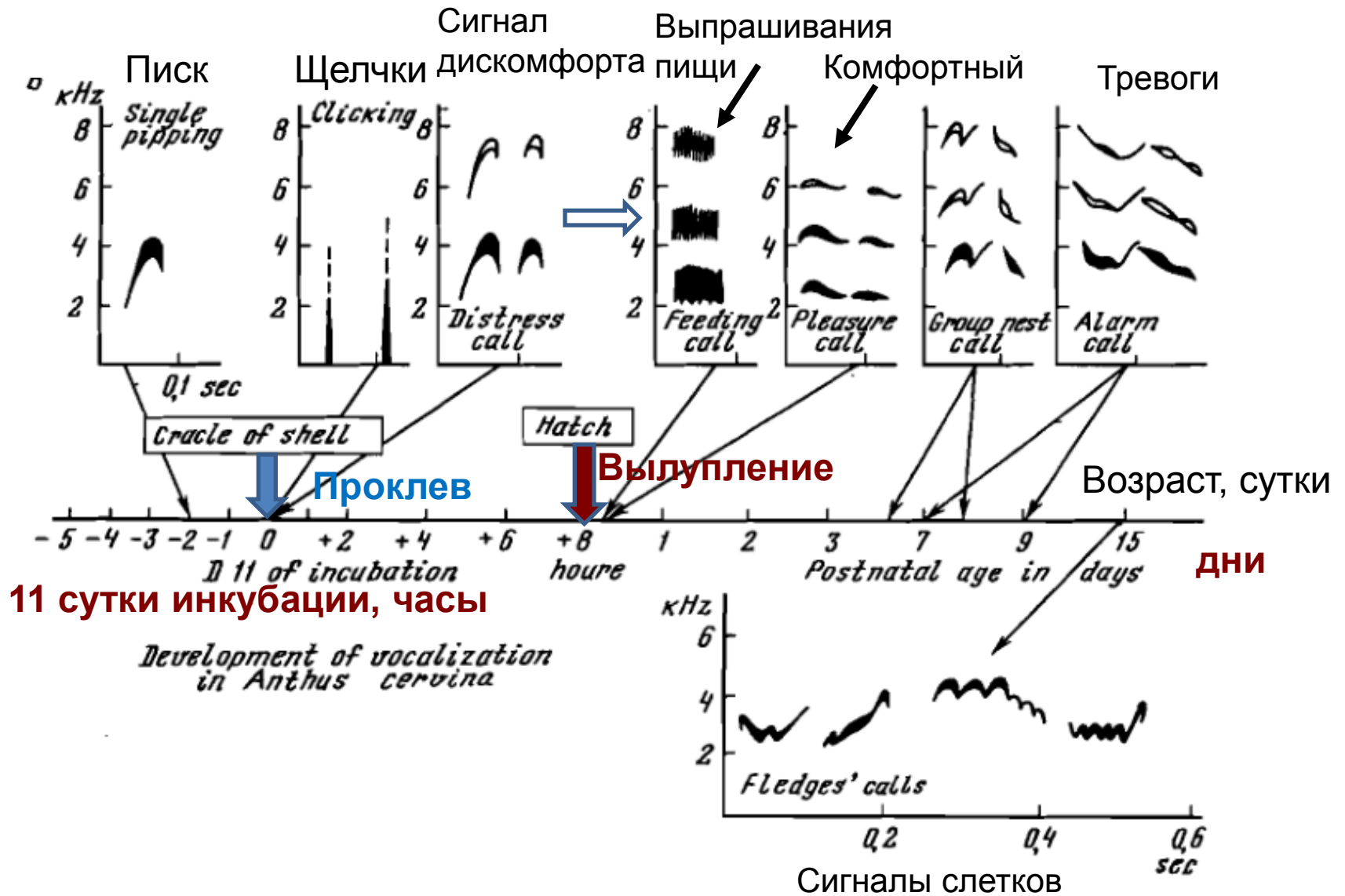


1 день

У птенцовых вокализация
появляется перед самым
вылуплением или сразу после
вылупления.

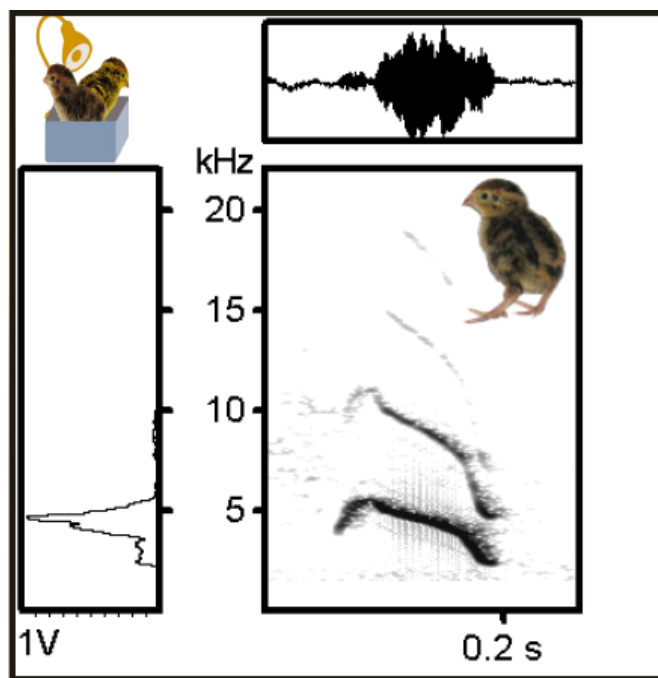


Развитие вокализации у краснозобого конька *Anthus cervina*



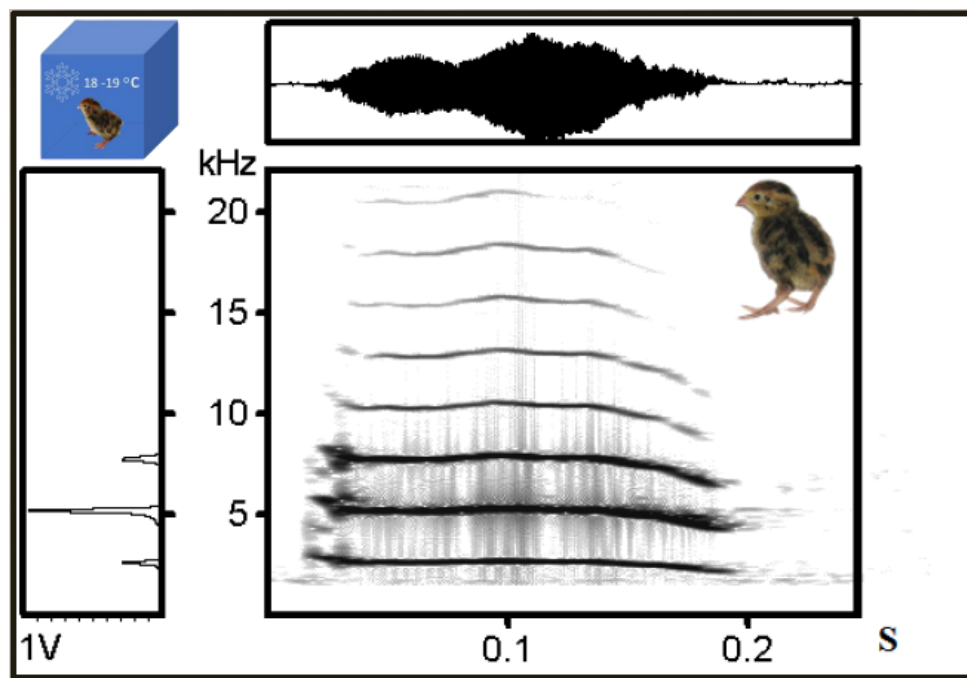
Японский перепел

Температура среды $\approx 36^{\circ}\text{C}$



Сигнал комфорта

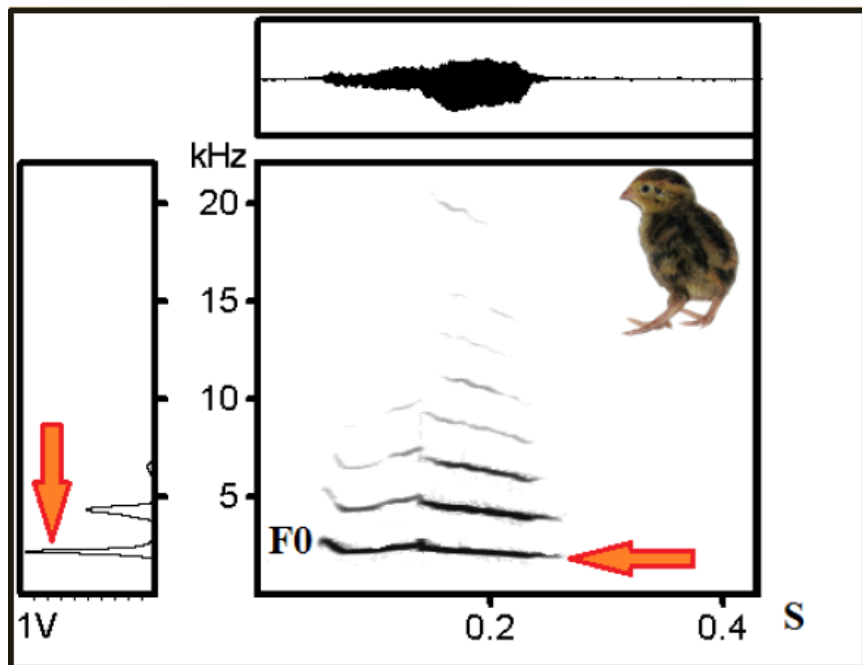
Помещен в термостат с температурой среды $18-19^{\circ}\text{C}$



Сигнал дискомфорта

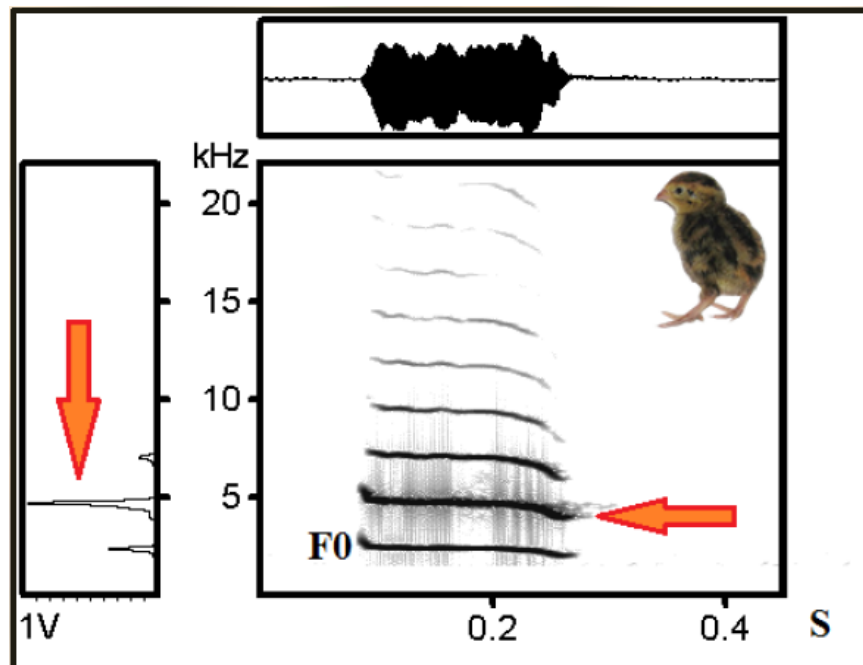
При охлаждении птенцов в их сигналах дискомфорта частота энергетического максимума смещается с основной частоты на более высокие частоты, что стимулирует родителей к началу обогрева птенцов или к объединению выводка.

1 мин в среде с температурой 20°C



Частота энергетического максимума F_{peak} находится преимущественно на основной частоте F_0

10 мин в среде с температурой 20°C



При охлаждении

Частота энергетического максимума F_{peak} находится преимущественно на 1 гармонике, увеличивается громкость сигнала.

(Марченко, Лемазина, 2015)

Сенсорные системы развиваются на протяжении всего роста и развития животного, вплоть до полового созревания.

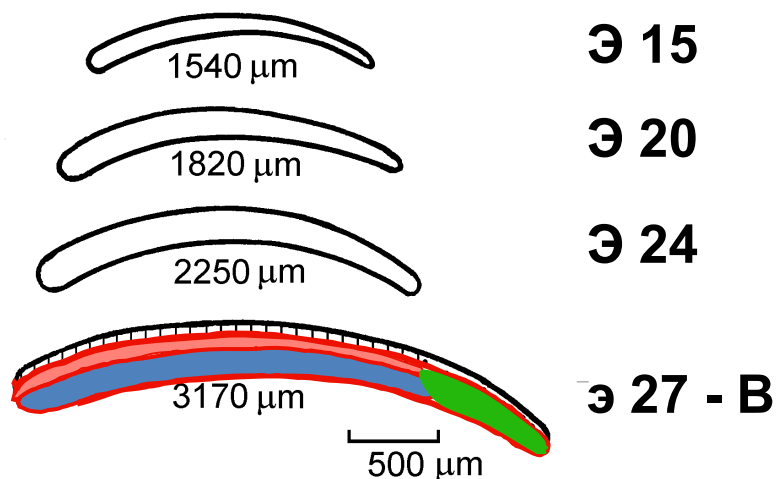
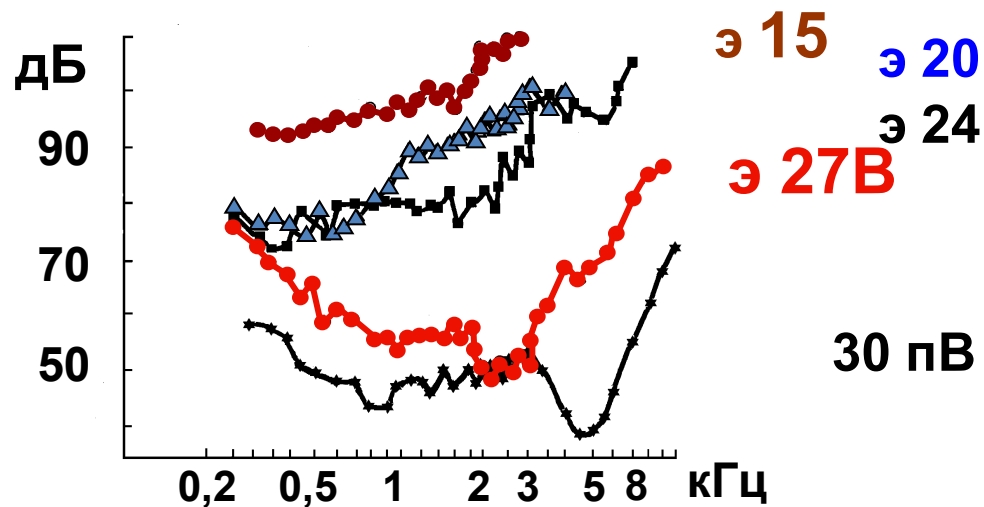
Уровень зрелости сенсорной системы определяет возможности коммуникации с родителями. Родительское поведение в процессе филогенетического развития подстраивается под возможности восприятия и двигательной активности потомства.



Типы волосковых клеток (ВК) птиц



Аудиограммы Пороговые характеристики микрофонного компонента (МК) домашней утки



Рост слухового эпителия

Выводковые Домашняя утка

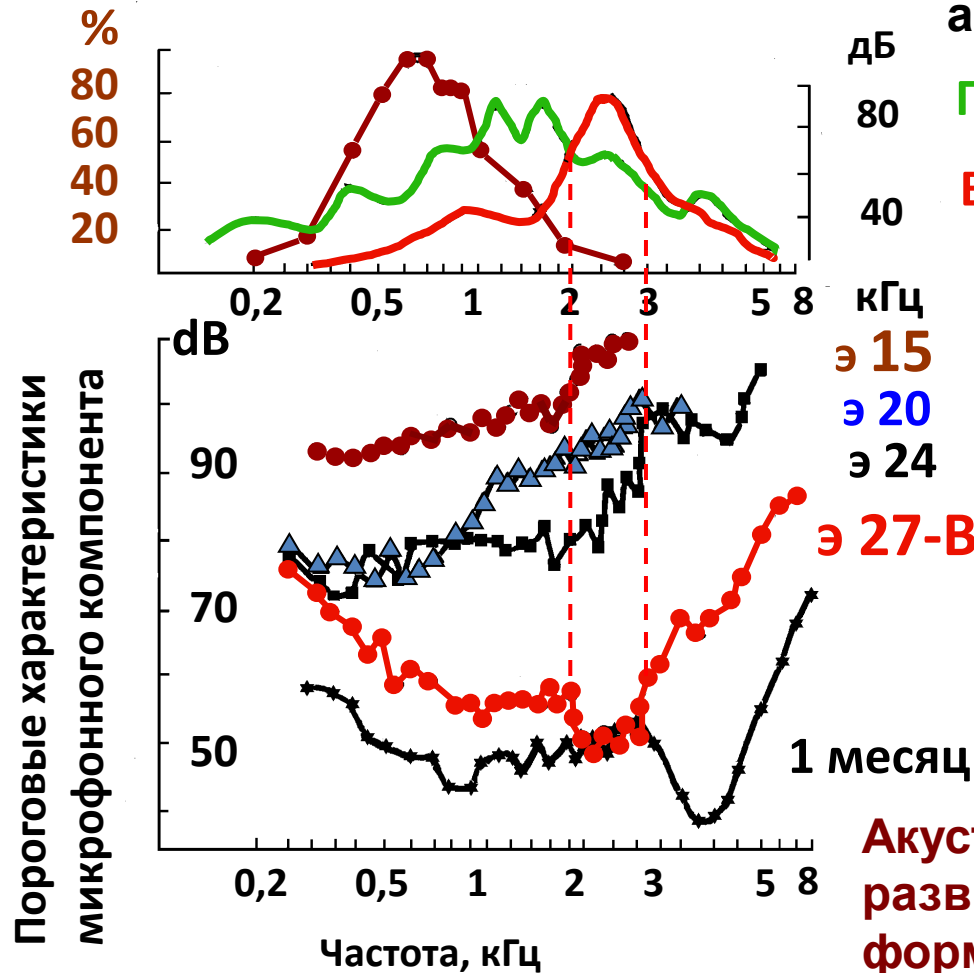
Слух у выводковых появляется в середине инкубационного периода. К моменту вылупления они слышат почти как взрослые.



Anas platyrhynchos, 1 с

Домашняя утка *Anas platyrhynchos*,

Реакция приближения, %



Суммарные спектры
акустических сигналов, дБ:

Призывного сигнала насадки

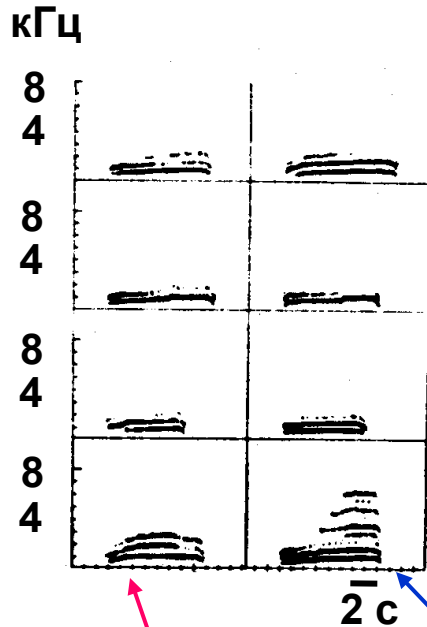
Вокализация эмбрионов

Пороги (МК) птенцов,
выращенных в инкубаторе.
При вылуплении понижение
порогов на частотах
собственной вокализации
эмбрионов

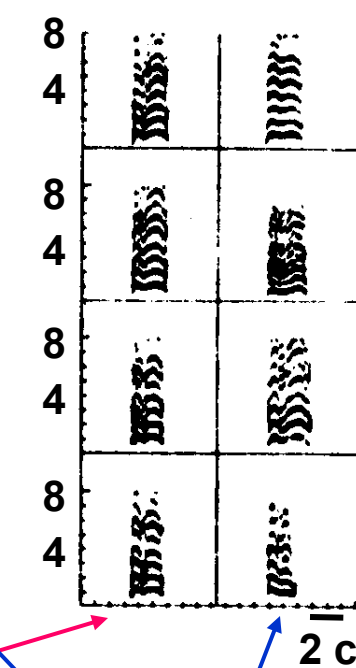
Акустическая стимуляция ускоряет
развитие слуховой чувствительности и
формирует акустический импринтинг.

Сигналы родителей *Larus atricilla* , используемые при коммуникации с эмбрионами и птенцами

Mew call
или crooning



“Ke-hah” сигнал



4 сигнала
одной и той
же птицы

Сигналы 4х
птиц

Beer, 1972

У эмбрионов "mew" сигнал вызывает четкий поведенческий ответ, еще до проклева увеличивая вокализацию, частоту биений клюва и общую двигательную активность. «Наивные» эмбрионы отвечают таким же образом на этот сигнал несколько позже, за 1-2 дня до вылупления. (Impeccoven, 1975).

Частота издавания этого сигнала резко увеличивается с появлением вокализации эмбрионов. (Impeccoven, 1973).

**Птенцы по этим сигналам
не могут отличать своего
родителя**

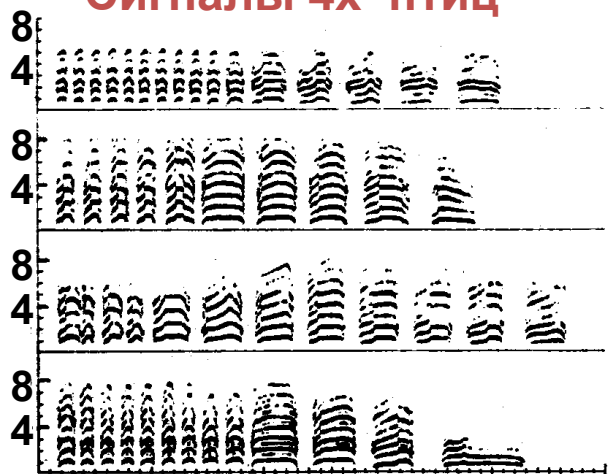
«Наивные» птенцы серебристой чайки почти не отвечают реакцией приближения на конспецифический сигнал “crooning” (Evans, 1973, 1975).

“Длинный” сигнал *Larus atricilla* , используемые при коммуникации с эмбрионами и птенцами

4 сигнала одной и той же птицы



Сигналы 4х птиц



10 с

В плотно населенных колониях птенцы к **3-4 суткам** выучивают длинный сигнал собственного родителя (Beer, 1972).

3-4 сутки после вылупления – момент установления эффективной терморегуляции.

Паттерн «Длинного сигнала» разных птиц различается.

Коммуникация родителей и птенцов полуптенцовой ушастой совы

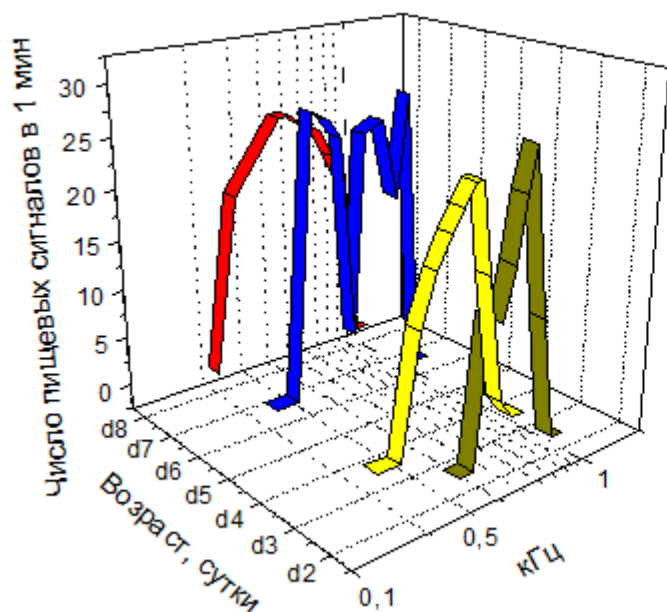
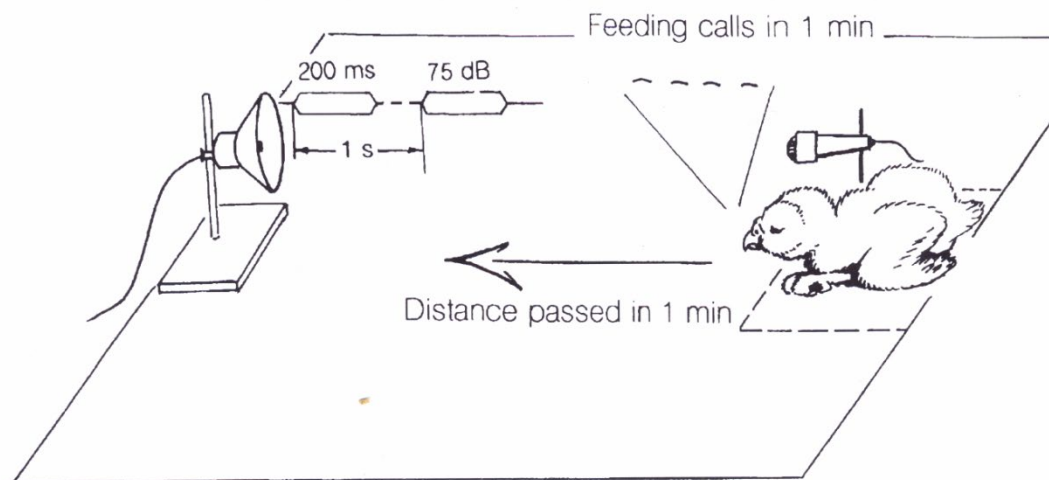


С момента вылупления у совят пищевое поведение вызывается акустическим и тактильным стимулами

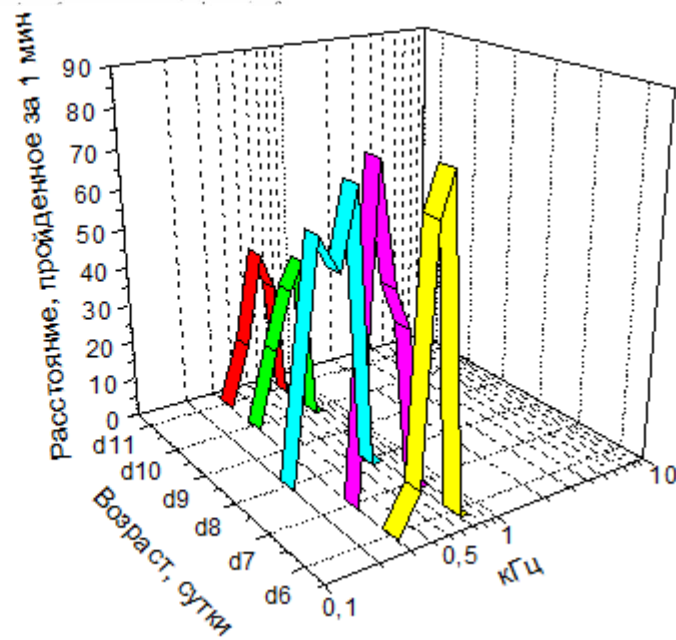


Глаза открываются на 6 день

Реакция приближения и вокализация птенцов ушастой совы в ответ на тональный сигнал



Вокализация



Движение к источнику сигнала

11 суток – птенцы встают на пальцы, не идут к источнику сигнала, но идут к тому, кто их кормит – появилось предметное зрение
20 суток - птенцы начинают покидать гнездо



У грачей в первые дни после вылупления наиболее эффективным для вызова пищевой реакции оказывается движение воздуха – тактильная стимуляция.

В то же время грачата реагируют на сотрясение гнезда и на звук «каар»

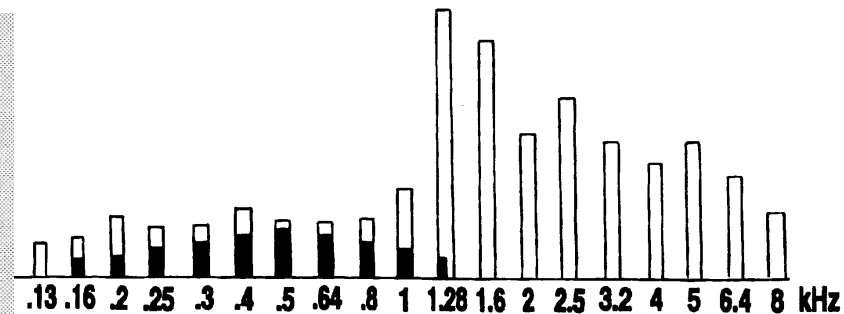
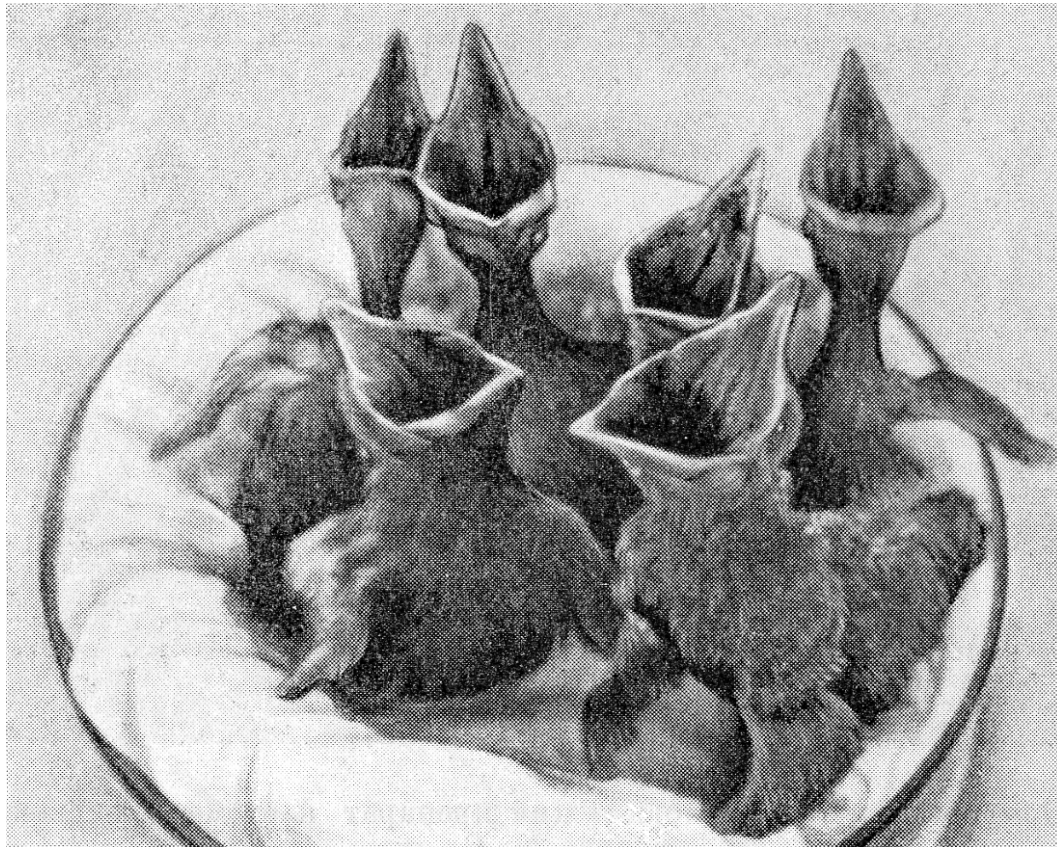
В возрасте от 5 до 25 дней ведущей афферентацией является слуховая.

Тактильный анализатор постепенно, перестает быть включенным в пищевое поведение. Вестибулярный также со временем исключается из пищевого поведения.

В возрасте 10-11 дней у птенцов открываются глаза, к концу 3-ей недели появляется предметное зрение и птенцы начинают реагировать на подлетающего родителя пищевой реакцией.



Эффективность тональных сигналов с различной частотой заполнения, вызывающие пищевую реакцию у птенцов грачей в первые дни после вылупления (черные столбики) и спектр пищевого сигнала родителя (белые столбики), издаваемого при кормлении



■ Эффективность в вызове
пищевого поведения
□ Спектр сигнала «карр»

(по Я.А.Милягину, 1952)

Звук при влёте родителя в дуплянку и специфический пищевой сигнал родителей вызывает пищевое поведение птенцов мухоловки-пеструшки сразу после вылупления



Акустический пищевой сигнал – акустическая афферентация – родителей вызывает пищевую реакцию птенцов



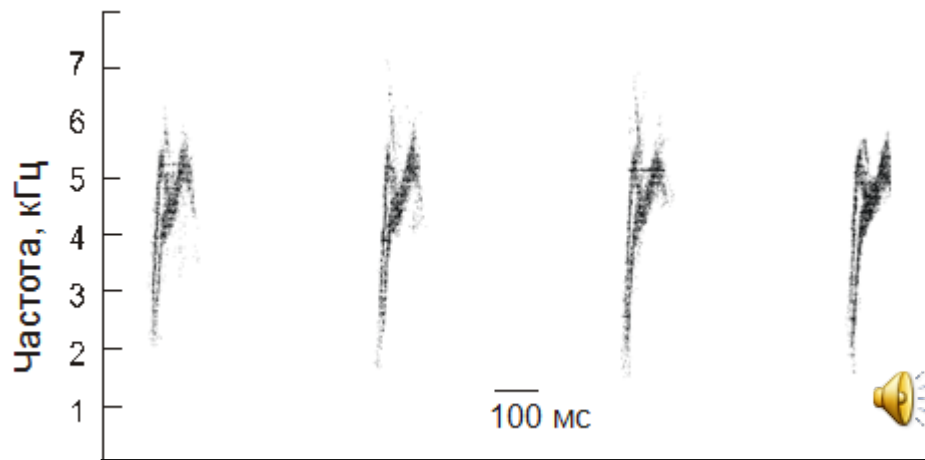
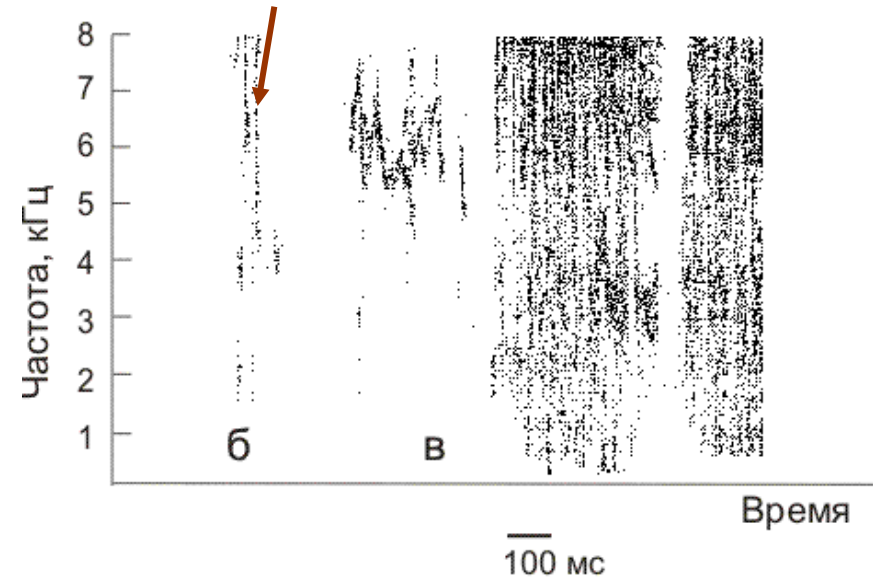
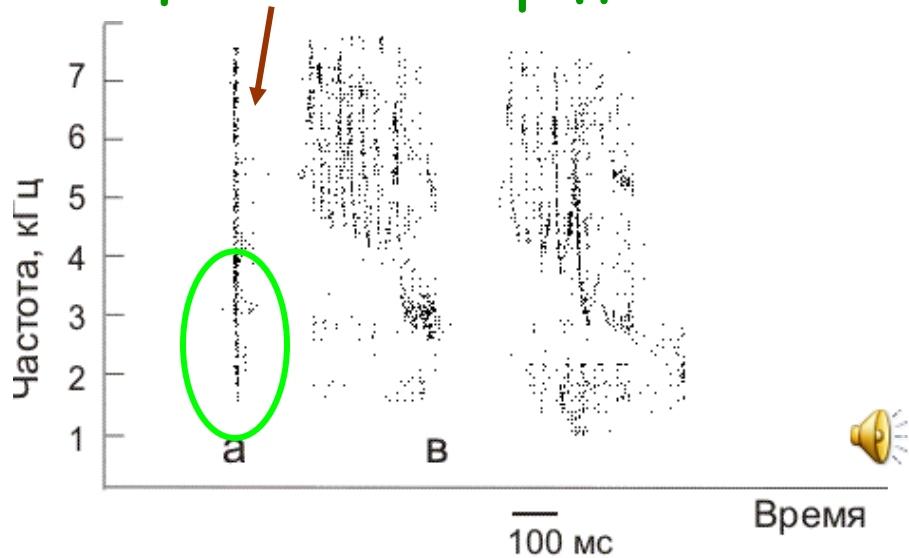


Птенцы мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), 4 сутки. Пищевая реакция на акустический стимул (открыли крышку дуплянки)

В первые дни после вылупления птенцы незрелорождающихся птиц обладают ограниченным набором поведенческих реакций. Практически единственной формой их активного поведения является пищевая реакция.

Пищевой сигнал, иммитируемый экспериментатором

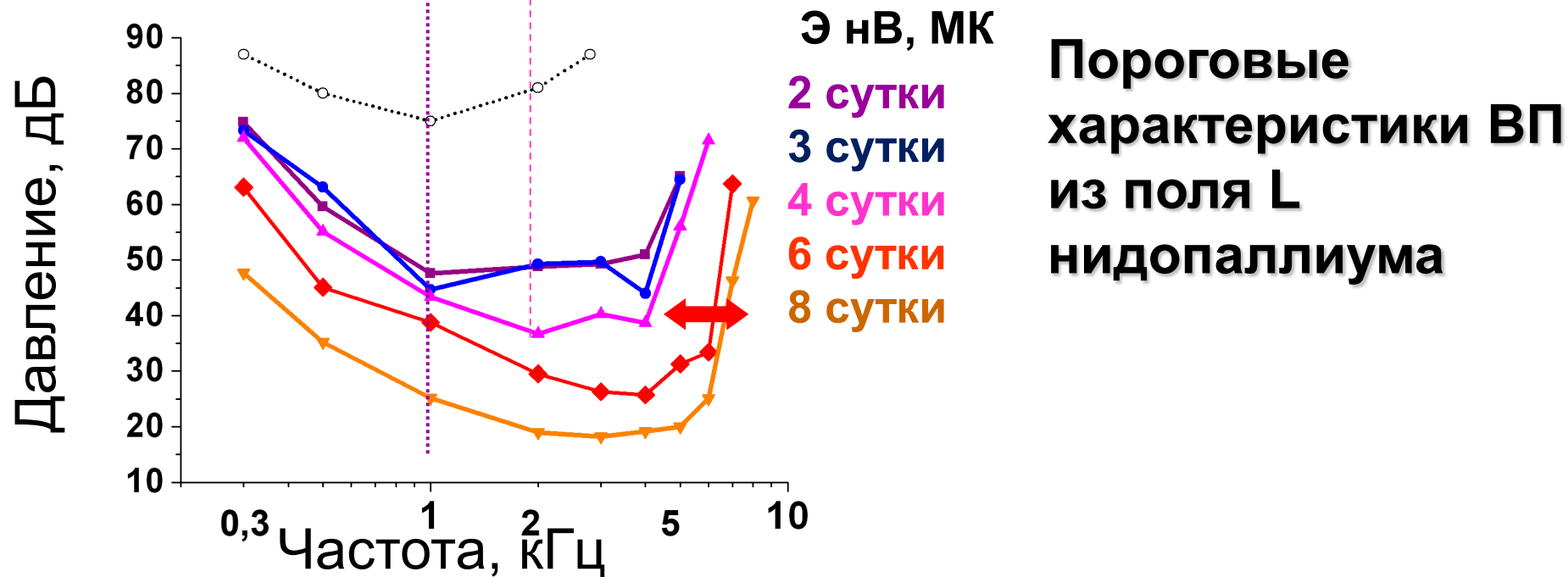
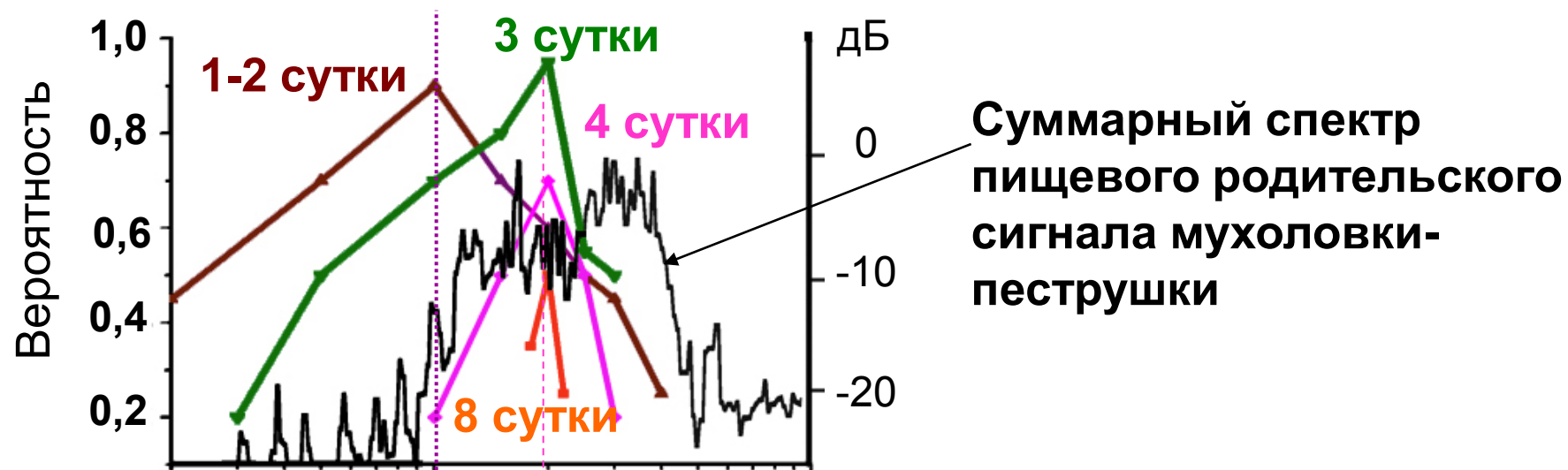
Пищевой сигнал родителя



Сигнал тревоги мухоловки-пеструшки

До 12 дня вызывает пищевое поведение «тренированных» птенцов

Мухоловка - пеструшка



Кохлеарный потенциал птенцов мухоловки-пеструшки

2 кГц, 85 дБ

Возраст,
сутки

10

Суммарный потенциал действия слухового
нерва СПД - суммация первых спайков волокон
слухового нерва в ответ на начало сигнала

8

Микрофонный компонент (суммация
рецепторных потенциалов отдельных
волосковых клеток, повторяет форму
сигнала)

6

4

1

5 мкВ | 1 мс

В первые дни жизни пищевая реакция птенцов на акустический сигнал (1 и 2 кГц, родительский пищевой сигнал) ярко выражена, а разряды волокон слухового нерва в ответ на начало сигнала еще не суммируются.
В течение гнездового периода СПД развивается.

Смена ведущей афферентации



Акустическая афферентация

С момента открытия глаз на 5-6 сутки затенение при влете родителя в дуплянку вызывает ненаправленное пищевое поведение.

У открыто гнездящихся птиц пищевая реакция в ответ на изменение освещенности не возникает



Зрительная афферентация, светочувствительность – изменение освещенности. Реакция ненаправленная

Рассмотрение сенсорной организации онтогенетически ранней формы пищевого поведения у птиц и млекопитающих показывают, что те сенсорные механизмы, которые обеспечивают его контроль, еще не совершенны к моменту рождения и продолжают интенсивно развиваться в первые дни постэмбрионального онтогенеза. Самые первые поведенческие акты определяются относительно простыми, но, тем не менее, специфичными стимулами.



Птенцам 8-9 суток, появляется предметное зрение

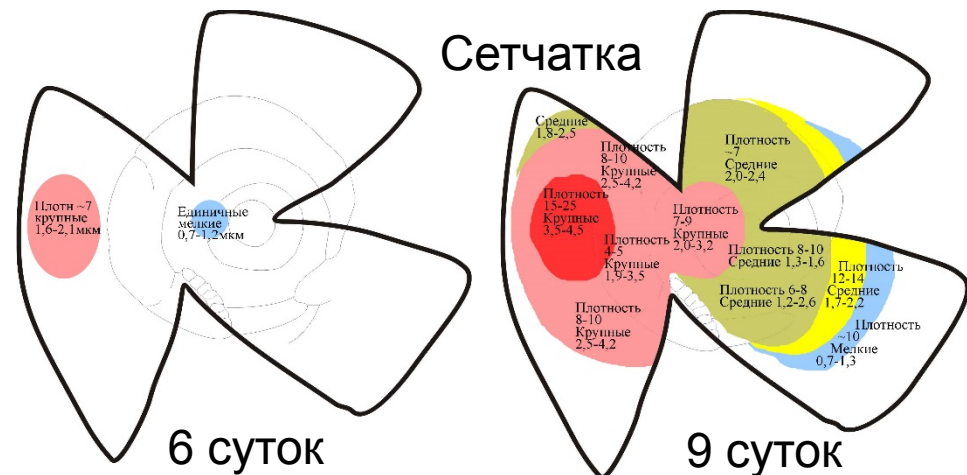
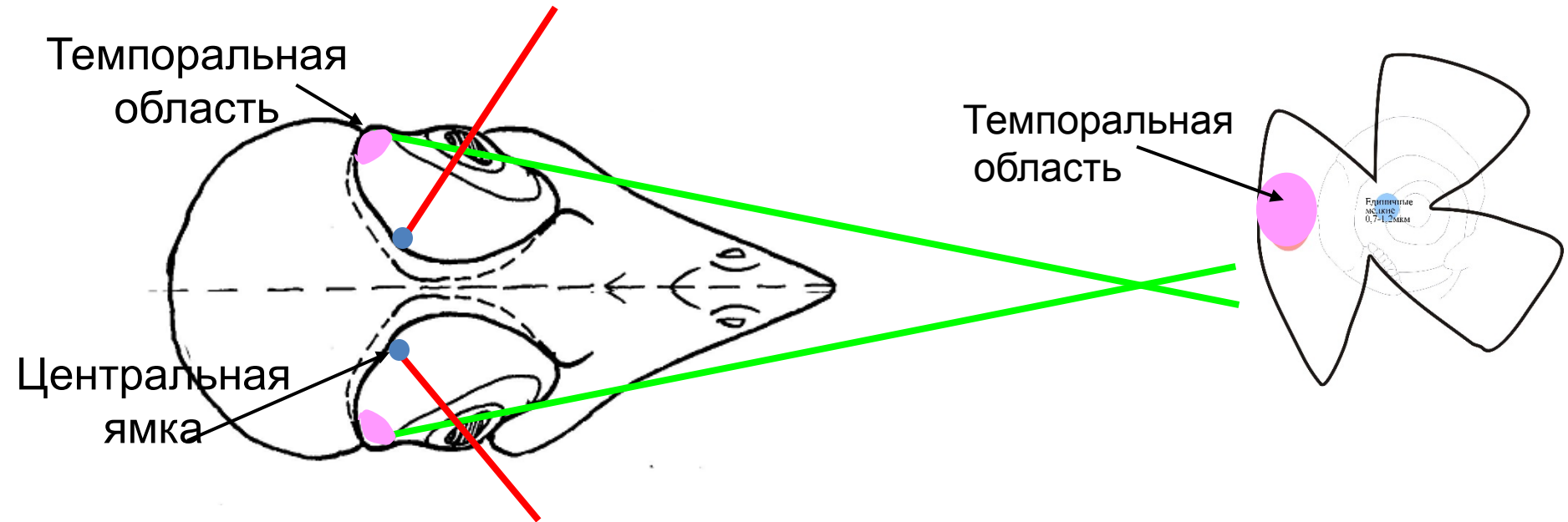
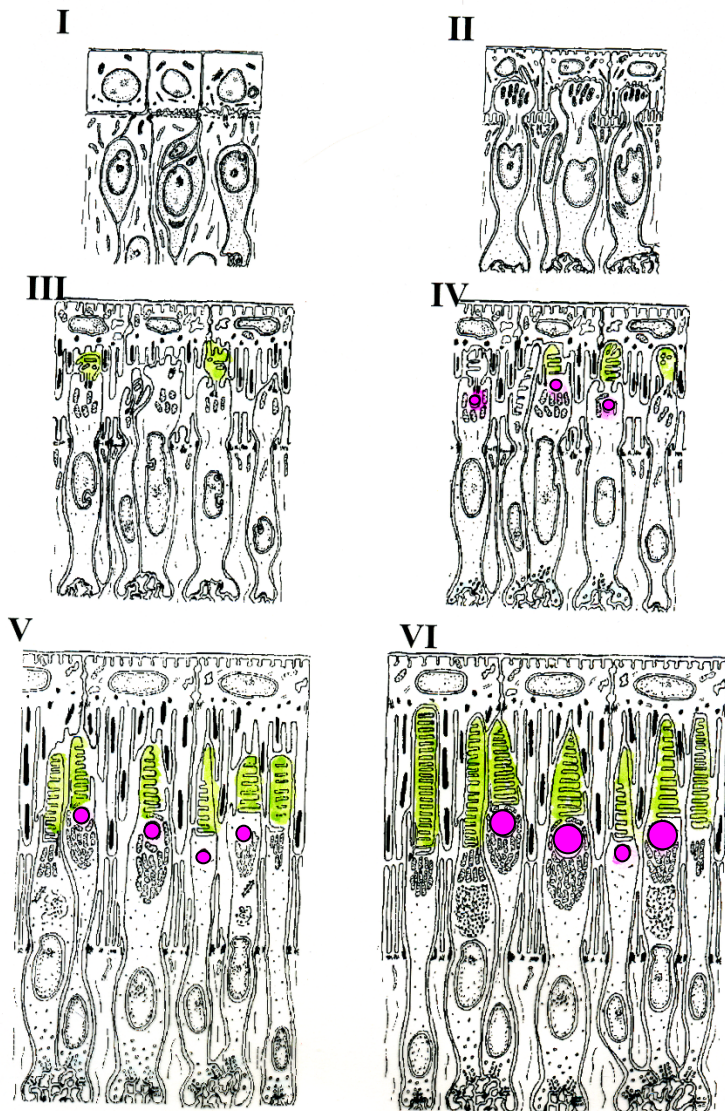


Схема стереоскопического и панорамного зрения мухоловки-пеструшки

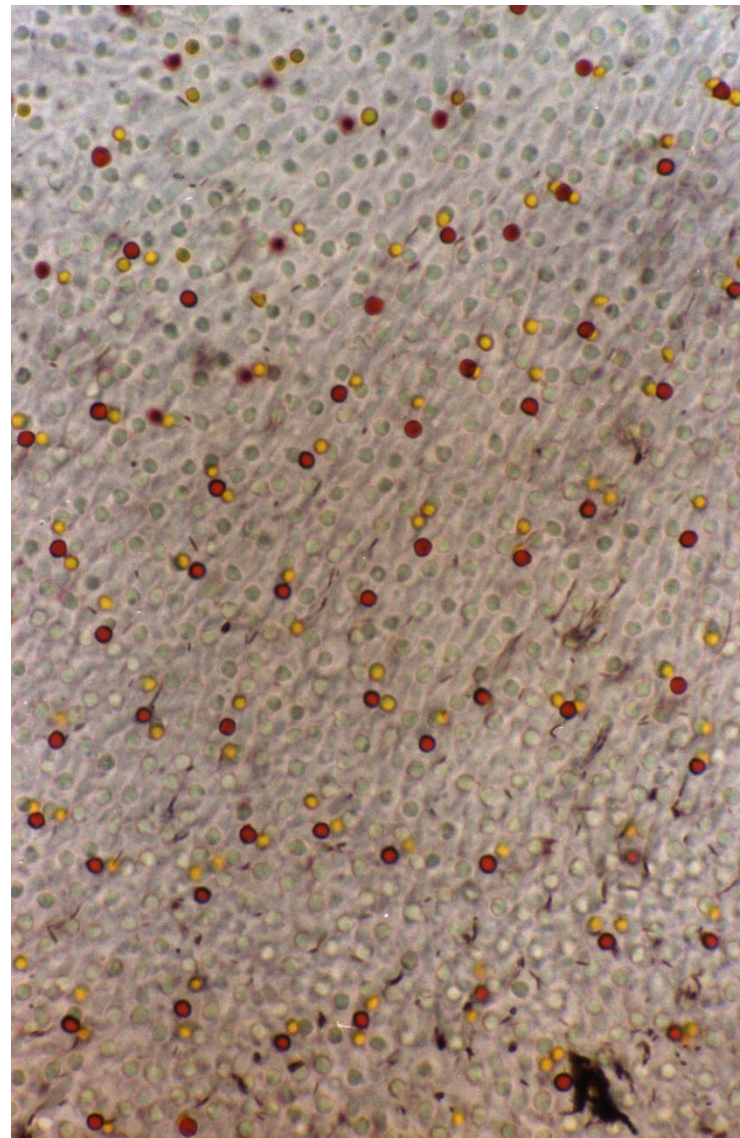


Пищевая реакция выпрашивания связана с активацией афферентных путей, берущих начало от фоторецепторов темпоральной ямки, участвующей в бинокулярном зрении. У взрослых эти пути задействованы в стереоскопическом зрении при пищедобывательном поведении (ловле насекомых при охоте).

Стадии развития фоторецепторных клеток
у птенцов мухоловки-пеструшки
(*Ficedula hypoleuca*)



Липидные капли в темпоральной
области сетчатки
мухоловки-пеструшки

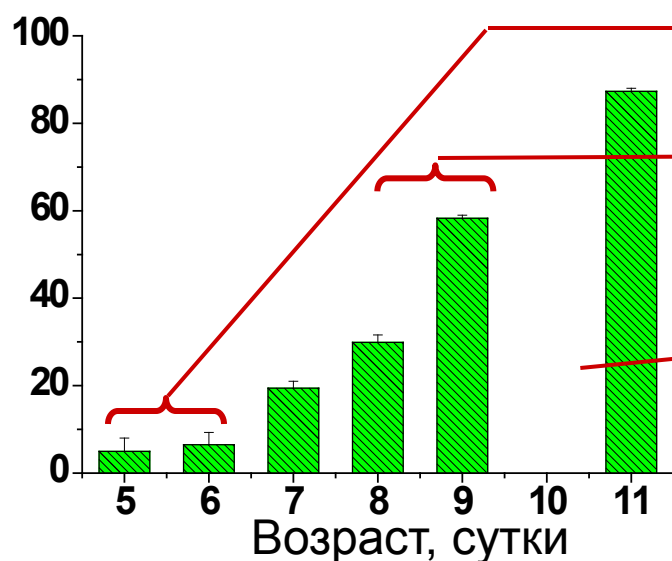




С появлением предметного зрения на 8-9 сутки пищевая реакция становится направленной и вызывается силуэтом птицы или его имитацией.



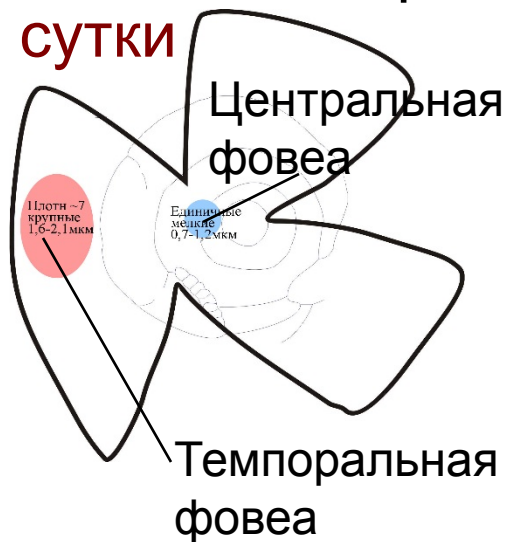
Развитие сетчатки и зрительно управляемого поведения у мухоловки-пеструшки



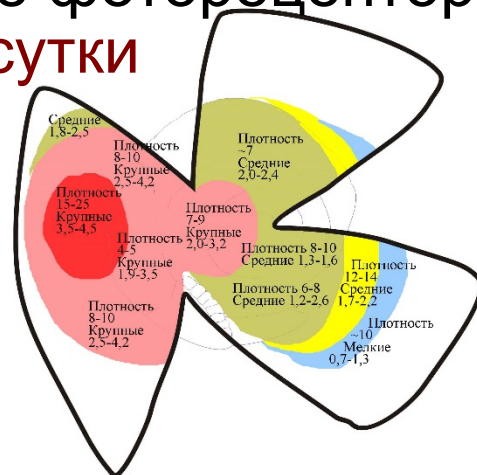
- 5-6 сутки – появление диффузного зрения
- 8-9 сутки – появление предметного зрения (реакция выпрашивания на зрительный стимул)
- 10-11 сутки – появление клевания, включение зрения в оборонительное поведение

Созревание фоторецепторов сетчатки

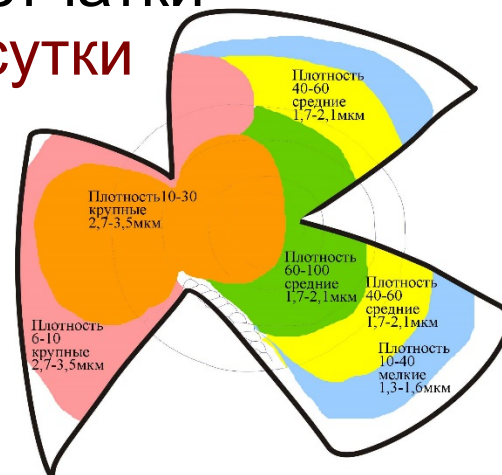
6 сутки



9 сутки



11 сутки



Методика исследования исследования эффективности параметров зрительного стимула

- Экран монитора наклонен под углом 60°
- Диаметр круга изменяли от 1,7 до 35 мм
- Скорость движения круга изменяли от 0,25 до 35 см/с



Птенцам при компенсированном уровне пищевой мотивации предлагали движущийся круг

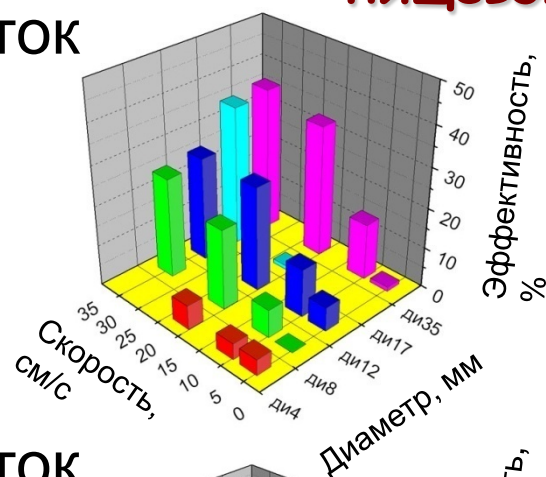
- 2-4 птенца из одного гнезда находились в коробке перед экраном монитора.
- Регистрировали количество пищевых реакций - выпрашивания и клевания у индивидуально помеченных птенцов.

Объем материала:

Возраст, сутки	Число птенцов	Число птенце-предъявлений
8	49-81	200-305
9	49-65	212-300
10	39	195

Эффективность параметров движущегося круга для стимуляции пищевой реакции выпрашивания

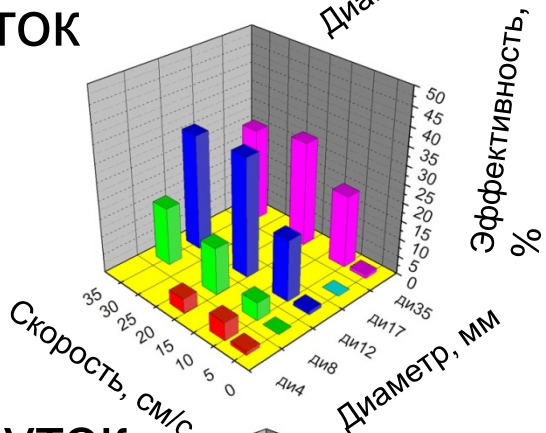
8 суток



➤ Реакция выпрашивания в ответ на предъявление движущегося круга появляется на 8 сутки в широком диапазоне предлагаемых параметров

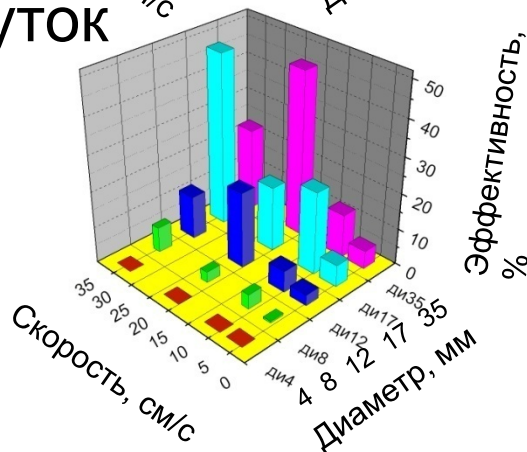
➤ С возрастом диапазон ответов сужается

9 суток

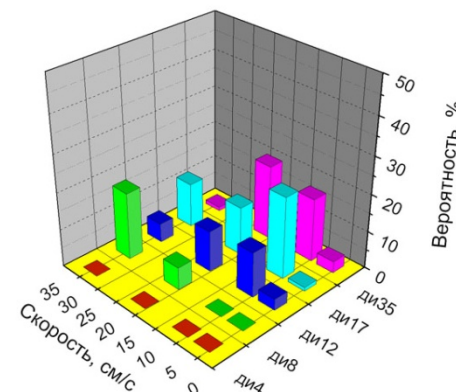


➤ Реакция выпрашивания в ответ на движущиеся круги угасает к 13 суткам. К этому времени птенцы выучивают вид родителя и руку экспериментатора с пинцетом

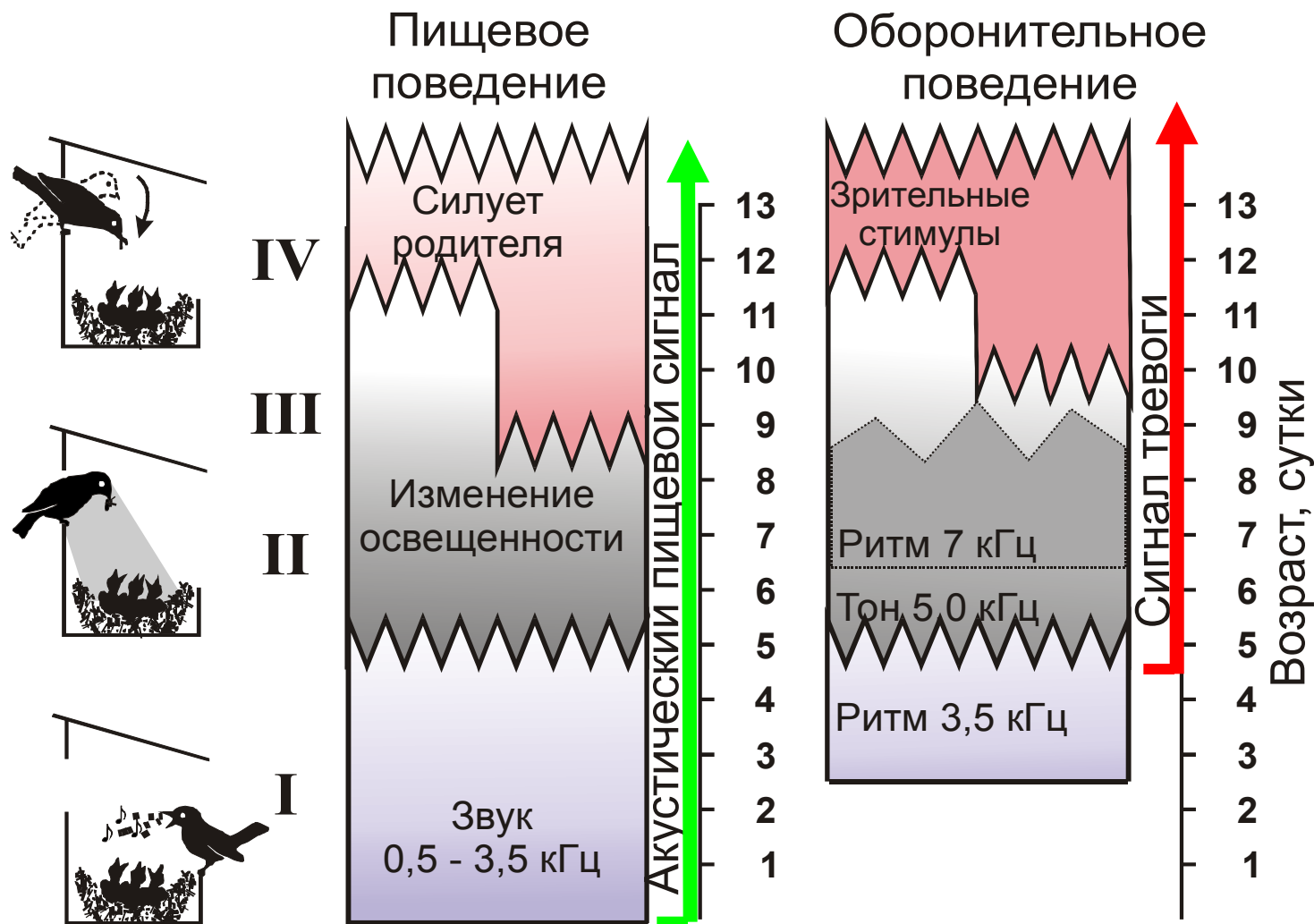
10 суток



11 суток



Этапы сенсорного обеспечения раннего поведения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*)

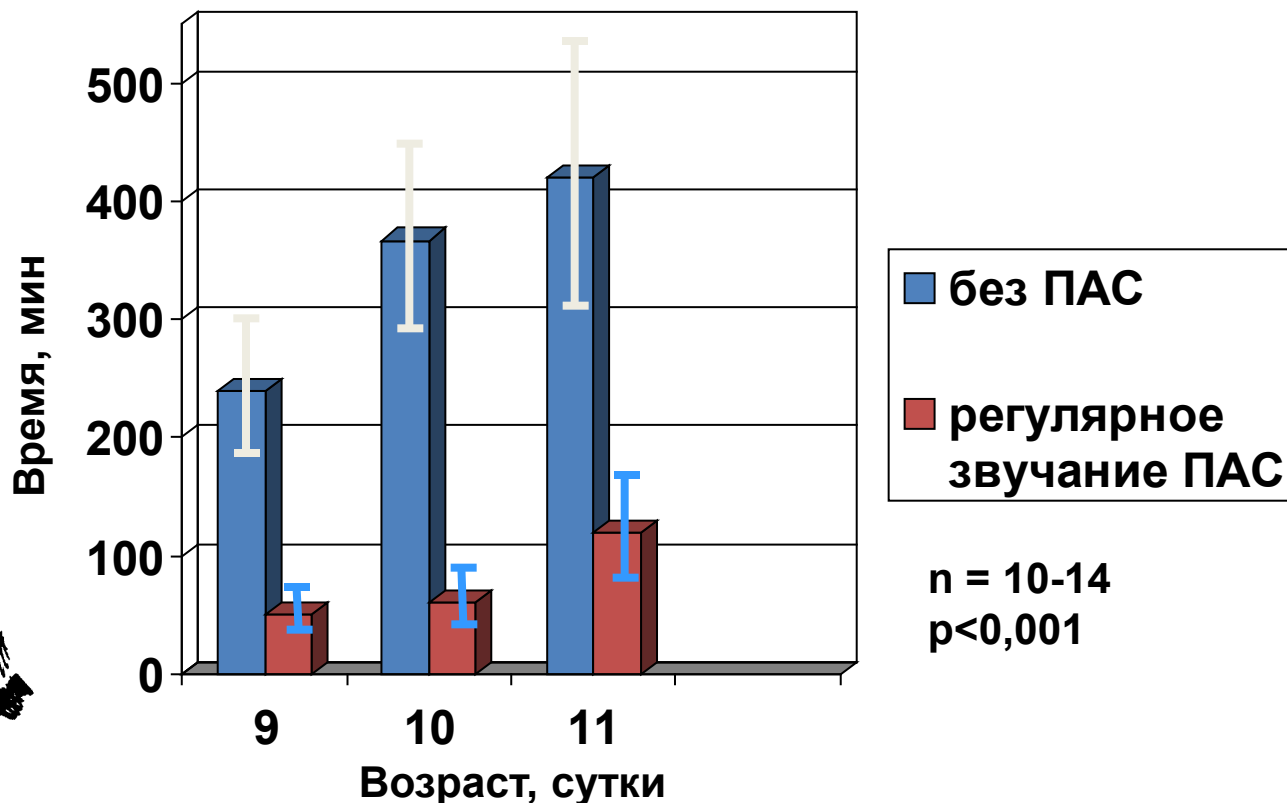


На 8-9 день у птенцов мухоловки-пеструшки появляется предметное зрение, и с развитием этого предметного зрения все новое вызывает у них оборонительное поведение – реакцию затаивания. Проигрывание птенцу пищевого родительского сигнала ускоряет «отмену» оборонительного поведения.

Длительность оборонительного состояния до первой пищевой реакции у контрольных птенцов, взятых из гнезда в лабораторию, и у птенцов, которым периодически проигрывали пищевой сигнала родителя (ПАС)



11 суток





Горихвостка

Phoenicurus phoenicurus

Обыкновенная кукушка

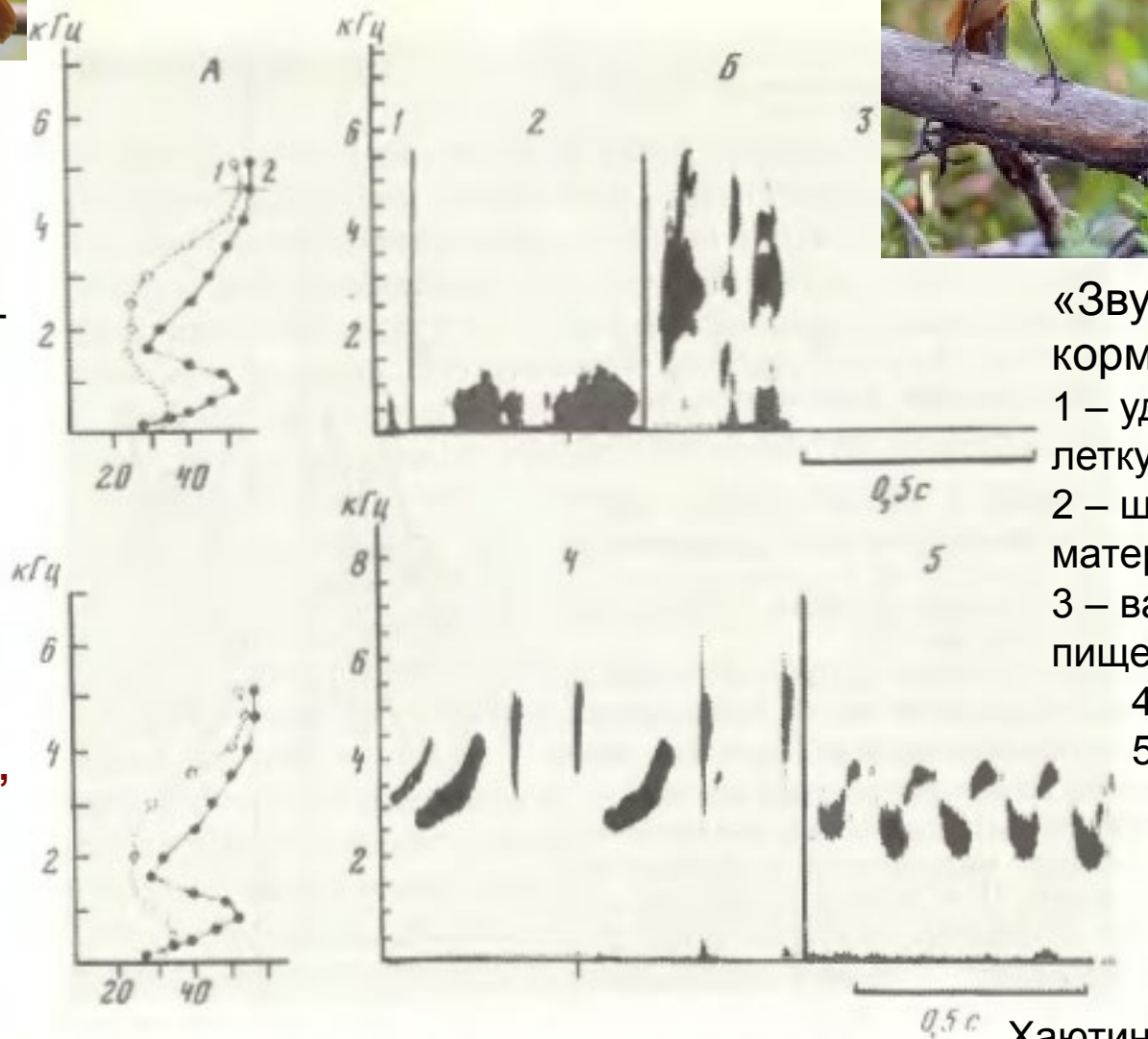
Cuculus canorus



Пороги
слуховой
чувствитель-
ности

1 – птенец
горихвостки,
2 – птенец
кукушки

**У кукушонка
пороги ниже,
чем у
птенов
горихвостки**



«Звуковой комплекс
кормлений»

1 – удар лапами по
летку,
2 – шорох гнездового
материала,
3 – варианты
пищевого сигнала,
4 – сигнал тревоги,
5 – песня

Хяутин, Дмитриева, 1991

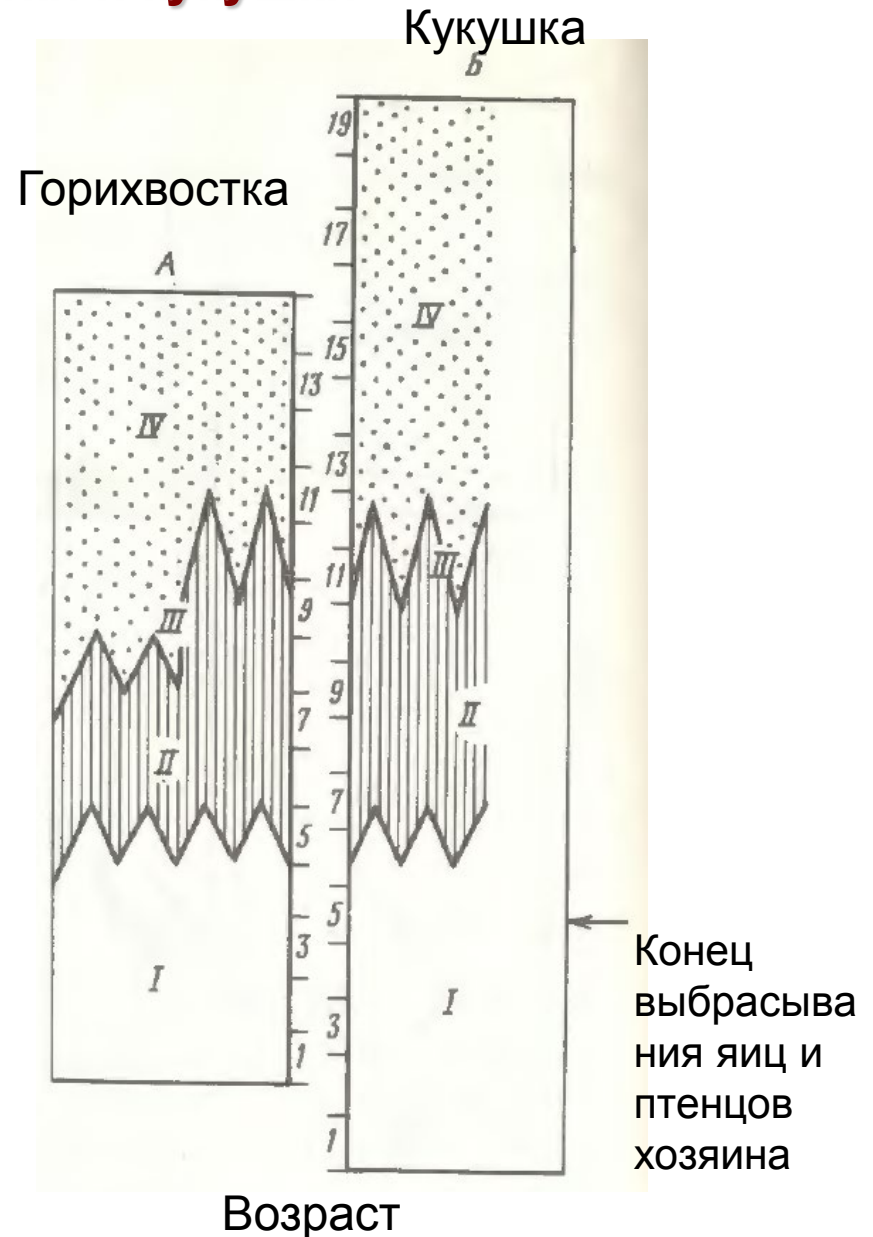
Этапы сенсорного обеспечения раннего поведения горихвостки и кукушки

IV – пищевая реакция вызывается и направляется подвижным силуэтом птицы,

III – перепадом освещенности и направляется движением родителя,

II – кратковременным перепадом освещенности,

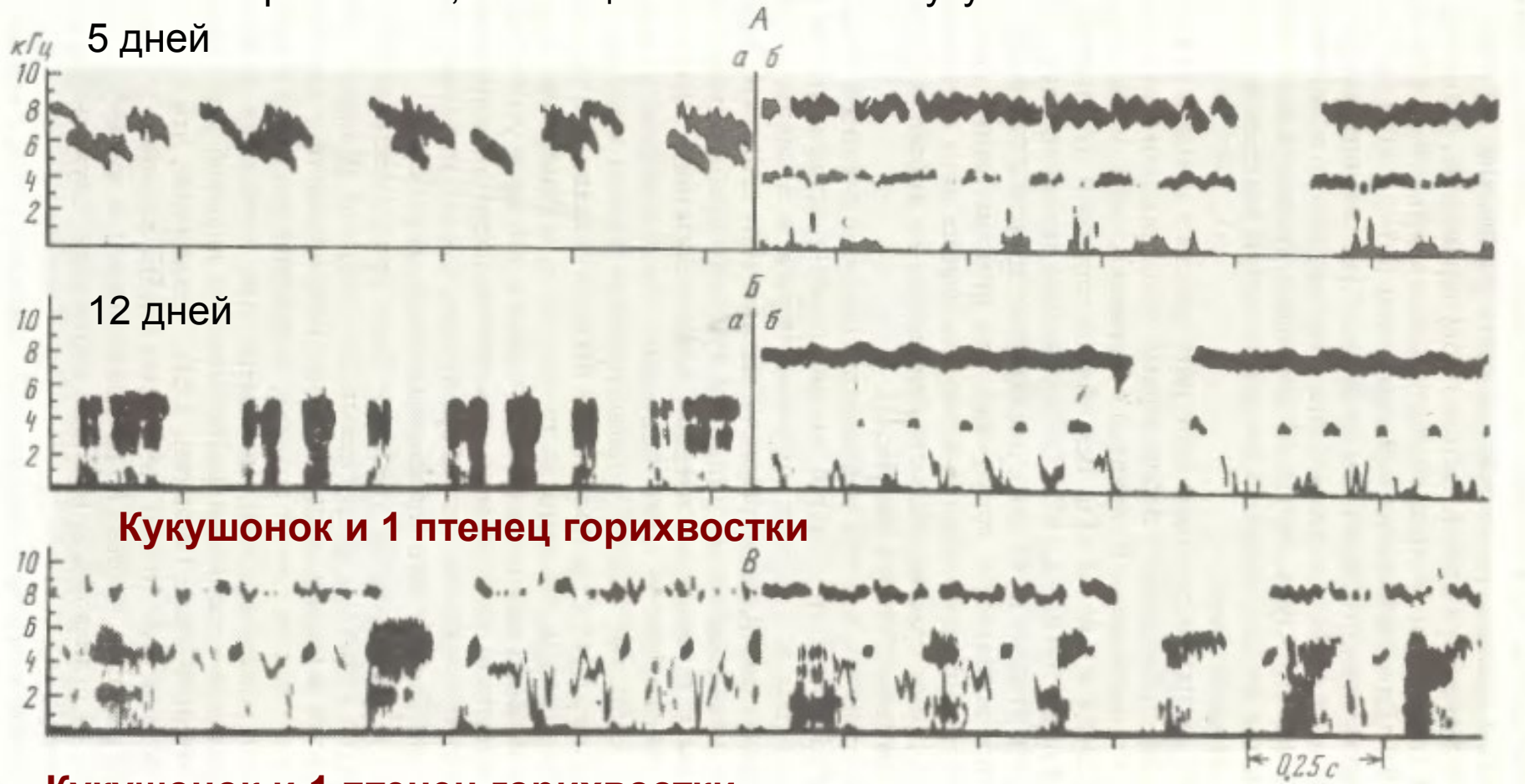
I – пищевая реакция вызывается «звуковым комплексом кормлений»



Вокализационная мимикрия

Горихвостки, 5 птенцов

Кукушонок



Кукушонок и 1 птенец горихвостки

Каждый прилет родителей вызывал пищевую реакцию у кукушки (100%) и в 45% случаев у горихвостки, т.е. в 45 случаях реакция возникала у обоих птенцов.

Реальная вероятность подкрепления птенца горихвостки достигает 0,6. что больше, чем в «чистом» гнезде с 5 птенцами горихвостки.

Адаптивные признаки кукушонка, противодействующие тенденции избирательно кормить собственных птенцов

1. Высокая чувствительность сенсорных механизмов: более низкие пороги слуха, сильная реакция на тактильное раздражение – обдувание, на вестибулярное раздражение – у горихвостки только слуховая чувствительность на I этапе.
2. Постоянно высокий уровень пищевой мотивации – 100% пищевых реакций на прилет птицы.
3. Вокализационная мимикрия.
4. Яркая окраска полости глотки (использует «консерватизм родительского поведения»).
5. Совпадение последовательности и продолжительности этапов гнездовой жизни.

Развитие речи у человека

Процесс образования звукового строя языка связан с двумя модальностями чувствительности:

- **Первая** - вибротактильная, обеспечивающая и слышащим детям, и глухим, организацию звукового репертуара. Этот процесс универсальный. С ним связана языковая общность звукового репертуара всех младенцев разных национальностей. Последовательность становления звуков у всех детей обусловлена возрастными особенностями сенсорного развития ребенка, в частности, **становлением и преобразованием в процессе онтогенеза механосенсорных образований языка и ротовой полости, обеспечивающих не только артикуляционные процессы, но и отклик на вибрацию, возникающую при естественном звукопроизводстве в процессе лепета ребенка.**
- **Второй вид сенсорного участия в процессе генерации звуков речи связан со слухом. Под его контролем происходит отбор языкоспецифических звуков родного языка из существующего репертуара звуков речи ребенка. Этот отбор звуков языкоспецифической речи определяется обязательными контактами младенца с людьми – носителями языка.**

Рецепторы языка человека (взрослого)

Механорецепторы:

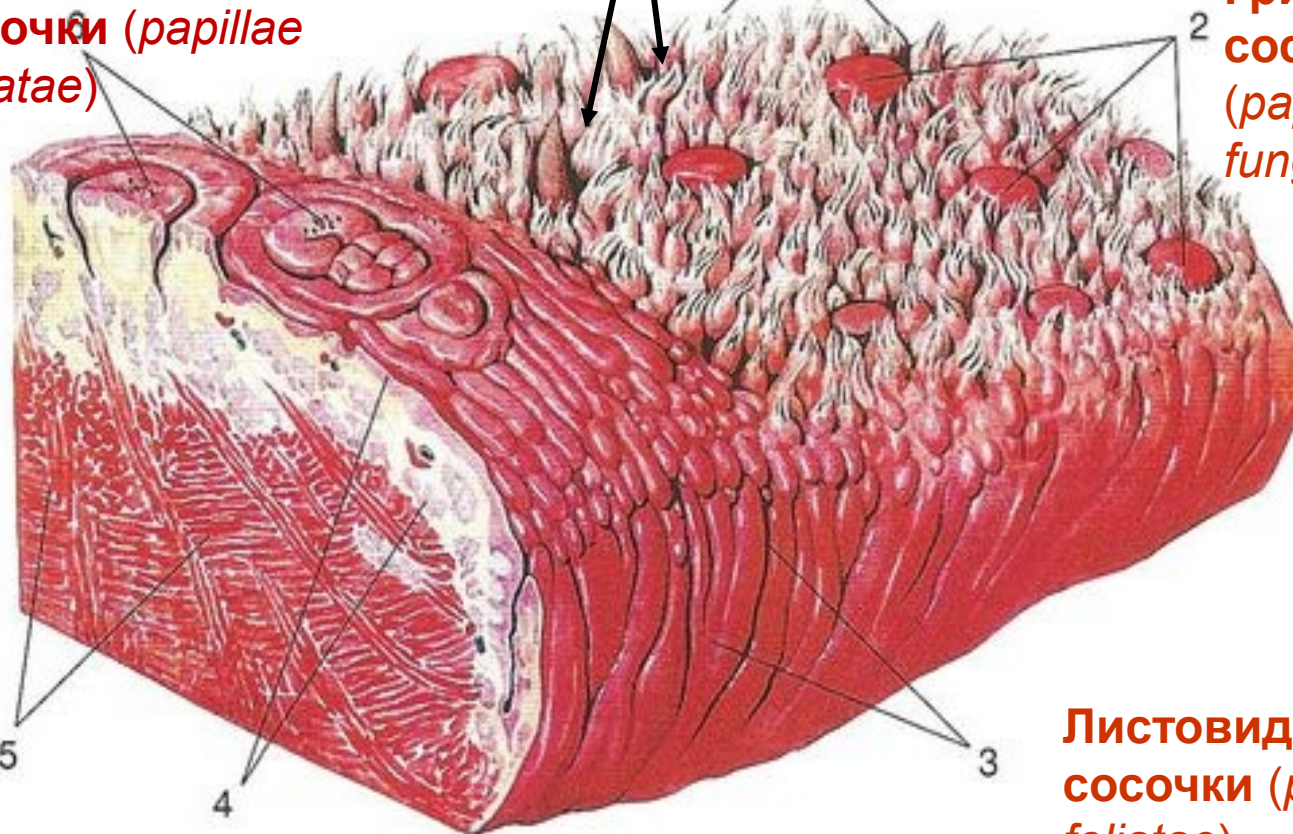
Конусовидные сосочки

Нитевидные сосочки

Вкусовые сосочки
с вкусовыми
луковицами:

Желобовидные
сосочки (*papillae
vallatae*)

Грибовидные
сосочки
(*papillae
fungiformes*)



Листовидные
сосочки (*papillae
foliatae*)

мышцы 5

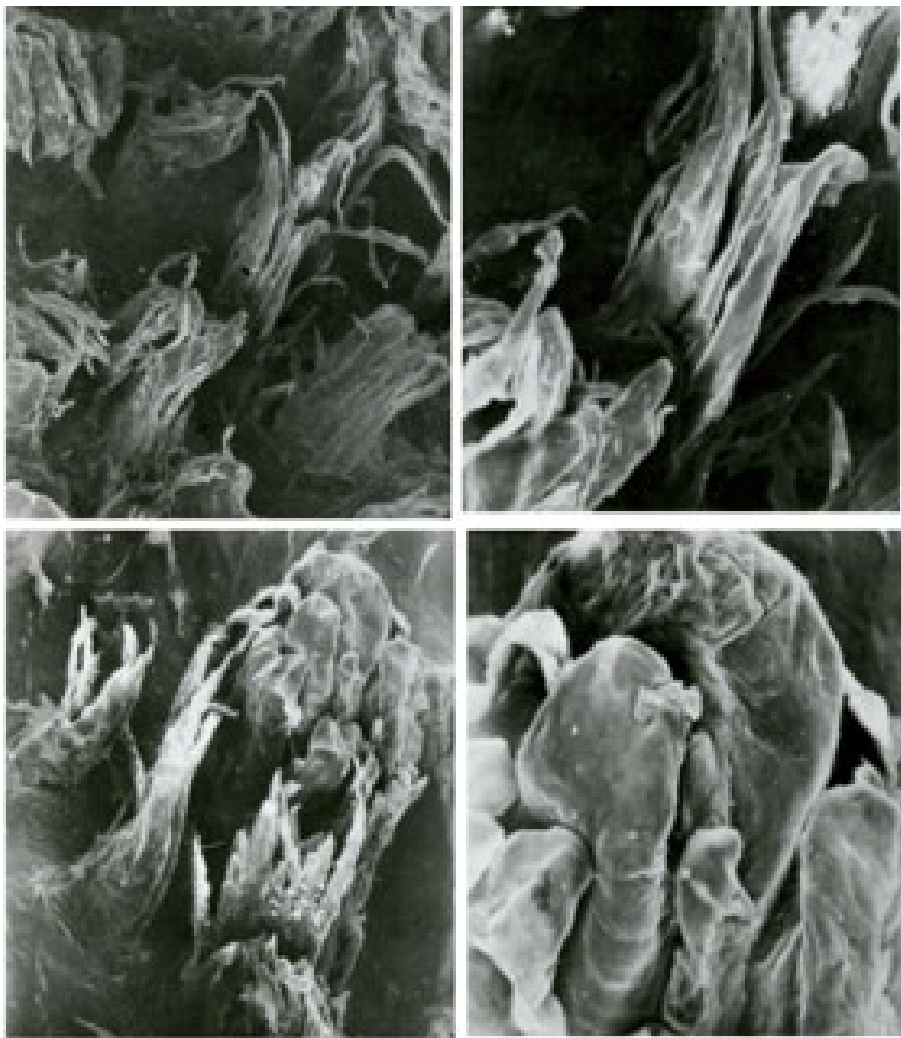
языка

4
слизистая оболочка
языка

Корень
языка

Механосенсорные образования языка, обеспечивающие процессы артикуляции

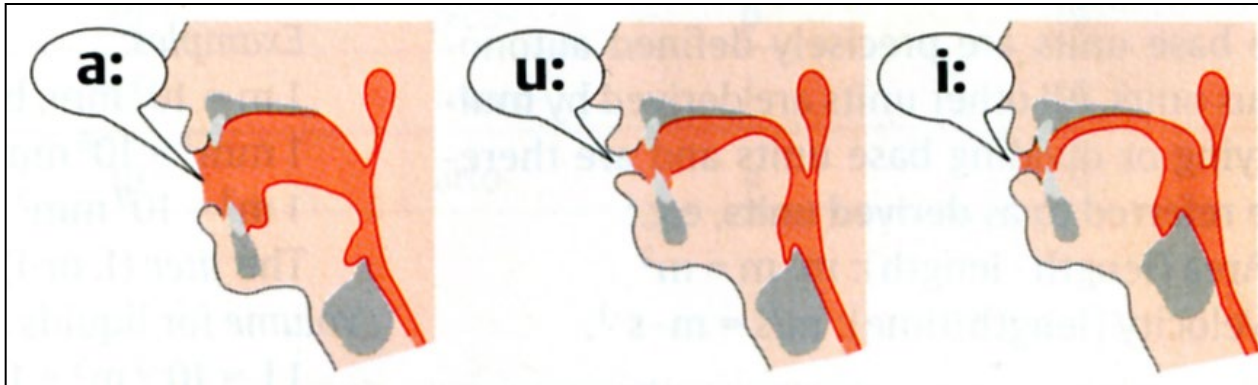
Взрослый человек



Новорожденный

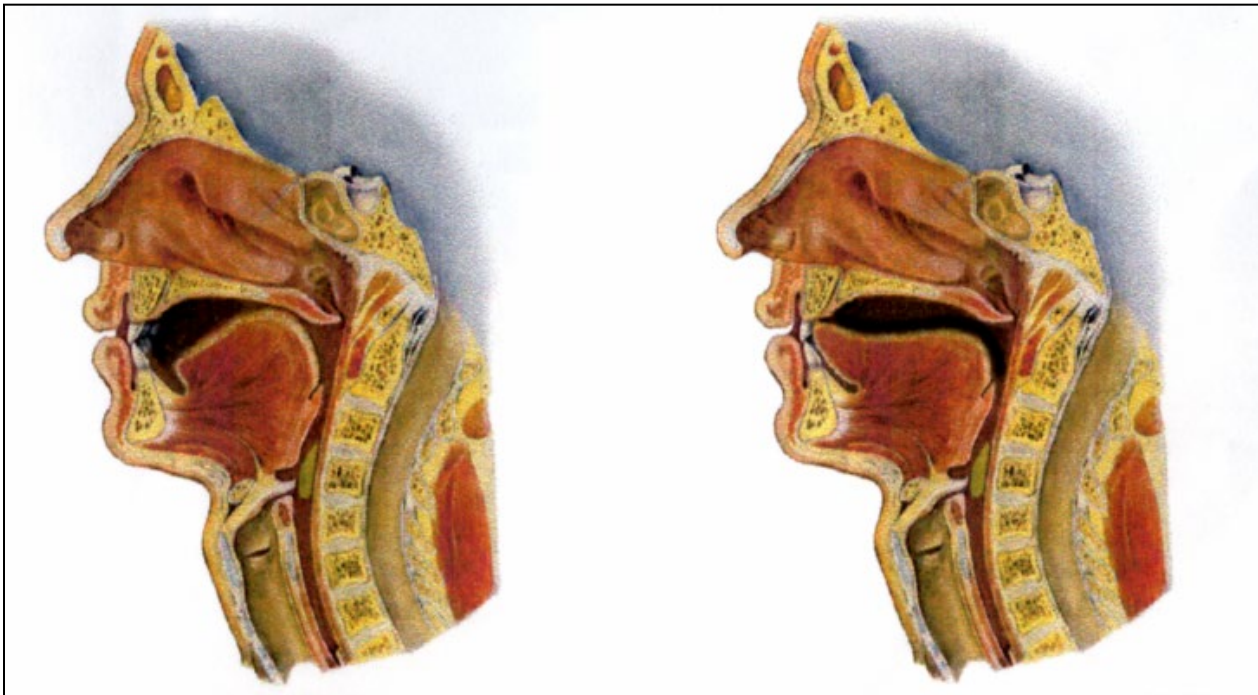


Положение органов ротовой полости при артикуляции



Появляются
первыми в
онтогенезе

гласных

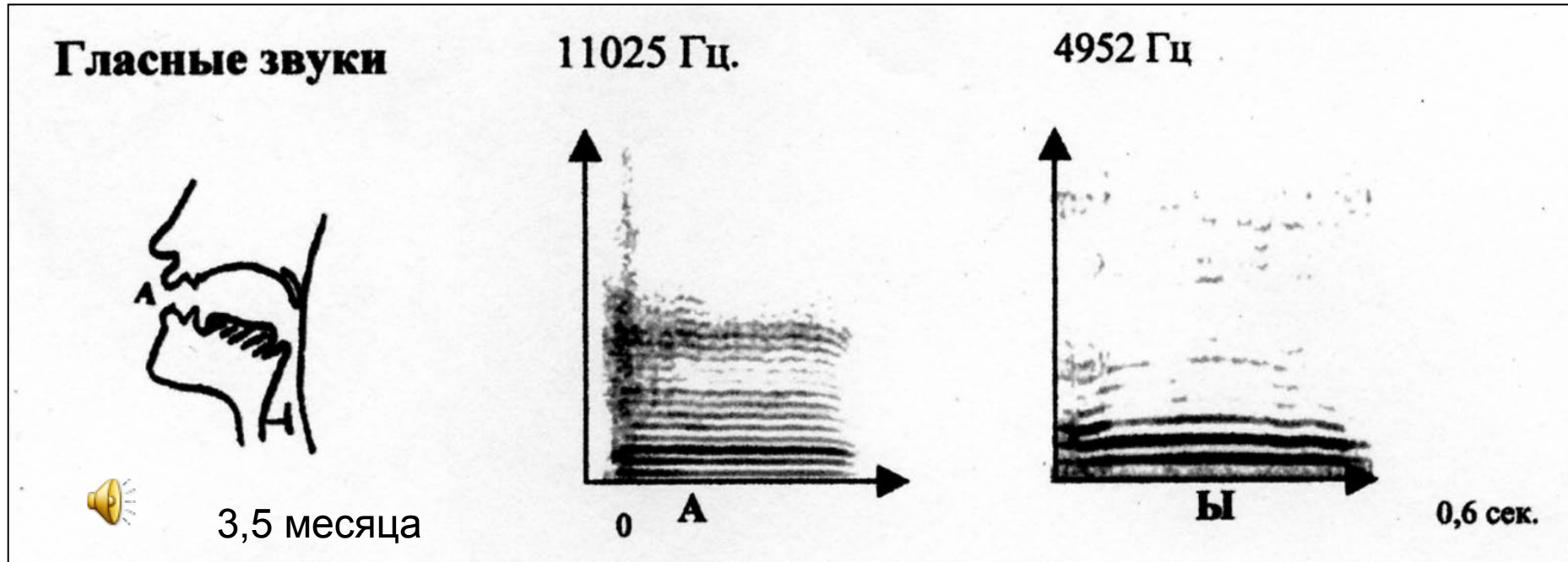


Затем
заднеязычные,
среднеязычные и
переднеязычные

согласных заднеязычных

переднеязычных звуков

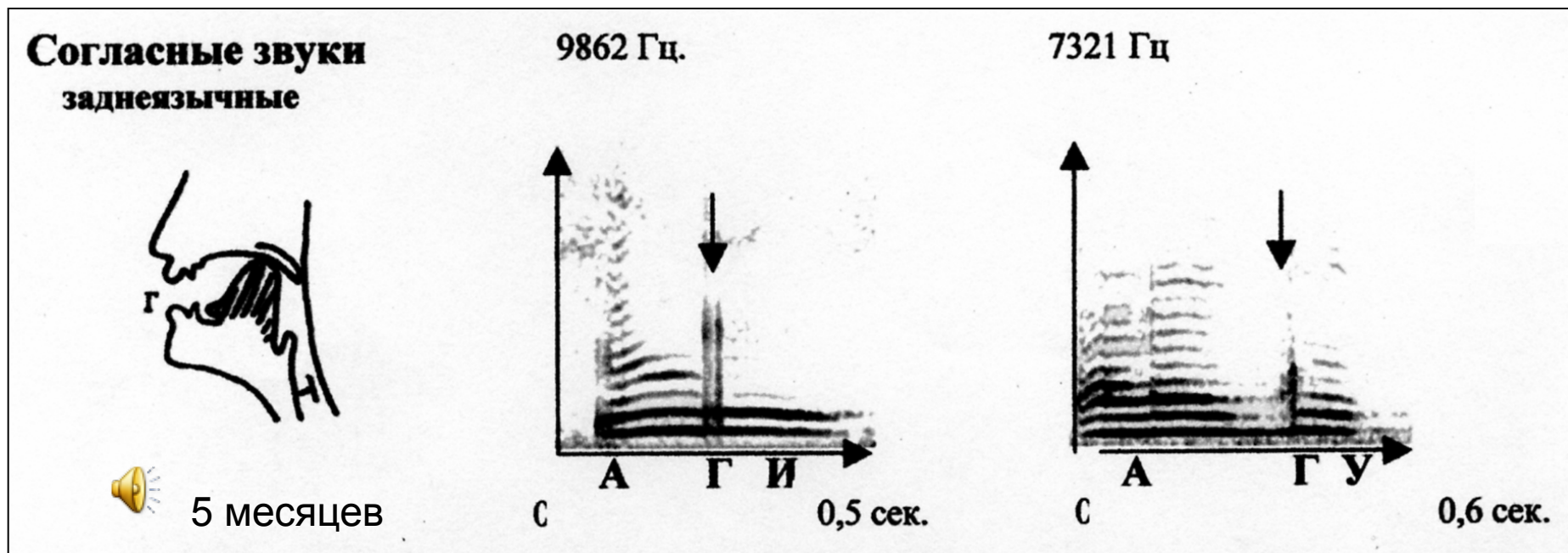
Становление гласных и согласных звуков у детей первого года жизни



I фаза – появление гласных звуков, тактильные рецепторы языка еще не зрелы

Гуление и лепет формируются по мере созревания тактильных рецепторов языка.

Гуление и лепет формируются по мере созревания тактильных рецепторов языка



II фаза – заднеязычные согласные (Г, К, Х), **созревают тактильные рецепторы корня языка.**

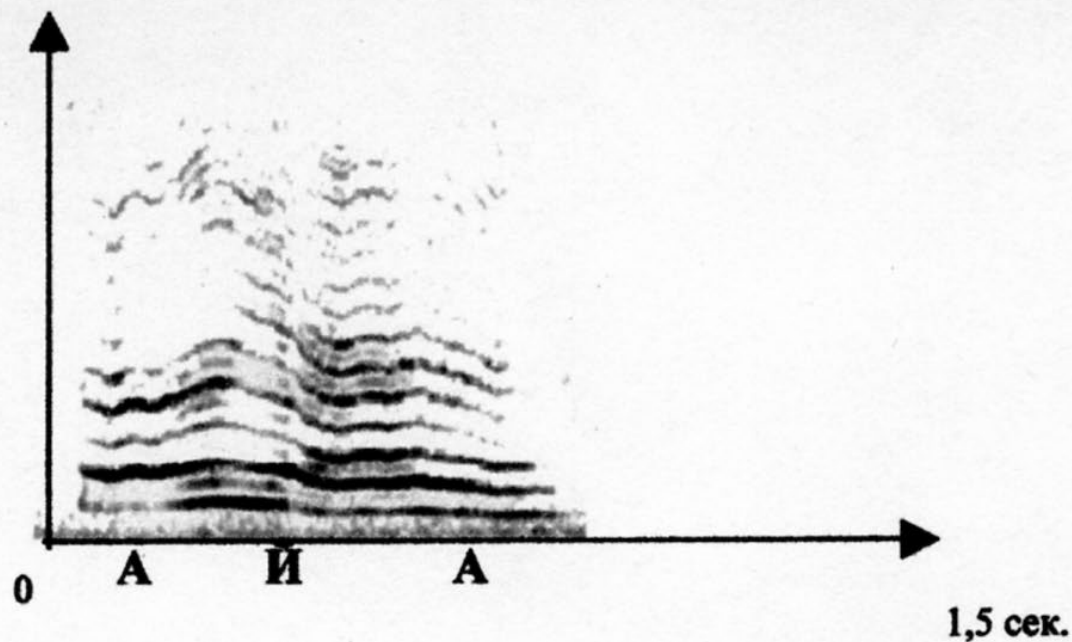
III фаза – средняяязычные согласные (Й, С), созревают тактильные рецепторы средней дорзальной поверхности языка

**Согласные звуки
среднеязычные**

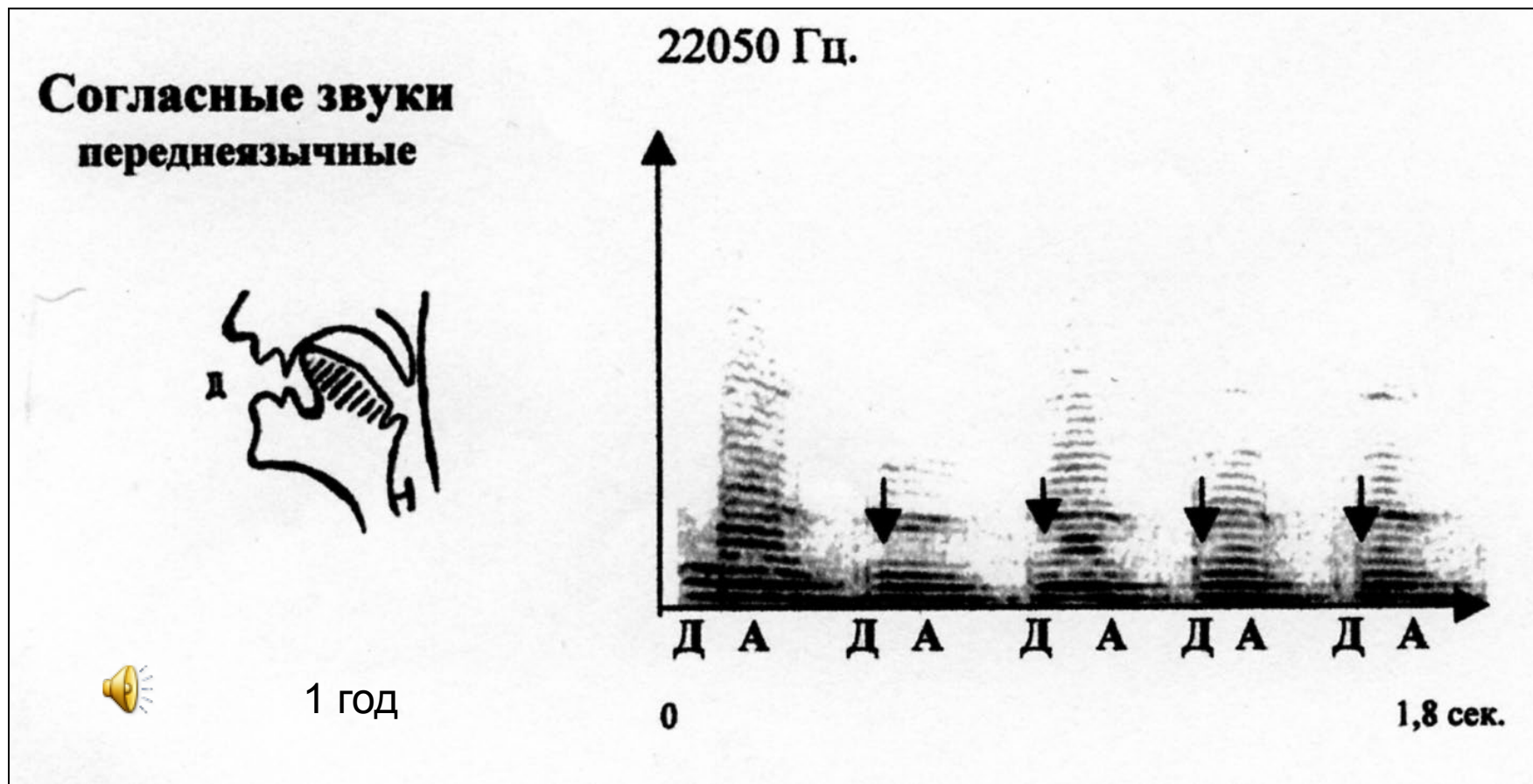


7 месяцев

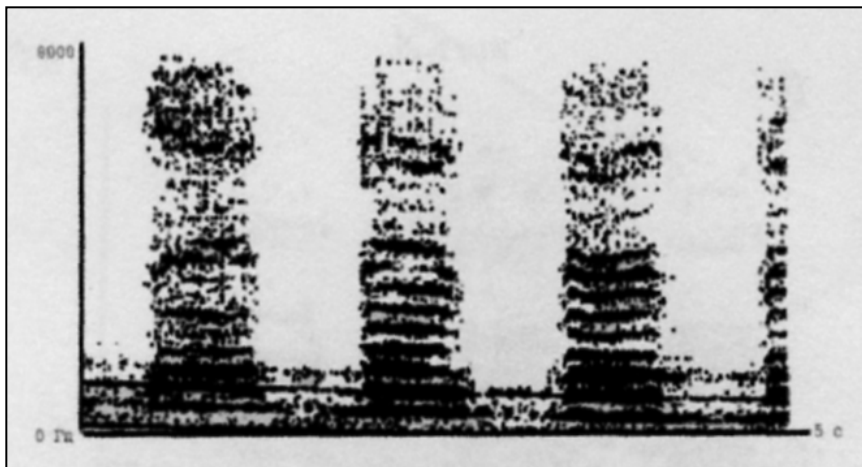
5340 Гц



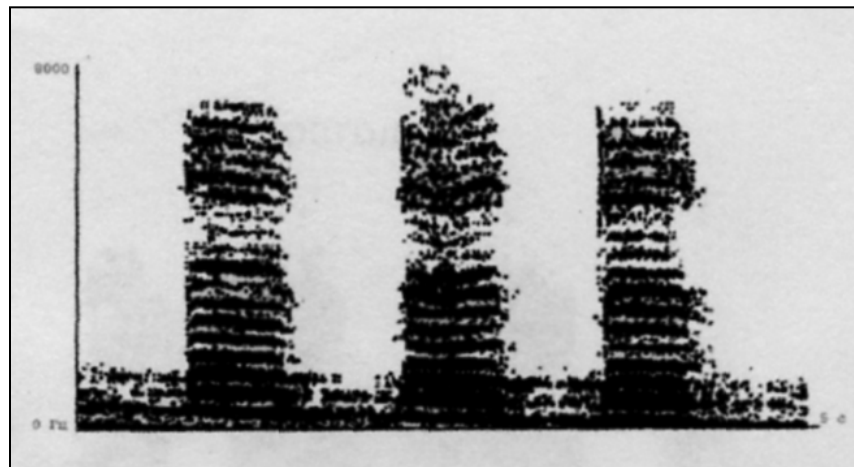
IV фаза – переднеязычные согласные (Д, Т, Н, Л), созревают тактильные рецепторы кончика языка



Сонограммы «да-да-да» 9-ти месячных младенцев



Слышащего



Глухого

Последовательность становления согласных звуков речи в репертуаре глухих и слышащих детей свидетельствует в пользу того, что на ранних этапах онтогенеза одинаково, поскольку артикуляция и оформление звукового репертуара идет **не под контролем слуха**, а обеспечивается тактильными рецепторными образованиями, которые имеют преимущественное значение и в процессе вибрации, создаваемой при естественном производстве звука.

У глухих детей звуки речи, типичные для их языкового окружения, не формируются. Лепетный репертуар, сформированный без участия слуха, под влиянием только тактильных рецепторных образований языка, к концу первого года распадается.

Гуление и лепет формируются по мере созревания тактильных рецепторов языка.

Следующий этап развития речи ребенка связан с произнесением словесных специфических звукосочетаний и полностью зависит от языковой среды. Формирование специфического речевого репертуара ребенка теперь идет под главенствующим влиянием слуховой информации. Тактильные рецепторы работают, но как необходимый элемент достижения произнесения слова правильно.

Именно этот период можно сравнить с периодом подпесни у птиц.

Есть критический период формирования развития речи человека. Об этом свидетельствуют неудачные попытки обучить человеческой речи детей, воспитанных дикими животными.

Известно около 40 таких случаев, результаты неутешительны.

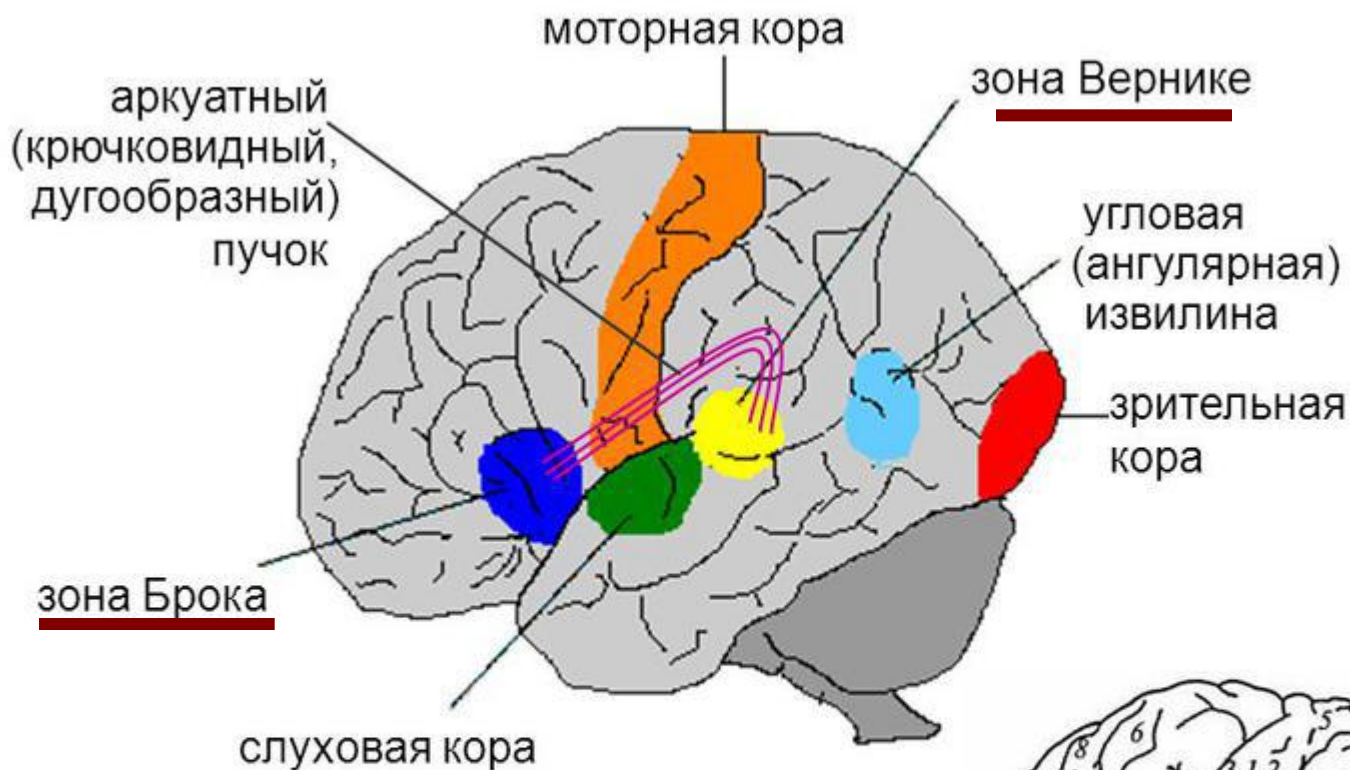
Восприятие звуков речи глухими



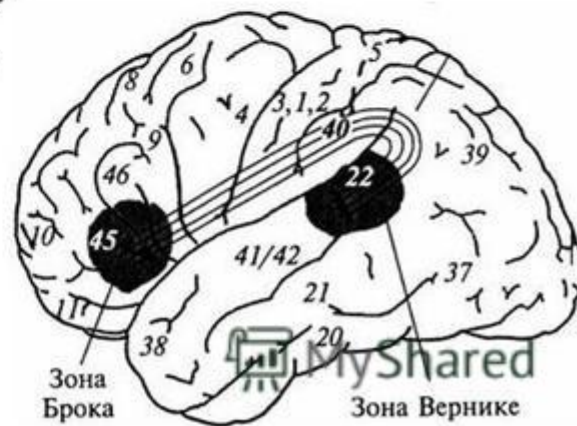
Вибротактильное чувство позволяет человеку воспринимать колебания звуков речи в низкочастотном диапазоне. Слепоглухой человек, касаясь рукой резонирующих участков речевого тракта, воспринимает вибрацию, как акустическую речь, то есть в этом случае имеется пример аналога фонематического слуха, обеспечивающего речевую деятельность, но с характерными для глухого человека особенностями.

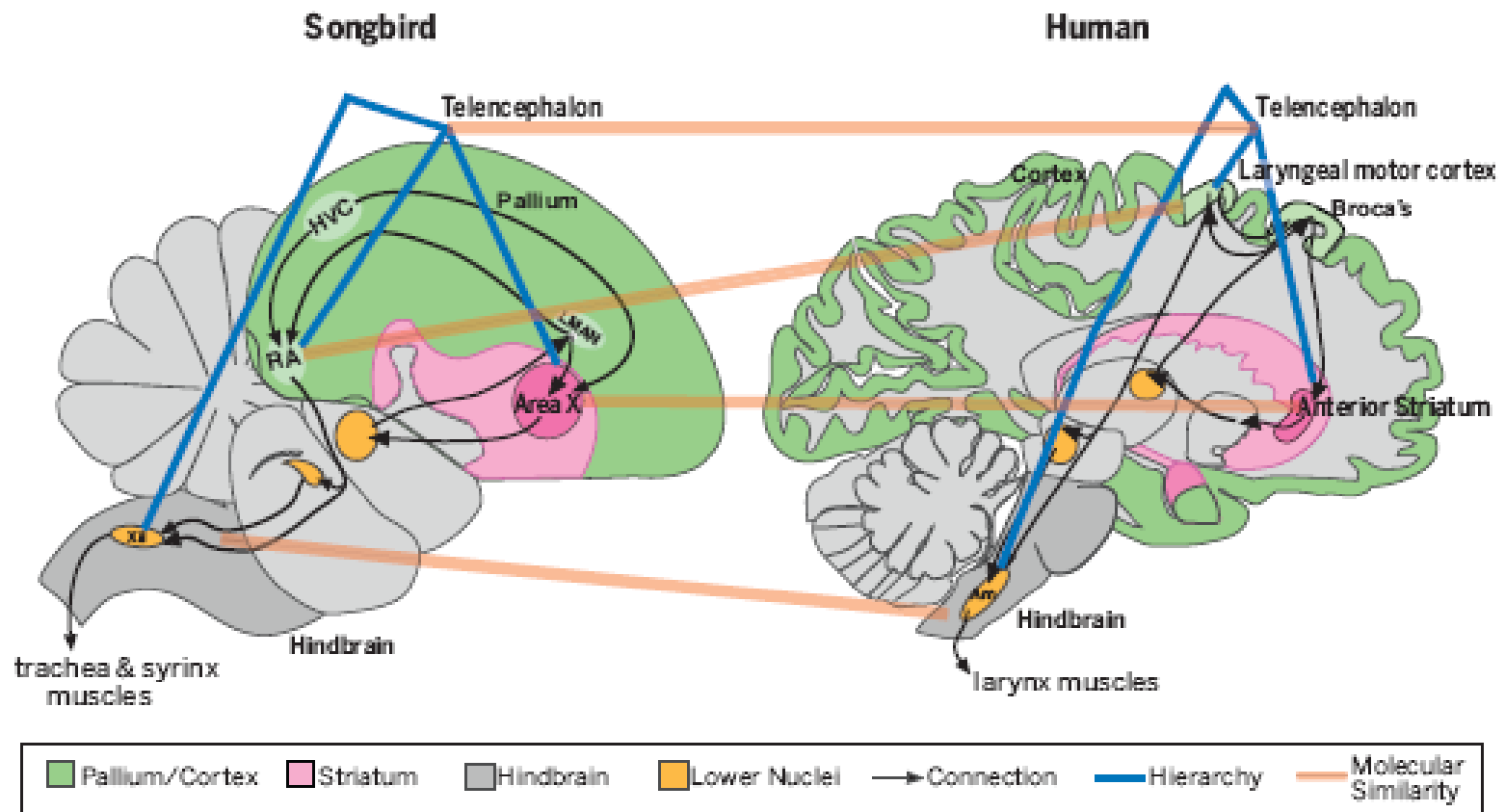
Речевые зоны коры человека

Локализация речевых функций: классическая точка зрения



Основные области мозга человека, связанные с речью (включая произнесение речи, восприятие речи на слух, чтение и письмо).

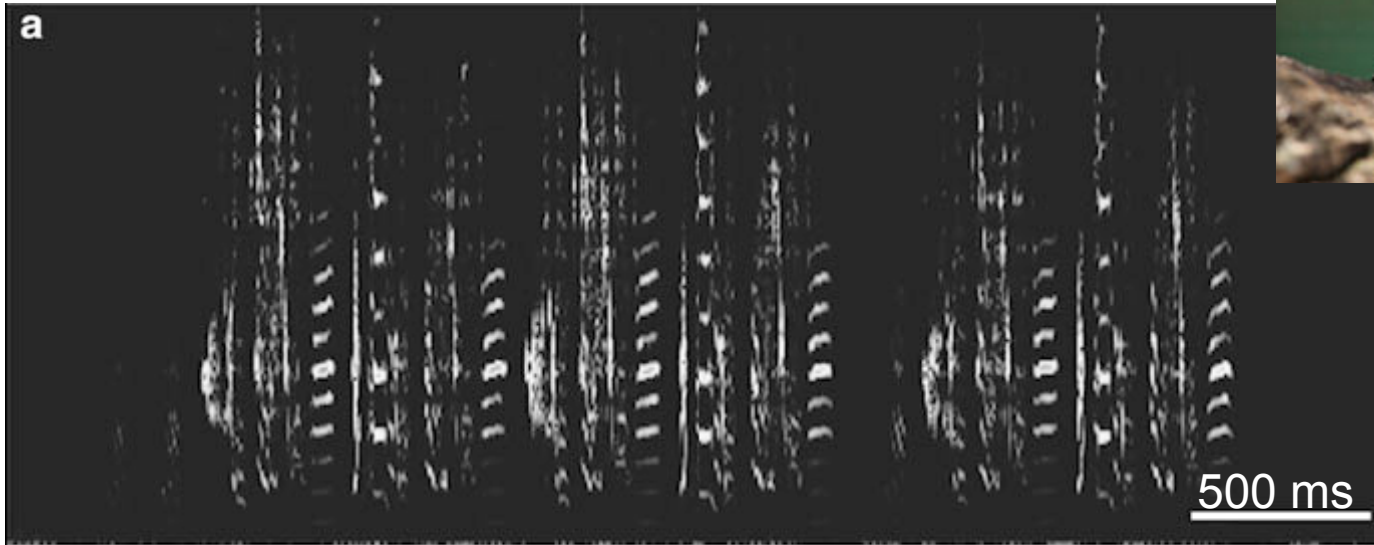




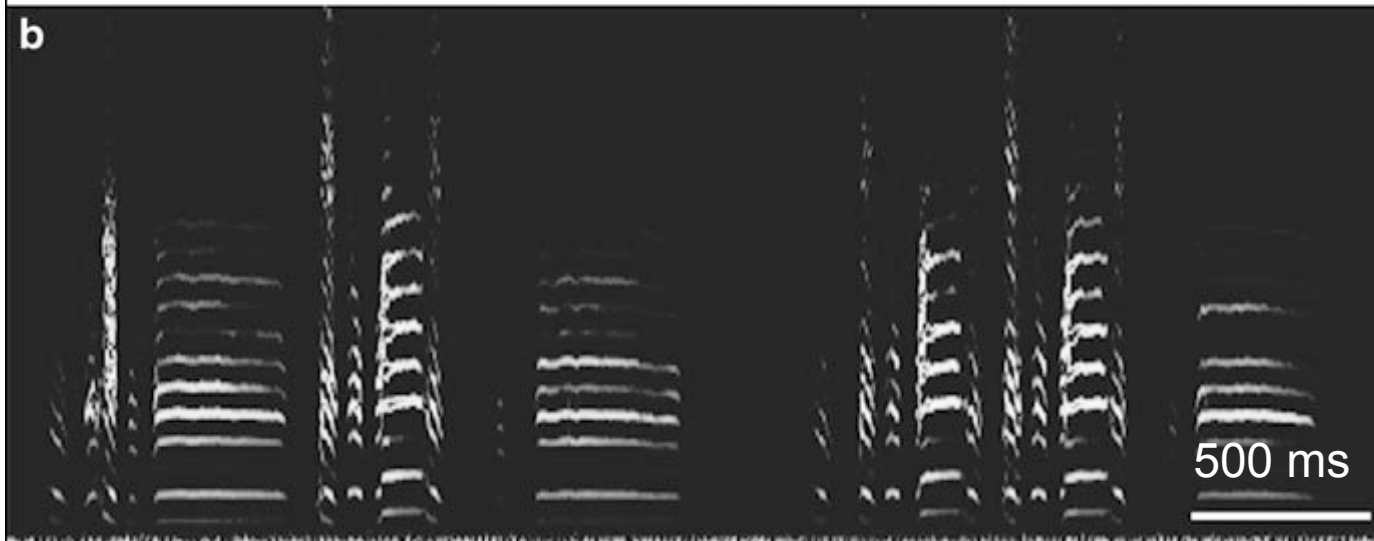
Area X певчих птиц, область стриатума, необходимая для вокального обучения, по экспрессии генов наиболее похожа на область переднего стриатума человека, активирующейся во время речи. Ядро **RA** - *n. robustus arcopallium* птиц, необходимое для пения, наиболее сходно с **ларингеальной моторной корой человека**, контролирующей речь. Более 50 генов вовлечены в конвергентную специализацию моторного контроля и нейральных когнитивных функций. Эти связи обнаружены только у птиц, получивших вокальное обучение. **RA** певчих птиц подобен 4-5 слоям ларингеальной моторной коры человека по многим характеристикам, в том числе и по экспрессируемым генам.

Зебровая амадина (*Taeniopygia guttata*)

1 год



Слышал
других
самцов, песня
мелодичная.

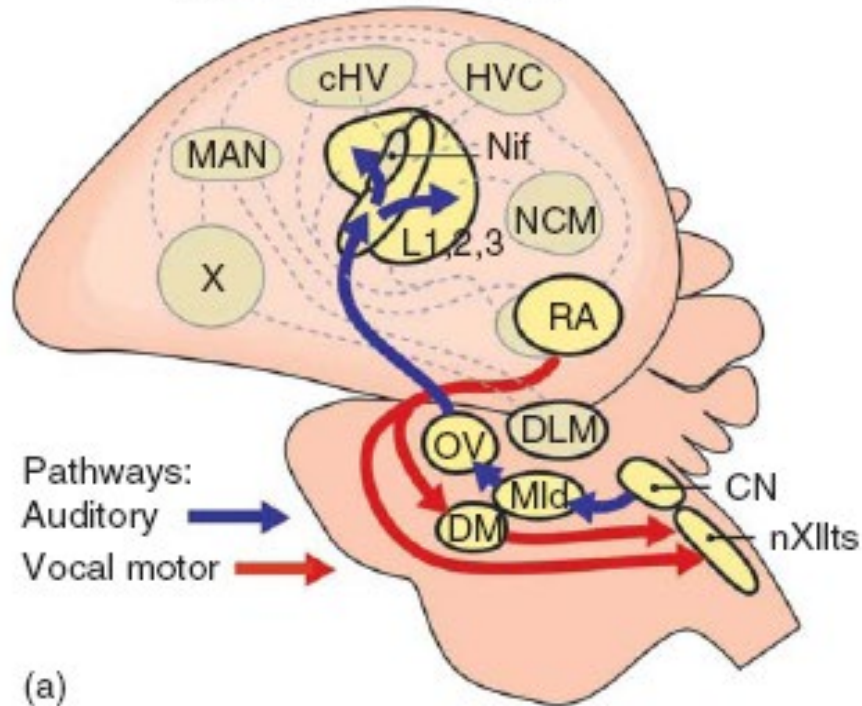


В изоляции,
песня
напоминает
набор позывов.

Структуры и связи мозга необучавшейся и обучавшейся пению птиц

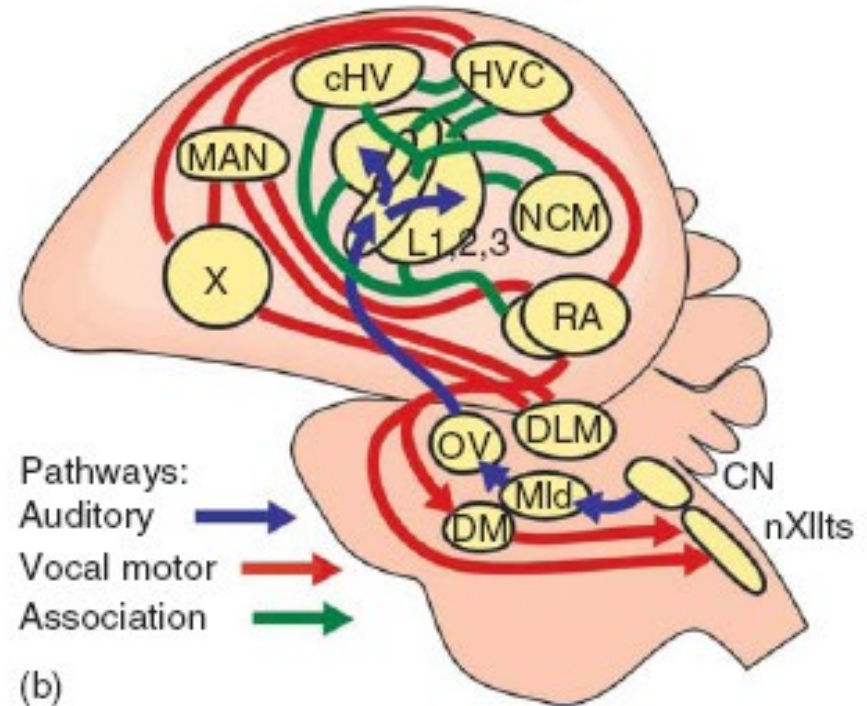
Не слышал других самцов

Innate stereotypic song



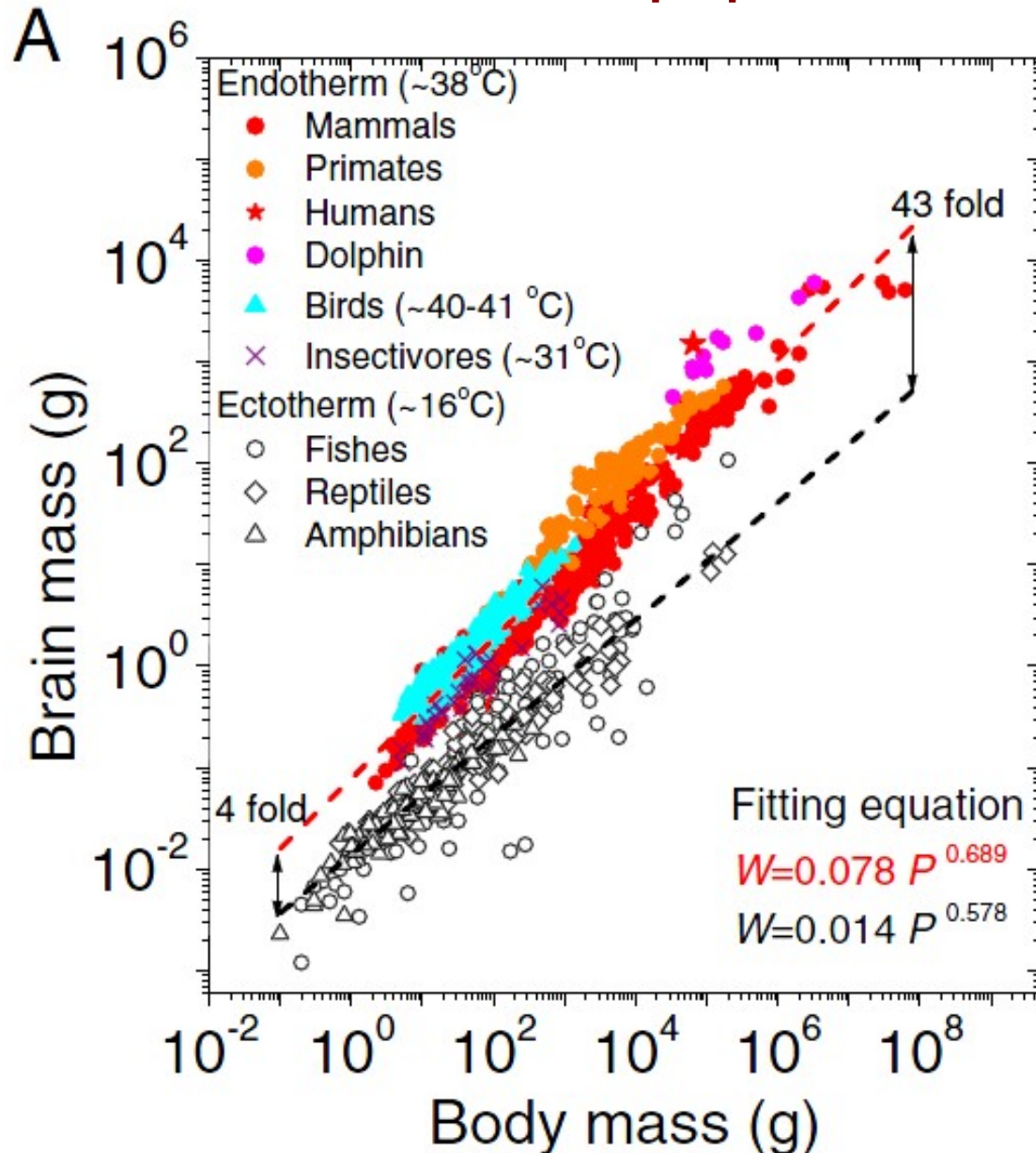
Обучался

Learned variable song



cHV, caudal region of the hyperpallium ventrale; CN, cochlear nucleus;
DM, dorsal medial nucleus of the midbrain; DLM, medial nucleus of the dorsolateral thalamus; MAN, magnocellular nucleus of the nidopallium; HVC, высший вокальный центр; L1–3, первичные слуховые поля нидопаллиума; Mld, mesencephalic lateral dorsal nucleus; NCM, caudal medial nidopallium; Nif, interfacial nucleus of the nidopallium; nXIIts, hypoglossal n. (nucleus XIIth cranial nerve, tracheal syringeal division); OV, nucleus ovoidalis; RA, robust nucleus of the arcopallium; X, area X of the striatum.

Аллометрические зависимости массы мозга от массы тела в логарифмических координатах



Эндотермные
(гомойотермные) животные
678 млекопитающих,
600 птиц,
33 вида насекомоядных
и
Эктотермные животные
110 видов рыб,
86 амфибий и
1 вид рептилий

**Мозг птиц по массе такой
же, как у млекопитающих**

**Размер мозга больше у
животных с более
высокой температурой
тела**

Yu et al., 2014

Спасибо за внимание



Татьяна Борисовна Голубева
tbgolubeva@list.ru