



Лекция 6.

Тема: РАЗВИТИЕ ПСИХИКИ В ОНТОГЕНЕЗЕ. ПРЕНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Общее представление об онтогенезе животных. Разнообразие типов онтогенеза. Периодизация онтогенеза у высших позвоночных. Пренатальный (эмбриональный) период. Общая характеристика развития моторной и сенсорной сфер зародышей. Эмбриональное научение и созревание. Возможности научения эмбрионов. Значение эмбриогенеза для психического отражения

Общее представление об онтогенезе животных. Разнообразие типов онтогенеза.



Владимир Александрович Вагнер (1849—1934) — известный российский зоолог и зоопсихолог, психолог, доктор зоологии, профессор, основатель отечественной сравнительной психологии.

В.А. Вагнер выделил **объективные методы исследования психики** - **онтогенетический** и **филогенетический**, в отличие, например, от субъективного метода - аналогий с человеком. Изучение онтогенеза поведения – важный аспект познания его истоков, истории становления. Онтогенез поведения является основой сравнительной психологии. **Онтогенез (от греч. ontos- сущее и genesis – возникновение)** – развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения ее жизненного цикла.

Онтогенетический метод - изучения психики животных в разные периоды жизни особи, начиная с момента, когда она так или иначе начинает реагировать на воздействия среды до ее смерти. Ранний период онтогенетического развития позволяет изучать динамику естественных поведенческих актов в «рафинированном» виде, пока развитие не обогащено их вариабельностью.

Проблемы, возникающие при изучении онтогенеза животных

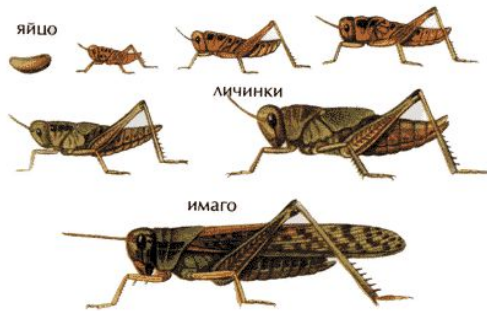
Главная проблема - разнообразие форм онтогенеза у различных животных, которое определяется наличием либо отсутствием личиночных форм.

Имаго - половозрелые особи, отличаются от личинки уровнем психической деятельности. Это связано с тем, что они ведут разный образ жизни.

Кроме того, онтогенез может значительно различаться в связи со степенью зрелорождения животного - птенцовые (незрелорожденные птенцы), выводковые птицы (зрелорождающиеся птенцы).



Развитие бабочек



Развитие с неполным метаморфозом



Развитие с полным метаморфозом

Постэмбриональный период:

1) прямое зародышевое развитие, при котором в организме заложены все основные органы, свойственные взрослым

2) не прямое развитие, с метаморфозом:

личинка, устроенная проще взрослого животного, со специальными личиночными органами переходит во взрослое состояние.

Не прямое постэмбриональное развитие:

Метаморфоз представляет собой глубокие преобразования в строении организма, в результате которых личинка превращается во взрослое насекомое.

В зависимости от характера постэмбрионального развития у насекомых различают два типа метаморфоза: неполный, когда развитие насекомого характеризуется прохождением трех стадий - яйца, личинки и взрослой фазы (имаго); полный, когда переход личинки во взрослую форму осуществляется на промежуточной стадии - куколки.

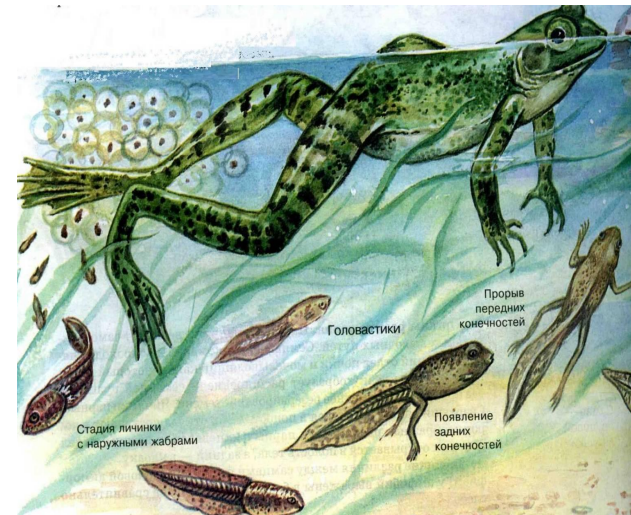
Непрямое развитие характерно для земноводных. Личинка лягушки – головастик - напоминает рыбу. Он плавает у дна, дышит сначала наружными жабрами, торчащими пучками по бокам головы, а позднее внутренними жабрами. У него один круг кровообращения, двухкамерное сердце, есть боковая линия. Все это – черты строения рыб.



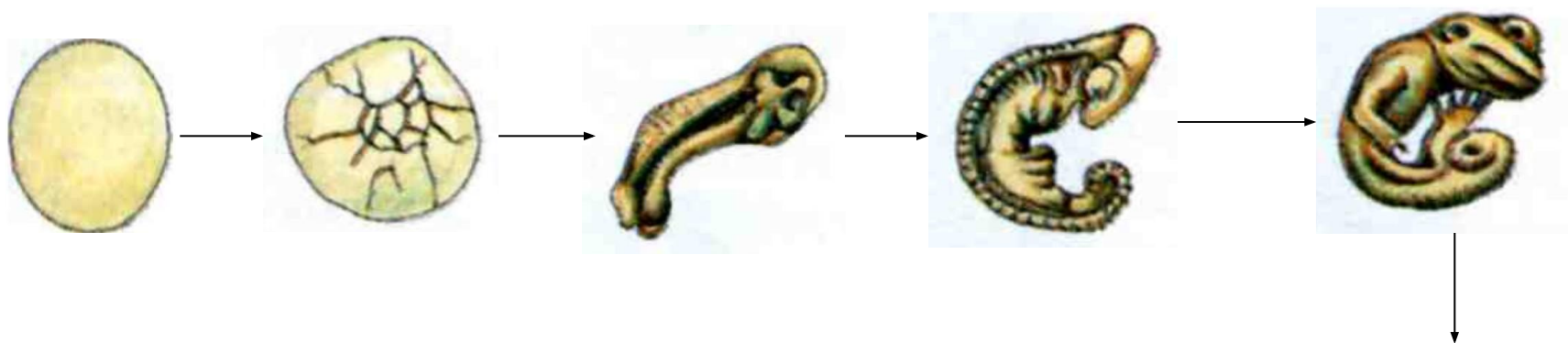
В связи с этим существует целый **ряд классификаций периодов развития**, которые несколько отличаются друг от друга. Продолжительность отдельных стадий развития может отличаться как у животных разных видов, так и у отдельных особей. Т.о., создание единой периодизации затруднено в связи с разнообразием в развитии животных. В целом, **в онтогенезе поведения можно выделить два основных периода: пренатальный** (от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек) **и постнатальный** (от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма).



Развитие рыб



Развитие земноводных



Развитие пресмыкающихся



Развитие птиц



Новорожденный
жеребенок



Развитие зародыша лошади
(*Equus caballus*)

Пуповина

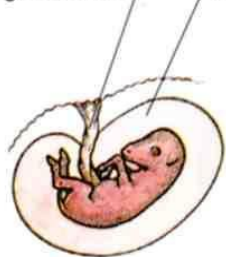
Матка

Формируются
копыта

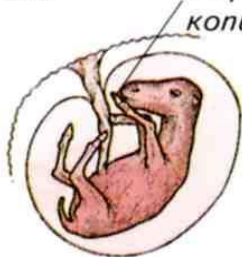
Растет грива

Образуется
шерстный покров

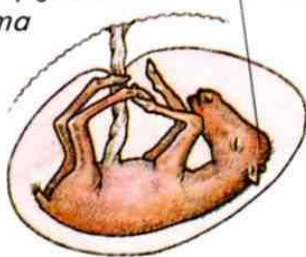
Перед появлением
на свет плод
изменяет
положение
в матке



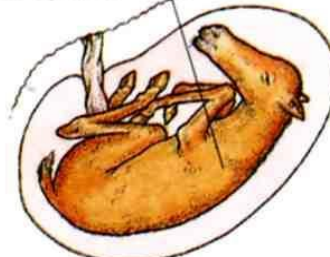
2 месяца



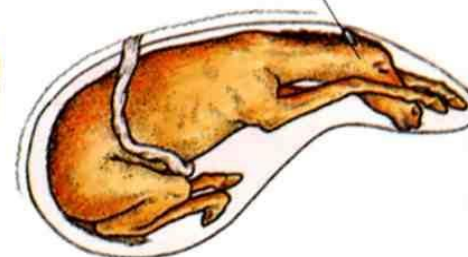
4 месяца



8 месяцев



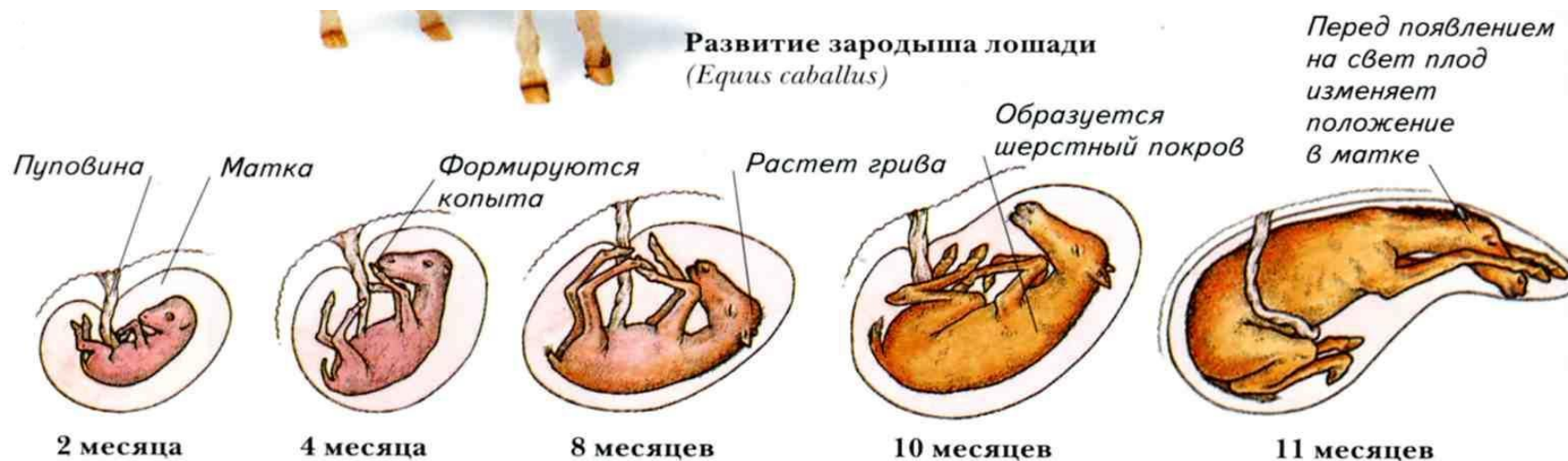
10 месяцев



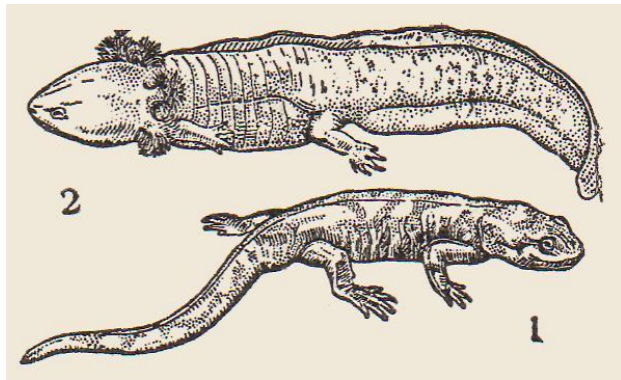
11 месяцев

Развитие млекопитающих

Развитие поведения животного и человека начинается уже в эмбриональный период. Развивающийся **в утробе матери или в яйце** детеныш производит **множество движений**, которые представляют собой **элементы будущих двигательных актов**, но еще лишены соответствующего функционального значения. Как показали исследования, внутриутробные движения влияют на координацию физиологических процессов, связанных с мышечной активностью, и тем самым способствуют подготовке поведения новорожденного.



По проблеме соотношения врожденных и приобретенных форм поведения в ходе индивидуального развития существовали различные точки зрения. Одна точка зрения – все в поведении является благоприобретенным (американский психолог Цин-янг Куо, В.М. Боровский – СССР), другая – признание наличия в онтогенезе поведения врожденных и приобретенных компонентов.



1 — амбистома, 2 — аксолотль

Аксолотль (*Axolotl*) — неотеническая личинка некоторых видов амбистом, земноводных из семейства амбистомовых (*Ambystomidae*).

Основные закономерности созревания структур и функций поведенческого уровня в онтогенезе сформулированы в ряде концепций: **индивидуации развития** (Когхилл, на амбистоме), **критических периодов развития систем** (Скотт), **системогенеза** (Анохин) и др.



Аксолотль мексиканской амбистомы



Амблистома может размножаться не только во вполне развитом состоянии, но и в личиночном

Среди исследований развития поведения особое место занимают работы Когхилла (1929), в которых проведено сопоставление поведения и развития нервной системы амфибий.

Проследив развитие движений у амблистомы с момента их появления у зародыша и до полного становления у взрослого животного, он выделил и описал стадии **развития движений**:

1 – стадия неподвижности (немоторная). Аксоны моторных и сенсорных клеток СМ достигли кожи и мышц, но между ними еще нет контакта.

2 – ранняя флексорная стадия. В это время развиваются вставочные нейроны СМ, соединяются мотонейроны одной стороны с сенсорными клетками противоположной стороны. Поэтому в ответ на раздражение туловища оно изгибается в противоположную сторону.

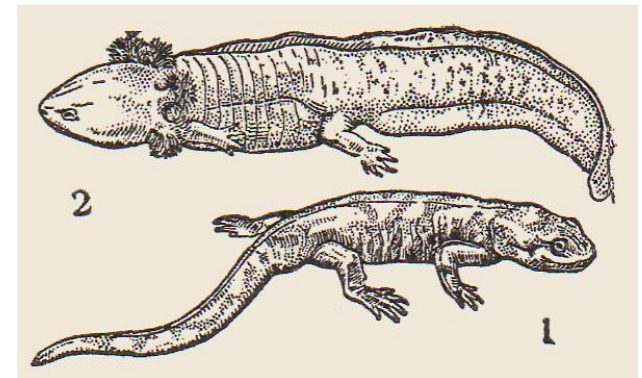


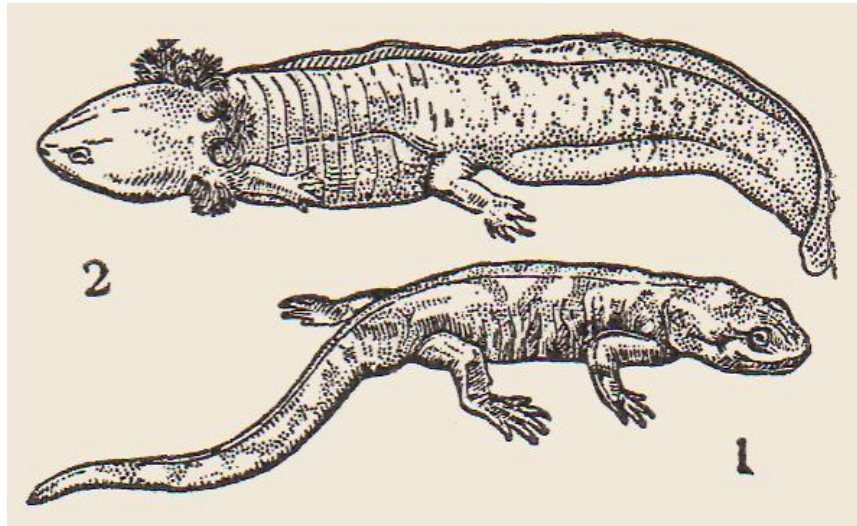
3 – стадия петли (формируются вставочные нейроны в краниокаудальном направлении);
4 – стадия S-образных движений;
5 – стадия S-образных движений, выполняемых сериями и обеспечивающих передвижение в воде – плавание.

Стадии развития движений конечностями (наземный способ передвижения)

Первые движения передних конечностей осуществляются совместно с туловищем. Спустя 1-2 сутки после начала совместных движений движения конечностей начинают самостоятельно реагировать на раздражение без участия туловища.

Задние конечности начинают двигаться на 10-12 сутки позже передних. Их первые движения также осуществляются совместно с туловищем, через сутки осуществляют движения независимо от туловища.





Вывод Когхилла: «Тип поведения с самого начала полностью охватывает все растущее нормальное животное, представляя совершенно интегрированное единство, тогда как **частные типы возникают внутри целостного типа посредством процесса индивидуации** и лишь впоследствии приобретают различную степень независимости».

Он полагал, что принцип развития поведения, установленный на амблистоме, является универсальным и приемлем для всех высших позвоночных, в том числе и человека. В раннем эмбриогенезе нервная система функционирует как тотальная система, вызывая обобщенные двигательные реакции. Частные, отдельные реакции формируются (индивидуируются) из первичной целостной формы поведения.

Работы Когхилла привели к развитию исследований в этой области.

Развитию поведения эмбрионов птиц была посвящена серия работ Куо (1932-1939).

По наличию и степени подвижности куриного эмбриона Куо разделил инкубационный период на 10 стадий.

1-я стадия – наличие **сердечных сокращений** (29-30 ч);

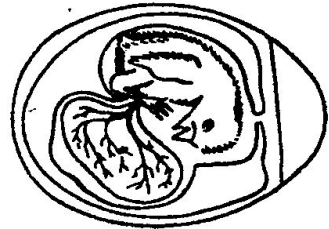
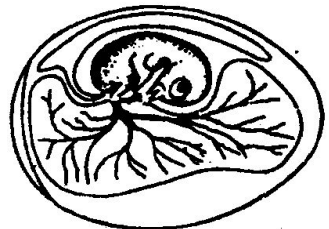
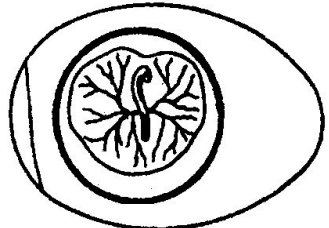
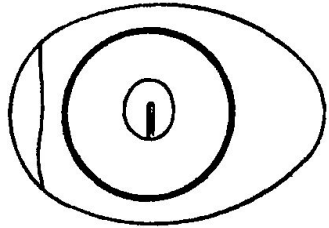
2 – первые **соматические движения**;

3 – первые активные **движения туловища** и реакции мышц на раздражение эл. током (110 ч);

4 – первые **движения конечностей** (110 ч);

5 – латеральные **повороты головы** и **туловища** (5-6 сут).

Куо выделил 3 типа поведения эмбриона: 1 - **спонтанные** движения, 2 - **пассивные** движения, вызываемые сокращением амниона и желточного мешка и 3 – **реакции на внешние стимулы**.



Развитие куриного эмбриона: 1 - первые сутки инкубации (стадия первичной полоски – формируются зачатки головного и спинного мозга, скелета и скелетной мускулатуры), 2 - третьи сутки (зародыш на сосудистом поле желточного мешка), 3 - девятые сутки, 4 - пятнадцатые сутки

Ход развития стереотипных двигательных актов у куриного эмбриона

Наиболее ранними активными движениями являются движения головы (дорсальные или вентральные сгибания) – 4 сутки инкубации; 5 сутки – билатеральные движения головы и пассивные – в результате прикосновения к туловищу; открывание и закрывание клюва – 7 сутки; хлопанье клювом и глотание - 9 сутки.

Т.о., элементы клевательных движений появляются уже в эмбриональном развитии.

Активные движения конечностей – 4 сутки;

движения туловища – 7 сутки;

взмахивающие движения крыльями – 9-10 сутки.

Характер движений меняется от стадии к стадии, причем на всех стадиях эмбриогенеза наблюдаются как локальные, так и обобщенные движения. Однако, на более ранних стадиях локальные движения встречаются реже, чем на более поздних.

Вывод Куо: движения не могут быть разделены только на два типа – тотальные и локальные.

Уиндл провел исследования на эмбрионах млекопитающих (кошки, крысы) (1934, 1940).

Он показал, что первичные движения эмбрионов млекопитающих осуществляются по типу простых локальных актов, которые по мере развития плода трансформируются в специализированные поведенческие комплексы.



Вывод Уиндла: не существует ни анатомических, ни физиологических доказательств в пользу того, что на ранних стадиях развития млекопитающих имеется специальный механизм для осуществления total pattern, тотально интегрированных систем.





Северцев А.Н (1934) выдвинул положение о том, что в процессе приспособительной эволюции возникают новые особенности строения и функции органов, которые изменяют ход онтогенеза на разных этапах индивидуального развития (теория филэмбриогенезов).

Теории морфогенеза А.Н. Северцова

Развитие осуществляется гетерохронно - путём более ранней (акцелерации) или более поздней (ретардации) закладки органов.

Эмбриогенез характеризуется избирательным созреванием отдельных органов.

Конечные стадии морфогенеза, повторяются у потомков в той же последовательности, в которой они появлялись у их предков в соответствии с биогенетическим законом рекапитуляции Геккеля-Мюллера.

В своих исследованиях А.Н.Северцов следовал **закону "проксимодистального развития органов"**, согласно которому, органы, расположенные в головном конце эмбриона, в эмбриональном развитии опережают развитие органов, расположенных дистально по направлению к хвостовому отделу.

Теория системогенеза П.К. Анохина



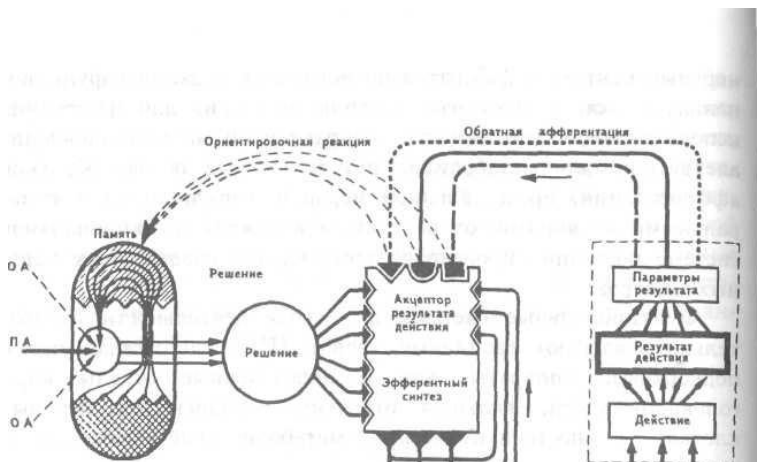
На основе эмбриогенетических концепций п.К. Анохин сформулировал **концепцию системогенеза**, в основе которой лежит исходная предпосылка о том, что индивидуальных эмбриогенезов столько, сколько существует видов животных, и «общая закономерность эмбриогенетического развития может быть сформулирована на основе этого огромного разнообразия ... и вычленения из них того общего, что может быть закономерностью для всех видов животных».

Системогенез - избирательное созревание в процессе пре- и постнатального онтогенеза функциональных систем и их отдельных частей, необходимых для приспособления индивида к условиям существования.

В периоде эмбриональной жизни происходит развитие именно тех функциональных систем, которые необходимы для осуществления жизненно важных функций новорожденного, приспособляющих его к внешней среде.

Основу жизнедеятельности составляют динамические, самоорганизующиеся и саморегулирующиеся **функциональные системы**, избирательно объединяющие с помощью нервной и гуморальной регуляции различные ткани и органы для достижения полезных для жизнедеятельности организма приспособительных (адаптивных) результатов.

В отличие от теории морфогенеза, предложенной А.Н.Северцовым и постулирующей избирательное и последовательное созревание в онтогенезе отдельных органов, в концепции системогенеза подчёркивается **избирательное созревание в онтогенезе** на морфологической основе различных **физиологических функций**, каждая из которых определяется своей специфической **функциональной системой**.



Центральная архитектура функциональной системы поведенческого уровня: ПА — пусковая афферентация; ОА — обстановочная афферентация

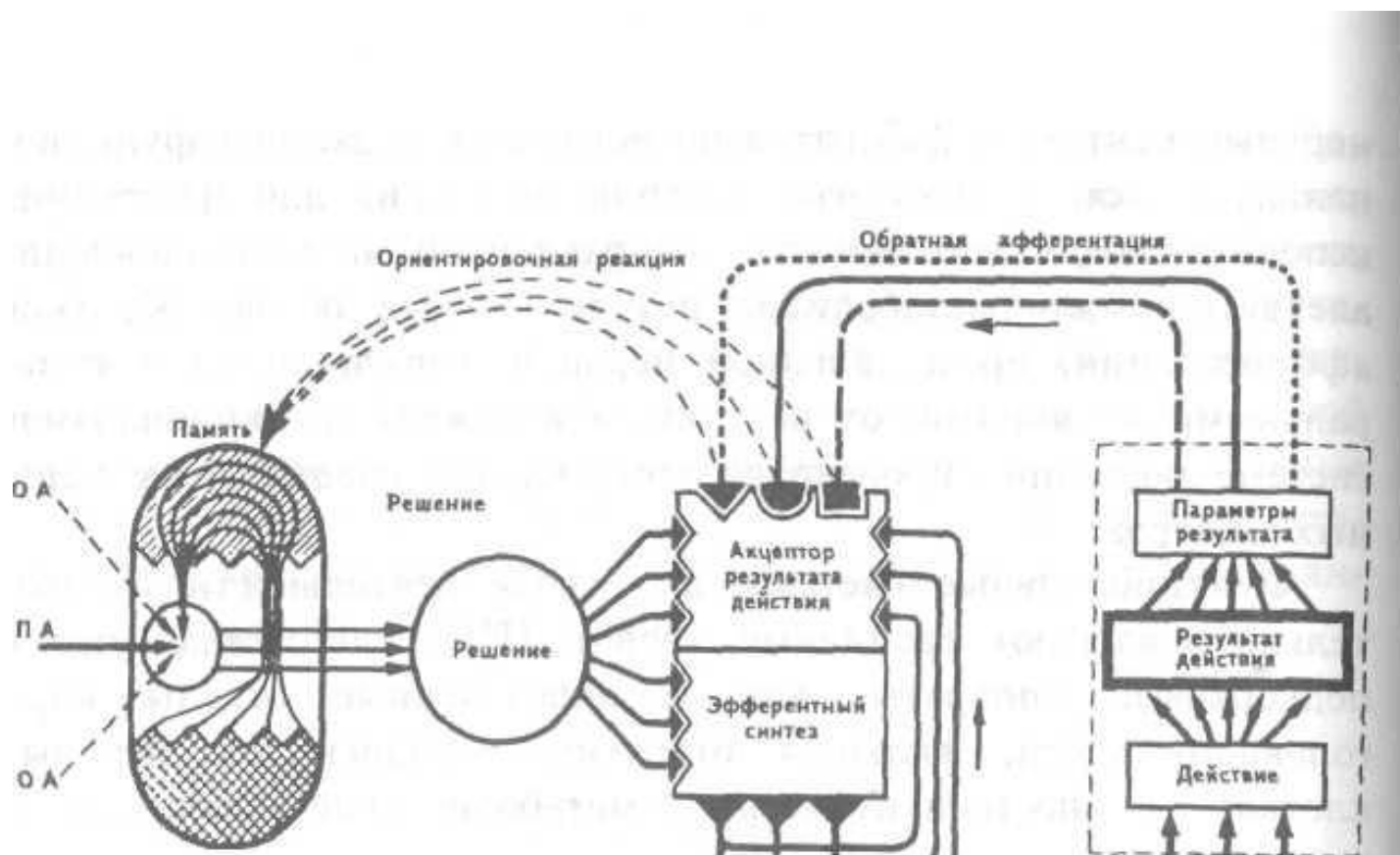
Основной особенностью системогенеза является его опережающая направленность на будущие события. Так, эмбриональный системогенез направлен на избирательное созревание тех функциональных систем, которые обеспечивают полноценное созревание плода к моменту рождения.

Разновременному созреванию различных структур зародыша предшествует гетерохронное и избирательное развитие мозговых структур данной функциональной системы.

К моменту вылупления птенцов грача созревают те рецепторы, которые способны воспринимать звук «кар-р-р»

Для каждого вида животных характерен свой своеобразный системогенез. Организующаяся система может функционировать прежде, чем она достигнет окончательного оформления.

Центральная архитектура функциональной системы поведенческого уровня: ПА — пусковая афферентация; ОА — обстановочная афферентация



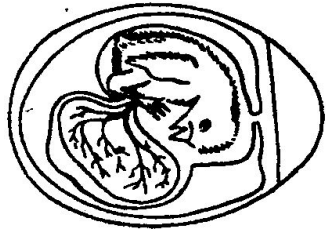
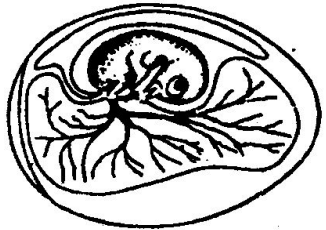
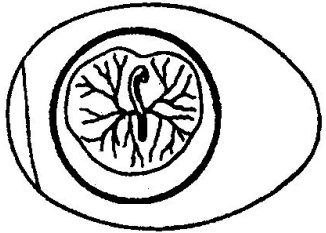
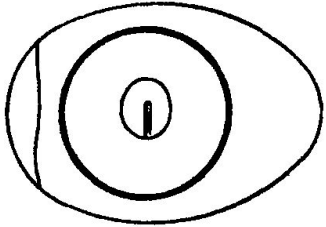
Закономерности формирования функциональных систем в онтогенезе

1. Функциональные системы развиваются путем избирательного и неравномерного созревания своих отдельных элементов – **принцип гетерохронии и фрагментации органов.**

2. **Принцип консолидации компонентов системы:** объединение элементов в единую интеграцию является ключевым моментом системогенеза.

3. **Принцип минимального обеспечения функций:** процессы гетерохронного созревания отдельных органов обеспечивают самый минимум входящих в функциональную систему элементов и процессов, определяющих необходимый в определенных экологических условиях полезный результат.

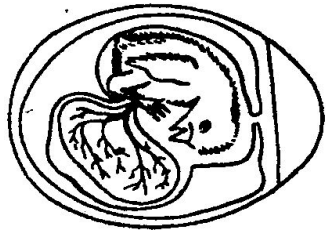
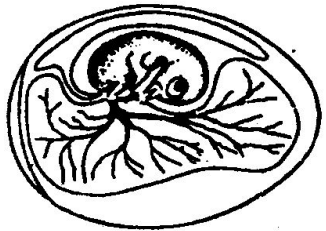
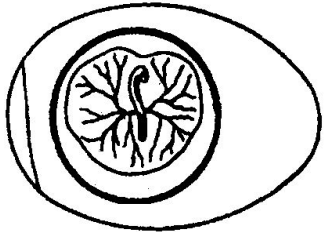
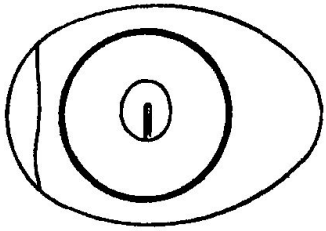




Эмбриональное научение и созревание

Установлено, что беспозвоночные и позвоночные животные еще в пренатальном периоде осуществляют движения, которые являются элементами будущих двигательных актов, но еще не могут играть приспособительную роль в общении со средой.

Цинг-янг Куо изучал эмбриональное поведение на куриных зародышах, и весь процесс формирования поведения животных в эмбриогенезе объяснял накоплением двигательного опыта.



Так, первые движение зародыша – это движения головы к груди и от нее, затем – поворот ее в стороны. Эти движения вытесняют прежние, очевидно, в связи с отставанием роста шейной мускулатуры от роста головы.

В результате к моменту вылупления цыпленок обладает набором выработанных в период эмбриогенеза реакций, но они не направлены на необходимые для поддержания жизни раздражители. Т.о., Куо считал, что цыпленок должен всему научиться, а следовательно, **нет врожденного поведения.**

Но, как показали дальнейшие исследования, наследственная основа эмбриогенеза проявляется у новорожденных в тех случаях, когда элементы поведения проявляются сразу, как бы в готовом виде: поиск соска и сосательные движения у млекопитающих. Это пример пренатального созревания функции без эмбрионального упражнения.





Мизиды



Бокоплавы



Дафния

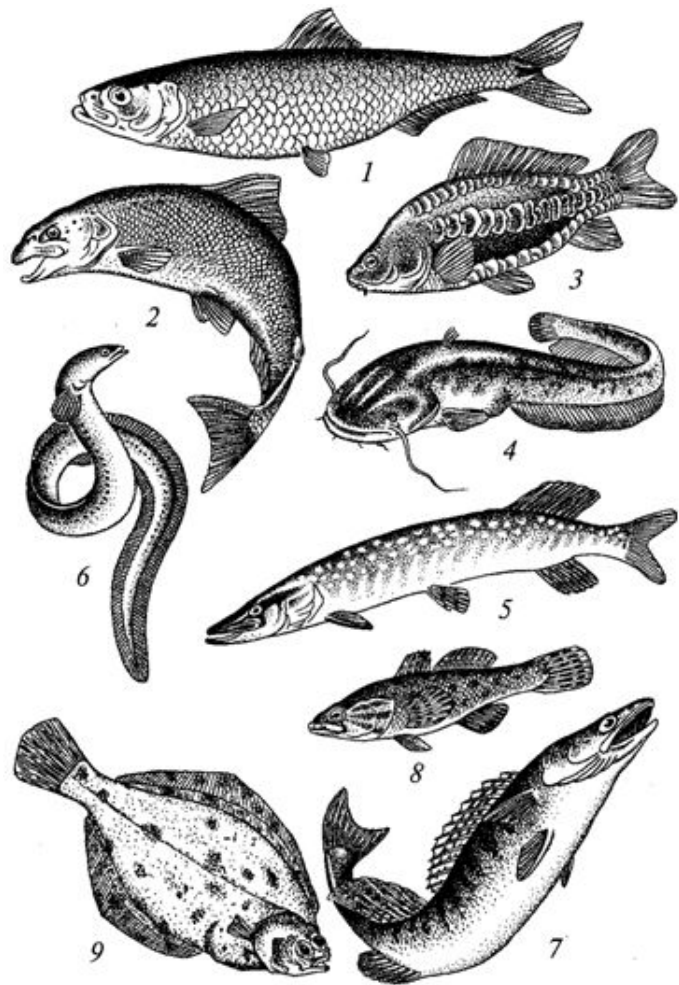
Сравнительный обзор двигательной активности зародышей

Беспозвоночные. Сведения получены на кольчатых червях, моллюсках, членистоногих. Зародыши головоногих моллюсков с помощью ресничек вращаются внутри яйца вокруг своей оси, или передвигаются от одного полюса к другому. К концу эмбриогенеза у беспозвоночных сформированы некоторые инстинктивные реакции.

У мизид к моменту вылупления развита реакция избегания.

У морских козочек (отряд бокоплавы) до вылупления имеется спонтанные ритмичные движения головы и других частей эмбриона, в день вылупления – двигательные ответы на тактильное раздражение.

У эмбриона дафнии антенны, служащие для плавания, начинают двигаться на средних этапах эмбриогенеза.



Рыбы. Первые движения также возникают на спонтанной основе, после появления сенсорных нервных элементов на поведение начинают влиять внешние факторы, сочетающиеся с генетически определенной координацией движений. Постепенно генерализованные движения дифференцируются.

У зародышей костистых рыб к концу эмбриогенеза обнаруживается дрожание, подергивание отдельных частей тела, вращение, змеевидное изгибание. Перед вылуплением — «клевательные» движения.

Костистые рыбы: 1 — сельдь (сем. Сельдевые); 2 — лосось (сем. Лососевые); 3 — карп (сем. Карповые); 4 — сом (сем. Сомовые); 5 — щука (сем. Щуковые); 6 — угорь (сем. Угревые); 7 — судак (сем. Окуневые); 8 — бычок речной (сем. Бычковые); 9 — камбала (сем. Камбаловые)



Жаба-ара (*Bufo marinus*)



Земноводные. Формирование эмбрионального поведения имеет схожий с рыбами характер: **из первоначального сгибания всего тела формируются плавательные движения, движения конечностей и т.д.,** но и здесь двигательная активность развивается первично на эндогенной основе.



Птицы. Эмбриональное поведение птиц изучалось в основном на зародышах курицы. у зародышей курицы к концу вторых суток появлялось сердцебиение, на 4 сутки – начало спонтанной активности.

Движения начинались с головы и постепенно приближаются к задним отделам. Самостоятельные движения конечностей, хвоста, головы, клюва, глазных яблок появлялись позже.

Движения ног с самого начала развивались не одновременно, а последовательно.



По сравнению с курицей грач развивается более ускоренно, быстрее накапливается масса тела зародыша.



Млекопитающие. У зародыша **морской свинки** первые движения состоят в **подергивании шейно-плечевого участка туловища**, постепенно появляются и другие движения.

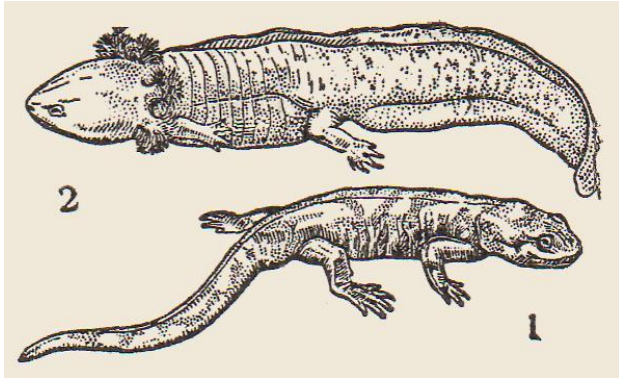
За неделю до родов появляются ответы на тактильные раздражения.

Эмбриональное развитие **млекопитающих** отличается от других животных: **движения конечностей у них формируются не из первоначально общих движений всего зародыша, а одновременно или даже раньше их.**

Постоянная тесная связь с матерью зародыша с матерью создает возможность воздействовать на этот процесс со стороны материнского организма. Например, эксперимент по влиянию состояния беспокойства в период беременности самки крысы.



«Эмбриональное научение» и созревание



Опыты Куо показали, что вылупившийся из яйца цыпленок обладает набором выработанных в период эмбриогенеза реакций, но они не направлены на необходимые для поддержания жизни раздражители. Широкая генерализация характерна как для раздражителей, так и для двигательных реакций.

Эксперименты Кармайка: выращивание эмбриона амблистомы в анестезирующем растворе, который обездвиживал зародыш. Локомоторные способности развивались нормально и не отличались от контрольных животных.

Вывод: формирование способности к плаванию не нуждается в научении.



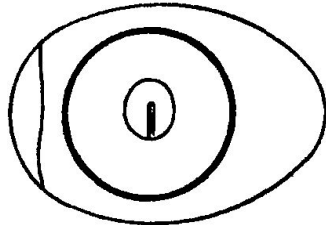
Саламандра пятнистая

Эксперименты на зародышах саламандр: пересаживание зачатков конечностей таким образом, что они оказывались повернутыми в обратную сторону. После вылупления животные пятились назад от раздражителей, которые у нормальных особей вызывают движение вперед.

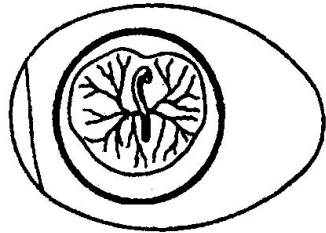
Вывод: формирование движений у низших позвоночных происходит в результате эндогенно обусловленного созревания внутренних функциональных структур, а не под влиянием внешних факторов.

Относительно термина «эмбриональное научение» более точным является термин «эмбриональная тренировка», особенно когда речь идет о ранних стадиях эмбриогенеза. **На первых стадиях эмбриогенеза отсутствуют рефлекторные дуги.**

Влияние сенсорной стимуляции на двигательную активность эмбриона

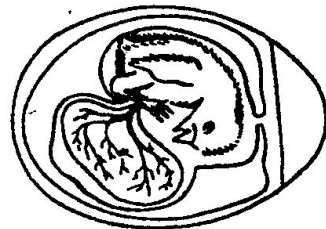
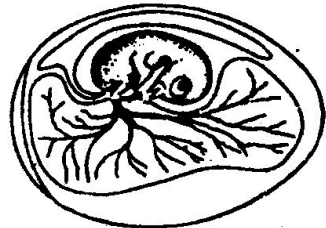


Двигательный компонент является в эмбриогенезе первичным и может возникнуть на эндогенной основе.



По мере развития эмбриона все большее значение приобретает сенсорная стимуляция.

Возникает самостимуляция, связанная с касанием одной части тела (крылом) другой (головы), что вызывает двигательную реакцию головы.



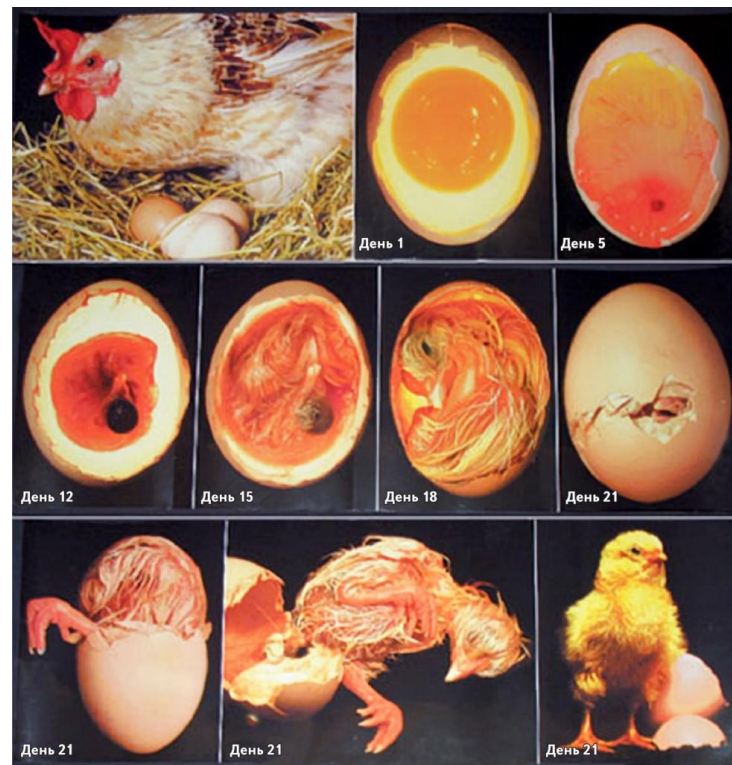
У куриного эмбриона моторные структуры нервной системы формируются раньше сенсорных, а первые реакции на внешние раздражения появляются лишь через 4 дня после первых спонтанных движений.

Развитие зрения и слуха у эмбрионов птиц

Зрение и слух появляются у эмбрионов лишь к концу эмбриогенеза.

Реакции на громкие звуки обнаруживаются после 14-19 дней, когда начинает функционировать орган слуха. В это же время можно вызвать реакции и на мощные световые воздействия. Свет и звук выступают как физические агенты, непосредственно влияющие на мышечную ткань или кожу, но не как носители оптической или акустической информации. Они усиливают или тормозят движения эмбриона.

На 17-18 день инкубации в глазу и зрительных долях у куриного эмбриона наблюдаются электрофизиологические изменения в ответ на оптические изменения. Перед вылуплением развит зрачковый рефлекс.



Акустический контакт между эмбрионом и родительской особью у птиц



Кайры

У эмбрионов многих птиц в последние дни перед вылуплением появляются сигналы насиживающим родительским особям. У кайры птенец за 3-4 дня до вылупления научается отличать голос родителей. Если перед искусственно инкубируемыми яйцами проигрывать магнитофонную запись криков кайры, а после вылупления воспроизводить эту запись одновременно с записью криков другой кайры, то птенцы отправятся в сторону звуков, которые они слышали до вылупления. Контрольные птенцы начнут метаться между ними.



Кайры

Распознавание родительского голоса осуществляется на основе согласования ритмов подачи звуков родителя и птенца: в ответ на писк последнего насиживающая птица приподнимается, передвигает яйцо и подает голос. **Кинестетические ощущения эмбриона сочетаются с акустическими**, а в целом его активность совпадает с активностью взрослой птицы, что и позволяет установить принадлежность услышанного звука родительской особи.

Значение эмбриогенеза для психического отражения

В эмбриогенезе происходит подготовка к последующим постнатальным этапам формирования поведения, и само формирование элементов поведения новорожденных путем, с одной стороны, генетически обусловленных компонентов активности, и, с другой стороны, накопления эмбрионального опыта.

Прямые влияния внешней среды на ранних стадиях эмбриогенеза играют незначительную роль в формировании отдельных форм двигательной активности.

Характерным для эмбрионального периода развития является однородность, постоянство компонентов среды, которая окружает зародыш как в яйце, так и в утробе матери.

Значение эмбриогенеза для формирования психической деятельности состоит в том, чтобы подготовить морфофункциональную основу для психического отражения.