

УДК 596:578.088.78

Б. В. Солуха

АНАЛИЗ ДВИГАТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ *

Анализ двигательных реакций животных на изменение среды строится на репрезентативных оценках двигательной активности, полученных с помощью наблюдения или регистрации сигналов датчиков. Конструкции датчиков двигательной активности весьма разнообразны и определяются изучаемыми особенностями поведения. Как в случае кратковременного изменения параметров окружающей среды (при измерении реакции на однократное предъявление стимула), так и непрерывного (при измерении реакции следования), могут быть использованы и дискретные, и непрерывные способы регистрации наблюдений или сигналов датчиков. В общем случае используется непрерывная оценка двигательной активности как процесса, развивающегося во времени и пространстве. Двигательную активность животных нельзя предсказывать с достаточной для анализа точностью, поскольку движения животного в тот или иной момент времени определяются большим числом неучитываемых факторов. «Практически решение о детерминированном или случайном характере процесса принимается исходя из возможности воспроизведения его при заданных условиях. Если повторение в идентичных условиях приводит к разным исходам, природа процесса полагается случайной» (Бендат и др., 1971, с. 14). Двигательные реакции включают и детерминированные и случайные компоненты. Например, реакции желтобрюхих жерлянок на дистантное электрораздражение одинаковыми импульсами (рис. 1) явно включают случайные компоненты. Выработка условных рефлексов связана с детерминацией реакций по целевому признаку, однако конкретная реализация двигательной реакции на стимул у данного животного остается индивидуальной, заранее не предсказуемой.

Функция времени, описывающая некоторое явление при конечном времени наблюдения называется реализацией. Множество всех реализаций (ансамбль), которые могут быть получены при регистрации данного случайного явления, называется случайным процессом (Бендат и др., 1971).

Случайные процессы делят на стационарные (ССП) и нестационарные (НСП). Характеристики СПП, например, среднее или дисперсия, не зависят от времени. Двигательные реакции животных являются принципиально нестационарными, так как реакция заключается именно в изменении характеристик процесса. Имеет место ряд дополнительных факторов, вызывающих нестационарность, таких как обучение, адаптация, привыкание и т. п. Характеристики НСП можно определить только по отсчетам со всех имеющихся реализаций в определенный момент времени. Например, среднее с заданной достоверностью можно получить усреднением по ансамблю для определенных моментов времени, но не усреднением последовательных по времени отсчетов для одной реализации.

При оценке двигательных реакций животных определенного вида могут быть сформулированы три основных типа ансамблей:

* Статья является продолжением предыдущей работы (Солуха, 1978).

1. Серия последовательных реализаций двигательных реакций одного и того же животного на одинаковые по параметрам стимулы (рис. 1, 1). Этот предварительный ансамбль получается непосредственно в процессе последовательного предъявления животному одинаковых стимулов и служит базой для формирования ансамблей для окончательной обработки. Обработка с усреднением по этому ансамблю привела

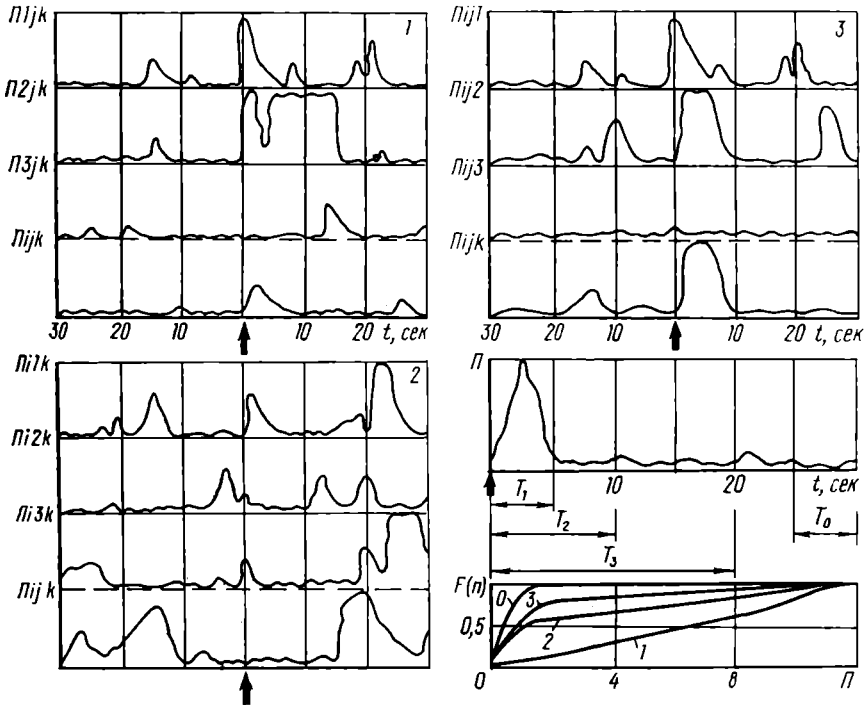


Рис. 1. Ансамбли двигательных реакций желтобрюхих жерлянок на дистантную электростимуляцию и выборочные интервалы измерения кумулят:

Π — дисперсия сигнала с датчика двигательной активности; i — номер стимула по порядку предъявления; j — номер серии стимулов; k — номер особи данного вида; T — время измерения кумуляты; F — кумулята.

бы к нивелировке процессов привыкания животного к стимулу, что не допустимо, например, при изучении реакций на новизну, ориентационных реакций.

2. Набор реализаций реакций одного и того же животного на одинаковые по параметрам и номеру предъявления в серии стимулы (рис. 1, 2). При оценке реакции на новизну стимула следует формировать ансамбль по реализациям двигательных реакций на первое в серии предъявление стимула. Промежуток времени между сериями следует выбирать достаточно большим, с тем, чтобы исчезли следовые эффекты после предыдущей серии. Усреднение по этому ансамблю приводит к устранению случайных компонент двигательной активности животного, вызванных изменениями его состояния, перестройками внимания и т. п., и, следовательно, в результате получаются репрезентативные оценки двигательных реакций данной особи. Сравнение оценок, соответствующих различным номерам предъявления стимулов в сериях, позволяет получать репрезентативные оценки адаптационных зависимостей для данной особи.

3. Набор реализаций реакций различных особей данного вида на одинаковые по параметрам и номеру предъявления в серии стимулы (рис. 1, 3). В этот ансамбль целесообразно вводить реализации по всем сериям. Усреднение по такому ансамблю позволяет получить репрезентативные оценки двигательных реакций на уровне вида.

Большое значение при анализе двигательных реакций играет выбор измеряемого параметра. В ряде случаев удобно пользоваться энергетическими оценками активности и определять среднеквадратическое отклонение сигнала с датчика. В этом случае оценка пропорциональна энергии, затрачиваемой животным при движении. Методика получения оценок среднего значения квадрата процесса

$$\Pi = \frac{1}{T} \int_0^T U(t) dt, \quad (1)$$

где $U(t)$ — значения сигнала датчика двигательной активности; T — время анализа, подробно описана в работе Бендата и Пирсола (1971). Именно по такой методике получены оценки, приведенные на рис. 1. При изучении отдельных двигательных актов оценка (1) не эффективна и необходимо применять многопараметрические оценки.

Полная обработка данных усреднением по ансамблю возможна лишь в конце эксперимента. Для текущей корректировки условий эксперимента необходимо получение предварительных соотношений, в частности, характеристик обнаружения реакций, зависимостей стимул — реакция. Обнаружение поведенческих реакций с помощью прямых измерений проводится на основе статистических критериев, например, Неймана-Пирсона (Солуха, 1978). Косвенным путем эти соотношения могут быть получены с помощью пороговой обработки семейства интегральных функций распределения двигательной активности. В этом случае предварительные оценки оказываются этапом полной процедуры обработки данных, что приводит к ее существенному упрощению.

При измерении характеристики обнаружения мгновенному значению процесса противопоставляется вероятность превышения им заданного уровня

$$D(\Pi_n, Q) = P\{\eta(t, Q) \geq \Pi_n\}, \quad (2)$$

где Q — векторная величина, включающая набор параметров среды и воздействующих факторов; Π_n — порог. Семейство кумулянт (оценок интегральных функций распределения) определяется

$$F(\Pi, Q) = P\{\eta(t, Q) \leq \Pi\}. \quad (3)$$

Следовательно,

$$D(\Pi_n, Q) = 1 - F(\Pi_n, Q). \quad (4)$$

Выбор порога обнаружения производится при заданной вероятности ложного обнаружения реакции по фоновой кумулянте, в то время как при прямом измерении определение его экспериментальным путем не всегда возможно.

В силу нестационарности процесса двигательной активности измерение кумулянт в общем случае следует проводить усреднением по ансамблю реализаций. Однако тогда станет невозможным построение текущих предварительных оценок. Компромиссным решением является построение кумулянт двигательной активности единичной особи усреднением по времени за интервал, много меньший интервала нестационарности процесса, и последующее усреднение полученных кумулянт по

ансамблям. То есть, усреднение по ансамблям мгновенных значений признака заменяется усреднением по ансамблям постстимульных кумулянт значений признака.

Построение кумулянт производится по стандартной методике (Бендат и др., 1971)

$$F\{\eta(t) \leq \Pi\} = \frac{T_n}{T}, \quad (5)$$

где: T_n — время пребывания процесса ниже порогового уровня Π ;
 T — интервал измерения.

Точность измерений обеспечивается усреднением по ансамблю реакций единичной особи и группы особей на одинаковые стимулы. При этом общий интервал измерения равен сумме интервалов измерения кумулянт по отдельным реакциям. Фоновые кумулянты измеряются при отсутствии воздействия. Интервал измерения постстимульных кумулянт синхронизируется с интервалом действия стимула и выбирается много меньше времени реагирования на стимул. При анализе реакции на единичный стимул по мере увеличения интервала измерения (рис. 1) постстимульная кумулянта приближается к фоновой.

Для измерения кумулянт двигательных реакций позвоночных животных был разработан экспериментальный стенд (рис. 2). На выходе интегратора (3) вырабатывается оценка дисперсии сигнала с датчика (1). Диапазон изменения измеряемого признака (дисперсии) с помощью пороговых элементов (6) разбит на двенадцать уровней. Время пребывания значений

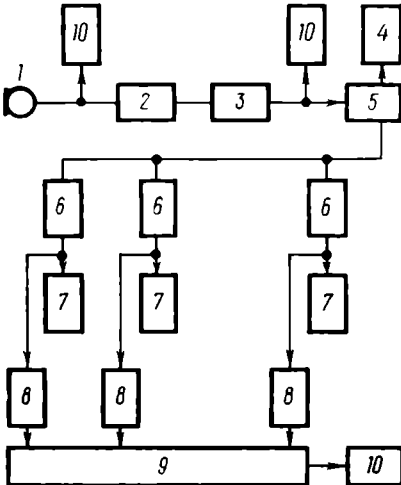
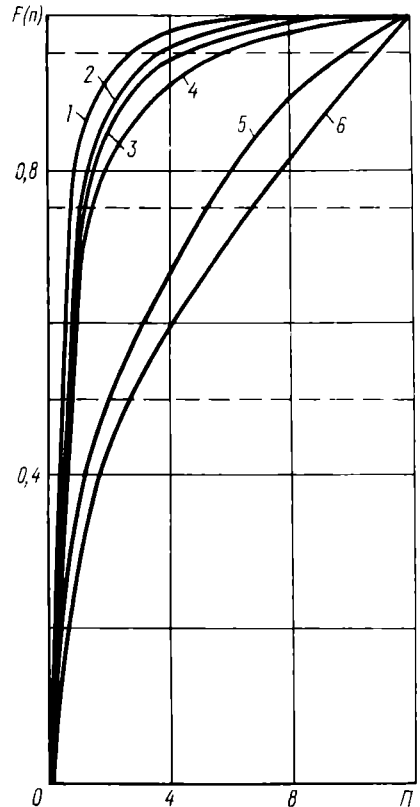


Рис. 2. Структурная схема стенда для измерения двигательных реакций:

1 — датчик двигательной активности; 2 — квадрат; 3 — интегратор; 4 — синхронизатор; 5 — ключ; 6 — пороговые элементы; 7 — цифровые измерители времени пребывания; 8 — накопители; 9 — коммутатор; 10 — самописец.

Рис. 3. Усредненные по числу предъявлений стимула в сериях, числу серий и количеству особей кумулянты дисперсии двигательных реакций желтобрюхих жерлянок на дистантное воздействие электрического поля напряженностью

0 в/см (1); 0,5 в/см (2); 1 в/см (3); 2 в/см (4); 5 в/см (5); 10 в/см (6).

дисперсии ниже каждого из них подсчитывается цифровым счетчиком и после нормирования к общему времени измерения высвечивается на табло. Одновременно с помощью аналоговой системы накопителей (8) и коммутатора (9) производится графическая запись кумулянт на самописец (10). В стенде предусмотрена возможность измерения гистограмм — оценок плотности вероятности мгновенных значений сигнала с датчика или его дисперсии. Синхронизатор 4 обеспечивает измерение кумулянт непосредственно после воздействия.

При различных параметрах воздействия Q имеет место семейство кумулянт, на основе которого могут быть построены производные от него пороговые характеристики двух типов:

1. При некотором фиксированном пороговом значении признака P_n определяется вероятность превышения этого порога при различных значениях воздействующих факторов

$$P = P(Q) | P = P_n . \quad (6)$$

2. При некотором фиксированном пороговом значении вероятности P_n определяются значения признака при различных значениях воздействующих факторов

$$P = P(Q) | P = P_n . \quad (7)$$

В первом случае измерение эквивалентно получению характеристик обнаружения реакций по критерию Неймана-Пирсона. Во втором случае получаются зависимости характеристик реакции от параметров стимуляции. Оценку достоверности удобно проводить с помощью критерия лямбда или дисперсионного анализа (Плохинский, 1970).

В качестве примера рассмотрим измерения двигательных реакций желтобрюхих жерлянок на дистантное воздействие импульсного электрического поля в водной среде. Длительность стимула 5 мсек. Измерялась дисперсия давления, создаваемого животными при движении. Все зависимости, полученные для этого случая отличаются монотонностью. По мере увеличения амплитуды стимула, кумулянта дисперсии двигательной активности сдвигается в сторону больших значений признака (рис. 3).

По аналогии с установившимся в психофизике подходом, в качестве порогового уровня воздействия примем значение амплитуды стимула, при котором заданная реакция обнаруживается с вероятностью 0,5. В данном случае под заданной реакцией понимается изменение уровня двигательной активности. Задавшись вероятностью ложного обнаружения реакции, например, 0,1, по фоновой кумулянте определяем пороговое значение признака ($P=1,8$ на рис. 3), для которого строится характеристика обнаружения реакции. Значение амплитуды стимула (5 в/см на рис. 4), соответствующее вероятности правильного обнаружения реакций 0,5, является пороговым.

Изменение двигательной активности жерлянок в результате электростимуляции не является целенаправленной реакцией, проявляющейся в поведении животного сравнительно редко. Примером крайнего проявления целенаправленной реакции является нажатие человеком кнопки после восприятия стимула. В силу наличия у жерлянок частых двигательных актов, не связанных со стимуляцией, значителен уровень фоновой активности (рис. 3), и, следовательно, велика, например, по сравнению с измерениями ответных реакций человека, вероятность ложного обнаружения реакции. При изучении видоспецифических реакций вероятность их ложного обнаружения существенно ниже.

Зависимости уровень стимула — уровень реакции (рис. 4) построенные для пороговых значений кумулянт 0,5; 0,75; 0,95, которые определяют

вероятность того, что величина двигательной активности лежит ниже некоторого уровня. Например, для кривой рис. 4, 4, при амплитуде стимула 5 в/см, уровень двигательной активности не превышает 10 с вероятностью 0,95.

Необходимо обратить особое внимание на составление эмпирических формул для этих зависимостей. «Нельзя указать общего метода для нахождения наилучшего типа формулы, соответствующей опытным данным. В ряде случаев выбор типа эмпирической формулы может быть произведен на основе теоретических представлений о характере изучаемой зависимости» (Демидович и др., 1967, с. 80). В данном случае следует исходить из уже составленных эмпирических формул зависимости уровень стимула — уровень ощущения,

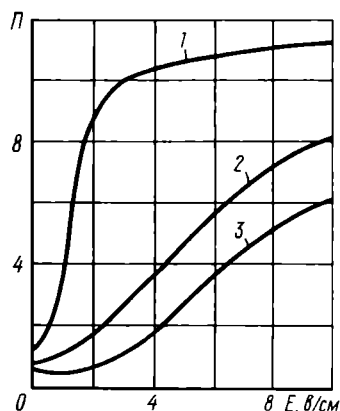
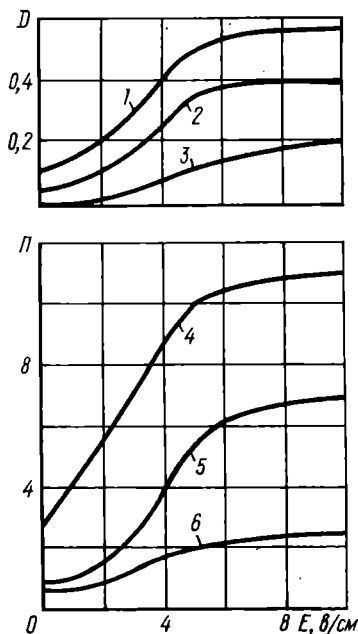


Рис. 4. Усредненные по числу предъявлений стимула в сериях, числу серий и количеству особой оценки характеристики обнаружения (Д) и зависимости уровень стимула — уровень дисперсии двигательных реакций желтобрюхих жерлянок на воздействие электрического поля напряженностью E при порогах:

$\Pi_n = 1.8$ (1); $\Pi_n = 4$ (2); $\Pi_n = 8$ (3); $P_n = 0.95$ (4); $P_n = 0.75$ (5); $P_n = 0.5$ (6).

Рис. 5. Усредненные по первым предъявлениям в серии и количеству особой оценки зависимости уровень стимула — уровень реакции:

1 — $P_n = 0.95$; 2 — $P_n = 0.75$; 3 — $P_n = 0.5$.

поскольку двигательная реакция следует за ощущением стимула. Анализ таких зависимостей проведен в работе Бардина (1976).

Согласно Фехнеру уровень ощущения O связан с уровнем раздражителя J формулой

$$O = k (\log J - \log J_0). \quad (8)$$

Согласно Стивенсу

$$O = k (J - J_0)^n, \quad (9)$$

где J_0 — пороговое значение раздражителя; n — экспериментально определяемый показатель степени, принимающий для различных модальностей значения от 0,2 до 3,5; k — постоянная.

Поскольку рассмотрение уровней стимуляции меньших пороговых при изучении ощущений не имеет смысла, для допороговых значений стимула эмпирическая формула может иметь произвольный вид. В фор-

муле (8) уровень ощущения принимает отрицательные значения, стремящиеся к бесконечности при значениях стимула, близких к нулю. В формуле (9) при нечетном показателе степени уровень ощущения получается отрицательным, а при четном — положительным и увеличивающимся по мере уменьшения уровня допорогового стимула. Лучшее всего соответствует реальной ситуации дробный показатель степени с четным знаменателем.

В отличие от оценки ощущений, при измерении зависимостей стимул — поведение при допороговой стимуляции имеют место некоторые фоновые значения измеряемого признака. В результате обучения или выбора выдоспецифических реакций фон может быть существенно уменьшен, но свести его к нулю, по-видимому, нельзя. Особенно это относится к выбору в качестве измеряемого признака двигательной активности, которая практически всегда имеет место в отсутствие стимула.

Порог появления реакции всегда больше или равен порогу ощущения. Если порог ощущения обусловлен внутренними физиологическими механизмами, то порог обнаружения реакции определяется еще и измерительной процедурой (в частности выбором вероятности ложной тревоги) и может приобретать различные значения в результате обучения или привыкания. В связи с условностью понятия порогового уровня стимула при измерении поведения в эмпирической формуле необходимо отразить и допороговый участок.

Были проверены несколько вариантов формул. Приведенные на рис. 4 зависимости могут быть описаны квадратичным трехчленом

$$П = aE^2 + bE + c. \quad (10)$$

Как формула Стивенса, так и квадратичный трехчлен являются частным случаем степенного ряда. Меньше членов разложения получается при применении непосредственного обобщения степенного ряда — ряда экспонент

$$П = \sum_{i=0}^N a_i e^{-a_i(E-E_i)^{n_i}}. \quad (11)$$

Хорошие результаты получены при применении сравнительно простой формулы

$$П = a_0 + \sum_{i=1}^n a_i e^{-a_i(E-E_i)^{n_i}}. \quad (12)$$

Пока недостаточно экспериментального материала для выбора из многообразия возможных эмпирических формул стимул — поведение некоторой формулы, претендующей на роль закона природы. Очевидно, что такая общая формула, в частном случае детерминации перехода ощущение — поведение, должна сводиться к формуле стимул — ощущение.

Оценки, полученные усреднением по ансамблю реакций на первое предъявление стимула в серии (рис. 5) характеризуются большим уровнем вызванной двигательной активности. Фоновая активность в этом случае меньше, чем при усреднении по всей серии. При длительной последовательной стимуляции вызванная двигательная активность уменьшается и стабилизируется (рис. 6). И фоновая, и вызванная двигательная активность группы особей (рис. 7) значительно выше усредненной по измерениям отдельных особей.

Описанный подход, помимо прямых измерений двигательных реакций, целесообразно использовать при оценке процесса выработки двигательных условных рефлексов.

Выводы. 1. Сочетание усреднения характеристик двигательных реакций по времени и ансамблю позволяет получать текущие оценки

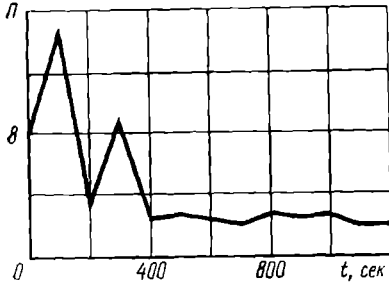


Рис. 6. Уровень дисперсии двигательных реакций группы из 10 желтобрюхих жерлянок на воздействие электрического поля напряженностью 15 в/см с периодом 20 сек при пороге $P_p=0,75$.

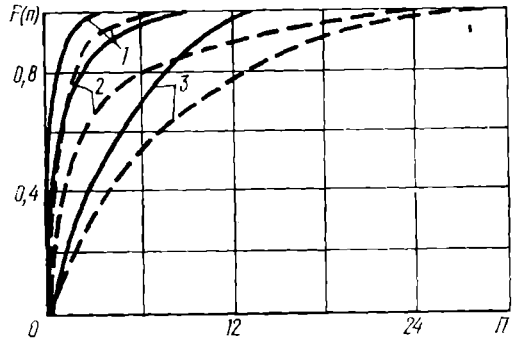


Рис. 7. Кумуляты дисперсии двигательных реакций отдельных желтобрюхих жерлянок (усреднены по 10 особям) и группы из 10 особей (пунктир) при 0 в/см (1); 2,5 в/см (2); 5 в/см (3).

реакций в ходе эксперимента и репрезентативные оценки на уровне изучаемой группы особей.

2. Описанная система оценки реакций по семействам кумулят или производных от них характеристик позволяет проводить измерения поведенческих двигательных реакций на непрерывные и дискретные воздействующие факторы.

3. Характеристики обнаружения двигательных реакций жерлянок желтобрюхих на дистантное воздействие электрическим полем имеют монотонно — возрастающий характер, а зависимость уровень стимула — уровень реакции хорошо описывается экспоненциальной зависимостью.

4. Вызванные двигательные реакции жерлянок желтобрюхих усиливаются при увеличении числа одновременно подвергающихся воздействию особей и стабилизируются при длительной электростимуляции.

SUMMARY

Motor reactions of animals are considered as realization of a nonstationary random process, which permits elaborating the method of measuring characteristics for detection of the reactions and the stimulus-reaction dependences. An example of an empiric formula for this dependence is given for the yellow-spotted fire-bellied toad reactions to distant stimulation by the electric field. Its relation to the stimulus-sensation empiric formula is discussed. An experimental stand is described for measuring motor reactions in the vertebrates.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардин К. В. Проблема порогов чувствительности и психофизические методы.— М.: Наука, 1976.— 396 с.
 Бендат Л., Пирсол А. Измерение и анализ случайных процессов.— М.: Мир, 1971.— 408 с.
 Демидович Б. П., Марон И. А., Шувалова Э. З. Численные методы анализа.— М.: Наука, 1967, с. 79—81.
 Солуха Б. В. Применение теории обнаружения для измерения поведенческих реакций животных.— Вестн. зоол., 1978, № 4, с. 3—8.