

УДК 57.026:599.742.17

СКРЫТЫЕ ПАТТЕРНЫ В ИГРОВОМ ПОВЕДЕНИИ ЛИСЯТ (*Vulpes vulpes*) В ДИКОЙ ПРИРОДЕ: РАЗЛИЧИЯ СТРУКТУРЫ ИГРЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

© 2015 г. А. А. Ячменникова, А. А. Коренькова

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 05.02.2015 г.

Поступило 06.02.2015 г.

DOI: 10.7868/S0869565215180279

Анализ изменения структуры временных паттернов, вписанных в определенный тип активности животных по мере их развития — один из возможных способов построения системы периодизации процессов формирования поведения в онтогенезе. Под временным паттерном понимается устойчиво повторяющаяся неслучайная последовательность событий (элементов поведения) во времени [1]. Для выявления этапов в формировании поведения в онтогенезе животных используются, как правило, физические и физиологические изменения детенышей (смена зубов, шерстного покрова, рост костей, изменения в питании). Сопряженными критериями при этом является появление новых элементов в поведении особей. Проблема изучения изменений структуры одного и того же типа поведения детенышей с возрастом в значительной мере вопрос открытый, хотя именно при анализе этих изменений возможна объективная оценка разных этапов онтогенеза.

На основе изменений в ряде событий, в котором каждое событие определяет последующие, иногда не связанные с ним напрямую очевидной логикой взаимодействий, можно объективно оценивать процесс взросления. Построение системы периодизации формирования поведения в онтогенезе стало возможным благодаря исследованиям Магнуссона [2] и разработанного им математического алгоритма, основанного на поиске скрытых временных паттернов (Т-паттернов).

Цель настоящей работы состояла в применении такого алгоритма для выявления скрытых временных паттернов в игровом поведении лисят

(*Vulpes vulpes*) в дикой природе для последующей разработки метода описания этапов в процессе формирования поведения этих хищных млекопитающих.

Мы анализировали изменение структуры временных паттернов, пронизывающих игровую активность лисят в дикой природе по мере их развития. Игровое поведение выбрано для анализа потому, что это доминирующий тип поведения у растущих детёнышей, а в игровых сериях в разных комбинациях прослеживаются элементы, соответствующие практически всем типам поведения взрослых особей [3–6].

Для анализа использовали 6 эпизодов видеосъемки (всего 27 игр) игрового поведения лисят: интервал 7–10 дней между съемками (табл. 1). Длительность каждого эпизода, соответствующего разному возрастному периоду лисят: около 200 с (от 195 до 248 с). Видеосъемку поведения лисят в дикой природе проводили с расстояния от 10 до 25 м с помощью видеокамеры Canon Legria HF G30 HD (“Canon”, Япония) на штативе в течение полевого сезона 2014 г (с июня по сентябрь) на территории Кроноцкого заповедника (излучина р. Кроноцкая, биотоп — открытая, местами заболоченная тундра с сухими участками). Наблюдения вели за фокальной семьей на норе каждые два дня, фиксировали все события, сопутствующие развитию лисят. На всех видеозаписях были выбраны игровые взаимодействия диад схожей длительности (табл. 1). Для них была подробно запротоколирована вся последовательность смены элементов поведения (игры).

Обработка видеоматериала происходила в несколько этапов. На первом этапе с помощью программы Observer XT 11.5 (“NOLDUS”, Нидерланды) проводили анализ видеозаписей и формирование подробных протоколов игр, где фиксировали 34 элемента игрового поведения (этиogramма). Счет времени при перемене объектом действия автоматически фиксируется программой в кадрах (frame) и долях секунды (от десятых до тысячных).

Институт проблем экологии и эволюции

им. А. Н. Северцова

Российской Академии наук, Москва

E-mail: felis.melanes@gmail.com

Кроноцкий государственный заповедник, Елизово

Московский государственный университет

им. М.В. Ломоносова

Таблица 1. Характеристики игровых эпизодов, использованных для анализа

№	Дата	Возраст лисят, нед.	Количество игр	Длительность игрового эпизода, сек	Длительность 1 игры (с, $M \pm SD$)	Количество элементов в 1 игре (событий, $M \pm SD$)
1	04.07.2014	4	13	195.214	15.02 ± 9.3	19.46 ± 4.81
2	11.07.2014	5	3	235.517	66.13 ± 51.92*	23.5 ± 9.47
3	18.07.2014	6	4	237.595	59.4 ± 28.2*	25 ± 3.56
4	30.07.2014	7–8	3	226.981	75.66 ± 25.05*	24.66 ± 2.08
5	11.08.2014	8–9	3	234.713	61.3 ± 51.7*	25 ± 3.81
6	21.08.2014	9–10	1	248.431	248.43	29.00

* – $p < 0.001$ по сравнению с группой 1 (04.07.2014).

На втором этапе с помощью программы Theme 5.0 и Theme 6.0 beta-version (“NOLDUS”), основанной на специально разработанном математическом алгоритме [1], были рассчитаны скрытые временные паттерны. Основой работы программы является алгоритм обнаружения зависимостей между событиями и их сочетаниями во временных сериях в пределах критического временного интервала, который устанавливается внутренними параметрами программы при проведении расчета [7]. Применимость программы для оценки сплоченности поведения псовых была подтверждена при анализе степени взаимосвязанности событий (элементов поведения) в поведении волчат [8–9]. Использовали два набора параметров (“математических фильтров”) для вычисления паттернов: “нестрогий” и “строгий”. При использовании обоих наборов паттерны вычислялись с высокой степенью достоверности. “Нестрогий”: $p \leq 0.005$, минимальное число фактов встречи паттерна в игровой последовательности (minimal occurrence) равно трем. “Строгий”: $p \leq 0.0005$, минимальное число фактов встречи паттерна в последовательности равно 10. В этот набор также включены: параметр, определяющий критерии для исключения некоторых типов паттернов, обладающих сильной связью в появлении и коррелирующих (lumping factor) – равен 0.81; параметр, определяющий критерии для исключения некоторых типов паттернов, похожих на уже обнаруженные и совпадающие с ними более чем на указанный процент (FARR), равный 80.

Дальнейшую работу с полученными базами данных вели посредством программ Microsoft Excel и Access. Для статистических расчетов использовали программу Statistica 8.0. Для определения достоверности различий использовали критерий t Стьюдента. Достоверными считали различия при $p < 0.05$.

Для выявления этапа формирования социальной структуры растущих в естественных условиях детенышей сравнивали изменения в характере взаимосвязей между элементами и в составе эле-

ментов поведения в паттернах (как уникальной характеристики). В качестве признаков использовали количество скрытых паттернов в играх (всего), их разнообразие (количество типов), “сложность” их состава (количество элементов-событий, составляющих паттерн, и уровни взаимосвязей между ними). Общее количество паттернов в игре описывает степень (интенсивность) структурированности процесса, подверженность процесса регулярной цикличности. Разнообразие паттернов описывает степень адаптивности структурированного в циклы процесса к меняющимся внешним условиям (к факторам) посредством переходов между типами структур – изменения организации системы. Сложность паттернов – параметр, характеризующий сложность существующих в процессе циклов, структур событий, оценивается количеством элементов, вошедших в паттерн, и уровнем связи между ними. На рис. 1а показаны взаимосвязи первого порядка, второго порядка и т.д. между событиями, последовательно происходящими во времени одно после другого, но не подряд.

Выявили увеличение общей длительности игры с возрастом (для сравнения были выделены три возрастных периода – 4 нед., 5–9 нед. и 10–11 нед.). Наиболее выражено и достоверно от остальных групп по длительности отличаются игры лисят в возрасте 4 нед. (200 с игрового поведения составляют 13 игр) и в возрасте 10–11 нед. (200 с игрового поведения – одна сплошная игра). В возрасте 5–9 нед. все игры лисят не отличаются ни по общей длительности, ни по количеству элементов, ни по средней длительности каждого элемента (табл. 1).

При использовании всех описанных выше характеристик в шести тестируемых игровых эпизодах (табл. 1) в результате второго этапа обработки данных выявили организованность поведения лисят в повторяющиеся циклы (Т-паттерны). Усложнение структур в игре детенышей с возрастом и высокая степень организованности в циклы подтверждается выявлением все большего коли-

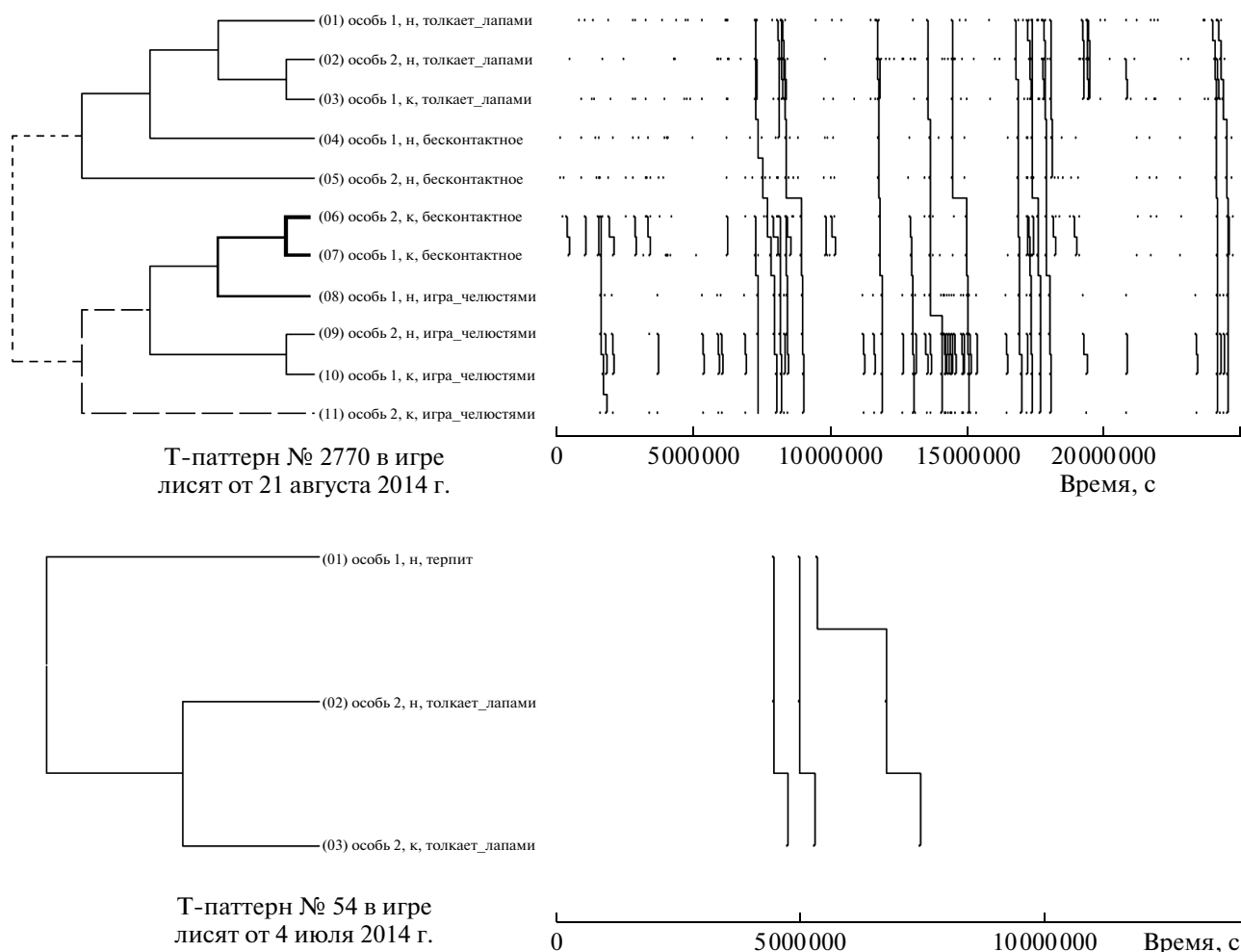


Рис. 1. Пример паттерна, характеризующего высокую (а) – возраст 10 нед. – и низкую (б) – возраст 4 нед. – степень взаимного определения поведения друг друга особями. Фрагмент (а): показан скрытый Т-паттерн в игре лисят, состоящий из 11 событий (пронумерованы), объединенных связями 5 уровней (вверху слева), повторившийся в игре 10 раз при заданных строгих условиях вычисления (вверху справа). Фрагмент (б): показан скрытый Т-паттерн в игре лисят, состоящий из 3 событий. Показаны уровни связей между событиями по убыванию, определяемому толщиной линий: линия, выделенная жирным шрифтом, – связь первого порядка, выявляется первой между близко стоящими на временной шкале событиями; мелкий пунктир – связь пятого порядка, определяет самые отдаленные по времени события.

Одно событие, представляемое как “особь1,н,толкает_лапами” означает: особь 1 начинает толкать лапами другую особь.

чества паттернов с высоким уровнем степени их разнообразия (табл. 2) у лисят в возрасте 10 нед. при использовании “строгого” “математического фильтра” для их вычисления. Работа “математического фильтра” эффективна (табл. 2): использование для анализа игр лисят в возрасте 4 нед. “строгого фильтра” не позволяет вычислить паттерны в играх, в то время как применение “нестрогого фильтра” достоверно показывает присутствие простых циклов. В играх лисят в возрасте 10 нед. при использовании “нестрогого фильтра” компьютерная программа не справляется с обилием вычислений и показывает, что паттернов слишком много, тогда как применение

“строгого фильтра” позволяет выявить высокую степень организованности поведения лисят в повторяющиеся циклы (паттерны).

Анализ паттернов по элементам игрового поведения показал, что наибольшее их разнообразие отмечается в играх лисят в возрасте 5–9 нед. (17 из 34 элементов поведения). В играх лисят в возрасте 4 нед. в паттерны входит максимум 15 элементов, в возрасте 10 нед. – не более 10, т.е. увеличивающееся по мере взросления количество паттернов в поведении состоит практически из одних и тех же повторяющихся элементов в разных комбинациях. В целом в играх в формировании паттернов участвуют 7 основных элементов по-

Таблица 2. Характеристики паттернов в играх лисят, с учетом фильтров (установочные параметры вычисления)

Дата	“Нестрогий фильтр” вычисления паттернов				“Строгий фильтр” вычисления паттернов			
	Кол-во паттернов	Кол-во паттернов разного типа	Сложность состава паттернов (max)		Кол-во паттернов	Кол-во паттернов разного типа	Сложность состава паттернов (max)	
			уровни связи	кол-во событий			уровни связи	кол-во событий
Всего за: 04.07.2014	679	177	4	7	нет	нет	нет	нет
Всего за: 11.07.2014	24 318	7003	11	22	345	25	3	5
Всего за: 18.07.2014	1299	335	6	9	81	6	2	2
Всего за: 30.07.2014	11 790	3089	9	22	280	20	2	4
Всего за: 11.08.2014	много	много	много	много	830	51	3	5
Всего за: 21.08.2014	много	много	много	много	21886	1537	7	11

Здесь и в табл. 3 “нет” – паттернов при данных условиях не выявлено; “много” – паттернов при данных условиях слишком много (более 50000 паттернов), объем вычислений превышает технически возможный.

ведения (их участие в составе всех паттернов за каждый период – более 10%) – от 2 до 5 внутри каждого возрастного периода. Из них 6 формируют паттерны в играх лисят независимо от их возраста во все периоды (табл. 3). В простые паттерны у лисят в возрасте 4–5 нед. организуются в основном элементы игровых движений, характеризующиеся отсутствием контактов (табл. 3, № 2, 4) и вторично элементы с контекстом исследовательского поведения (табл. 3, № 14, 5). Ключевыми (кодирующими) элементами поведения в этот период развития лисят являются активности, связанные с избеганием воздействий, с исследованием. Повышенное разнообразие состава паттернов по типам поведения у лисят в возрасте 5–9 нед. определяется типами поведения, характеризующимися контактами и силовыми воздействиями (табл. 3, № 3, 5, 1, 7, 10, 6), а также связанными с ними ответными элементами (табл. 3; № 4, 8). Основной многократно повторяющихся сложносоставных паттернов в играх лисят возраста 10 нед. являются три ключевых элемента поведения (табл. 3, № 1, 2, 3). Ключевые элементы поведения лисят в возрасте 10 нед. – это активности, отражающие визуальную коммуникацию (мимическую) лицевой частью и контакты передними лапами, родственные дружелюбному просящему жесту.

При использовании “нестроого фильтра” в возрасте 4 нед. выявляется примерно равное количество паттернов с участием двух особей или одной особи. Во все остальные периоды в составе каждого паттерна преобладает пара особей (табл. 3, внизу). При “строгом фильтре” паттерны, организованные парой особей, по сравнению с паттернами, где участник одна особь, преобладают только с возраста 9 нед. (табл. 3, внизу). Это свидетельствует о том, что с возрастом взаимная организация особями поведения друг друга возрастает

в отличие от самостоятельной организации поведения.

Использование всего описанного выше комплекса характеристик выявленных паттернов позволило обнаружить отличия между тремя различными этапами формирования поведения лисят в исследуемый период, которые обладают исключительными признаками. Проведенный анализ паттернов в играх позволил не только охарактеризовать периоды развития щенков, описать категории поведенческих элементов и выявить ключевые из них, но и определить характер их взаимосвязанности в группе: находится ли их поведение в высокой степени зависимости от собратьев или может быть охарактеризовано как слабо зависимое, индивидуальное.

Пример паттерна, характеризующего высокую степень зависимости игрового поведения лисят друг от друга (табл. 2), представлен на рис. 1а. Паттерны, которые характеризуют низкую степень зависимости взаимного поведения особей, состоят всего из двух-трех элементов, объединенных связью первого-второго уровня, и вычисляются при нестрогих условиях (табл. 2, рис. 1б).

Таким образом, анализ взаимозависимостей элементов игрового поведения, выявленных в период особенно интенсивного постнатального развития особей, позволяет одновременно охарактеризовать изменение степени взаимной организации сибсами поведения друг друга на разных этапах на исследуемом отрезке времени. При этом следует использовать набор характеристик временных Т-паттернов (взаимозависимостей элементов поведения), подбирая те параметры вычислений и их сочетание, которые четче и ярче покажут особенность данного периода развития. Например, если нестрогий фильтр при вычислении позволяет выявить наличие лишь простых и очевидных, мало повторяющихся связей в исследуемом

Таблица 3. Характеристики игровых элементов, формирующих паттерны в играх лисят разного возраста (уровень паттернов в процентах), и степень одновременной вовлеченности особей в паттерны в играх лисят разного возраста

Возраст лисят, нед.	4	5		6		7–8		8–9		9–10
		Тип параметра вычисления								
Элемент поведения в паттернах:	“Н”	“Н”	“С”	“Н”	“С”	“Н”	“С”	“Н”	“С”	“С”
1 “Игра челюстями”	0.6	27.9	31.15	нет	нет	20.1	14.9	нет	10.5	33.4
2 “Бесконтактная игра”	43.3	0.03	нет	6.6	33.3	0.3	нет	16	нет	27.9
3 “Толкает лапами”	5.1	16.8	11.48	27.2	33.3	21.9	27.6	26	9.8	26.4
4 “Уклоняется”	16.7	10.2	9.84	9.5	нет	3.9	нет	10	23.5	7.7
5 “Кусает”	7.5	3.06	9.84	16.3	16.7	27.1	34.1	4	7.8	3.3
6 “Держит челюстями”	3.6	18.8	21.3	нет	нет	нет	нет	2	28.1	0.6
7 “Налезает сверху”	3.6	11.05	13.1	5.2	нет	3.1	4.26	8	6.5	0.2
8 “Терпит”	4.6	3.9	нет	нет	нет	11.1	10.6	14	нет	0.1
9 “Ожидает воздействия”	1.1	0.1	нет	5.1	16.7	1.9	8.51	8	нет	0.2
10 “Толкает мордой”	2.2	0.01	нет	9.7	нет	9.3	нет	нет	нет	0.02
11 “Пробежка”	2.9	0.07	3.28	2.4	нет	нет	нет	нет	нет	нет
12 “Толкает плечом”	0.6	нет	нет	0.8	нет	0.6	нет	нет	нет	нет
13 “Догонялки”	0.3	0.1	нет	2.3	нет	0.02	нет	нет	нет	нет
14 “Обнюхивание”	6.7	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет
15 “Нора”	1.1	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет
16 “Валит набок”	нет	4.1	нет	0.1	нет	0.08	нет	нет	5.2	нет
17 “Падает”	нет	3.7	нет	1.5	нет	0.06	нет	нет	8.5	нет
18 “Скрадывает”	нет	0.01	нет	0.9	нет	0.03	нет	4	нет	нет
19 “Напрыгивает”	нет	0.05	нет	9.5	нет	0.01	нет	нет	нет	нет
20 “Игра с предметом”	нет	нет	нет	2.3	нет	нет	нет	4	нет	нет
21 “Соревнование”	нет	нет	нет	0.6	нет	нет	нет	нет	нет	нет
22 “Немышкующие прыжки”	нет	0.01	нет	нет	нет	0.1	нет	нет	нет	нет
23 “Борьба на задних лапах”	нет	нет	нет	нет	нет	нет	нет	4	нет	нет
Одновременное кол-во особей в составе паттернов:										
Один лисёнок	51.1	7.1	80	24.7	100	6.2	75	–	65.4	5.9
Два лисёнка	48.8	92.9	20	75.3	0	93.1	25	–	34.6	94.1

“Н” – “нестрогий фильтр” вычисления паттернов, “С” – “строгий фильтр” вычисления паттернов.

дуемом поведении, и не обнаруживает паттернов, в состав которых входят две особи и более, то именно эти признаки необходимо использовать в качестве основных отличительных характеристик. И тогда описывается наличие слабой степени взаимной организации особями поведения на данном этапе развития или ее отсутствие. Если же даже при условиях “строгого математического фильтра” выявляется множество паттернов сложного состава с высокой степенью их разнообразия, то правильно охарактеризовать данный период развития животных как обладающий высокой степенью взаимной организации поведения сибсами.

Полученные результаты могут быть использованы для последующей разработки метода сравнительных характеристик этапов онтогенеза, в частности, социального поведения особей видов одного семейства с разной социальной организацией. Такой метод имеет специфические характеристики, так как в нем присутствует понятие структуры поведения, что является одномоментным отображением (“слепок”) свойств функциональной системы в поведении животных. Немаловажно и то, что данный метод математически высоко достоверен. Высока вероятность того, что

данный метод улавливает именно врожденные особенности развития детенышей.

Анализ скрытых временных паттернов в поведении животных и изменений структуры поведения в процессе их развития в дикой природе открывает новые возможности для изучения норм этапности формирования поведения и описания шкалы онтогенеза животных на основе только лишь поведенческих данных. По временным Т-паттернам могут быть выявлены такие важные аспекты процесса онтогенеза детенышей в группе — степень взаимозависимости или независимости особей друг от друга, этап установления социальной структуры в группе, усложнение или упрощение поведения на различных этапах формирования в разном возрасте.

Авторы выражают благодарность ФГБУ “Кроноцкий государственный заповедник” в лице Т.И. Шпилёнка, Д.М. Паничевой, Т.П. Егорова, Ф.В. Казанского за помощь в организации работы, Е.Ю. Блудченко за помощь в сборе данных на территории заповедника, К.В. Анохину и И.Ю. Зарайской (Институт нормальной физиологии им. П.К. Анохина, лаборатория системогенеза) за предоставленную возможность проводить анализ

с помощью алгоритма программы Theme (NOL-DUS).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 13–04–00192а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Филатова О.А., Крученкова Е.П., Гольцман М.Е. // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 3. С. 357–364.
2. Magnusson M.S. The Hidden Structure of Interaction: from Neurons to Culture Patterns. Amsterdam: IOS Press, 2005. P. 2–22
3. Копалиани Н. // Мир психологии. 2000. № 4. С. 127–135.
4. Бадридзе Я.К. Волк. Вопросы онтогенеза поведения, проблемы и методы реинтродукции. Тбилиси: ТГУ, 2003. 116 с.
5. Beckoff M. // Behaviour. 1995. V. 132. № 5/6. P. 419–429.
6. Beckoff M. // Biol. and Phil. 2004. V. 19. Iss. 4. P. 489–520
7. Magnusson M.S. // Behavior Res. Methods, Instruments, and Computers. 2000. V. 32. № I. P. 93–110.
8. Yachmennikova A.A., Poyarkov A.D. // Biol. Bull. 2011. V. 38. № 2. P. 156–164.
9. Yachmennikova A. A. Wolves: Biology, Behavior and Conservation. N.Y.: NOVA Publ., 2012. P. 109–132.