К. К. Берридж

Сравнительный анализ тонкой структуры поведения: правила, определяющие форму и последовательность действий во время груминга у шести видов грызунов[1]

Филогенетическое постоянство набора синтаксических правил в организации груминга рассмотрено на примере морской свинки, земляной белки Белдинга, песчанки, золотистого хомячка, крысы и мыши. Подбор видов осуществлялся с целью сравнить характер этого поведения в трех подотрядах грызунов (Hystricomorpha, Sciuromorpha, Myomorpha) и двух семейств внутри подотряда Myomorpha (Cricetidae и Muridae). Для каждого вида описаны синтаксические паттерны цепей акций, транзитивная реципрокность, стереотипы последовательностей акций и иерархическая кластеризация. Все это было зафиксировано видеосъемкой, подвергнутой затем количественному анализу, графической записи с помощью символов и обработке с использованием различных компьютерных техник.

Каждый синтаксический паттерн (или правило построения последовательностей акций) обнаружен у всех 6 видов. Это обстоятельство отражает фундаментальные черты неврологической организации поведения, которая сформировалась сравнительно рано в эволюции грызунов. Синтаксическая организация выглядит как базовое свойство системы акций, управляемых головным мозгом.

Методология, примененная в исследовании, позволяет дать количественное сопоставление мощности синтаксических паттернов, их формы, стереотипности и временных параметров. Сравнительный анализ показал, что многие межвидовые различия в паттернах можно объяснить на основе одного или двух принципов. Первый из них состоит в том, что сходство тем выше, чем теснее филогенетическое родство видов. Второй принцип, приложимый, в особенности, к временным параметрам, состоит в программировании аллометрического контроля, согласующегося с размерами животных. Временная организация паттерна (например, продолжительность циклов некоторых стереотипных чисток морды передними лапами) связана со средними размерами особей данного вида отчетливой аллометрической функцией. Обсуждается природа этих синтаксических паттернов и правил, которые они генерируют, а также источники межвидовых различий в рассмотренных параметрах.

Сравнительный анализ поведения позволяет разобраться по крайней мере в двух важных проблемах, связанных с природой механизмов управления поведением. Пер-

---

[1] *Berridge K. C. 1990. Comparative Fine Structure of Action: Rules of Form and Sequence in the Grooming Patterns of Six Rodent Species. Behaviour 113(1-2): 21-56. Перевод В.А. Непомнящих*

вая из них заключается в том, насколько характеристики поведения являются общими для животных из разных филогенетических групп. Знание этого необходимо, чтобы понять, в какой степени описания поведения конкретных видов животных применимы к другим видам (Hinde, 1970). Это знание полезно и тогда, когда оно сочетается с нейроэтологическими исследованиями, что позволяет углубить наше понимание взаимоотношений между мозгом и поведением. В той мере, в какой порождение поведения нервной системой подчиняется правилам, общим для млекопитающих, эта общность может быть доказана лишь только в том случае, если удастся показать, что эти правила применимы к разным видам животных (Lashley, 1951). Вторая проблема таится в природе тех межвидовых различий, которые могут обнаружиться в формах поведения, которые в целом выглядят похожими у сравниваемых видов. Если у представителей того или иного вида наблюдаются отдельные особенности поведения, единообразного для разных видов, то причины этих особенностей могут быть различными (место видов относительно других на филогенетическом древе, зависимость от размеров тела, специфические экологические ограничения и т. д.). Адекватный сравнительный анализ дает возможность выявить эти причины (Lorenz, 1941).

Цель данной работы — выявить правила, которые определяют последовательность и временную структуру груминга у грызунов. Груминг, естественная сложная поведенческая последовательность, открывает возможность плодотворного сравнительного и нейроэтологического анализа механизмов, определяющих эту последовательность. Мы выявили набор описательных правил для груминга, которые, с небольшими вариациями, оказались общими для шести разных видов грызунов. Эти общие правила включают формирование синтаксических цепочек, иерархическое группирование, реципрокность переходов, а также признаки стереотипности, выявленные с помощью информационного анализа. Мы также идентифицировали два принципа, которые объясняют большую часть межвидовых различий в этих правилах. Первый принцип заключается в зависимости поведения от размеров тела. Он объясняет межвидовые различия во временной организации действий и их последовательностей. Второй принцип — это степень филогенетической близости между конкретными видами. Он объясняет многие особенности груминга, такие как наличие того или иного действия, особенности последовательности действий, а также предсказуемость появления разных действий.

Уровни анализа поведения

Ранее было показано, что многие особенности груминга являются общими для грызунов разных видов. К этим особенностям относятся продолжительность груминга

(см., напр.: Eisenberg, 1963; Slater, 1974; Ferron, Lefebrve, 1982), наличие специфических переходов между разными типами действий (Fentress, Stilwell, 1973; Richmonds, Sachs, 1980; Ferron, Lefebrve, 1982), тенденция ориентировать движения при груминге от головы к хвосту (Ewer, 1967; Richmonds, Sachs, 1980), наличие марковских зависимостей или зависимостей более высокого порядка между последовательными действиями (см., напр.: Bolles, 1960; Fentress, Stilwell, 1973), а также объединение последовательных элементарных действий в более крупные группы (Fentress, Stilwell, 1973; Ferron, Lefebrve, 1982; см. обзоры: Fentress, 1988; Sachs, 1988).

В предыдущих исследованиях поведение изучалось на разных уровнях: от «молекулярных» единиц поведения (например, учитывались каждый взмах конечности или движение языка) до более «молярных» категорий (например, все однотипные действия, повторяющиеся подряд, такие как взмах или лизание, считались единым действием). Правила, определяющие структуру груминга, могут относиться к разным уровням описания, поэтому представляет интерес выяснить связи между правилами для разных уровней. С этой целью мы старались использовать одновременно разные методы анализа, пригодные для разных, хотя и перекрывающихся уровней. Эта цель достигалась двумя путями.

Во-первых, применяли две разные системы учета, уже использованные в предыдущих исследованиях и основанные на выделении разных молекулярных единиц поведения — элементарных действий разного типа. Эти системы учета позволили анализировать разные комбинации единиц на более высоких уровнях организации поведения: пары и триплеты последовательных действий, а также специфические последовательности. На самом обобщенном уровне анализа мы оценивали статистически степень стереотипности груминга в целом.

Во-вторых, оказалось, что все системы учета, основанные на выделении типовых действий, не позволяют разобраться в деталях действия, отнесенного к тому или иному типу, так как игнорируют вариации в выполнении действия. Поэтому мы использовали также и систему учета, основанную на непрерывной графической нотации. Эта нотация позволила анализировать траектории движения передних лап, а также головы и языка. Она сделала запись груминга независимой от произвольно выбранных единиц поведения, а также позволила рассматривать поведенческую последовательность одновременно на нескольких иерархических уровнях.

Объекты исследования

Главной задачей данной работы было выяснить, в какой степени правила груминга, выявленные перечисленными методами, являются общими для видов, относящихся к

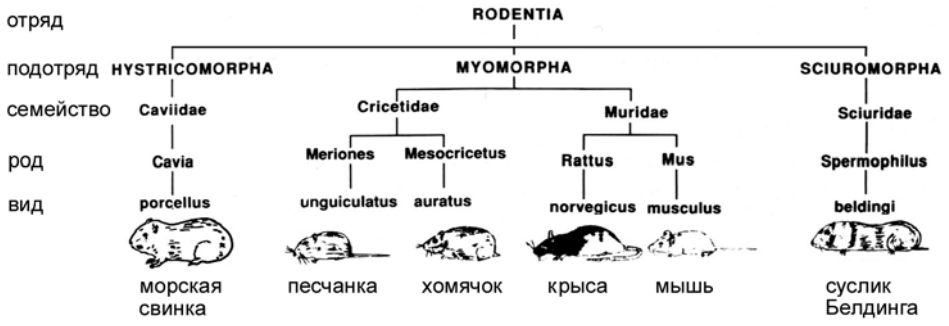


Рис. 1. *Филогенетические взаимоотношения шести видов грызунов, изучавшихся в данной работе.*

филогенетически удаленным друг от друга группам (более высокого уровня, чем семейство). Для этого были выбраны выращенные в лаборатории или пойманные в природе представители трех подотрядов грызунов: Hystricormorpha, Myomorpha и Sciuromorpha (рис. 1). Для сравнения семейств внутри отряда, а также подотрядов были выбраны четыре вида из подотряда Myomorpha, относящиеся к семействам Cricetidae (монгольская песчанка *Meriones unguiculatus* и золотистый хомячок *Mesocricetus auratus*) и Muridae (лабораторная мышь *Mus musculus* и серая крыса *Rattus norvegicus*). К подотряду Sciuromorpha относится суслик Белдинга *Spermophilus beldingi*, а в качестве представителя подотряда Hystricormorpha была взята морская свинка *Cavia porcellus.*

Методы

Животные и экспериментальная процедура

Наблюдения проведены за 9 самцами и самками крыс (линии Long Evans и Sprague Dawley), 15 самцами и самками мышей (линия Swiss Webster), 8 самцами и самками хомячков, 7 самцами и самками песчанок, 6 самцами и самками морских свинок, а также 2 самками сусликов. Суслики были пойманы в Сьерра-Невада (Калифорния) и жили в лаборатории в течение 5 лет. Все остальные животные были выведены в лаборатории.

Чтобы спровоцировать груминг, грызуна слегка опрыскивали распыленной водой и помещали в прозрачную камеру. Под прозрачным полом камеры находилось зеркало, которое позволяло видеть и записывать на видеокамеру движения мордочки и передних ног. Вторая видеокамера снимала движения грызуна сверху и сбоку. Изображения с обеих видеокамер записывались на одну и ту же ленту. Таким образом, запись позволяла фиксировать траектории лап, участки тела, которые грызун вылизывал языком и т.п., со скоростью 1 кадр / 33 мс.

Эту процедуру повторяли каждый день, каждая повторность продолжалась от 30 мин до 2 ч — до тех пор, пока для каждого вида не удавалось получить непрерывную запись длительностью не менее 100 мин. Полученные записи просматривали либо кадр за кадром, либо при замедленном воспроизведении (в 30 раз). Результаты анализа перепроверялись независимыми наблюдателями.

Способы отображения поведенческой последовательности

Мы использовали два основных способа для отображения детальной структуры поведения. Один из этих способов — графическая нотация для отображения непрерывного потока поведения (модификикация разработанной ранее нотации для груминга морды — Berridge, Fentress, 1986). Второй способ — использование символов, каждый из которых обозначает «единицу» поведения; так что поведенческая последовательность могла быть представленной последовательностью символов. Мы использовали два варианта такого описания. В одном из них каждое действие («единица» поведения) кодируется отдельной клавишей компьютера (эта процедура была разработана ранее для груминга у крыс и при описании поведения при поглощении пищи — Berridge, Fentress, Parr, 1987). Этот метод позволяет количественно оценить поведенческую последовательность с помощью величины H (мера информации, содержащейся в последовательности, которая показывает, насколько неопределенна или предсказуема последовательность действий). В дальнейшем для краткости мы будем называть эту величину «неопределенностью»: чем меньше H, тем более предсказуема последовательность). Метод позволяет оценить также реципрокность переходов между действиями путем сравнения числа переходов от действия A к действию B с числом переходов в обратном направлении (а также реципрокность переходов между двумя группами действий). Другим вариантом была процедура «иерархического группирования», разработанная для мышей Фентрессом (Fentress, 1972). Этот подход позволяет выявить два уровня в структуре поведенческой последовательности: уровень элементарных действий и уровень групп, состоящих из этих элементов. Пример применения всех этих способов для графического и символьного отображения груминга мордочки и тела показан на рис. 2.

Графическая нотация синтактических цепочек

Система графической нотации груминга отображает в реальном времени движения каждой лапы по лицевой поверхности головы, причем точкой отсчета служил кончик носа. Эта система была использована ранее для распознавания и описания последовательных «синтактических цепочек: крайне стереотипных поведенческих последовательностей у крыс (Berridge, Fentress, 1986). Цепочки состоят из 4 фаз; каждая фаза представляет собой гомогенную серию однотипных действий. У крыс 85% всех на-

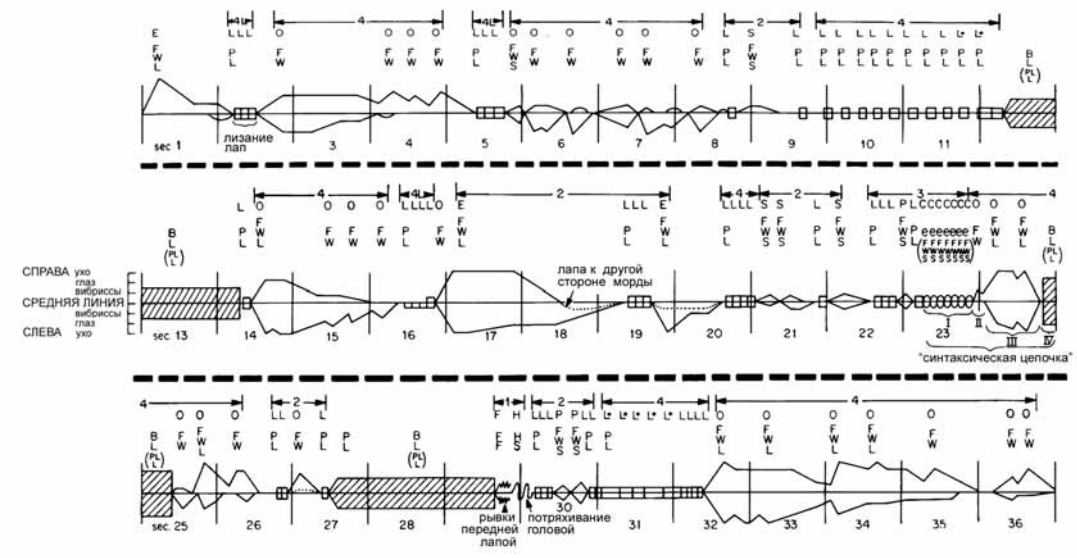


Рис. 2. *Последовательная запись груминга: 36 с груминга крысы, кодированные четырьмя разными способами. Секунды записи указаны цифрами внизу каждого ряда. Фазы синтактической цепочки помечены на 23-25 с.*

Графическая нотация непрерывной последовательности показана сразу над цифрами. Сплошная линия над горизонтальной осью графика отражает движения правой передней лапы относительно носа, под осью — движения левой лапы. Пунктирная линия показывает движение лапы по противоположной стороне мордочки. Малые прямоугольники — лизание лап. Большие заштрихованные прямоугольники — серии лизаний тела. Встряхивания головы и рывки передних лап обозначены символами (см. ниже).

Символьная нотация с помощью клавиатуры компьютера показана над графической записью: FWL — взмахи большой амплитуды при чистке мордочки; PL — лизание лапы; FW и FWS — взмахи средней и малой амплитуды; BL(PPL) — лизание тела; e — эллиптические взмахи (фаза I синтактической цепочки); FF — рывки передней лапы; HS — встряхивания головой.

Действия нижнего уровня по Фентрессу и Стилвелу показаны над компьютерной символьной нотацией. E — схватывание уха; L — краткое облизывание; Lr — долгое облизывание; O — сильный взмах; S — одиночный взмах; C — циклы; F — рывок; H — встряхивание головы или тела. Действия верхнего уровня по Фентрессу и Стилвелу показаны вверху каждого ряда. Начало и окончание каждого действия указаны стрелками (см. описание действий в подразделе «Дополнительная система кодирования действий»).

блюдавшихся цепочек содержат все 4 фазы. Они представляют собой переход (хотя и не единственный) от чистки лицевой поверхности к чистке тела.

Синтактическая структура цепочки состоит в последовательном выполнении этих фаз. Фаза I включает в себя 5-9 быстрых взмахов лапами (6-7 Hz) по обеим сторонам морды. При этом лапы описывают небольшие эллипсы выше носа. В дальнейшем такие взмахи будут называться эллиптическими. Следует проводить различие между эллиптическим взмахом и эллиптическим циклом. Эллиптический цикл — это промежуток времени между началом одного эллиптического взмаха и началом следующего. Между окончанием взмаха и началом следующего возможна пауза, и тогда продолжительность цикла оказывается больше, чем продолжительность взмаха. Фаза II состоит из одного или нескольких взмахов. Эти взмахи наблюдаются с одной стороны морды или асимметрично (т. е. с разной амплитудой) по обеим ее сторонам. Лапы при этом движутся вверх к дорзальному краю вибриссной подушки. Фаза III состоит из серии повторяющихся взмахов большой амплитуды, при которых лапа часто достигает участков головы, расположенных выше уха. Обычно эти взмахи билатеральны (т.е. наблюдаются одновременно по обеим сторонам морды), а траектории левой и правой передних лап симметричны. В фазе IV голова подгибается вниз и грызун меняет позу, чтобы начать серию облизываний вентролатеральной части туловища.

Чтобы облегчить идентификацию этой цепочки у разных видов, абсолютная длительность взмахов не учитывалась. Последовательности, которые могли рассматриваться в качестве синтактических цепочек, должны были удовлетворять следующим требованиям: либо 1) включать по крайней мере три ритмических эллиптических взмаха (или билатеральных взмаха малой амплитуды), за которыми без перерыва следуют серия повторяющихся взмахов большой амплитуды, и затем — облизывание туловища; либо 2) состоять из любых трех фаз из тех четырех, которые были описаны выше (Berridge, 1989).

Кодирование действий с помощью клавиш компьютера

При записи поведенческой последовательности отдельному действию соответствовала определенная клавиша компьютера. Клавишу нажимали в начале и при окончании действия во время просмотра замедленной видеозаписи (1/10 или 1/20 от скорости съемки). Отдельными символами кодировались следующие типы действий:

Взмахи лап при чистке лицевой поверхности головы. Учитывалась амплитуда взмахов и сторона головы, подвергающаяся грумингу. Взмахи кодировались как билатеральные (одновременные взмахи обеих лап) или как односторонние (взмах только

левой или только правой лапы). Асимметричные взмахи (обеими лапами одновременно, но с разной амплитудой) кодировались как односторонние взмахи доминирующей лапой — т. е. той, которая двигалась с большей амплитудой. Амплитуда взмаха кодировалась как малая (в пределах верхней границы вибриссной подушки), средняя (выше этой границы, но ниже уровня глаз) или большая (лапа при взмахе оказывается выше глаз).

«Рывки» передней лапой. Представляют собой быстрые «суетливые» движения лапы и всей ноги вверх и вниз с частотой более 30 Гц.

Встряхивание головой. Ритмические движения головы вправо и влево с частотой более 30 гц.

Лизание лап или тела также кодировались как отдельные действия.

Каждый взмах, рывок и встряхивание головой обозначались в качестве отдельного действия. Облизывание лапы или тела кодировалось как последовательность действий длительностью до 5 с каждое (т. е. облизывание продолжительностью 12 с считали серией из трех действий). У каждого вида грызунов были записаны последовательности, содержащие в сумме не менее 1000 действий.

На основе этих записей были построены таблицы переходов между действиями, которые показывали для каждого вида относительную частоту последовательностей, состоящих из пар и триплетов тех или иных действий (Berridge et al., 1987). Кроме того, анализировали переходы между действиями с учетом того, какая сторона лицевой поверхности подвергалась чистке (левая, правая или обе), а также, отдельно, какой была амплитуда взмахов (малая, средняя или большая). Наконец, определяли, насколько стереотипны поведенческие последовательности у каждого вида грызунов: вычисляли величину неопределенности (H). Неопределенность H противоположна предсказуемости действий в последовательности. Последняя характеристика показывает, насколько предсказуемо следующее действие, если нам известно текущее действие (Attneave, 1959).

Дополнительная система кодирования действий

Другие авторы (Fentress, 1972; Fentress, Stilwell, 1973) использовали систему кодирования, отличающуюся от представленной в предыдущем разделе. С ее помощью они показали, что последовательные действия можно объединить в иерархически соподчиненные группы. Последовательность этих групп также упорядочена (см. обоснование и описание иерархического группирования в: Fentress, Stilwell, 1973). Для того, чтобы воспроизвести этот результат и применить его к нескольким видам грызунов, а также сравнить эту систему кодирования с нашей, мы модифицировали систему Фентресса и Стилвелла. Мы использовали ее для кодирования поведенческих последовательностей у крыс и мышей (1000 действий у каждого вида). Как и в слу-

чае описанной выше кодировки, мы строили таблицы переходов между действиями, а также вычисляли неопределенность H для последовательностей. После этого молекулярные действия были сгруппированы в группы — молярные действия более высокого иерархического уровня. Для того, чтобы общее число молярных действий также было приблизительно равным 1000, мы использовали примерно вдвое более продолжительные записи, чем при кодировке молекулярных действий. Для последовательностей групп также строили таблицы переходов и вычисляли H.

К числу действий нижнего уровня отнесены:

Циклы. Быстрые движения лап в области носа с малой амплитудой (эквивалентны малым билатеральным взмахам и эллиптическим взмахам, описанным выше).

Облизывание лап. Отдельно регистрировали облизывания двух типов: продолжавшиеся более 0.5 с и менее 0.5 с.

Параллельные взмахи. Билатеральные взмахи средней и малой амплитуды.

Встряхивание головы или тела.

Одиночные взмахи. Односторонние или асимметричные билатеральные взмахи малой или средней амплитуды.

Сильные взмахи. Билатеральные или односторонние взмахи большой амплитуды.

Схватывание уха. Односторонний взмах большой амплитуды, при котором животное захватывает ухо или шерсть и дергает их в сторону рта.

Пауза.

Действия более высокого уровня были выделены Фентрессом и Стилвеллом (1973) на основании эмпирического анализа поведенческой последовательности:

Действие 1. Любое встряхивание.

Действие 2. Чередующиеся серии сильных взмахов и облизываний.

Действие 3. Одно или несколько облизываний, за которыми сразу следуют один или более циклов.

Действие 4. Повторение взмахов одного типа три или более раз (за исключением повторений тех циклов, которые входят в действие 1).

Действие 5. Любой рывок передней лапой.

Действие 6. Любая серия взмахов и облизываний, которая не соответствует действиям, охарактеризованным выше.

Соотношение продолжительности циклов эллиптических взмахов и длины цепочек

С помощью покадрового анализа с разрешением 1/30 с мы измерили продолжительность циклов стереотипных эллиптических взмахов, с которых начинались синтактические цепочки. Кроме того, измеряли продолжительность других компонентов цепочек, а также продолжительность самых цепочек. Мы сравнивали продолжительность эллиптических взмахов в завершенных цепочках с продолжительностью таких

же взмахов в начале незавершенных цепочек. Незавершенными считались цепочки, в которых за фазами I и II следовали не фазы III и\или IV, а чистка лицевой поверхности с произвольным порядком действий или с ее прерыванием. Это было сделано для того, чтобы выяснить, связана ли завершенность цепочки с продолжительностью эллиптических взмахов. С этой целью сначала вычисляли среднюю величину перечисленных вышепоказателей для каждой особи отдельно (по 20-50 измерениям). По этим «индивидуальным средним» вычисляли средние величины для каждого вида грызунов, которые впоследствии использовали для сравнения поведения этих видов. Исключение составляли суслики Белдинга, поскольку этот вид был представлен всего лишь двумя особями. Для статистического сравнения этих сусликов с другими видами, все измерения каждого показателя поведения каждой особи суслика разбивали случайным образом на четыре выборки равного объема.

Результаты

Размеры тела

Средний вес и длина тела от кончика носа до основания хвоста были следующими : морские свинки (958 ± 30 г; 31 ± 0.4 см), крысы (379 ± 17 г; 24 ± 1 см), суслики Белдинга (360 ± 2 г; 23 ± 1 см), хомячки (148 ± 6 г; 18 ± 1 см), (88 ± 7 г; 14 ± 0.2 см), мыши (30 ± 1 г; 11 ± 0.1 см). Все виды отличались друг от друга по обоим показателям (Критерий Ньюмана-Келса, $p<0.05$ во всех случаях), за исключением крыс и сусликов, у которых оба показателя были близки. Корреляция между весом тела и его длиной составляла 0.92 (коэффициент корреляции Пирсона r; $p <0.05$).

Синтактические цепочки

Подобно тому, как физическая анатомия грызунов разных видов варьирует в пределах общего для них паттерна, так и «поведенческая анатомия» груминга у разных видов варьирует в пределах общего для них паттерна синтаксических цепочек. На рис. 3 приведены по десять примеров цепочек для каждого вида. Эти примеры демонстрируют размах изменчивости как у отдельной особи, так и между особями. Различия между особями одного вида оказались не более значительными, чем вариации в поведении одной и той же особи. Каждая из четырех фаз, которые мы описали выше на примере крыс, была обнаружена и у других грызунов. Для удобства восприятия мы пометили на рис. 3 начало каждой фазы, когда она появляется первый раз в записи поведения каждого вида. Следует отметить, что сходство последовательностей действий у представителей разных видов — это вовсе не тривиальное следствие отсутствия альтернативных вариантов перехода от чистки лицевой поверхности к чистке тела. В действительности такие варианты возможны (см. секунды 12 и 27 на

рис. 2). Таким образом, структура синтаксической цепочки указывает на активное упорядочивание последовательности действий.

Межвидовые различия

Несмотря на общее структурное сходство, синтаксические цепочки у разных видов различаются по многим качественным и количественным показателям. Характерные особенности цепочек у каждого вида показаны на рис. 3. Например, у песчанок и сусликов часто наблюдаются цепочки, содержащие «новые» фазы, которых нет в цепочках крыс. Новая фаза у песчанок представляет собой, по-видимому, сочетание билатеральных эллиптических взмахов (фаза I) с малыми односторонними взмахами (фаза II). В результате возникает «гибридная» переходная фаза I-II, состоящая из билатеральных взмахов малой амплитуды. Этим «гибридным» взмахам не свойственны округлая траектория и высокая частота, характерные для эллиптических взмахов. В отличие от песчанок, у сусликов новая фаза уникальна. Во время нее обе передние лапы двигаются вместе по восьмерочной траектории, сначала на одной стороне лицевой поверхности, после чего обе лапы одновременно переносятся на другую ее сторону. Кроме того, у обоих сусликов наблюдалась тенденция комбинировать фазы II и III так, что получалась серия асимметричных билатеральных взмахов большой амплитуды, причем левая и правая лапы были доминирующими поочередно.

У разных видов различались форма, частота и симметрия эллиптических взмахов в фазе I. Например, специфическими были эллиптические взмахи у сусликов. Траектория этих взмахов была вытянута вдоль продольной оси морды, так что латеральные движения лапы были очень незначительными по сравнению с тем, что наблюдали у других видов. Морские свинки отличались тем, что у них отдельные взмахи были разделены паузами (средние продолжительности взмаха и последующей паузы составляли соответственно 226 и 90 мс). У мышей отсутствовала строгая билатеральная симметрия эллиптических взмахов, характерная для крыс. Вместо этого, правая и левая лапы были доминантными поочередно.

Разные виды различаются по степени симметричности движений также в фазах III и IV.

У мышей, в отличие от эллиптических взмахов фазы I, траектории обеих лап во время взмахов большой амплитуды в фазе III были чрезвычайно симметричными. Морские свинки, напротив, отличались от всех других видов тем, что в фазе III у них наблюдались только односторонние взмахи то левой, то правой передней лапой. При этом смена лап могла происходить в течение одной и той же серии взмахов. Во время взмахов одной из передних лап в фазах III и IV свинка опиралась противоположной лапой на пол, чего не наблюдалось в фазе I. Морские свинки неизменно начинают облизывать туловище в фазе IV с той же стороны, с какой имел место последний взмах

лапой в фазе III (помечено звездочками на рис. 3). Суслики всегда начинают облизывание тела в фазе IV с середины брюха. Виды из продотряда Myomorpha занимают промежуточное положение: их поведение в начале фазы IV более изменчиво (рис. 3).

Количественные вариации

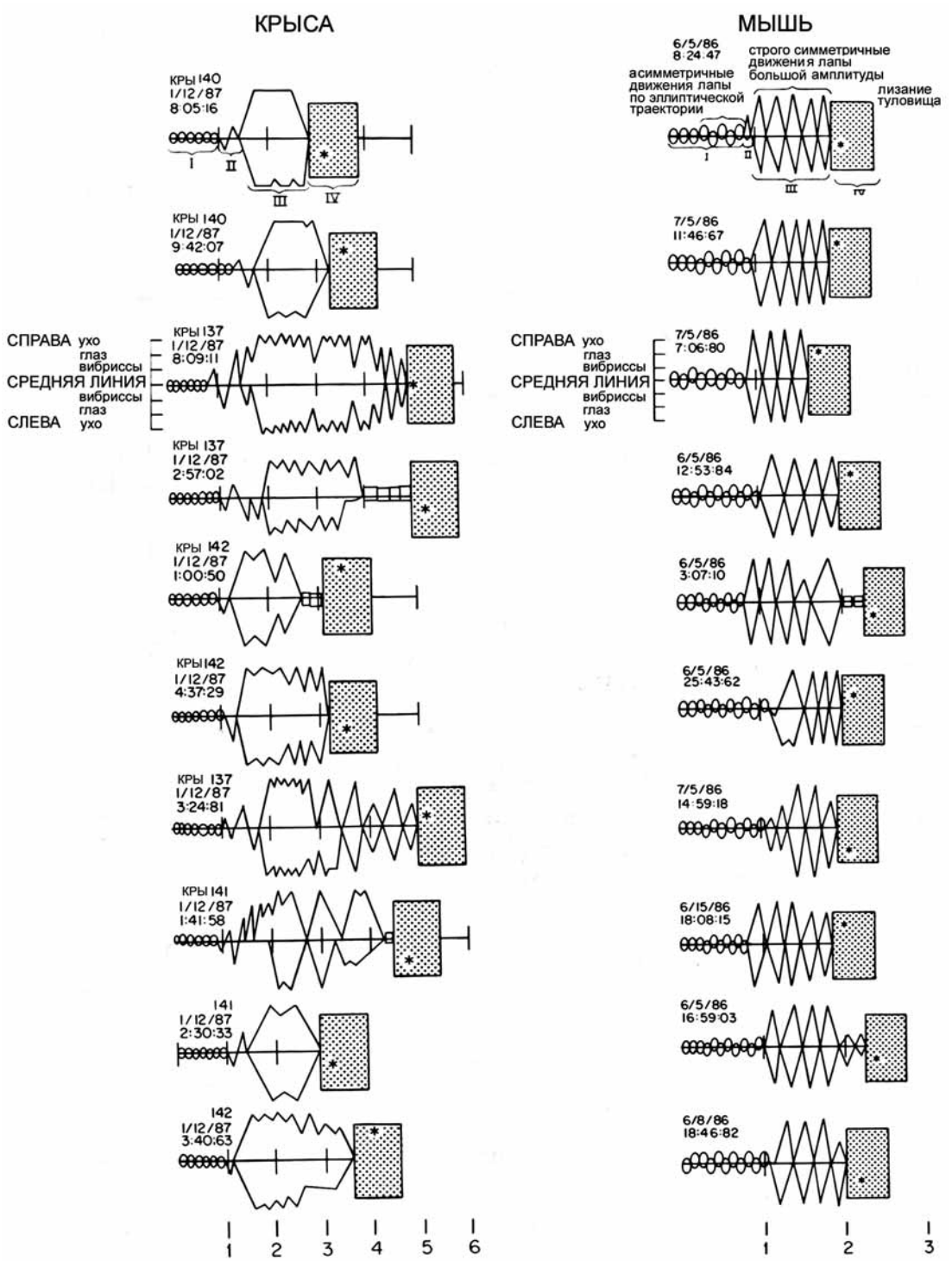
У разных видов количественно сравнивали: число взмахов в синтаксической цепочке и ее продолжительность (от первого эллиптического взмаха до начала лизаний) в фазе IV; количество эллиптических взмахов в фазе I; число взмахов в фазах II-III; продолжительность цикла эллиптических взмахов в фазе I. Число взмахов определяли по числу переходов от подъема к опусканию лапы — эти переходы представлены пиками на рис. 3. Взмахи левой и правой лап подсчитывали отдельно: билатеральные взмахи обеими лапами засчитывались как два взмаха.

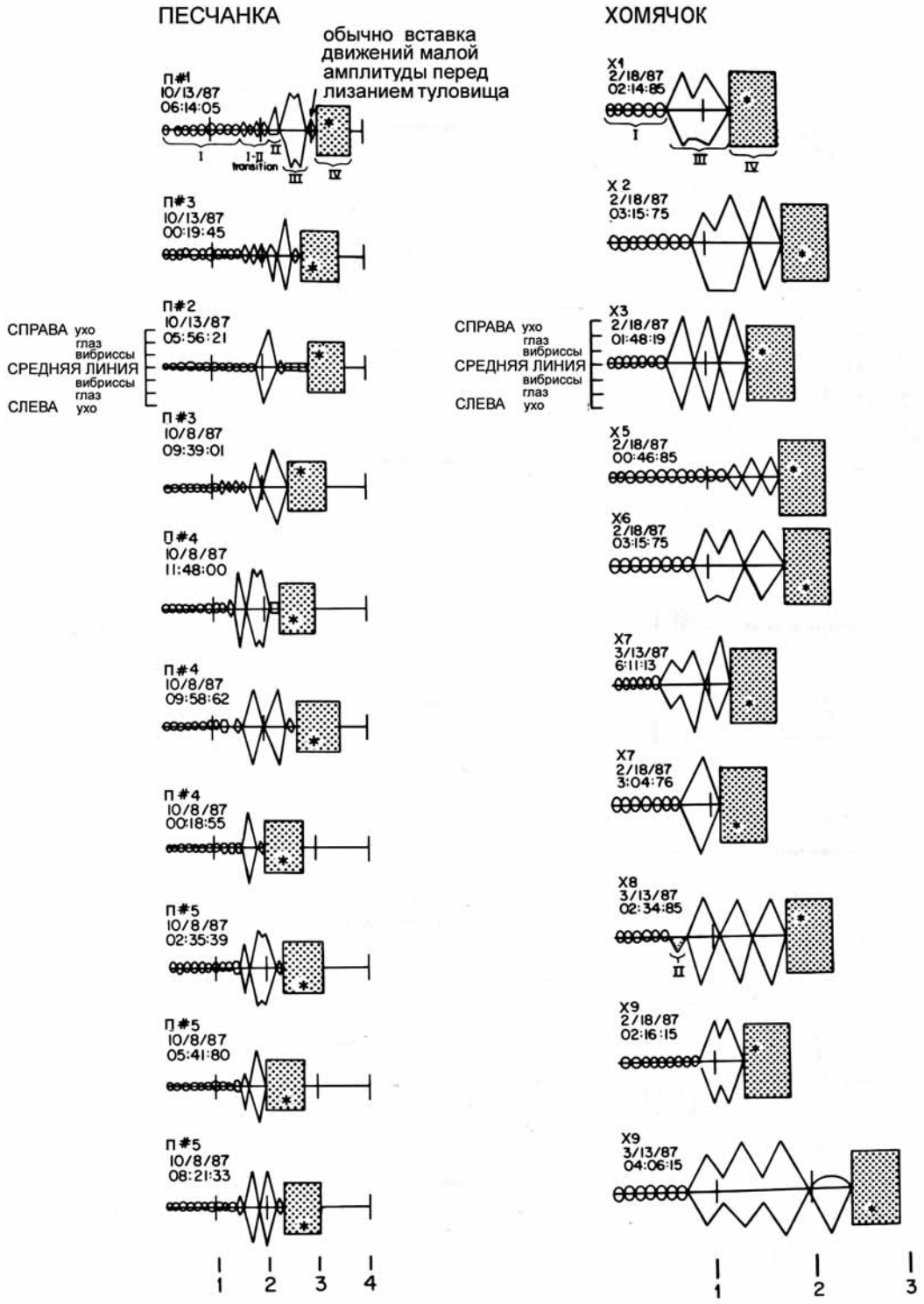
Различия в числе взмахов. Виды различались по числу взмахов в цепочке (подсчеты в фазах I, II и III объединены; дисперсионный анализ: $F(5,47) = 6.60$, $p<0.001$).

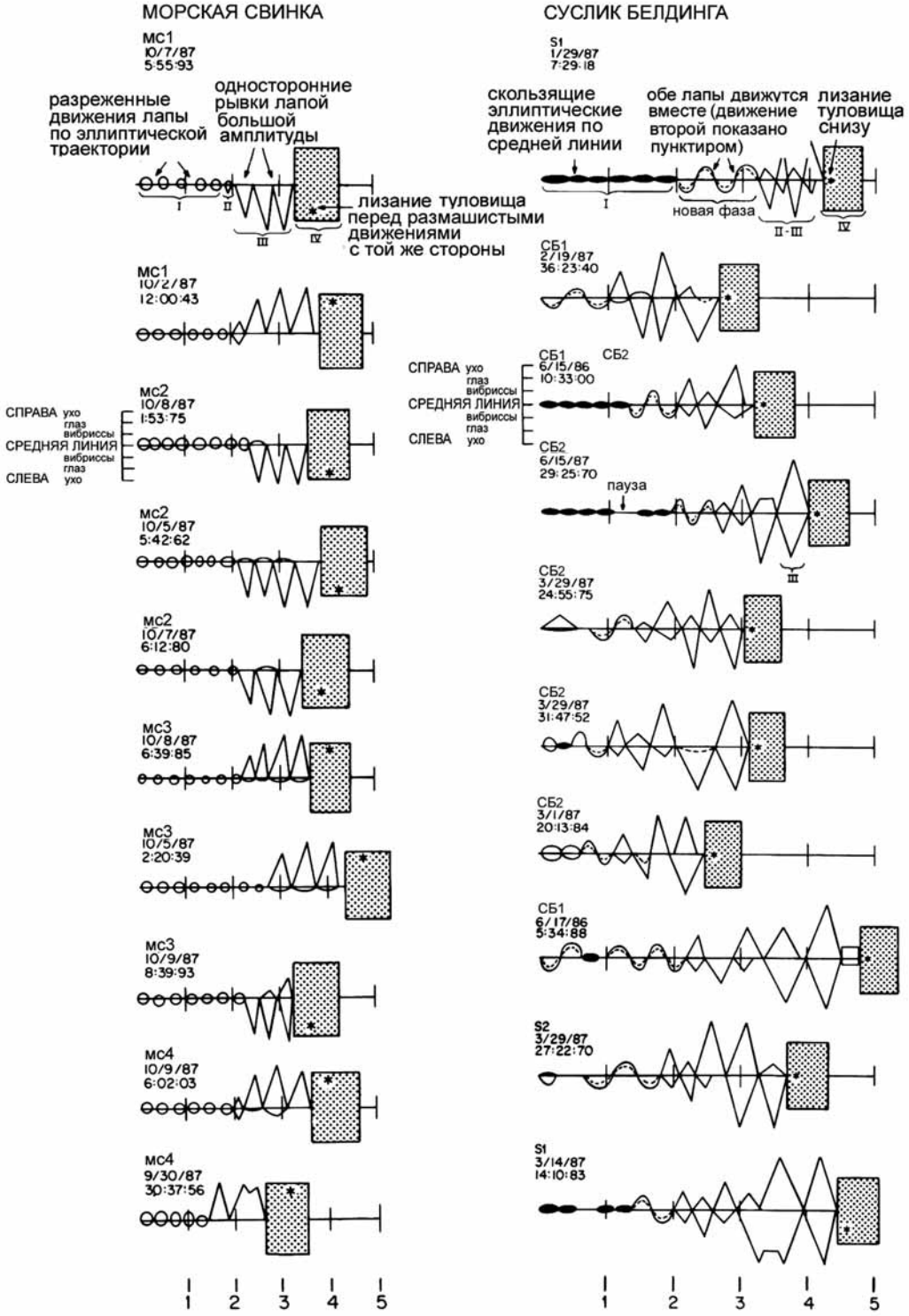
Средние значения (± стандартная ошибка) оказались следующими. Морские свинки: 17.2 ± 0.9; суслики: 19.9±2.1; хомячки: 20.0±1.6; 25.6±1.8; крысы: 26.7±2.8; мыши: 27.9±0.9. Эти результаты показывают, что у грызунов меньшего размера и, возможно, у Muridea в особенности, цепочки состоят из большего числа взмахов, чем у других видов. Статистический анализ подтверждает, что у крыс, мышей и песчанок взмахов достоверно больше, чем у всех других видов (критерий Ньюмана-Келса, во всех случаях $p<0.05$).

Анализ показал также, что у разных видов различается также число взмахов в конкретных фазах. Из трех видов с наибольшим числом взмахов, крысы выполняют в фазах II-III больше взмахов (14±3 в отличие от 4±1 у песчанок, $p<0.05$). У песчанок и мышей наблюдается значительно больше эллиптических взмахов в фазе I (соответ-

Рис. 3. *Синтактические цепочки. Фазы первой цепочки у каждого вида грызунов указаны стрелками. Звездочками указано, какая сторона брюшной поверхности тела подвергается облизыванию в фазе IV. Новые фазы, специфические переходные фазы и другие характерные видоспецифические особенности поведения отмечены при первом их появлении в записи. К ним относятся: 1) новая фаза у суслика Белдинга, в которой обе передние лапы двигаются вместе по одной стороне мордочки, а затем, также вместе, по другой стороне; 2) переходные фазы сусликов и песчанок, в которых сочетаются действия из двух разных фаз; 3) чередующиеся односторонние эллиптические взмахи в фазе I у мыши; 4) разделенные во времени эллиптические взмахи в фазе I у морской свинки; 5) строгая симметрия взмахов в фазе III у мыши; 6) односторонние взмахи в фазе III у морской свинки; 7) неизменное начало облизываний тела у морской свинки в фазе IV с той же стороны, с какой был последний взмах лапой в фазе III; 8) такое же неизменное начало облизываний тела с середины брюшной поверхности тела в фазе IV у суслика.*


КРЫСА
МЫШЬ
КРЫ 140
1/12/87
8:05:16
I
II
III
IV
КРЫ 140
1/12/87
9:42:07
СПРАВА ухо
глаз
вибриссы
СРЕДНЯЯ ЛИНИЯ
вибриссы
глаз
СЛЕВА ухо
КРЫ 137
1/12/87
8:09:11
КРЫ 137
1/12/87
2:57:02
КРЫ 142
1/12/87
1:00:50
КРЫ 142
1/12/87
4:37:29
КРЫ 137
1/12/87
3:24:81
КРЫ 141
1/12/87
1:41:58
141
1/12/87
2:30:33
142
1/12/87
3:40:63
1 2 3 4 5 6
6/5/86
8:24:47
асимметричные движения лапы по эллиптической траектории
строго симметричные движения лапы большой амплитуды
лизание туловища
7/5/86
11:46:67
СПРАВА ухо
глаз
вибриссы
СРЕДНЯЯ ЛИНИЯ
вибриссы
глаз
СЛЕВА ухо
7/5/86
7:06:80
6/5/86
12:53:84
6/5/86
3:07:10
6/5/86
25:43:62
7/5/86
14:59:18
6/15/86
18:08:15
6/5/86
16:59:03
6/8/86
18:46:82
1 2 3


ПЕСЧАНКА
обычно вставка движений малой амплитуды перед лизанием туловища
П#1 10/13/87 06:14:05
I
I-II transition
II
III
IV
П#3 10/13/87 00:19:45
П#2 10/13/87 05:56:21
СПРАВА ухо
глаз
вибриссы
СРЕДНЯЯ ЛИНИЯ
вибриссы
глаз
СЛЕВА ухо
П#3 10/8/87 09:39:01
П#4 10/8/87 11:48:00
П#4 10/8/87 09:58:62
П#4 10/8/87 00:18:55
П#5 10/8/87 02:35:39
П#5 10/8/87 05:41:80
П#5 10/8/87 08:21:33
1 2 3 4
ХОМЯЧОК
X1 2/18/87 02:14:85
X 2 2/18/87 03:15:75
X3 2/18/87 01:48:19
X5 2/18/87 00:46:85
X6 2/18/87 03:15:75
X7 3/13/87 6:11:13
X7 2/18/87 3:04:76
X8 3/13/87 02:34:85
X9 2/18/87 02:16:15
X9 3/13/87 04:06:15
1 2 3


МОРСКАЯ СВИНКА
мс1
10/7/87
5:55:93
разреженные движения лапы по эллиптической траектории
односторонние рывки лапой большой амплитуды
лизание туловища перед размашистыми движениями с той же стороны
мс1
10/2/87
12:00:43
мс2
10/8/87
1:53:75
СПРАВА ухо
глаз
вибриссы
СРЕДНЯЯ ЛИНИЯ
вибриссы
глаз
СЛЕВА ухо
мс2
10/5/87
5:42:62
мс2
10/7/87
6:12:80
мс3
10/8/87
6:39:85
мс3
10/5/87
2:20:39
мс3
10/9/87
8:39:93
мс4
10/9/87
6:02:03
мс4
9/30/87
30:37:56
СУСЛИК БЕЛДИНГА
S1
1/29/87
7:29:18
скользящие эллиптические движения по средней линии
обе лапы движутся вместе (движение второй показано пунктиром)
лизание туловища снизу
новая фаза
СБ1
2/19/87
36:23:40
СБ1
6/15/86
10:33:00
СБ2
СПРАВА ухо
глаз
вибриссы
СРЕДНЯЯ ЛИНИЯ
вибриссы
глаз
СЛЕВА ухо
СБ2
6/15/87
29:25:70
пауза
СБ2
3/29/87
24:55:75
СБ2
3/29/87
31:47:52
СБ2
3/1/87
20:13:84
СБ1
6/17/86
5:34:88
S2
3/29/87
27:22:70
S1
3/14/87
14:10:83
1 2 3 4 5
1 2 3 4 5

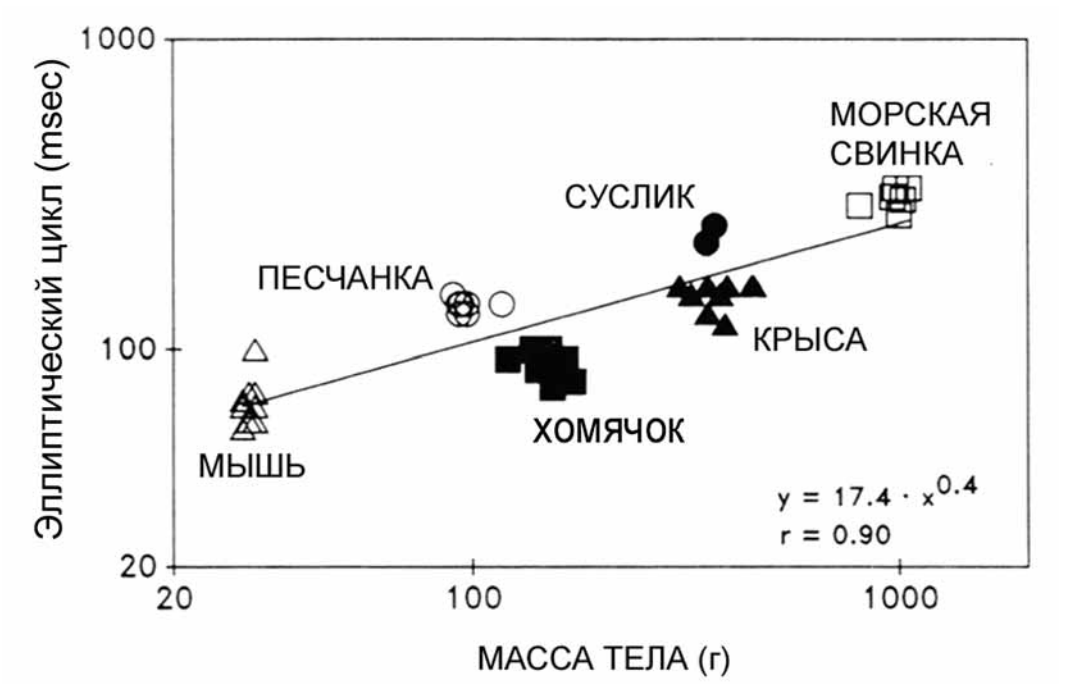


Рис. 4. *Связь продолжительности действий с массой тела. Показана зависимость продолжительности эллиптического цикла (интервала между началом двух последовательных взмахов) в фазе I синтактической цепочки от веса тела представителей каждого вида. Каждая переменная представлена на логарифмической шкале. Внизу справа показаны степенная зависимость $y = a \cdot x^b$ (y — продолжительность, x — масса) а также коэффициент корреляции Пирсона между x и y.*

ственно 11±1 и 10±1), чем у других видов (в среднем 6.7±2.1; критерий Ньюмана-Келса, во всех случаях $p<0.05$). Обнаружена умеренная отрицательная корреляция между числом эллиптических взмахов и размерами тела (r = -0.65 с длиной тела; r = -0.38 с весом; $p<0.05$ для этих и всех других корреляций, упомянутых в данной работе).

Зависимость от размеров тела

Продолжительность эллиптических циклов в фазе I. Сильная положительная корреляция обнаружена между продолжительностью эллиптического цикла и весом тела (r = 0.90). Эта зависимость показана на рис. 4. Она описывается степенной функцией $y = 17.4421 \quad x^{0.3928}$, где y — продолжительность, а x — масса. Корреляция продолжительности цикла с длиной тела (r = 0.86) была лишь ненамного меньше, чем корреляция с массой. За исключением морской свинки, у всех грызунов

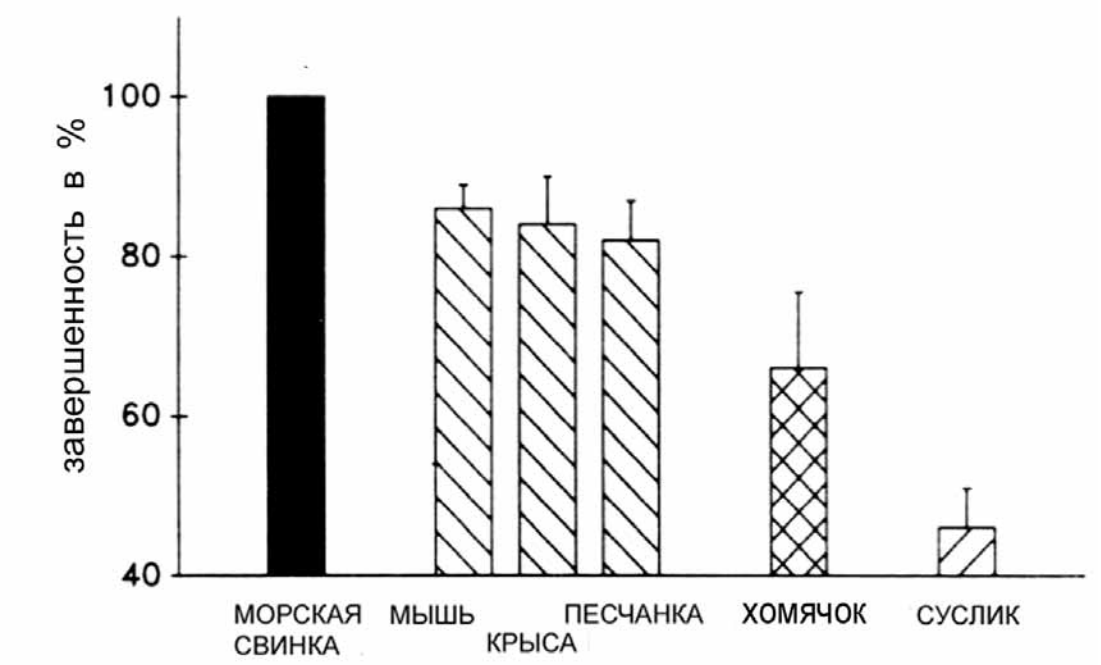


Рис. 5. *Завершенность синтактических цепочек. Для каждого вида грызунов показана доля (%) цепочек, завершившихся фазой IV. Разной штриховкой отмечены виды, статистически значимо отличающиеся от других видов.*

продолжительность эллиптического взмаха была равна продолжительности цикла (т.е. интервала между началом последовательных взмахов) и, следовательно, также находилась в зависимости от массы тела.

Продолжительность синтаксических цепочек

Эта продолжительность также зависела от длины тела ($r = 0.53$) и веса животного ($r = 0.39$). Эта связь была слабее, чем в случае эллиптических циклов, что объясняется взаимодействием различий в числе взмахов у разных видов (см. выше), с одной стороны, с влиянием массы на продолжительность взмаха — с другой. Выявлена также множественная корреляция ($r = 0.70$) между продолжительностью цепочек и объединенными факторами: весом, длиной тела, средней продолжительностью эллиптических взмахов в фазе I, а также общим числом взмахов в цепочке.

Синтаксическая эффективность

Сила связи между действиями в цепочке (синтаксическая эффективность) обозначает устойчивость цепочки к распаду, ее завершенность. Завершенность может быть количественно выражена как доля (%) цепочек, завершившихся фазой IV. Разные виды

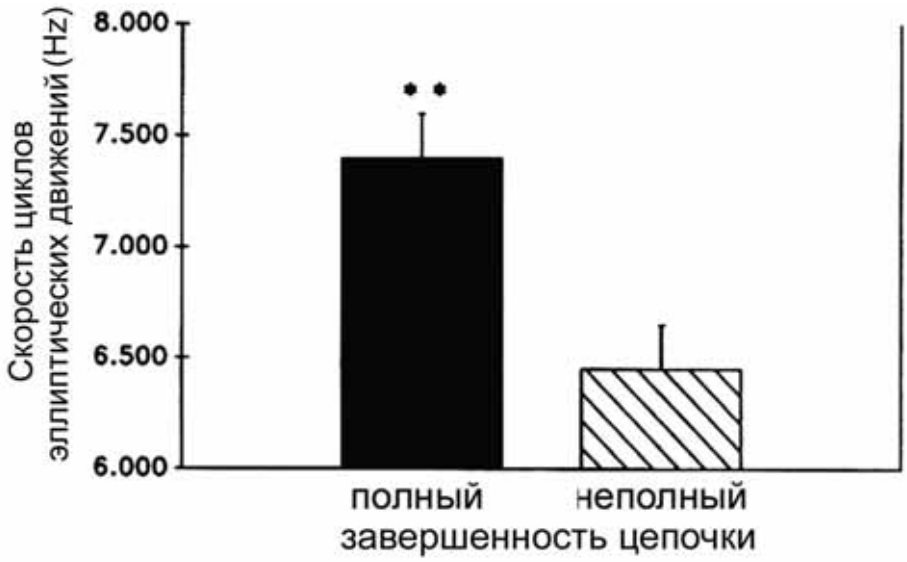


Рис. 6. *«Скорость» (частота в герцах) эллиптических циклов фазы I в полных (завершившихся фазой IV) и неполных цепочках. Звездочками показана статистическая значимость.*

различались по завершенности (F(5,47) = 10.79, $p<0.01$). Ее величина варьировала от 100% у морских свинок до 46% у сусликов (рис. 5). Все виды подотряда Myomorpha занимали промежуточное положение: завершенность у них была статистически значимо ниже, чем у свинок, но значимо выше, чем у сусликов ($p<0.05$, критерий наименьшей значимой разности Фишера). Завершенность у крыс и мышей (Muridea) и песчанок (Cricetidae) составляла от 80 до 90%, т.е. находилась в том же диапазоне, который наблюдался у крыс ранее (Berridge, Fentress, 1987; Berridge, in press *b*). У хомячков (Cricetidae) завершенность составляла 66 %. Этим они значимо отличались от всех других видов ($p<0.05$) кроме песчанок и сусликов.

Влияние частоты эллиптических взмахов на синтаксическую эффективность

Чтобы выяснить, влияет ли поведение грызуна в начале выполнения синтаксической цепочки на ее завершенность, мы сравнивали частоту эллиптических взмахов в цепочках, достигших либо не достигших фазы IV. Морские свинки всегда завершали свои цепочки, поэтому свинок не использовали для сравнения. У всех остальных видов определяли среднюю частоту эллиптических взмахов в фазе I. У песчанок, хомячков и сусликов эти частоты в завершенных и незавершенных цепочках не различались. Однако у крыс частота в завершенных цепочках примерно на 1 Гц превышала частоту в незавершенных цепочках (F(1,8)= 8.52, $p<0.02$; рис. 6), а у мышей — на 0.5 Гц

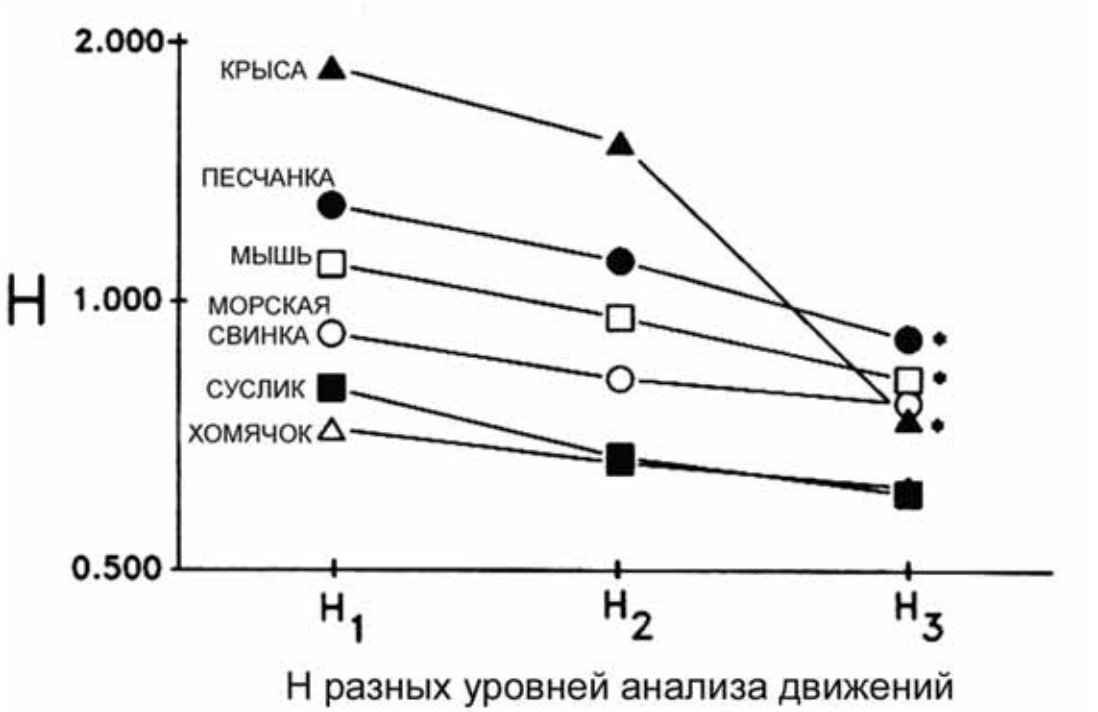


Рис. 7. *Величина неопределенности (H) на уровнях H_1, H_2 и H_3. Малые величины H соответствуют большей предсказуемости. Звездочками отмечены виды грызунов, у которых неопределенность значимо меньше на уровне H_3 по сравнению с H_2.*

($F(1,14)= 7.6$, $p<0.02$). Таким образом, у Muridae поведение в фазе I предсказывает структуру цепочки, наблюдаемую несколькими фазами позднее.

Общая неопределенность поведенческой последовательности

Мы вычисляли неопределенность H для каждой особи отдельно. Затем получали средние значения H для каждого вида, причем на трех уровнях (рис. 7). Первый уровень $H_1 = P_1(\log_2 1/P_1)$ учитывает наблюдаемые относительные частоты P_1 отдельных действий (Рис. 8). Второй уровень $H_2=(P_2(\log_2 1/P_2)) - H_1$ включает также частоты P_2 пар последовательных действий, вследствие чего неопределенность уменьшается. Третий уровень $H_3 = (P_3(\log_2 1/P_3)) - H_2$ дополнительно включает триплеты действий, что ведет к дальнейшему уменьшению неопределенности (Attneave, 1959). Двухфакторный дисперсионный анализ (вид грызунов Ч уровень H) показал, что неопределенность поведенческой последовательности при груминге (рис. 7) зависит как от вида грызунов ($F(5,53)=6.20$, $p<0.001$), так и от уровня, на котором вычисляется H ($F(2,106) = 16.42$, $p< 0.001$). При этом обнаружено существенное взаимодействие между факторами ($F(10,106) = 2.92$, $p<0.01$).

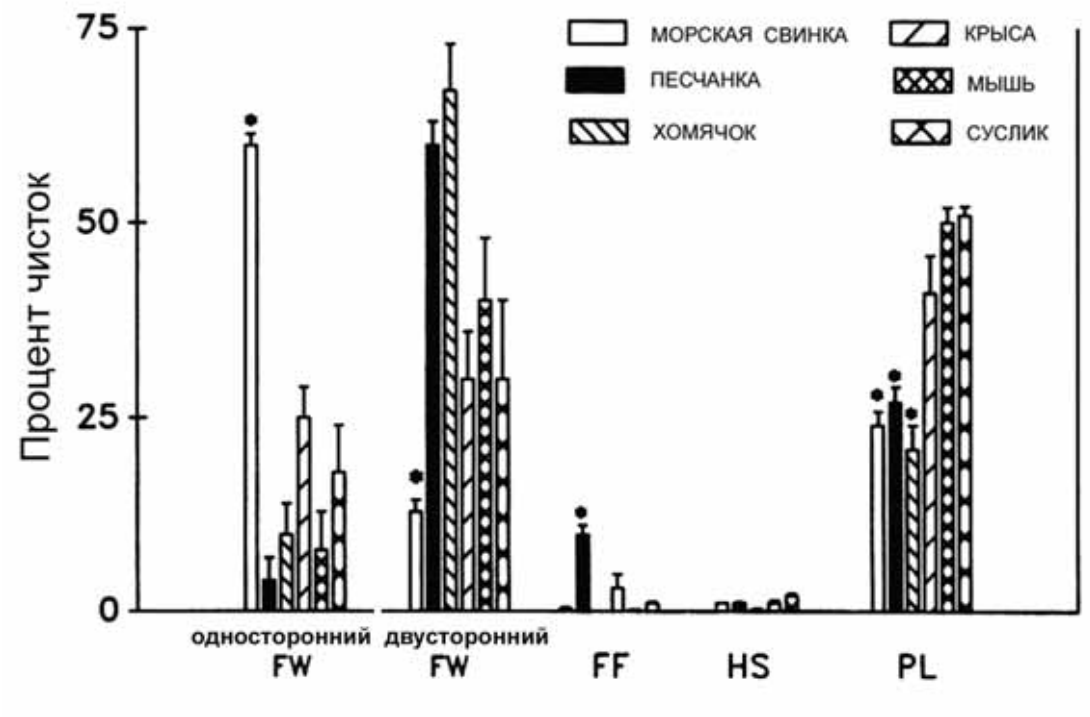


Рис. 8. *Доля (%) разных действий в груминге каждого вида грызунов. Виды, отмеченные звездочками, значимо отличаются от видов без звездочек. Действия: Unilat FW — односторонний или асимметричный взмах при чистке мордочки; Bilat FW — билатеральный взмах; FF — рывок передней лапы; HS — встряхивание головой; PL — лизание лапы или тела.*

Ранее уже было показано, что знание непосредственно предшествующего действия (уровень H_2) существенно снижает неопределенность по сравнению с уровнем H_1 как у мышей (Fentress, 1972; Fentress, Stilwell, 1973), так и у крыс (Berridge et al., 1987). Так образом, мы подтвердили эту закономерность и показали, что она наблюдается и у других видов грызунов (критерий Ньюмана-Келса, во всех случаях $p<0.05$). Известно также, что у крыс знание двух предшествующих действий уменьшает неопределенность еще сильнее (Berridge et al., 1987). И этот результат подтвердился. Он получен также у мышей и песчанок ($p<0.05$). Однако у сусликов, морских свинок и хомячков переход от H_2 к H_3 не привел к существенному снижению неопределенности. Это может объясняться исходно низкой (меньше 1.0) неопределенностью у этих видов уже на уровне H_1 (рис. 7). Последовательность груминга в этом случае может быть предсказана с вероятностью более 50% исходя только из наблюдаемых частот отдельных действий.

Реципрокность переходов между парами действий

У крыс стереотипность груминга объясняется, по крайней мере частично, конкретными правилами, которые определяют последовательность действий. Одно из таких правил — реципрокность переходов. Она заключается в том, что для пары действий А и Б, число последовательностей АБ сопоставимо с числом обратных последовательностей БА. Как видно из табл. 1, многие действия следуют этому правилу. Реципрокность — распространенное явление, оно касается самых разных действий, относящихся как к грумингу, так и пищевому поведению (Berridge et al., 1987). Мы обнаружили ее у всех исследованных видов (табл. 1). Для количественной оценки реципрокности мы подсчитывали число переходов в обе стороны у каждой особи и затем вычисляли корреляцию между этими числами для каждого вида. Для проверки надежности результатов вычисляли такую же корреляцию в последовательности из 1200 «действий», полученной с помощью таблицы случайных чисел. В этом случае не было получено существенной корреляции ни для одной пары «действий». Это подтверждает, что у грызунов реципрокность действительно определяется некими правилами, регулирующими последовательность действий.

Еще одна черта поведения грызунов — персеверация, повторение одного и того же действия (в табл. 1 повторения обведены четырехугольниками). Было показано, что у крыс реципрокность и персеверация представляют собой разные стороны более общей закономерности. Эта закономерность ясно видна при анализе триплетов действий (Berridge E et al., 1987). Реципрокность и персеверация действий А и Б ведут к реципрокности переходов в триплетах АББ и ББА, а также ААБ и БАА. Подобная реципрокность обнаружена нами у всех видов (табл. 2: триплеты, в которых обнаружена достоверная корреляция частоты взаимных переходов, обведены кружками). Как и в случае пар действий, реципрокность в триплетах отражает правила, определяющими порядок действий животных: в искусственных случайных последовательностях не было обнаружено существенной корреляции переходов.

Реципрокность между вариантами одного и того же действия

Взмахи передними лапами можно разделить на варианты, отличающиеся по наличию или отсутствию симметрии движений правой и левой лапы (симметричные взмахи или односторонние) и по амплитуде (малая, средняя или большая амплитуда). Чтобы выяснить, существует ли реципрокность переходов между этими вариантами, анализировали пары вариантов, различающиеся либо по симметрии (табл. 3) либо по амплитуде (табл. 4). Из таблиц видно, что статистически значимая реципрокность имеет место в обоих случаях. Она обнаружена как в переходах между вариантами взмахов, так и между вариантами взмаха и другими действиями. Таким образом, последовательность вариантов действия подчиняется определенным правилам.

ПАРЫ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ДЕЙСТВИЙ

КРЫСА

предыдущие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW	602	18	5	239	864
FF	28	1	2	3	34
HS	5	5	-	2	12
PL	227	8	6	445	686
сумма	862	32	13	689	1596

МЫШЬ

предыдущие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW	354	-	10	699	1063
FF	2	-	-	1	3
HS	17	-	-	15	32
PL	686	3	23	644	1356
сумма	1059	3	33	1359	2454

ПЕСЧАНКА

предыдущие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW	935	148	9	249	1341
FF	194	21	4	7	226
HS	8	7	1	-	16
PL	201	48	1	408	658
сумма	1338	224	15	664	2241

ХОМЯЧОК

предыдущие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW	791	-	-	143	934
FF	-	-	-	-	0
HS	2	-	1	-	3
PL	139	-	1	147	287
сумма	932	0	2	290	1224

МОРСКАЯ СВИНКА

предыдущие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW	799	-	4	230	1033
FF	1	-	-	-	-
HS	9	-	1	3	14
PL	202	-	8	133	343
сумма	1011	0	13	366	1390

СУСЛИК

предыдущие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW	398	1	-	130	529
FF	1	1	-	-	2
HS	-	-	-	-	0
PL	128	-	1	454	582
сумма	527	2	-	584	1113

Таблица 1. Реципрокность переходов в парах действий.
Показаны переходы во всех парах действий. Статистически значимая реципрокность (значимая корреляция переходов от действия А к действию В с переходами в обратном направлении) обнаружена в парах, отмеченных кружками и соединенных линиями. Действия, для которых характерна персеверация, обозначены прямоугольниками. FW — взмах передней лапой при чистке мордочки. FF — рывок передней лапы. HS — встряхивание головой. PL — лизание лапы или тела.

ТРИПЛЕТЫ

КРЫСА

предшествующие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW/FW	474	13	5	109	601
FW/FF	15	1	1	1	18
FW/HS	3	1	-	1	5
FW/PL	88	6	4	139	237
FF/FW	16	5	-	7	28
FF/FF	1	-	-	-	1
FF/HS	-	2	-	-	2
FF/PL	-	1	-	2	3
HS/FW	4	-	-	1	5
HS/FF	4	-	-	1	5
HS/PL	-	-	-	2	2
PL/FW	104	-	-	121	225
PL/FF	6	-	1	1	8
PL/HS	2	2	-	1	5
PL/PL	139	1	2	300	442
сумма	856	32	13	686	1587

МЫШЬ

предшествующие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW/FW	204	-	1	149	354
FW/HS	5	-	-	4	9
FW/PL	335	-	6	352	694
FF/FW	-	-	-	2	2
FF/PL	1	-	-	-	1
HS/FW	3	-	1	13	17
HS/PL	5	-	1	7	13
PL/FW	143	-	8	531	682
PL/FF	2	-	-	1	3
PL/HS	12	-	-	10	22
PL/PL	335	2	15	277	629
сумма	1045	3	32	1346	2426

ПЕСЧАНКА

предшествующие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW/FW	764	33	8	130	935
FW/FF	129	13	3	3	148
FW/HS	4	4	1	-	9
FW/PL	113	16	-	118	247
FF/FW	51	101	-	42	194
FF/FF	16	4	-	1	21
FF/HS	2	2	-	-	4
FF/PL	1	4	-	2	7
HS/FW	5	2	-	1	8
HS/FF	6	-	-	-	6
HS/HS	-	1	-	-	1
PL/FW	113	11	1	75	200
PL/FF	42	2	1	3	48
PL/HS	1	-	-	-	1
PL/PL	87	28	1	288	404
сумма	1334	221	15	663	2233

ХОМЯЧОК

предшествующие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW/FW	663	-	-	109	773
FW/PL	71	-	-	67	138
HS/FW	2	-	-	-	2
HS/HS	1	-	-	-	1
PL/FW	106	-	-	33	139
PL/HS	1	-	-	-	1
PL/PL	67	-	1	76	144
сумма	911	-	1	285	1197

СУСЛИК

предшествующие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW/FW	339	-	-	59	398
FW/FF	-	1	-	-	1
FW/PL	30	-	-	96	126
FF/FW	1	-	-	-	1
FF/FF	1	-	-	-	1
PL/FW	55	1	-	71	127
PL/PL	97	-	-	349	446
сумма	523	2	-	575	1100

МОРСКАЯ СВИНКА

предшествующие действия \ последующее действие	FW	FF	HS	PL	сумма
FW/FW	666	-	3	122	791
FW/HS	2	-	-	1	3
FW/PL	147	-	1	71	219
HS/FW	9	-	-	2	10
HS/HS	-	-	-	1	1
PL/FW	96	-	1	103	200
PL/HS	5	-	1	1	7
PL/PL	53	-	7	59	119
сумма	978	-	13	363	1354

Таблица 2. Реципрокность переходов в триплетах действий.
Первые два действия каждого триплета показаны в колонке слева (приведены только реально наблюдавшиеся последовательности действий). Последнее действие триплета указано в верхней строке таблицы. Статистически значимая реципрокность (значимая корреляция переходов AAB с переходами BAA) обнаружена в парах, отмеченных кружками и соединенных линиями. Обозначения как в Табл. 1.

Общие замечания о реципрокности

Приведенные выше данные показывают, что реципрокность переходов является фундаментальным свойством последовательности действий при груминге. Разнообразные действия (лизание лапы, взмах передней лапой, встряхивание головой, рывки передними лапами) могут быть связаны в разнообразные парные комбинации с реципрокными переходами. Несмотря на то, что одни и те же действия наблюдаются у разных видов грызунов с разной частотой (рис. 8), это правило сохраняется. Различие заключается лишь в том, что у разных видов могут быть связаны в пары разные действия. Реципрокность — существенная характеристика груминга, распространяющаяся и на варианты действий. В искусственных случайных последовательностях она не является.

КРЫСА

последующее действие

предыдущее действие	FW Bilat	FW Lft	FW Rt	FF	HS	PL	сумма
FW Bilat	235	48	59	14	2	105	463
Uni-Lft	32	51	18	2	2	26	131
Uni Rt	49	13	97	2	1	108	270
FF	21	3	4	1	2	3	34
HS	5	-	-	5	-	2	12
PL	121	15	91	8	6	445	686
сумма	463	130	269	32	13	689	1596

МЫШЬ

последующее действие

предыдущее действие	FW Bilat	FW Lft	FW Rt	FF	HS	PL	сумма
FW Bilat	331	8	8	-	8	569	904
Uni-Lft	6	3	5	-	1	75	90
Uni Rt	7	3	3	-	1	55	69
FF	2	-	-	-	-	1	3
HS	16	1	-	-	-	15	32
PL	558	75	53	3	23	644	1356
сумма	900	90	69	3	33	1359	2454

ПЕСЧАНКА

последующее действие

предыдущее действие	FW Bilat	FW Lft	FW Rt	FF	HS	PL	Total
FW Bilat	844	9	29	145	8	221	1256
Uni-Lft	10	1	7	1	-	3	22
Uni Rt	23	4	8	2	1	25	63
FF	191	2	1	21	4	7	226
HS	8	-	-	7	1	-	16
PL	177	6	18	48	1	408	658
сумма	1253	22	63	224	15	664	2241

ХОМЯЧОК

последующее действие

предыдущее действие	FW Bilat	FW Lft	FW Rt	FF	HS	PL	сумма
FW Bilat	643	38	27	-	-	105	813
Uni-Lft	35	20	-	-	-	17	72
Uni Rt	19	-	9	-	-	21	49
FF	-	-	-	-	-	-	-
HS	2	-	-	-	1	-	3
PL	115	11	13	-	1	147	287
сумма	814	69	49	-	2	290	1224

МОРСКАЯ СВИНКА

последующее действие

предыдущее действие	FW Bilat	FW Lft	FW Rt	FF	HS	PL	сумма
FW Bilat	166	18	22	-	-	1	207
Uni-Lft	11	240	45	-	2	109	407
Uni Rt	3	40	254	-	2	120	419
FF	-	1	-	-	-	-	1
HS	4	2	3	-	1	3	13
PL	1	105	96	-	8	133	343
сумма	185	406	420	-	13	366	1390

СУСЛИК

последующее действие

предыдущее действие	FW Bilat	FW Lft	FW Rt	FF	HS	PL	сумма
FW Bilat	229	21	28	1	-	50	329
Uni-Lft	18	13	23	-	-	30	84
Uni Rt	27	21	18	-	-	50	116
FF	-	1	-	1	-	-	2
HS	-	-	-	-	-	-	0
PL	54	28	46	-	-	454	582
сумма	328	84	115	2	0	584	1113

Таблица 3. Реципрокность переходов для вариантов взмахов, различающихся по своей симметрии.

Варианты взмахов передних лап: Bilat — билатеральные и симметричные взмахи; Unit Lft — односторонние взмахи левой лапой (или асимметричные двусторонние при доминировании левой лапы); Uni Rt — односторонние взмахи правой лапой (или асимметричные двусторонние при доминировании правой лапы). Остальные обозначения как в Табл. 1.

Иерархические уровни

Фентресс и Стилвел (Fentress, Stilwell, 1973) показали, что элементарные действия мышей во время груминга можно эмпирически объединить в группы более высокого иерархического уровня. Неопределенность H_2 для последовательности таких групп

КРЫСА

предшествующие действия		последующее действие FW Sm	Med	Lg	FF	HS	PL	Total
FW	Sm	135	41	19	9	2	76	28
	Med	25	75	49	1	-	79	229
	Lg	21	27	210	8	3	84	353
	FF	16	5	7	1	2	3	34
	HS	1	1	3	5	-	2	12
	PL	83	80	64	8	6	445	686
	сумма	281	229	352	32	13	689	1595

МЫШЬ

предшествующие действия		последующее действие FW Sm	Med	Lg	FF	HS	PL	сумма
FW	Sm	164	16	24	-	4	150	358
	Med	5	34	14	-	3	210	266
	Lg	11	17	69	-	3	339	439
	FF	-	-	2	-	-	1	3
	HS	5	5	7	-	-	15	32
	PL	171	193	322	3	23	644	1356
	сумма	356	265	438	3	33	1359	2454

ПЕСЧАНКА

предшествующие действия		последующее действие FW Sm	Med	Lg	FF	HS	PL	Total
FW	Sm	682	31	49	137	6	192	1097
	Med	19	21	13	7	2	20	82
	Lg	34	4	82	4	1	37	162
	FF	189	3	2	21	4	7	226
	HS	6	2	-	7	1	-	16
	PL	163	21	17	48	1	408	658
	сумма	1093	82	163	224	15	664	2241

ХОМЯЧОК

предшествующие действия		последующее действие FW Sm	Med	Lg	FF	HS	PL	сумма
FW	Sm	236	58	77	-	-	32	404
	Med	50	112	34	-	-	22	21
	Lg	48	26	150	-	-	89	313
	FF	-	-	-	-	-	-	0
	HS	1	1	-	-	1	-	3
	PL	61	23	55	-	1	147	287
	сумма	396	220	316	-	2	290	1224

МОРСКАЯ СВИНКА

предшествующие действия		последующее действие FW Sm	Med	Lg	FF	HS	PL	сумма
FW	Sm	247	14	59	-	4	156	480
	Med	18	41	32	-	-	15	106
	Lg	33	41	318	-	-	56	448
	FF	-	-	1	-	-	-	1
	HS	8	1	1	-	1	3	14
	PL	154	9	37	-	8	133	341
	сумма	460	106	448	0	13	363	1390

СУСЛИК

предшествующие действия		последующее действие FW Sm	Med	Lg	FF	HS	PL	сумма
FW	Sm	251	20	22	1	-	55	349
	Med	15	15	10	-	-	23	63
	Lg	22	5	38	-	-	52	117
	FF	1	-	-	1	-	-	2
	HS	-	-	-	-	-	-	0
	PL	59	23	46	-	-	454	582
	сумма	348	63	116	2	-	584	1113

Таблица 4. Реципрокность переходов для вариантов взмахов, различающихся по амплитуде.

Варианты взмахов передних лап: Sm — малая амплитуда (лапа не достигает верхней границы вибриссной подушки); Med — средняя амплитуда (верхняя точка взмаха находится между вибриссной подушкой и глазом); Lg — большая амплитуда (верхняя точка — выше глаза). Остальные обозначения как в Табл. 1.

оказалась меньше, чем в исходной последовательности действий. Эти исследователи пришли к выводу, что поведенческие последовательности становятся наиболее стереотипными в группах высокого иерхического уровня. Мы проверили этот вывод и выяснили, насколько он применим к другим грызунам. Для этого видеозаписи груминга мышей и крыс кодировали в соответствии с системой Фентресса и Стилвела (см. под-

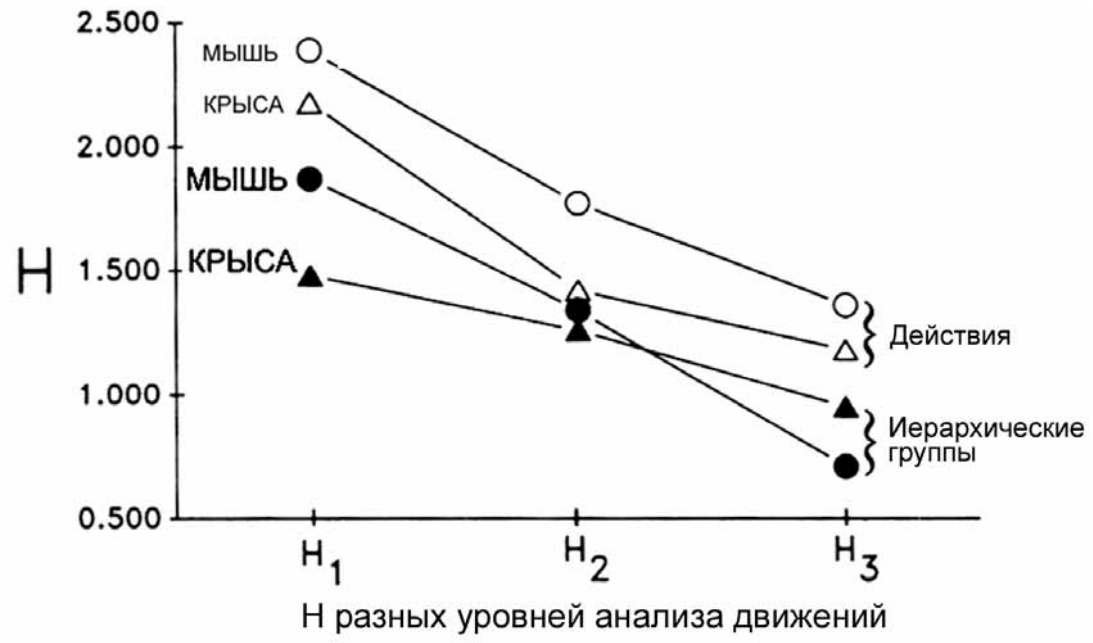


Рис. 9. *Величины неопределенности (H) для действий нижнего и верхнего иерархических уровней Фентресса-Стилвела (уровни ФС) у мышей и крыс. Пустые кружки и треугольники — нижний уровень; черные — верхний уровень.*

раздел: «*Дополнительная система кодирования действий*»). Вычисляли неопределенность на трех уровнях (H_1, H_2 и H_3) для каждого из двух уровней иерархии Фентресса и Стилвела (далее — уровни ФС), а также проверяли реципрокность переходов между действиями.

Зависимость текущего поведения от предшествующих действий и пар действий обнаружилась у мышей и крыс на обоих уровнях ФС (рис. 9). Трехфакторный смешанный дисперсионный анализ (mixed ANOVA; вид грызунов Ч уровень ФС Чуровень H) показал следующее (рис. 9). Неопределенность уменьшается с повышением уровня H ($F(2,28) = 223.98$, $p<0.001$) и зависит также от уровня ФС ($F(1,14) = 189.48$, $p<0.001$). Крысы и мыши различались по величине неопределенности «почти» статистически значимо ($F(1,14) = 4.20$, $p<0.057$). Обнаружено взаимодействие факторов, влияющих на неопределенность поведения. Взаимодействуют видовая принадлежность и уровень ФС ($F(1,14) = 5.33$, $p<0.05$), а также видовая принадлежность и уровень H ($F(2,28) = p<0.05$). Достоверно взаимодействуют между собой и все три фактора ($F(2,28) = 7.92$, $p < 0.01$).

И у мышей и у крыс величина H на нижнем уровне ФС уменьшалась при условии, что известно текущее действие. Она уменьшалась еще сильнее, если известно также и действие, предшествующее текущему действию (критерий Ньюмана-Келса, во всех случаях $p<0.01$) — так же, как и при использовании нашей кодировки поведения. На высшем уровне ФС и у крыс и у мышей наблюдалась такая же закономерность ($p<0.05$) Наконец, неопределенность на высшем уровне ФС всегда была меньше по сравнению с нижним уровнем, при всех уровнях H ($p < 0.05$), за исключением уровня H_2 у крыс.

Разумеется, уменьшение неопределенности в последовательности групп на высшем уровне ФС (на нижнем уровне $H_1 = 2.3$, на высшем — $H_1 = 1.7$) частично объясняется тем, на этом уровне действий оказывается меньше по сравнению с нижним уровнем. Поэтому и действия становятся более предсказуемыми. И все же предположение о том, что последовательность действий более высокого иерархического уровня более стереотипна, чем последовательность действий низкого уровня (FENTRESS, 1972) согласуется с нашими результатами. Серьезный дополнительный довод в пользу этого предположения — тот факт (см. выше), что разные виды грызунов более похожи между собой по наличию конкретных фаз в синтаксической цепочке и по порядку следования этих фаз, чем по наличию и порядку следования действий, из которых состоят фазы.

Сильная реципрокность обнаружена в парах и триплетах действий у мышей и крыс на нижнем уровне ФС (коэффициент корреляции от 0.76 до 0.99). Переходы в парах действий показаны в табл. 5. На высшем уровне ФС реципрокность не обнаружена ни у крыс, ни у мышей. Таким образом, реципрокность — это правило для элементарных действий, но не для переходов между группами более высокого порядка.

Обсуждение

Наши наблюдения подтверждают мнение о том, что грумингу грызунов свойственна высокая синтаксическая организованность, следующая определенным правилам. Правила, определяющие последовательность действий, оказываются общими для представителей всех подотрядов отряда Rodentia. Многие авторы считают, что традиционное деление грызунов на три подотряда устарело (напр.: Eisenberg, 1981; Luckett, Hartenberger, 1985). Наше заключение можно сформулировать и с учетом этого мнения: выявленные правила управляют поведением видов, относящихся к очень разным надсемействам.

Правила порождают поведенческие последовательности, удивительно похожие у разных видов — несмотря на то, что вовсе не очевидно, почему именно эти последовательности должны быть приурочены к грумингу. Сходство существует, несмотря на дивергенцию эволюционных путей формирования этих видов, которая началась

мышь: низший уровень ФС

последующее действие / предыдущие действия

	S	L	L'	O/L	O	H	C	N	P	E	F	сумма
S	48	135	6	-	15	6	-	-	15	3	9	237
L	144	78	-	6	129	3	9	-	63	48	3	483
L'	-	-	-	-	3	-	6	-	9	-	-	18
O/L	-	-	3	-	3	-	-	-	-	-	-	6
O	21	150	6	-	33	3	-	-	3	6	18	24
H	-	-	-	-	12	-	-	-	3	-	3	18
C	6	6	-	-	6	-	-	-	6	-	-	240
N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
P	21	51	3	-	9	-	6	-	87	12	-	189
E	3	66	-	-	3	-	-	-	-	6	-	78
F	3	6	-	-	18	3	3	-	-	-	15	48
сумма	246	492	18	6	231	15	24	-	186	75	48	1341

мышь: высший уровень ФС

последующее действие / предыдущие действия

	1	2	3	4	5	6	сумма
1:	-	21	-	14	14	7	56
2:	21	288	70	56	56	74	565
3:	-	21	-	49	-	7	77
4:	-	144	-	29	-	28	171
5:	14	28	7	7	-	21	77
6:	14	107	-	16	14	30	181
сумма	49	579	77	171	84	167	1127

крыса: низший уровень ФС

последующее действие / предыдущие действия

	S	L	L'	O/L	O	H	C	N	P	E	F	сумма
S	29	29	2	-	6	-	4	-	-	-	2	72
L	40	424	9	2	174	7	5	6	20	43	2	732
L'	1	7	43	-	5	-	-	-	1	-	-	57
O/L	-	19	-	79	28	4	-	2	-	2	1	135
O	171	1	55	270	33	3	-	1	1	16	-	518
H	-	1	-	-	9	-	-	10	-	-	1	21
C	-	-	-	-	10	-	59	-	-	-	-	69
N	-	5	-	-	8	6	-	-	-	-	-	19
P	2	18	1	-	1	-	1	4	-	-	-	27
E	-	58	-	-	2	-	-	-	-	2	1	63
F	1	1	-	-	3	1	-	-	2	-	1	9
сумма	73	733	56	136	516	21	69	19	28	63	8	1722

крыса: высший уровень ФС

последующее действие / предыдущие действия

	1	2	3	4	5	6	сумма
1:	-	8	-	32	-	-	40
2:	12	212	28	220	4	24	500
3:	-	-	-	36	-	-	36
4:	28	244	8	332	20	44	676
5:	-	8	-	16	-	4	28
6:	-	28	-	40	-	-	-68
сумма	40	500	36	676	24	72	1348

Таблица 5. Реципрокность переходов между действиями на разных иерархических уровнях по Фентрессу-Стилвелу (уровни ФС).
Статистически значимая реципрокность (значимая корреляция переходов от действия А к действию В с переходами в обратном направлении) обнаружена в парах, отмеченных кружками и соединенных линиями. Действия нижнего уровня ФС: S — одиночный взмах; L — краткое облизывание; Lґ — долгое облизывание; O/L — сочетание сильного взмаха с облизивынием; O — сильный взмах; H — встряхивание головы или тела; C — цикл; N — неопределенное действие; P — параллельный взмах; F — рывок; действия 1-6 высшего уровня ФС описаны в разделе Методы (подраздел «Дополнительная система кодирования действий»).

после радиации Rodentia в эоцене (Eisenberg, 1981). Шесть изученных нами видов сформировались раздельно на разных материка — в Евразии (мышь, крыса, хомячок, песчанка), Северной (суслик Белдинга) и Южной Америках (морская свинка). Возможно, 20 миллионов лет эволюции потребовалось для отделения ветви *Rattus-Mus* и 65 миллионов — для разделения на основные подотряды или надсемейства (Eisenberg,, 1981; Shoshani et al., 1985). Тем не менее, стереотипные последовательности, такие как синтаксические цепочки, а также общие закономерности организации по-

ведения (например, реципрокность переходов), легко распознать в поведении каждого из исследованных нами шести видов.

Обнаруженные закономерности заставляет задать вопрос: не распространяются ли они и на другие близкие отряды? Полученные данные свидетельствуют также в пользу мнения, что принципы синтаксической организации всех поведенческих последовательностей могут быть фундаментальным свойством нервных механизмов, управляющих поведением. Мозг млекопитающих порождает поведенческие последовательности, подчиняясь определенным правилам (Lashley, 1951; Vowles, 1970).

Природа правил, определяющих последовательность действий

Мы описали правила поведения грызунов: объединение действий в синтаксические цепочки; стереотипность поведения (измеряемая с помощью H); реципрокность переходов в парах и триплетах действий; иерархическое группирование действий; сохранение стереотипии при переходе с одного уровня иерархии на другой. Эти правила взаимосвязаны. Например, стереотипность на уровне H_3 частично объясняется группированием и реципрокностью. Тем не менее, из этого не следует, что все эти характеристики можно объяснить, исходя из некоего единого принципа. Принципы и механизмы, порождающие короткие стереотипные синтактические цепочки, могут быть иными, чем принципы и механизмы, на которых основаны реципрокность и иерархическое группирование, наблюдающиеся на протяжении всего груминга.

И все же у этих разных правил есть много общего. С формальной точки зрения все они во многом соответствуют концепции синтаксиса поведения (action syntax), выдвинутой Лэшли (Lashley, 1951). Она предполагает наличие схемы, определяющей общую структуру поведенческой последовательности, относительно независимую от элементарных действий, из которых состоит последовательность. Общая структура поведения грызунов напоминает о синтаксических правилах в лингвистике — в том смысле, что правила активно упорядочивают элементы, а не возникают как случайное отражение произвольных комбинаций этих элементов Chomsky, 1957; Gardner, 1985). Несколько разных аспектов поведения грызунов соответствуют концепции Лэшли:

Даже стереотипные синтаксические цепочки обладают структурой — делением на фазы. Эта структура у разных видов грызунов обладает большим сходством, чем действия, из которых состоят фазы. Действия, входящие в ту или иную фазу, могут различаться по форме, симметрии, продолжительности, а также по их числу в фазе. В то же время, главные фазы наблюдаются у каждого вида. Они всегда выполняются в одной и той же последовательности: I II III IV — даже у видов, которые иногда включают в последовательность новые действия (песчанки и суслики).

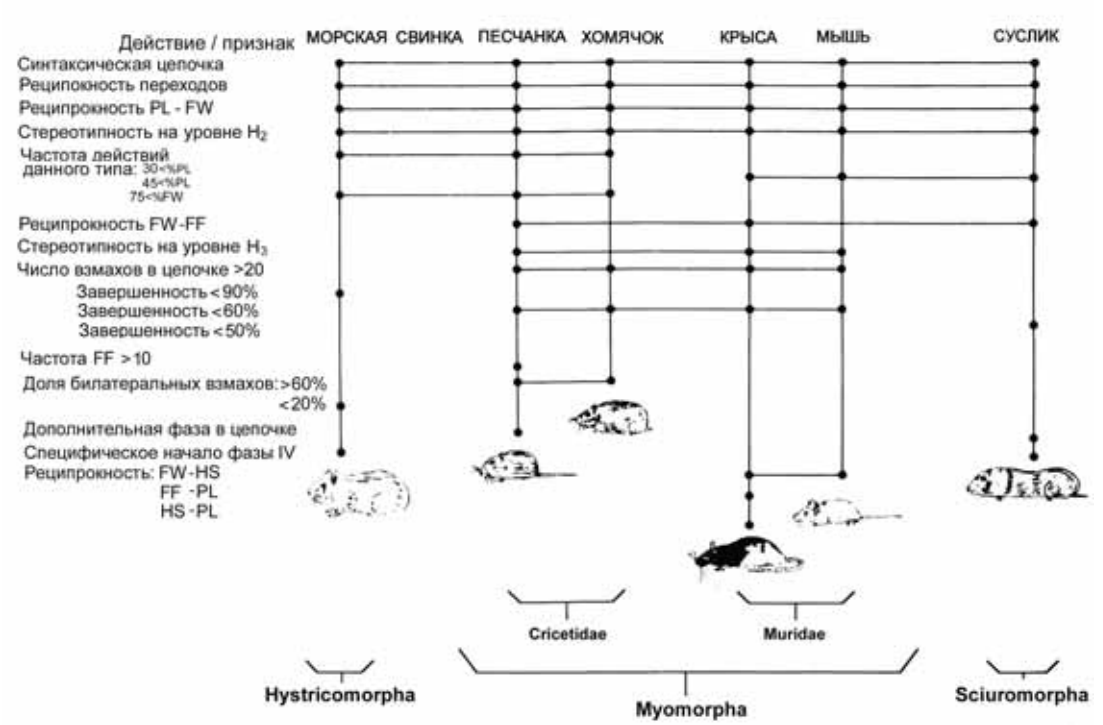


Рис. 10. *Поведенческая таксономия грызунов (ср. Рис. 1), основанная на признаках поведения при груминге, описанных в тексте. Черные точки означают наличие признака у данного вида грызунов. Признаки, общие для двух или нескольких видов, соединены горизонтальными линиями. Видна прогрессивная дифференциация — от признаков, общих для всех видов, до признаков, свойственных определенным подотрядам, семействам и видам.*

Расшифровка обозначений. *Синтаксическая цепочка — наличие синтаксических цепочек, содержащих все 4 фазы. Реципрокность переходов — наличие статистически значимой корреляции между переходами от действия A к действию B и переходами от B к A. Реципрокность PL-FW, FW-FF, FW-HS, FF-PL, HS-PL — реципрокность переходов между конкретными парами действий (PL — лизание лапы; FW — взмах передней лапой при чистке мордочки; FF — рывок передней лапой; HS — встряхивание головой). Стереотипность на уровне H_2 - статистически значимое снижение неопределенности при переходе от уровня H_1 к уровню H_2. Стереотипность на уровне H_3 — статистически значимое снижение неопределенности при переходе от уровня H_2 к уровню H_3. Частота действий данного типа — доля (%) от числа всех действий в процессе груминга. Число взмахов в цепочке — число взмахов в фазах I, II и III. Завершенность — доля цепочек (%), завершившихся фазой IV. Доля билатеральных взмахов — доля (%) этих взмахов среди всех взмахов (включая асимметричные и односторонние). Дополнительная фаза в цепочке — присутствие в цепочке новой фазы в дополнение к обычным четырем. Специфическое начало фазы IV — крайне стереотипное начало*

У Muridae структурированность проявляется и в зависимости завершения синтаксической цепочки от ее начала. Для того, чтобы цепочка достигла фазы IV, частота циклов эллиптических взмахов в фазе I должна превысить некоторый порог (рис. 6). Неизвестно, является ли высокая частота циклов причиной или же следствием целостности цепочки. Однако можно предположить, что вся цепочка порождается как единая структура, компоненты которой взаимозависимы, и что степень активации этой структуры может быть оценена разными способами, либо по частоте взмахов, либо по степени завершенности цепочки.

Еще более ясно структурированность демонстрируется более общими правилами, такими как реципрокность, персеверация и иерархическое группирование. Реципрокность характерна для переходов между действиями у всех шести изученных видов. Всеобщий характер этого правила виден из того, что оно проявляется независимо от способа кодирования потока поведения. Оно проявляется и тогда, когда мы учитываем симметрию или амплитуду взмахов, и тогда, когда делим поведение на разные молекулярные действия. Устойчивость этого правила к способу кодирования — еще один довод в пользу того, что она не является просто следствием случайного комбинирования действий.

Распространенность реципрокности не означает, что это тривиальная и неизбежная характеристика поведенческой последовательности. Хотя все виды демонстрируют реципрокность, они по-разному «применяют» ее к разным действиям. Например, только представители Muridae — мыши и крысы, — демонстрируют статистически значимую реципрокность при переходах между встряхиванием головой и взмахами передних лап при чистке морды.

Реципрокность переходов в парах и триплетах действий является, по-видимому, отражением более общего правила, которое относится к любому набору действий, даже такому, где относительные частоты разных действий сильно различаются. Таким правилом может оказаться «чередующаяся персеверация», приводящая к последовательностям вида AAABBAAABBB или CCCDDDCCCDDD. Другим вариантом может быть «вложение» серий одних действий в серию других действий ("bout 'nesting'"), например AAABBBCCCBBBAAA (BERRIDGE et al., 1987). Чередующаяся персеверация вполне могла бы порождаться следующим алгоритмом: 1. *Выбрать пару действий* A_i *и* B_i. 2. *Выполнить* A_i *и затем сделать выбор (на основании некоторого критерия): либо повторить 2, либо перейти к 3 или 4a. 3. Выполнить* B_i. *Затем (на основании некоторого критерия) либо повторить 3, либо 2, или перейти к 4b. 4a. Вы-*

этой фазы (например, начало облизываний тела у морской свинки с той же стороны, с какой был последний взмах лапой в фазе III, или неизменное начало облизываний тела с середины брюшной поверхности тела в фазе IV у суслика).

брать новое действие A_{i+1}. *Вернуться к 3. 4b. Выбрать новое действие* B_{i+1} *и перейти к 2.*

Разумеется, это только один из многих возможных алгоритмов, способных порождать реципрокность. Однако важно то, что А и В применимы к парам, состоящим из самых разных действий (взмахи передними лапами, рывки, встряхивания головой и лизание лап), точно так же, как синтаксические правила в лингвистике применимы к самым разным существительным и глаголам. На практике, разумеется, эти алгоритмы не универсальны, если учесть, что у всех изученных видов реципрокность наблюдается только в определенных комбинациях действий, таких как лизание лапы и взмахи при чистке лицевой поверхности головы. Вероятно, алгоритм, порождающий реципрокность, управляет только ограниченным действий. Однако и в этой ограниченности можно увидеть сходство с тем, что синтаксические правила лингвистики не являются универсальными для любых слов.

Видоспецифические различия

Несмотря на общность правил, регулирующих поведенческую последовательность, груминг у грызунов шести видов различается по многим качественным и количественным признакам. Например, графическая система записи синтаксических цепочек позволяет сразу распознать видовую принадлежность по отчетливым особенностям: соотношению признаков, касающихся симметрии, продолжительности и т.д. (рис. 3).

Зависимость поведенческих характеристик от размеров тела

Межвидовые различия в последовательности и продолжительности действий подчиняются определенным закономерностям. Некоторые количественные закономерности, определяются, по-видимому, непосредственно признаками морфологии, например, размерами тела. Такие характеристики, как продолжительность эллиптического цикла, положительно связаны с массой тела. Для числа взмахов и общей продолжительности синсактической цепочки обнаружена менее выраженная обратная зависимость. Представляется возможным определить вероятную причину этих зависимостей. По-видимому, можно не рассматривать в качестве такой причины инерцию конечностей и их кинетическую энергию, которые увеличиваются с увеличением веса. Известно, что отношение массы тела к площади его поверхности выше у животных с большим весом, что влияет на кинематику тела (Schmidt-Nielsen, 1984). Однако зависимость между продолжительностью действий и массой тела, возможно, лучше объясняется свойствами нервной системы, чем законами кинематики. К такому выводу можно прийти при попытке понять, почему морские свинки отличаются от других грызунов по длительности эллиптических взмахов и эллиптических циклов.

У морской свинки длительности эллиптического взмаха и эллиптического цикла различаются из-за того, что в каждом цикле взмах заканчивается паузой. Хотя морская свинка весит примерно в три раза больше суслика, длительности эллиптических взмахов у этих двух видов не различаются; но различаются длительности циклов. Продолжительность паузы достаточна для того, чтобы эллиптические циклы морской свинки соответствовали соотношению: $y = 17.4421 \quad x^{0.3928}$, где y — продолжительность цикла, а x — масса (Рис. 4). Продолжительность взмаха должна зависеть от инерции более непосредственно, чем пауза. Если для соответствия указанному соотношению пауза все же требуется, то, следовательно, это соотношение нельзя объяснить только физическими законами. Более привлекательная гипотеза заключается в том, что наблюдаемое соотношение обеспечивается нервной системой: некие «нейронные часы», контролирующие частоту действий, идут с тем меньшей скоростью, чем больше средние размеры взрослых представителей того или иного вида.

Если эта гипотеза верна, то можно предсказать, что даже в том случае, если две особи, относящиеся к разным видам, одинаковы по размерам, то частота эллиптических циклов у них не совпадет. Так, молодая морская свинка весом 250 г будет выполнять циклы с такой же частотой, как и взрослая особь весом 1 кг, а не как взрослая крыса весом 250 г. Аналогичным образом, у 30-граммового детеныша крысы (размером с мышь) частота циклов будет ближе к частоте циклов взрослой крысы, а не взрослой мыши весом 30 г. Предварительные наблюдения в нашей лаборатории дают основания считать, что это предсказание верно: молодые морские свинки и крысы выполняют циклы со скоростью, которую приведенное выше соотношение предсказывает для веса взрослых особей, а не для их собственного веса. Другими словами, наблюдения свидетельствуют в пользу гипотезы о том, что различия в частоте порождаются эндогенно «нейронными часами», а не определяются напрямую размерами тела. Скорость часов задается принципом межвидовой аллометрии («interspecific allometry»: Gould, 1966).

Зависимость от филогенетических связей

Межвидовые различия, касающиеся синтаксических цепочек, реципрокных переходов и других поведенческих признаков нельзя объяснить морфологическими причинами. Другим источником различий в поведении является разная филогенетическая история сравниваемых видов и разная степень сходства их генотипов (см., напр.: Lorenz, 1941; Hinde, 1971; Dewsbury, 1978; Pellis, 1988). Многие различия *а*) в относительной доле тех или иных действий в поведенческой последовательности, *б*) в количественном соотношении билатеральных и односторонних взмахов передними лапами, *в*) в таких характеристиках синтактических цепочек как завершенность и число взмахов, *г*) в стереотипности последовательности действий и *д*) в конкретных действиях, связанных

реципрокными переходами, — объясняются исходя из филогении грызунов. На основе поведенческих признаков можно построить таксономию, учитывающую число видов, близких по тому или иному признаку (рис. 10). Эта поведенческая таксономия соответствует филогенетическим связям между этими видами (рис. 1). Она отражает и базовые признаки, общие для Rodentia, и прогрессивное разделение на подотряды, семейства, роды и виды, которое обнаруживается при рассмотрении дополнительных признаков. У четырех видов, относящихся к Myomorpha, обнаруживается больше сходства друг с другом, чем с представителями Hystricomorpha или Sciuromorpha. Среди Myomorpha, два представителя Cricetidae более схожи между собой, чем с двумя представителями Muridae. И наоборот, Muridae имеют между собой больше общего, чем с Cricetidae.

Есть одно интересное исключение из этой картины прогрессивной дифференциации филогенетических групп. Это связь между Cricetidae и морской свинкой, а также между Muridae и сусликом Белдинга (Sciuromorpha) по сходству относительной доли разных действий в поведенческой последовательности. В то же время, у разных семейств Myomorpha сходство по этому признаку отсутствует. Такое необычное объединение заведомо отдельных подотрядов, или надсемейств (Eisenberg, 1981; Hartenberger, 1985) отражает, возможно, эволюционный параллелизм или конвергенцию этих филогенетически различных групп (Luckert, Hartenberger, 1985). В этой связи интересен тот факт, что недавние исследования последовательности аминокислот ДНК также указывают на связь между Cricetidae (ондатра) и родом *Cavia* (Shoshani et al., 1985).

Нейронные механизмы поведенческого «синтаксиса»

В управлении поведенческими последовательностями при груминге участвуют как ствол мозга, так передний мозг. У крыс структура синтаксических цепочек, реципрокность и стереотипия в значительной степени зависят от центральных механизмов ЦНС: они в целом не нарушаются после деафферентации тактильных рецепторов на мордочке (Berridge, Fentress, 1987*а*). Эти центральные механизмы не локализуются в каком-либо одном отделе мозга, а распределены по всему мозгу (см.: Berridge, 1989b). Например, у децеребрированных животных разделение синтактической цепочки на фазы порождается механизмами заднего мозга, относящимися к варолиевому мосту и продолговатому мозгу (Berridge, 1989*а*, *б*). Реципрокность также в значительной степени обеспечивается задним мозгом (публ. на стадии подготовки).

Однако для полного воспроизведения поведенческих последовательностей недостаточно только ствола мозга. Завершенность синтаксических цепочек существенно зависит от систем переднего мозга. Доля завершенных цепочек снижается на 50% при повреждении стриатума (Berridge, Fentress, 1987*б*) или аксонов дофаминовых нейро-

нов, идущих от substantia nigra и tegmentum к стриатуму (Berridge,1989 *б*). Если механизмы мозга, управляющие грумингом и его «синтаксисом», в целом похожи у разных видов грызунов, то и передний мозг и ствол мозга отвечают и за общие для разных видов характеристики груминга, и за его видоспецифические особенности.

Основные черты поведенческого «синтаксиса» и его видоспецифические вариации у всех видов грызунов (см. рис. 3) регулируются, по-видимому, стволом мозга. Зависимость частоты выполнения эллиптических циклов от размеров тела обеспечивается, вероятно, теми же системами заднего мозга, которые порождают эллиптические циклы (Berridge, 1989*а*). Труднее определить, какие системы отвечают за видоспецифические различия в завершенности цепочек. Эти различия могут определяться теми же системами ствола мозга, которые порождают цепочки. С другой стороны, различия могут зависеть от систем в переднем мозгу, связанных со стриатумом, которые, как упоминалось выше, влияют на завершенность цепочек у крыс. Аналогичным образом, видоспецифические различия в выполнении взмахов и лизаний, а также в иерархическом группировании могли бы, в принципе, определяться на любом уровне. Более общая и сложная регуляция (активация самих правил поведения: синтактического сцепления, реципрокности и иерархического группирования, — а также конкуренция и переключение между ними) осуществляется, по-видимому, путем сложного взаимодействия между системами мозга (Fentress, in press).

Методическое примечание: соответствие между разными способами кодирования поведения.

В заключение обсудим, в какой степени поведенческие последовательности, отраженные при разных способах записи, соответствуют друг другу. Рассмотренные нами три способа записи: графическая нотация, кодирование с помощью символов Берриджа (Berridge et al.,1987), а также модифицированная система кодирования Фентресса и Стилвела (Fentres, Stilwell, 1973) различаются в том отношении, какие именно детали поведения в них учтены. Тем не менее, между записями, полученными разными способами, имеется существенное сходство. Из рис. 2 видно, что две системы символьного кодирования достаточно похожи для того, чтобы можно было перевести одну запись в другую, используя определенные правила. Аналогичным образом, пары и триплеты с реципрокными переходами, выявленные нашей системой кодирования, выявляются и с помощью кодировки Фентресса и Стилвела.

Дополнительная информация о поведении содержится в графической записи и эту запись нельзя вывести из символьной кодировки. Однако перекодирование в обратном направлении возможно. В дальнейшем, вероятно, удастся использовать это соответствие между разными способами записи, чтобы разработать экономный, но

эффективный способ записи поведенческих последовательностей и детального анализа их структуры.

Литература

Attneave F. 1959. Applications of information theory to psychology. Chicago: Holt Rinehart and Winston.

Berridge K.C. 1989*а*. Progressive degradation of serial grooming chains by descending decerebration. Behavioural Brain Research 33: 241-253.

Berridge K.C. 1989*б*. Substantia nigra 6OHDA lesions mimic striatopallidal disruption of syntactic grooming chains: a neural systems analysis of sequence control. Psychobiology 17: 377- 385.

Berridge K.C., Fentress J.C. 1986. Contextual control of trigeminal sensorimotor function. Neurosc. 6: 325-330.

Berridge K.C., Fentress J.C. 1987*а* . Deafferentation does not disrupt natural rules of action syntax. Behav. Brain Res. 23: 69-76.

Berridge K.C., Fentress J.C. 1987*б*. Disruption of natural grooming chains after stiatopallidal lesions. Psychobiology 15: 336-342.

Berridge K.C., Fentress J.C., Parr H. 1987. Natural syntax rules control action sequence of rats. Behav. Brain Res. 23 : 59-68.

Bolles R. C. 1960. Grooming behavior in the rat. J. Сотр. Physiol. Psychol. 53: 306-310.

Chomsky N. 1957. Syntactic structures. Mouton: The Hague.

Dewsbury D.A. 1978. The comparative method in studies of reproductive behavior. In: Sex and behavior (eds T.E. McGill, D.A. Dewsbury, B.D. Sach). Bolles New York: Plenum.

Eisenberg J.F. 1963. A comparative study of sandbathing behavior in Heteromyid rodents. Behaviour 22: 123.

Eisenberg J.F. 1981. The mammalian radiations. Chicago: University of Chicago.

Ewer R.F. 1967. The behavior of the African giant rat. Z. Tierpsychol. 24: 679.

Fentress J.C. 1972. Development and patterning of movement sequences in inbred mice. In: The biology of behavior (ed. J. Kiger). Corvallis Oregon: Oregon State University.

Fentress J.C. 1988. Expressive contexts fine structure and central mediation of rodent grooming. Annls New York Acad. Sc. 525: 18-26.

Fentress J.C. 1990. Organizational patterns in action: local and global issues in action pattern formation. In: Local and global order in perceptual maps (eds G.M. Edelman, W.E. Gall, W.M. Cowan). New York: Wiley.

Fentress J.C., Stilwell F. 1973. Grammar of a movement sequence in inbred mice. Nature 224: 52-53.

Ferron J., Lefebvre L. 1982. Comparative organization of grooming sequences in adult and young sciurid rodents. Behaviour 81: 110-127.

Gardner H. 1985. The mind's new science. Basic Books: New York.

Gould S.J. 1966. Allometric and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev. 41: 587-640.

Hartenberger J.L. 1985. The order Rodentia: major questions on their evolutionary origin re-

lationships and suprafamilial systematics. In: Evolutionary relationships among rodents (eds J.L. Hartenberger , W. Luckett). New York: Plenum.

Hinde R. A. 1970. Animal behaviour. Kogakusha Tokyo: McGrawHill.

Lorenz K. 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden. Suppl. J. Ornithol. 89: 194-294.

Lashley K.S. 1951. The problem of serial order in behavior. In: Cerebral mechanisms in behaviour (ed. L. A. Jeffress). New York: Wiley.

Luckett W., Hartenberger J.L. 1985. Evolutionary relationships among rodents: comments and conclusions. In: Evolutionary relationships among rodents (eds J.L. Hartenberger , W. Luckett). New York: Plenum.

Pellis S.M. 1988. Agonistic *versus* amicable targets of attack and defense: consequences for the origin function and descriptive classification of play fighting. Aggr. Behav. 14 : 85-104. Richmond

Richmond G., Sachs B.D. 1980. Grooming in Norway rats: the development and adult expression of a complex motor pattern. Behaviour 75 : 82-96.

Sachs B.D. 1988. The development of grooming and its expression in adult animals. Annls New York Acad. Sc. 525: 117.

Schmidt-Nielson K. 1984. Scaling: why is animal size so important? Cambridge: University Press.

Shoshani J., Goodman M., Czelusniak J., Braunitzer G. 1985. A phylogeny of rodentia and other eutherian orders: parsimony analysis utilizing amino acid sequences of alpha and beta hemoglobin chains. In: Evolutionary relationships among rodents (eds J.L. Hartenberger , W. Luckett). New York: Plenum.

Slater J.B. 1973. Describing sequences of behavior. — In: Perspectives in ethology (eds G. Bateson, H. Klopfer) . New York: Plenum.

Vowles D.M. 1970. Neuroethology evolution and grammar. — In: Development and evolution of behavior (eds L. R. Aronson, E. Tobach, D. S. Lehrman, J. S. Rosenblatt). San Francisco: Freeman.