

В.А. Непомнящих

СПОНТАННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНСТИНКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

В обзоре рассматриваются простые формы спонтанной изменчивости инстинктивного поведения животных: спонтанные переключения между альтернативными действиями и вариации продолжительности одного и того же действия. Показано, что поведению многих животных свойственны корреляции между последовательными действиями. Эти корреляции усиливают влияние случайных факторов на поведение. В результате изменчивость поведения увеличивается. Таким образом, механизм управления инстинктивным поведением порождает вариации поведения, не запрограммированные заранее.

A.V. Nepomnyashchikh **A. Spontaneous variability in animal instinctive behavior.** The simple cases of spontaneous variability in animal instinctive behavior are reviewed. These are spontaneous switching between alternative actions and variability of action's duration. It is shown that correlations between consecutive actions have been found in a behavior of many animals. These correlations amplify an impact of random fluctuations, noise, on the behavior. As a result, the spontaneous variability of animal behavior increased. Thus, the control mechanism of instinctive behavior generates variations in behavior which are not pre-programmed.

1. Введение

В поведении животных всегда присутствует внешне бессмысленная изменчивость, которую нельзя объяснить изменениями мотивации или внешних стимулов, утомлением, привыканием или обучением. Эта спонтанная изменчивость известна давно и обнаружена даже в так называемых фиксированных комплексах действий (Barlow, 1968; 1977; Dawkins, Dawkins, 1973). Систематическое изучение спонтанной изменчивости долгое время оставалось за рамками этологических исследований. Она традиционно рассматривалась как следствие «шума» — случайных внешних воздействий и случайных же вариаций активности нервной системы. С такой точки зрения, спонтанные вариации инстинктивного поведения — это лишь помеха при изучении его механизмов.

В данном обзоре мы рассмотрим результаты исследований последних двух десятилетий, показывающие, что спонтанные вариации могут порождаться самим механизмом управления поведением. Поэтому изучение спонтанной изменчивости необходимо, чтобы понять, как работает этот механизм.

В Разделе 1 показано, что животному требуется поддерживать определенный уровень изменчивости поведения, чтобы оно было адаптивным. Изменчивость поведения животных принимает самые разнообразные формы, так что и систематический анализ её в рамках отдельной статьи невозможен. Поэтому в следующих разделах рассматри-

ваются наиболее простые формы изменчивости, легче поддающиеся анализу: спонтанные переключения между альтернативными действиями и вариации продолжительности самих действий. Чтобы стало яснее, о каких именно формах изменчивости идет речь, в Разделе 3 приведены конкретные примеры. В Разделе 4 показано, что между вариациями последовательных действий организма существуют корреляционные связи, а в Разделе 5 — как эти корреляции повышают спонтанную изменчивость поведения. Наконец, в Разделе 6 обсуждается значение корреляций и повышенной изменчивости для понимания механизмов инстинктивного поведения.

2. Значение спонтанной изменчивости для поведения

Адаптивное значение спонтанной изменчивости поведения активно обсуждается в последние годы. Прежде всего, спонтанные вариации помогают найти подходящую тактику поведения в постоянно и часто непредсказуемо меняющейся среде. Удачные вариации могут закрепляться в результате обучения (Neuringer, 2004; Непомнящих, 2006; Maye et al., 2007; Faisal et al., 2008; Maye et al., 2007; Fontanini, Katz, 2008). Кроме того, независимо от задач сиюминутной адаптации, изменчивость позволяет животному исследовать окружающий мир и свои собственные возможности в нем. Животному надо «знать», насколько внешняя стимуляция зависит от его действий. Вариации поведения позволяют животному найти те действия, которые изменяют внешнюю стимуляцию, и, таким образом оценить возможности своего влияния на мир (Жданов, 2009; Brembs, 2009).

Даже у «низших» животных спонтанные вариации позволяют приспосабливаться к трудно предсказуемой среде. Например, некоторые пауки-скакуны сем. Salticidae охотятся на других пауков следующим образом. Они забираются на паутину жертвы и вызывают вибрации паутины, перебирая её ногами в определенной последовательности. Жертва может воспринимать эти вибрации как признак того, что в паутину попало насекомое или же появился партнер для спаривания. В этом случае жертва приближается и тогда паук повторяет вибрации с помощью тех же движений ног. Если жертва не реагирует, то скакун варьирует последовательность движений до тех пор, пока не подберет такие параметры вибрации, которые привлекают жертву. Паук заранее не знает, к какому виду относится жертва и какие именно вибрации её привлекают. Жертвами могут быть пауки многих видов, поэтому трудно предположить, что для разных жертв у охотника есть готовый набор сигналов, которые он поочередно пробует. Поэтому при встрече с очередной жертвой ему приходится импровизировать, каждый раз заново подбирая параметры вибрации (Jackson, 2002).

Моллюсков аплизий *Aplysia californica* Cooper (Aplysiidae) кормили в эксперименте полосками водной растительности стандартной длины и ширины. Аплизии поглощают пищу в ходе циклических движений радулы. Каждый цикл состоит из её выдвигания и втягивания, и в течение каждого цикла моллюск поглощает часть полоски. Несмотря на эту стандартную стимуляцию, длительности последовательных циклов различаются более чем на порядок. В результате и длина части полоски, поглощенной за один цикл, варьирует в такой же степени (Lum et al., 2005). Изменчивость циклов определяется не

случайными неконтролируемыми изменениями внешней стимуляции (или не только ими), а спонтанной активностью центрального водителя ритма в нервной системе, управляющего движениями радулы (Proekt et al., 2008). Эта изменчивость обеспечивает эффективное поглощение съедобных растений при минимальной сенсорной информации о них — что и требуется в естественной среде обитания аплизии. Математическое моделирование показало, что высокая изменчивость длительности приводит к расширению диапазона длин полосок, с которыми может справиться моллюск (Proekt et al., 2008). Кроме того, оказалось, что изменчивость может быть полезна для аплизии не только сама по себе: она, возможно, служит и для обучения. Было показано, что при поедании полоски продолжительность циклов постепенно стабилизируется. Это могло бы означать, что моллюск находит оптимальную продолжительность цикла методом проб и ошибок, а затем поддерживает эту продолжительность (Brezina et al., 2006).

У дафний *Daphnia magna* Straus (Daphniidae) при поиске случайно распределенной пищи чередуются броски в вертикальной плоскости и повороты в случайном направлении. Углы поворотов сильно различаются. Моделирование показало, что их дисперсия имеет именно такую величину, которая позволяет дафниям с максимальным эффектом находить пищу, распределенную в пространстве случайным образом (Dees et al., 2008).

Каждая особь жуков-коровок *Coccinella septempunctata* L. предпочитает поворачивать в Т-образном лабиринте в одну и ту же сторону: одни особи — направо, а другие налево. В то же время, в этой тенденции иногда происходит сбой: поворот в противоположную сторону. Математическая модель поведения коровок при поиске добычи на растениях показала, что как предпочтение поворачивать в определенную сторону, так и редкие отклонения от неё имеют адаптивный смысл. Преобладание поворотов в одну сторону повышает вероятность обнаружения случайно распределенной добычи, а отклонения от этой тенденции препятствуют возвращению на уже обследованные участки растений (Girling et al., 2007).

Как видим, определенный уровень изменчивости важен даже для самых простых форм поведения беспозвоночных — вопреки распространенному мнению о рефлекторной природе этого поведения.

3. Спонтанные вариации поведения

В следующих разделах мы ограничимся простыми формами изменчивости, о которых дают представление два примера, приведенных ниже.

В одной и той же ситуации, при действии одних и тех же раздражителей животные могут переключаться между двумя альтернативными реакциями — без видимой причины, которая могла бы вызвать переключение. Например, водяных клопов *Belostoma flumineum* Say (Belostomatidae) помещали 20 раз подряд в Т-образный лабиринт. В целом клопы предпочитают выбирать в лабиринте левый коридор. Однако иногда клопы поворачивают вправо (Kight et al., 2008).

Изменчивости подвержна не только последовательность действий, но и их продолжительность. Так, у медицинских пиявок *Hirudo medicinalis* L. (Hirudinidae), помещенных в сосуд, варьирует продолжительность спонтанных поисковых движений

переднего конца тела. Такие же вариации наблюдаются у особей, закрепленных на одном месте, что исключает влияние стимуляции, вызванной самими движениями, например контактом со стенкой сосуда. Было показано, что начало и окончание поисковых движений вызывается спонтанными вспышками активности определенных нейронов (García-Perez et al., 2005).

4. Вариации последовательных действий и корреляции между ними

Спонтанные вариации поведения не обязательно абсолютно случайны. В них обнаруживаются определенные закономерности. Одна из таких закономерностей — зависимость между вариациями последовательных действий, иными словами, корреляции между ними. Такую зависимость принято называть автокорреляцией. Рассмотрим типичные примеры положительных автокорреляций в поведении:

4.1. Связь между последовательными реакциями на одинаковые сигналы

У человека реакции на последовательные одинаковые раздражители варьируют, причем между количественными характеристиками последовательных реакций часто наблюдается корреляция (Gilden et al., 1995; Gilden, 2009; Wagenmakers et al., 2004). Например, в эксперименте на испытуемых действовали слабым электрическим сигналом, каждый раз одинаковым, через каждые 1.5 - 4.5 с. Если испытуемые чувствовали сигнал, они сообщали об этом экспериментатору. Они реагировали не на каждый сигнал, при этом наблюдалась корреляция в поведении испытуемых: пропуски сигнала (П) и реакции (Р) наблюдались сериями, например ПППРРРРРРППРРРРРРРР. Кроме того, была обнаружена корреляция между сериями пропусков и реакций, с одной стороны, и флуктуациями ЭЭГ — с другой. Эта связь между поведением и ЭЭГ заставляет предполагать, что корреляция между последовательными реакциями объясняется корреляциями в спонтанной активности нервной системы, а не действием внешних факторов (Monto et al., 2008).

Корреляция наблюдается не только между самими последовательными реакциями, но и между их латентными периодами. Когда испытуемым предлагают опознавать буквы, повернутые под разными углами, время, необходимое для опознания, варьирует. Обнаружена корреляция между временами опознания последовательно предъявляемых букв. При этом корреляция сохранялась на протяжении десятков минут, в течение которых испытуемым предъявляли сотни букв (Gilden, 2001).

Если мокрица *Armadillium vulgare* Latreille (Armadillidiidae) во время движения встречается с вертикальными столбиками, она несколько раз подряд может подниматься на каждый следующий столбик, а затем проигнорировать несколько столбиков подряд и пробежать мимо них (Moriyama, Migita, 2004). Аналогичным образом, золотые рыбки *Carassius auratus* L. (Cyprinidae) с большей вероятностью обследуют один и тот же зрительный ориентир при встрече с ним, если в момент предыдущей встрече уже обследовали его. Если же при очередном таком эпизоде рыба проплывала мимо, не обращая внимания на ориентир, то и при следующей встрече с ним вероятность обследования снижалась. В результате, как сами реакции на ориентир, так и проходы мимо него без реакции, повторяются сериями (Непомнящих, 2000).

4.2. Связь между последовательными реакциями на неодинаковые объекты

Личинки ручейников *Chaetopteryx villosa* Fabr. (Limnephilidae) строят домики из твердых частиц, которые они собирают на дне. При этом личинки предпочитают частицы определенного размера, которые прикрепляют к домику; другие частицы отбрасываются после предварительного обследования. В эксперименте личинки находили частицы разного размера в случайном порядке. Можно было бы предположить, что последовательность прикреплений и отбрасываний определяется только размером частиц и поэтому также будет случайной. Однако прикрепления и отбрасывания следуют вовсе не случайно: за прикреплением чаще происходит прикрепление, а за отбрасыванием — отбрасывание (Непомнящих, Подгорный, 1994).

4.3. Связь между последовательными реакциями на разные объекты, предъявляемые одновременно

Птиц-печников *Seiurus aurocapillus* L. (Parulidae) снабжали большим количеством пищевых объектов, относящихся к разным их типам, но одинаково привлекательных. Птицы поедали все объекты, но при этом проявляли тенденцию есть объекты каждого типа сериями (Zach, Falls, 1978).

В другом эксперименте у цыплят наблюдали переключение между сериями реакций на пищевые объекты, отличающиеся только цветом. Цыплятам предлагали смесь зерен риса, одни из которых хорошо отличались по цвету от окружающего фона, а другие были менее заметны. В течение нескольких минут цыплята клевали зерна только одного цвета, затем на несколько минут могли переключиться на другой цвет, чтобы потом снова вернуться к выбору прежнего цвета (Dawkins, 1971). Другими словами, текущие реакции цыплят зависят от их предыдущего поведения. В этом эксперименте осталось неясным, чем вызывается переключение реакций с одного цвета на другой. Во всяком случае, переключение вряд ли можно объяснить насыщением, так как цыплята переключались между одинаковыми зернами риса, различающимися лишь по цвету.

4.4. Связь между спонтанными действиями

У золотых рыбок в аквариуме чередуются периоды быстрого и медленного плавания. Между продолжительностями последовательных периодов быстрого плавания (разделенных медленным плаванием) наблюдается корреляция. То же самое касается и периодов медленного плавания (Fauge et al., 2003). Аналогичным образом, у копепод *Costocalanus darwini* Lubbock (Calanidae) обнаружена корреляция между продолжительностями последовательных периодов, а также между периодами покоя (Schmitt et al., 2006).

У тлей *Aphis fabae* Scopoli (Aphididae) в однородной среде, без пищи, периоды быстрого почти прямолинейного движения с небольшими поворотами чередуются с периодами медленного движения. В ходе последнего величина поворотов становится значительно выше. Другими словами, имеется корреляция между величиной последо-

вательных поворотов: при быстром движении эти повороты малы, а при медленном — угол поворотов увеличивается (Mashanova et al., 2010).

Дрозофил *Drosophila melanogaster* L. (Drosophilidae) закрепляли на вращающейся оси в установке с равномерным освещением без каких-либо ориентиров. В этих условиях у них наблюдается «полет» с поворотами, разделенными интервалами разной длительности. Длительности последовательных интервалов варьируют и связаны положительной корреляцией, причем эта связь прослеживается не только между соседними интервалами, но и удаленными во времени один от другого (Maue et al., 2007). Кроме того, повороты вправо и влево следуют не в случайном порядке, а сериями (тот же источник). Эта корреляция между направлением последовательных поворотов наблюдается у дрозофил и в свободном полете, в зрительно однородной среде (Reynolds, Frye, 2007)

4.5. Различия в автокорреляциях у разных видов

Автокорреляции свойственны многим физическим процессам, а не только биологическим. Можно было бы предположить, что это свойство и вызванная им повышенная изменчивость поведения животных — просто неизбежное следствие законов динамики сложных систем, не имеющее биологического смысла и проявляющееся независимо от состояния животного и его потребностей. Однако имеющиеся к настоящему времени факты показывают, что это не так.

В Разделе 4.4 упоминалась связь между последовательными интервалами движения у золотых рыбок, копепод и дрозофил. У некоторых других организмов такой связи не обнаружено. Так, у нематоды *Caenorhabditis elegans* Maupas (Rhabditidae) интервалы относительно плавного движения разделены резкими, т. н. омега-видными поворотами. Между продолжительностями этих интервалов корреляции не обнаружено (Srivastava et al., 2009). Не обнаружено корреляции и между продолжительностями циклов питания у аплии, о которых говорилось в Разделе 2 (Horn et al. (2004). Более того, корреляции могут быть и отрицательными, например в спонтанной двигательной активности лабораторных крыс. В постоянной темноте у них наблюдаются повышения и понижения уровня активности в интервалах времени от нескольких часов до нескольких минут. Уровни активности в последовательных интервалах связаны отрицательной корреляцией (Chialvo et al., 2007).

4.6. Различия автокорреляций у одного и того же организма

Даже у представителей одного и того же вида величина корреляции может изменяться в зависимости от текущей ситуации. Электрические рыбы *Gymnotus carapo* (Раздел 4.2) способны изменять величину корреляции в зависимости от того, находятся ли они в одиночестве или получают сигналы от другой особи (Саринго, 2004). Величина корреляции между последовательными реакциями человека на сигнал различается в зависимости от характера сигнала, а также от того, какая именно реакция измеряется (Wagenmakers et al., 2004).

4.7. Заключение

Положительные корреляции между последовательными вариациями поведения обнаружены у организмов разного эволюционного уровня, относящихся к самым разным таксономическим группам. Эти корреляции наблюдаются в однородных экспериментальных условиях. Последний факт указывают на то, что корреляции в поведении вызываются не внешними сигналами, а порождаются спонтанно, самим механизмом, управляющим поведением. Автокорреляции различаются у разных видов по величине и знаку, а также могут изменяться у одной и той же особи. Этот факт можно рассматривать как дополнительное указание на то, что автокорреляции находятся под контролем ЦНС.

5. Автокорреляции и диапазон изменчивости поведения

5.1. Авторегрессионные модели

Положительные автокорреляции в поведении приводят к тому, что его изменчивость оказывается большей, чем можно ожидать от процесса, в котором последовательные величины, такие как интенсивность реакции или интервалы между действиями, не зависят друг от друга. Это можно показать на примере линейной авторегрессионной модели (ЛАР), которая часто используется для описания процессов, характеризующихся наличием автокорреляций (Box et al. 1994; Wagenmakers et al., 2004):

$$X(t) = c + k_1 X(t-1) + k_2 X(t-2) + \dots + k_n X(t-n) + \xi(t), \quad 1)$$

где $X(t)$ — переменная, характеризующая состояние животного в момент времени t ; $X(t-1) \dots X(t-n)$ — значения переменной в предыдущие моменты времени; $\xi(t)$ — гауссовский шум с нулевым средним значением, который имитирует действие случайных факторов на поведение; c — константа; $k_1 \dots k_n$ — коэффициенты, определяющие величину корреляции текущего и прошлых значений переменной X . Величина n называется порядком авторегрессионной модели. Часто процессы с корреляцией удовлетворительно моделируются с помощью ЛАР первого порядка, в котором $X(t)$ зависит только от $X(t-1)$:

$$X(t) = c + k_1 X(t-1) + \xi(t) \quad 2)$$

Уравнение (2) демонстрирует свойства, существенные для поведения живых организмов:

Автокорреляция приводит к тому, что при $0 < k < 1$ величина $X(t)$ подвержена стационарным непериодическим колебаниям вокруг среднего значения, равного:

$$\bar{X}(t) = \frac{c}{1-k_1} \quad 3)$$

За большими значениями $X(t)$ чаще следуют большие значения, а за малыми — малые. Соответственно, если в модели величина $X(t)$ описывает мотивацию, которая запускает некоторое действие при превышении определенного порога, то это действие будет иметь тенденцию повторяться. Если же $X(t)$ описывает чувствительность к внешнему сигналу, то и реакции, и пропуски реакций на одинаковые последовательные сигналы будут наблюдаться сериями. Наконец, если $X(t)$ — это продолжительность действия, то продолжительности последовательных действий будут связаны положительной корреляцией.

Изменчивость поведения, описываемого ЛАР, может быть очень большой. Дисперсия $X(t)$ в уравнении (1) равна:

$$\text{Var}\{X(t)\} = \frac{\sigma^2}{1-k_1^2} \quad (2)$$

где σ^2 — дисперсия гауссовского шума $\xi(t)$. При $0 < k < 1$ эта дисперсия превышает дисперсию гауссовского шума, а при $k = 1$ становится бесконечной. Таким образом, зависимость текущего состояния животного от его же состояния в прошлом усиливает влияние случайных факторов на поведение. В результате *увеличивается диапазон изменчивости поведения*. Аналогичное увеличение изменчивости имеет место и в авторегрессионных моделях более высокого порядка.

5.2. Использование ЛАР для моделирования поведения животных

Приведем некоторые примеры использования ЛАР для моделирования поведения животных. У золотых рыбок в аквариуме с однородным освещением наблюдается изменчивость кривизны траектории и скорости движения. В то же время у них обнаружена корреляция величины и направления последовательных поворотов, а также корреляция скорости движения в последовательные моменты времени. Эти корреляции действуют на протяжении, по крайней мере, десятков минут. Если измерять названные показатели через каждые 60 мин, то корреляции между ними воспроизводятся с помощью ЛАР первого порядка. Если измерения производятся чаще, то для моделирования поведения рыб лучше подходят ЛАР более высокого порядка (Matis et al., 1973). У акулы-няньки *Ginglymostoma cirratum* Bonnaterre (Ginglymostomatidae) обнаружены аналогичные автокорреляции (Matis et al., 1975; Gerald et al., 1978).

ЛАР первого порядка было также использовано для моделирования зависимости между последовательными поворотами у окунеобразных рыб *Kublia mugil* Forster (Kuhliidae). Из-за этой зависимости рыбы двигались петлями, направление которых со временем менялось, т.е. серии поворотов вправо сменялись сериями поворотов влево (Gautrais et al., 2009). Аналогичные серии поворотов и петли у коллемболы *Protaphorura armata* Tullberg (Onychiuridae) моделируются с помощью ЛАР второго порядка (Wiktorsson et al., 2004). Изменения скорости и кривизны траектории у домашних мух также моделируются с помощью ЛАР, от первого до седьмого порядка для разных особей (Takahashi et al., 2008).

Помимо моделирования передвижения, ЛАР используются в том же ключе в отно-

шение других форм поведения. У электрических рыб *Gymnotus carapo* L. (Gymnotidae) варьируют интервалы между разрядами электрического органа (Саригто et al., 2001). Для моделирования этих вариаций у разных особей были использованы ЛАР от третьего до седьмого порядка. Личинки тутового шелкопряда *Bombix mori* L. (Bombycidae) в процессе плетения кокона закрепляются в разных точках на его внутренней поверхности. Последовательность смены этих точек воспроизводится с помощью ЛАР четвертого порядка (Kaise et al., 2003).

Наконец, у личинок ручейников *Ch. villosa* последовательные реакции на частицы строительного материала также удастся моделировать с помощью ЛАР первого порядка (Непомнящих, Попов, Редько, 2008). В этом случае исход реакции (прикрепление или отбрасывание частицы) определяется взаимодействием автокорреляций, шума и размера частиц.

5.3. Заключение

В той мере, в какой ЛАР реалистично отражают поведение животных разных видов, можно заключить, что у этих животных следует ожидать и повышенную изменчивость поведения. Во многих случаях автокорреляции в поведении точнее описываются не с помощью ЛАР, а более сложными, нелинейными авторегрессионными моделями. В рамках одной статьи невозможно рассмотреть все эти модели. Важно только отметить, что положительные автокорреляции приводят к усилению флуктуаций поведения, вызванных случайными факторами.

6. Обсуждение

Большинство фактов, рассмотренных в данном обзоре, относится к поведению, которое обычно квалифицируется как стереотипное, инстинктивное, генетически запрограммированное. Согласно представлениям традиционной этологии, цепь инстинктивных действий запускается, если соответствующая мотивация достигает определенного порогового уровня и на животное действуют специфические пусковые стимулы. Однажды начавшись, действия осуществляются в соответствии с программой, предопределенной генетическими факторами и прошлым опытом особи. Поведение прекращается, если мотивация снижается до порогового уровня, при действии тормозных стимулов, а также в результате утомления животного или его привыкания к повторяющейся стимуляции. Действие может также прекратиться или из-за конфликта с мотивацией, определяющей другой тип поведения (Хайнд, 1975). Вариации поведения, если они не объяснялись эти факторами, традиционно игнорировались. Однако результаты, полученные в основном за последние два десятилетия, показывают, что случайная, внешне бессмысленная изменчивость несет вполне определенную информацию об организации поведения живых организмов:

Механизм управления поведением самых разных животных порождает автокорреляции — зависимость между характеристиками повторяющихся действий животного.

Вследствие автокорреляций расширяется диапазон спонтанной изменчивости поведения.

По крайней мере некоторые животные способны регулировать силу автокорреляций и, соответственно, размах изменчивости своего поведения.

Таким образом, порождение вариаций и регуляция их диапазона — результат работы механизма, управляющего инстинктивным поведением. Этот вывод показывает, насколько неадекватна широко распространенная метафора, которая сравнивает инстинкт с программой, запускающей стереотипные действия при наличии специфической мотивации и пусковых стимулов. Скорее можно утверждать, что инстинкт — это не программа стереотипного поведения, а механизм, порождающий вариации поведения, не запрограммированные заранее.

Мы рассмотрели очень простые формы изменчивости поведения, которые в целом можно свести к вариациям интенсивности или чередованию альтернативных действий. Эта простота позволила обнаружить закономерности в спонтанных вариациях поведения и строить несложные модели для их описания. Однако изменчивость, наблюдаемая даже у «низших» животных, часто оказывается гораздо более разнообразной и вряд ли может быть объяснена автокорреляциями.

Сложная изменчивость обнаружена у личинок грибных комариков *Leptomorphus* sp. (Diptera, Mucetophilidae). Они плетут «ковёр» на поверхности гриба для улавливания его спор. Изготовление ковра включает большое число отдельных действий. В эксперименте насекомые могут плести ковер на гладкой стеклянной поверхности, где отсутствуют стимулы, которые могли бы вызвать изменение последовательности действий личинки. Тем не менее, и в таких условиях последовательность подвержена значительной спонтанной изменчивости. У личинки постоянно наблюдаются новые варианты последовательностей, причем однажды появившийся вариант может повторяться несколько раз (Eberhard, 1990). Тем более не поддается простому описанию изменчивость песни многих видов птиц. Известно, что в песне птиц присутствуют и сложные последовательности из многих элементов и изменчивость этих последовательностей. Эта изменчивость сама подвержена изменениям. У японской амадины *Lonchura striata domestica* L. (Estrildidae) последовательность элементов в песне самца варьирует значительно в отсутствие самки, чем в её присутствии. Предполагается, что в первом случае вариации служат для исследования «моторного пространства», а песня в присутствии самки — это лучшие последовательности из числа опробованных во время одиночного пения (Sakata et al., 2008). Изменчивость последовательности элементов может быть высока во время так называемой инновационной фазы пения, тогда как в остальное время, в течение инерционной фазы, последовательность более или менее стереотипна. Такое чередование фаз с высокой и низкой изменчивостью обнаружено у камышевки-барсучка *Acrocephalus schoenobaenus* (Панов и др., 2004) и обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella* L. (Emberizidae) (Панов и др., 2006). Закономерности спонтанной изменчивости сложного по-

ведения еще только предстоит выяснить. Поиск адекватных методов описания и моделирования спонтанной изменчивости, изучение законов, которым она подчиняется, позволили бы лучше понять, как организовано инстинктивное поведение.

Литература

- Жданов А.А. 2009. Автономный искусственный интеллект. М.: Бином. Лаборатория знаний. Изд. 2-е. 359 с.
- Непомнящих В.А. 2000. Изменчивость реакции на зрительный раздражитель у золотых рыбок *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces). Журн. общей биологии 61(2): 315-324.
- Непомнящих В.А. 2003. Противоречие между оптимизацией и упорядоченностью в строительном поведении личинок ручейников *Chaetopteryx villosa* Fabr. (Limnephilidae: Trichoptera) Журн. общ. биологии 64(1): 45-54.
- Непомнящих В.А. 2006. Модели автономного поискового поведения. От моделей поведения к искусственному интеллекту: 200-242. Коллективная монография под общ. ред. Редько В.Г. М.: УРСС.
- Непомнящих В.А., Попов Е.Е., Редько В.Г. 2008. Бионическая модель адаптивного поискового поведения Известия РАН. Серия теория и системы управления. № 1: 85-93.
- Непомнящих В.А., Попов Е.Е., Редько В.Г. 2009. Значение автокорреляций для эффективного решения задач поиска Методы и средства обработки информации: Третья Всероссийская научная конференция: Труды конференции: 388-393М.: ВМиК МГУ; МАКС Пресс,
- Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Зыкова Л.Ю. 2006. Организация песни у обыкновенной овсянки, *Emberiza citrinella* (Aves: Emberezidae) Зоол. журн. 85(9): 1-13.
- Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышовки-барсучка *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeriformes, Sylviidae) Зоол. журн. 83(4): 464-479.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М: Мир. 855 с.
- Barlow G. W. 1968. Ethological units of behavior. In: The central nervous system and fish behavior: 217-232. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Barlow, G. W. 1977. Modal action patterns. In: How animals communicate: 98-134. Bloomington: Univ. Indiana Press,).
- Vox G.E., Jenkins G.M., Reinsel G.C. 1994. Time series analysis: forecasting and control. 4rd. Hoboken, N. Y., USA: Wiley. 784 pp.
- Brembs B. 2009. The importance of being active. Journal of Neurogenetics 23(1): 120- 126.
- Brezina M., Proekt A., Weiss K. R. 2006. Cycle-to-cycle variability as an optimal behavioral strategy. Neurocomputing 69: 1120—1124.
- Capurro A., Longtin A., Bagarinao E., Sato S., Macadar O., Pacdaman K. 2001. Variability of electric organ discharge interval duration in resting *Gymnotus carapo*. Biol. Cybern. 84: 309-321.
- Capurro A. 2004. Noise autocorrelation and jamming avoidance performance in pulse type electric fish. Bull. Mathematical Biology 66: 885—905.
- Chialvo D. R., Cambras T., Diez-Noguera A. 2007. Uncovering hidden fluctuations in a circadian rhythm. Working paper: <http://www.chialvo.net/psprints.html>
- Dawkins M. 1971. Shifts of 'attention' in chicks during feeding Animal Behaviour. 19: 575-582.
- Dawkins, R., Dawkins M. 1973. Decisions and the uncertainty of behaviour. Behaviour 45: 83-103.
- Dees N.D., Bahar S. Moss F. 2008. Stochastic resonance and the evolution of *Daphnia* foraging strategy. Phys. Biol.: 1-6.
- Eberhard W.G. 1990. Imprecision in the behavior of *Leptomorphus* sp. (Diptera, Mucetophilidae) and the evolutionary origin of new behavior patterns. Journal of Insect Behavior 3: 327-357.

- Faisal A.A., Selen L.J., Wolpert D.M. 2008. Noise in the nervous system. *Nature Reviews Neuroscience* 9: 292-303.
- Fontanini A., Katz D.B. 2008. Behavioral states, network states, and sensory response variability. *J. Neurophysiol.* 100: 1160-1168.
- Garcia-Perez E., Mazzone A., Zoccolan D., Robinson H.P.C. Torre V. 2005. Statistics of decision making in the leech. *J. Neuroscience* 25: 2597-2608.
- Gautrais J., Jost Ch., Soria M., Campo A., Motsch S., Fournier R., Blanco S., Theraulaz G. 2009. Analyzing fish movement as a persistent turning walker. *J. Math. Biol.* 58: 429—445.
- Gerald K. B., Matis J., Kleerekoper H. 1978. A stochastic locomotor control model for the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Journal of Mathematical Biology* 6: 37-48.
- Gilden D.L. 2001. Cognitive emissions of 1/f noise. *Psychological Review* 108: 33-56.
- Girling R.D., Hassall M., Turner J.G. 2007. Do turning biases by the 7-spot ladybird, *Coccinella septempunctata*, increase their foraging efficiency? *Behaviour* 144: 143-163.
- Horn C.C., Zhurov Y., Orekhova I., Proekt A., Kupfermann I., et al. 2004. Cycle-to-cycle variability of neuromuscular activity in *Aplysia* feeding behavior. *J. Neurophysiol.* 92: 157-180.
- Jackson R.R. 2002. Trial-and-error derivation of aggressive-mimicry signals by *Brettus* and *Cyrtba*, spartaeine jumping spiders (Araneae: Salticidae) from Israel, Kenya, and Sri Lanka. *New Zealand Journal of Zoology* 29: 95—117.
- Kaise T., Miura M., Morikawa H., Iwasa M. 2003. Stochastic model for the direction of a silkworm body during cocoon construction. *Journal of Insect Biotechnology and Sericology* 72: 171-175.
- Kight S. L., Steelman L., Coffey G., Lucente J., Castillo M. 2008. Evidence of population-level lateralized behaviour in giant water bugs, *Belostoma flumineum* Say (Heteroptera: Belostomatidae): T-maze turning is left biased. *Behav. Processes* 79: 66-69.
- Lum C.S., Zhurov Yu., Cropper E.C., Weiss K.R., Brezina V. 2005. Variability of swallowing performance in intact, freely feeding *Aplysia*. *J. Neurophysiol.* 94: 2427-2446.
- Mashanova A., Oliver T.H., Jansen A.A. 2010. Evidence for intermittency and a truncated power law from highly resolved aphid movement data. *Journal of Royal Society Interface* 7: 199—208.
- Matis J., Kleerekoper H., Gensler, P.A. 1973. Time series analysis of some aspects of locomotor behavior of goldfish, *Carassius auratus* L. *Biological Rhythm Research* 4: 145-158.
- Matis J. H., Kleerekoper H., Gruber D. 1975. The locomotor behavior of the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*; A time series analysis. *Acta Biotheoretica.* 24 :127-135.
- Maye A, Hsieh Chih-hao, Sugihara G., Brembs B. 2007. Order in spontaneous behavior. *PLoS ONE.* 2(5): 1-14. e443. www.plosone.org.
- Monto S., Palva S., Voipio J., Palva J.M. Very slow EEG fluctuations predict the dynamics of stimulus detection and oscillation amplitudes in humans. *J. Neuroscience* 2008 28: 8268—8272.
- Moriyama T., Migita M. 2004. Decision making and anticipation in hill bugs (*Armadillium vulgare*) Computing Anticipatory systems: CASYS'03 — Sixth International Conference (ed. Dubois D.M.). Amer. Inst. of Physics: 459-464.
- Neuringer A. 2004. Reinforced variability in animals and people. *Amer. Psychologist* 59: 891-906.
- Proekt A., Wong J., Zhurov Yu., Kozlova N., Weiss K.R., Brezina V. 2008. Predicting adaptive behavior in the environment from central nervous system dynamics. *PLoS ONE.* 3(11): 1-15. e3678. www.plosone.org.
- Reynolds A.M., Frye M.A. 2007. Free-flight odor tracking in *Drosophila* is consistent with an optimal intermittent scale-free search. *PLoS ONE.* 4(4): 1-9. e354. www.plosone.org.
- Sakata J.T., Hampton C.M., Brainard M.S. 2008. Social modulation of sequence and syllable variability in adult birdsong. *J. Neurophysiol.* 99: 1700-1711.

- Schmitt F.G., Seuront L., Hwang J.-Sh., Souissia S., Tseng L.-Ch. . 2006. Scaling of swimming sequences in copepod behavior: data analysis and simulation. *Physica A* 364: 287-296.
- Srivastava N., Clark D.A., Samuel A.D.T. 2009. Temporal analysis of stochastic turning behavior of swimming *C. elegans*. *J. Neurophysiol.* 102: 1172-1179.
- Takahashi H., Horibe N. Shimada M., Ikegami T. 2008. Analyzing the house fly's exploratory behavior with autoregression methods. *Journal of the Physical Society of Japan.* 77: 784-802.
- Wagenmakers E.-J., Farrel S., Ratcliff R. 2004. Estimation and interpretation of $1/f^a$ noise in human cognition. *Psychonomic Bulletin and Review* 11: 579-615.
- Wiktorsson M., Rydén T., Nilsson E., Bengtsson G. 2004. Modelling the movement of a soil insect. *J. Theo. Biol.* 231: 497-513.
- Zach R., Falls J.B. 1978. Prey selection by captive ovenbirds (Aves: Parulidae). *Journal of Animal Ecology* 47: 929-943.

Непомнящих Валентин Анатольевич
кандидат биологических наук
Институт биологии внутренних вод РАН
непом@ibiw.yaroslavl.ru