

## **Применение идей теории информации для оценки сложности этограмм на примере анализа поведения птенцов чаек в открытом поле**

Работа выполнена под руководством Ж.И. Резниковой и поддержана грантом

Интеграционного проекта № 21 СО РАН.

Сурадейкина М. А., Друзяка А.В., Пантелеева С. Н.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, e-mail: [maff14@yandex.ru](mailto:maff14@yandex.ru)

Институт систематики и экологии животных СО РАН, e-mail: [decartez@gmail.com](mailto:decartez@gmail.com)

Институт систематики и экологии животных СО РАН, e-mail: [psofia@mail.ru](mailto:psofia@mail.ru)

### **Введение**

Одна из важных проблем в изучении поведения животных - это поиск надежного критерия для оценки изменчивости и сложности поведенческих последовательностей. В эволюционной биологии изменчивость известна как важный механизм видообразования у животных, и различия в поведенческих стереотипах имеют высокую диагностическую ценность для идентификации видов. Изменчивость поведения в популяциях служит основой для их фракционирования на основе поведенческого, когнитивного и социального типов специализации, что делает сообщество животных в более приспособленным к непредсказуемым изменениям окружающей среды [5].

Наиболее подходящим математическим инструментом для оценки сложности поведенческих последовательностей нам представляется измерение сложности, основанное на применении идей, связанных с понятием Колмогоровской сложности [3]. Мы используем этограммы (то есть, запись поведенческих актов в виде букв некоего алфавита) как пример «биологического текста». В нашем случае алфавит - это весь набор элементарных поведенческих актов, характерный для изучаемых животных, а последовательность букв — демонстрируемое поведение. Мы используем приближение к оценке Колмогоровской сложности, которое получают с помощью алгоритмов сжатия данных. Текст, сжатый архиватором, представляет собой некую «программу», которая затем при декодировании интерпретируется таким образом, что на выходе мы видим исходный текст. Эта «программа» и является достижимым приближением к Колмогоровской минимальной программе [6; 13]. Хотя ранее оценивалась сложность различных, в том числе, и биологических «текстов» [9], идеи Колмогоровской сложности к оценке сложности этограмм были применены лишь недавно [4; 12]. В данной работе мы оцениваем сложность этограмм с помощью метода, разработанного Б.Я. Рябко для анализа биологических текстов на основе идей Колмогоровской сложности и проверки

статистических гипотез [14]. Этот метод заключается в статистической проверке гипотезы  $H_0$  (последовательности порождаются одним источником), против гипотезы  $H_1$  (последовательности порождаются разными источниками, имеющими разную колмогоровскую сложность). Практически это можно сделать следующим образом: (1) из последовательностей, которые нужно сравнить, выбираются фрагменты  $(x_1...x_t)$  одинаковой длины  $t$  так, чтобы к получившимся выборкам можно было применить критерий Манна-Уитни (в каждой из выборок должно быть не менее 3 значений признака, в выборочных данных не должно быть совпадающих значений или таких совпадений должно быть очень мало); (2) сложность каждого фрагмента определяется как  $K(x_1...x_t) = |\phi(x_1...x_t)| / t$ , где  $\phi$  – архиватор, а  $|\phi(x_1...x_t)|$  – длина сжатого архиватором фрагмента последовательности; (3) с помощью критерия Манна-Уитни проверяется гипотеза  $H_0$  (между уровнем сложности в рассматриваемых выборках нет существенного различия), против гипотезы  $H_1$  (уровень сложности в рассматриваемых выборках существенно различается).

В представляемом докладе мы анализируем с помощью данного метода поведение птенцов озерной чайки при тестировании их в открытом поле. Нас интересует сравнение поведения птенцов разного ранга, что у чаек определяется последовательностью выклева. Есть основания полагать, что ранг птенца в раннем возрасте оказывает влияние на весь жизненный сценарий птицы. Данная работа является первым шагом применения анализа сложности поведения птенцов для предсказания их будущего поведения.

Поясним биологический смысл нашей задачи. Озерные чайки относятся к колониальным, полувыводковым птицам, птенцы которых появляются с открытыми глазами и хорошо опушёнными, но некоторое время находятся в гнезде, где их выкармливают родители. В возрасте недели птенцы уже могут плавать и ходить вблизи гнезда и самостоятельно подбирать мелких беспозвоночных, а так же воровать еду у соседей по колонии, но корм, который приносят родители, необходим им до подъема на крыло ( 25 - 30 дней). В выводке обычно 3 птенца. Яйца откладываются с интервалом не менее 24 часов. Птенца, вылупившегося из первого яйца, называют птенцом 1го ранга, или А-птенцом, соответственно, птенцы, вылупившиеся из 2-го и 3-го яиц – это птенцы 2го и 3го рангов, или В- и С-птенцы [1]. Младший птенец в выводке, как правило, проигрывает собратьям в росте [10].

Известно, что агрессивность, интенсивность выпрашивания корма у родителей и другие поведенческие характеристики различаются у птенцов разных рангов различаются [7,8]. «Поведенческие решения», которые бы позволили С-птенцам получить некоторые

преимущества и догнать в росте А-птенцов, изучены недостаточно. В данной работе мы пытаемся частично ответить на этот вопрос с помощью оценки сложности поведенческих последовательностей птенцов в «открытом поле».

Тест «открытое поле» («ОП») широко применяется в этологии, физиологии и генетике для определения психофизиологических характеристик животных (тревожность, страх перед новой обстановкой, оперативная и долговременная память, когнитивные способности и т.п.). Установка для проведения теста представляет собой квадратную или круглую арену, расчерченную для удобства наблюдателя на клетки равной площади. Животное помещается в центр арены, а затем наблюдатель фиксирует параметры его поведения. Чаще всего «открытое поле» используется в физиологии и токсикологии для тестирования мышей и крыс [2]. Для птиц такие работы выполнялись на куриных, что позволило нам применить для сравнения основные параметры поведения как показатели исследовательского поведения или страха перед новой средой: продолжительность латентного периода начала движения, локомоторную активность, количество обойденных за время эксперимента клеток, латентный период начала вокализаций, количество актов визуальной ориентации в качестве показателей исследовательского поведения или страха перед новой средой [11].

Таким образом, конкретной целью нашей работы было сравнить поведение птенцов озерной чайки в условиях «открытого поля» и оценить сложность их поведения в разном возрасте, в зависимости от их рангов.

## **Материалы и методы**

Эксперимент проводился на Карасукском научном стационаре ИсиЭЖ СО РАН в 2012 г. Тестировали птенцов в экспериментальной установке «открытое поле», которая представляла собой закрытую со всех сторон, звукоизолированную, ярко освещенную, круглую арену диаметром 80 см, разделенную на области и секторы. Птенца сажали в центр ОП, оставляли в темноте на 2 мин., затем включали свет и в течение 5 мин фиксировали поведение птенца с помощью видеокамеры. Эксперимент проводился с одними и теми же птенцами, однократно, с каждым в возрасте 3х, 9-ти, и 15-ти дней.

Было взято по одному птенцу каждого ранга из 9 гнезд, в каждом из которых было по 3 птенца, всего 27 птенцов. По каждой полученной 5-минутной видеозаписи составлялась этограмма. При анализе видеозаписей каждые 0,5 секунды отмечались изменения в положении птенца, а также все его действия.

Для этого использовался словарь элементарных актов поведения, представленный в таблице 1:

Таблица 1

| состояния птенца |           |   |  | действия птенца               |                            |         |
|------------------|-----------|---|--|-------------------------------|----------------------------|---------|
| область ОП       | сектор ОП | положения тела птенца по отношению к краю | Положения головы (30 и 90 - это градусы отклонения от положения "прямо") | сидит<br>стоит<br>или<br>идет | другие                     |         |
| А                | 1         | 0   | прямо_перед  | Сидит                         | движения<br>головой        | вниз    |
| В                | 2         | 1   | верх_налево  | Стоит                         |                            | направо |
| С                | 3         | 2   | верх_вперед  | Идет                          |                            | вверх   |
|                  | 4         | 3   | верх_направо   |                               |                            | налево  |
|                  | 5         | 4   | прямо_налево_90  |                               | клюет                      | пол     |
|                  | 6         | 5   | прямо_налево_30  |                               |                            | стенку  |
|                  | 7         | 6   | прямо_направо_30   |                               | трясет головой             |         |
|                  | 8         | 7   | прямо_направо_90   |                               | пищит                      |         |
|                  |           |   | низ_налево   |                               | расправляет крылья         |         |
|                  |           |   | низ_вперед   |                               | чистится                   |         |
|                  |           |   | низ_направо  |                               | дефекация                  |         |
|                  |           |   |  |                               | смена направления движения |         |
|                  |           |   |  |                               | ничего не делает           |         |

В качестве «алфавита» для составления словаря элементарных актов мы взяли степень удаления птенца от центра ОП (центр, середина или край), 8 различных положений корпуса птенца относительно центра и стенок, и 11 различных положений головы.

Поведение каждого птенца было представлено в виде таблицы из 600 строк, которая выглядела следующим образом (см.):

**Таблица 2**

| <b>время от начала эксперимента (с)</b> | <b>область ОП</b> | <b>положение корпуса</b> | <b>положение головы</b> |
|---|-------------------|--------------------------|-------------------------|
| 0,0                                     | A                 | 6                        | прямо_лево_30           |
| 0,5                                     | A                 | 6                        | низ_перед               |
| 1,0                                     | A                 | 6                        | прямо_лево_30           |
| 1,5                                     | A                 | 6                        | низ_перед               |
| 2,0                                     | A                 | 6                        | прямо_перед             |
| 2,5                                     | B                 | 7                        | прямо_право_30          |
| 3,0                                     | B                 | 7                        | прямо_право_30          |
| 3,5                                     | B                 | 7                        | прямо_право_90          |
| 4,0                                     | B                 | 7                        | прямо_перед             |
| 4,5                                     | B                 | 7                        | прямо_лево_30           |

Мы удаляли из таблиц все одинаковые строки, идущие подряд. После сокращения в каждой таблице оставалось от 100 до 500 строк. Каждое сочетание области ОП, положения корпуса и положения головы мы обозначили отдельным символом (всего 264 символа), и представили содержимое таблиц в виде этограмм. Затем мы объединили этограммы птенцов одинаковых рангов и возрастов и разделили полученные последовательности на фрагменты одинаковой длины (100 символов). Таким образом мы получили шесть выборок, объемы которых представлены в таблице 3.

**Таблица 3**

|         | A  | B  | C  |
|---------|----|----|----|
| 9 дней  | 24 | 15 | 12 |
| 15 дней | 16 | 15 | 23 |

Полученные текстовые файлы мы сжимали архиватором WinRAR и определяли сложность последовательности как величину, обратную степени сжатия файла, содержащего эту последовательность. С помощью критерия Манна-Уитни мы проверяли гипотезу  $H_0$  (сложности последовательностей из разных выборок не различаются) против  $H_1$  (сложности последовательностей из разных выборок различаются).

Чтобы определить уровни тревожности и исследовательской активности птенцов мы подсчитали для каждого птенца латентный период начала ходьбы, площадь ОП,

обойденную птенцом за время эксперимента, количество пересечений линий и количество поворотов головы и поворотов на месте (вокруг себя).

## Результаты

### Сравнение колмогоровской сложности поведения:

- 1)  $K(x1...x100)$  этограмм 9-дневных птенцов разных рангов не имела достоверных различий ( $p > 0,05$ ).
- 2) В возрасте 15 дней  $K(x1...x100)$  этограмм С-птенцов было больше, чем  $K(x1...x100)$  этограмм А-птенцов ( $p < 0,05$ ).
- 3)  $K(x1...x100)$  этограмм А- и В- птенцов в возрасте 15 дней было меньше, чем  $K(x1...x100)$  их этограмм в 9 дней ( $p < 0,05$ ).
- 4)  $K(x1...x100)$  этограмм С-птенцов в 15 дней не уменьшилось по сравнению с 9-дневным возрастом ( $p < 0,05$ ).

**Таблица 4**

**$K(x1...x100)$  этограмм птенцов в зависимости от возраста и ранга**

|         | А         | В         | С         |
|---------|-----------|-----------|-----------|
| 9 дней  | 0,56±0,12 | 0,5±0,11  | 0,51±0,14 |
| 15 дней | 0,46±0,12 | 0,37±0,07 | 0,58±0,17 |

### Сравнение других параметров поведения птенцов в ОП:

- 1) В возрасте 9 дней А-птенцы делали больше переходов из клетки в клетку, чем С-птенцы, и обошли большую площадь открытого поля, чем С-птенцы ( $p < 0,05$ ).
- 2) Площадь ОП, которую обходили А- и В- птенцы в возрасте 15 дней была меньше, чем площадь, которую они обходили в возрасте 8 дней ( $p < 0,05$ ).
- 3) Количество переходов из клетки в клетку, которое А- и В- птенцы делали в возрасте 15 дней достоверно не отличалось от того, которое они делали в возрасте 8 дней ( $p > 0,05$ ).
- 4) У С-птенцов не было достоверных различий между той площадью ОП, которую они обходили в возрасте 15 дней, и той, которую они обходили в возрасте 8 дней ( $p > 0,05$ ).

**Таблица 5**

**кол-во клеток, обойденных птенцами**

|         | А          | В      | С          |
|---------|------------|--------|------------|
| 9 дней  | 11,33±5,05 | 8±4,54 | 6,78±4,35  |
| 15 дней | 6,5±5,26   | 4±2,5  | 11,11±8,13 |

**Таблица 6****кол-во переходов из клетки в клетку**

|         | А           | В           | С           |
|---------|-------------|-------------|-------------|
| 9 дней  | 24,67±33,05 | 12,12±11,76 | 8,33±8,44   |
| 15 дней | 10±13,08    | 4,56±3,67   | 23,11±21,54 |

- 5) В возрасте 15 дней у С-птенцов латентный период начала ходьбы был достоверно короче, чем у А- и В- птенцов ( $p < 0,05$ ).

**Таблица 7****латентный период начала ходьбы (интервалов 0,5 с)**

|         | А             | В             | С             |
|---------|---------------|---------------|---------------|
| 9 дней  | 143,44±194,32 | 155±220,48    | 306,67±286,33 |
| 15 дней | 245,65±228,26 | 463,33±212,35 | 124,56±192,04 |

- 6) В возрасте 15 дней С-птенцы больше поворачивались на месте (60,33 ±58,71), чем В-птенцы (5,11±5,53) ( $p < 0,05$ ).
- 7) С-птенцы в возрасте 9 дней больше смотрели прямо перед собой (206,44±79,88), чем А-птенцы (126,55±36,94) ( $p < 0,05$ ), а А-птенцы делали больше поворотов головы на угол более 90 градусов (53±24,17), чем С-птенцы (18,11±16,29) ( $p < 0,05$ ).

## **Обсуждение результатов и заключение**

В возрасте 9 дней А-птенцы делали больше переходов из клетки в клетку и обходили большую площадь открытого поля, по сравнению с С-птенцами. С-птенцы в этом возрасте больше смотрели прямо перед собой, чем А-птенцы, а А-птенцы делали больше поворотов головы на угол более 90 градусов, чем С-птенцы. Это можно объяснить тем, что С-птенец чаще всего обладает меньшими размерами на выклев и меньшими шансами выжить [10]. Поэтому очень вероятно, что С-птенец в возрасте 9 дней все еще отстает в развитии исследовательского поведения и локомоторной активности от А-птенца, который изначально находится в более выгодных условиях.

Поскольку количество переходов из клетки в клетку, которое А- и В- птенцы делали в возрасте 15 дней достоверно не отличалось от того, которое они делали в возрасте 8 дней, можно сказать, что их локомоторная активность существенно не изменилась с возрастом. Но площадь ОП, которую обходили А- и В- птенцы в возрасте 15 дней оказалась меньше, чем площадь, которую они обходили в возрасте 8 дней, а у С-птенцов таких различий не наблюдалось, а количество поворотов вокруг себя у С-птенцов в 15 дней было больше, чем у В-птенцов в том же возрасте. Эти результаты можно объяснить тем, у А- и В-птенцов с возрастом снижается исследовательская

активность, а у С-птенцов тенденция к исследовательскому поведению, напротив, сохраняется. При этом латентный период начала ходьбы у С-птенцов в возрасте 15 дней был меньше, чем у А- и В- птенцов. Это может означать, что, по сравнению с сибсами, С-птенцы меньше боятся оказаться вдали от своего гнезда. Такие различия в поведении могут играть роль компенсаторного механизма и, возможно, позволяют С-птенцам успешнее находить другие источники пропитания, помимо выпрашивания у родителей. Они, например, могут собирать часть корма самостоятельно, или воровать еду у соседних выводков.

Исследовательская активность А- и В-птенцов уменьшается с возрастом, а у С-птенцов – остается на прежнем уровне и, таким образом, начинает проявляться в большей степени, чем у сибсов. Можно предположить, что этограммы этих стереотипов являются порождениями различных источников, причем стереотип исследовательского поведения явно должен иметь большую сложность, чем другие. Действительно, сложность поведения А- и В -птенцов в возрасте 15 дней была меньше, чем сложность их поведения в 9 дней; в возрасте 15 дней поведение С-птенцов было сложнее, чем поведение А-птенцов; сложность поведения С- птенцов в 15 дней не уменьшилась по сравнению со сложностью их поведения в 9 дней.

В целом, оказалось, что Колмогоровская сложность поведенческих последовательностей у птенцов озерных чаек в открытом поле зависит от возраста и ранга птенцов и, возможно, связана с такими важными поведенческими характеристиками, как боязнь необычной обстановки и исследовательская активность.



## Литература

1. Виксне Я.А. Озерная чайка – *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 // Птицы СССР. Чайковые – М.: Наука, 1988. – С. 85-98.
2. Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения животных // М. 1999. -768 с.
3. Колмогоров А.Н., 1965. Три подхода к определению количества информации // Проблемы передачи информации. Т. 1. № 1. С. 3–11.
4. Пантелеева С.Н., Данзанов Ж.А., Резникова Ж.И., 2010 Оценка сложности поведенческих стереотипов у муравьев на примере анализа охотничьего поведения *Murmica rubra* (Hymenoptera, Formicidae) // ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2010, том 89, N 12, с. 500-509.
5. Резникова Ж.И., 2009 Когнитивное поведение животных, его адаптационная функция и закономерности формирования // Вестник НГУ. Серия: Психология. 2009. Том 3, выпуск 2 с. 53-68
6. Рябко Б.Я., Монарев В.А., 2005. Экспериментальное исследование методов прогнозирования, базирующихся на алгоритмах сжатия данных // Проблемы передачи информации. Т. 41. № 1. С. 75–78.
7. Eising, C.M., Groothuis, T.G.G. Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: an experimental field study // *Animal behaviour*. – 2003. – V. 66. – P. 1027-1034.
8. Groothuis, T., Ros, A.F.H. The hormonal control of begging and early aggressive behavior: Experiments in black-headed gull chicks // *Hormones and behaviour*. – 2005. – V.48. – P. 207-215.
9. Gusev V.D., Nemytikova L.A., Chuzhanova N.A., 1999. On the complexity measures of genetic sequences // *Bioinformatics*. V. 15. № 12. P. 994–999.
10. Lack, D. The natural regulation of animal numbers – Oxford University Press, 1954.
11. Nordquist R.E. et al Laying hens selected for low mortality: Behaviour in tests of fearfulness, anxiety and cognition // *Applied Animal Behaviour Science* – 2011. – V.131. – P. 110–122.

12. Reznikova Zh., Panteleeva S., Danzanov Zh, A new method for evaluating the complexity of animal behavioral patterns based on the notion of Kolmogorov complexity, with ants' hunting behavior as an example. // Neurocomputing 84 (2012) 58-64.
13. Ryabko B., Astola J., Gammerman A., 2006. Application of Kolmogorov complexity and universal codes to identity testing and nonparametric testing of serial independence for time series // Theoretical Computer Science. V. 359. P. 440–448.
14. Ryabko B. et al Using Kolmogorov complexity for studying biological texts // Theory of Computing Systems – 2012 – P. 1-17.