

УДК 596:578.088.78

Б. В. Солуха

ПРИМЕНЕНИЕ ТЕОРИИ ОБНАРУЖЕНИЯ ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ЖИВОТНЫХ

Исследование чувствительности сенсорных систем животных возможно только на основе измерения характеристик поведенческих и непроизвольных физиологических реакций (Гершуни, 1950). В фундаментальных работах Бардина (1974, 1976), Забродина (1977), Забродина, Лебедева (1977), Индлина (1977), Леонова (1977) описываются общетеоретические и экспериментальные достижения психофизики, сделавшей существенный шаг вперед после введения в ее методологию теории статистических решений.

Психофизические исследования направлены на выявление закономерных отношений между объективными физическими величинами, воздействующими на человека, и вызываемыми ими субъективными величинами (Ломов, Забродин, 1977). Ответ испытуемого на предъявление стимула производится в виде управляемой реакции, в частности, в виде вербального ответа.

Наряду с традиционной постановкой психофизических экспериментов все большее распространение получают методы объективной сенсометрии, основанные на измерении вызванных потенциалов (Рутман, 1974), вазомоторных реакций кровеносной системы (Михалевская, 1977), потенциалов нейронных структур (Dolmazov, 1971; Кон, 1977). Во всех случаях основу методики исследования составляет статистическая теория обнаружения, частный случай теории статистических решений.

При изучении поведенческих реакций животных методы теории статистических решений применяются единичными исследователями, а методы объективной сенсометрии, основанные на этой теории, практически не используются. Для того, чтобы применить аппарат психофизики к изучению сенсорных систем животных, исследователям приходится прибегать к сложной условно-рефлекторной методике, при которой животное выработанным в процессе обучения действием дает ответ экспериментатору о принятии того или иного решения. Так построены эксперименты на рыбах (Tavolga, 1964; Fay, 1974), на дельфинах (Сапрыкин, 1974, 1975; Белькович, Дубровский, 1976). Ряд исследователей оценивали чувствительность сенсорных систем по непроизвольным реакциям, например, слуха акулообразных (Висби и др., 1969), обоняния человека (Сийрдэ и др., 1977). Однако обработка результатов проводилась с помощью усреднения данных без использования статистических критериев принятия решения.

Трудность объективной сенсометрии животных заключается в необходимости построения дополнительной математической или физической структуры, регистрирующей факт принятия решения. Так при обнаружении животным сигнала на фоне шума, процедура обнаружения имеет место дважды (таблица). Во-первых, в системе обнаружения животного принимается решение $N_{км}$ о наличии или отсутствии сигнала C_m . Во-вторых, в процессе измерения одной реакции или комплекса непроизвольных реакций животного в регистраторе-обнаружителе на основе использующегося в данном эксперименте статистического критерия вырабаты-

вается решение e_{ijkm} о наличии или отсутствии у животного реакций Π_{ijkm} в ответ на предъявление стимула C_m . Индексы имеют значение 1, если событие имело место, 0 — если событие не произошло.

Рассмотрим некоторые из возможных ситуаций (таблица). Несмотря на принятое решение о наличии сигнала H_{1m} , животное может не

отреагировать ожидаемой от него реакцией — ситуация Π_{01m} . Аналогично при принятии решения об отсутствии сигнала H_{0m} в силу каких-либо неучитываемых обстоятельств животное может осуществить измеряемую реакцию или некоторый акт, ошибочно трактуемый как ответная реакция (ситуация Π_{10m}). При положительном ответе регистратора e_{ijkm} в ситуации e_{1101} имеет место стимул C_1 , но система обнаружения животного принимает ошибочное решение H_{01} о его отсутствии, однако в силу случайных обстоятельств следует поведенческий акт Π_{101} , принимаемый регистратором за реакцию на стимул.

Каждый этап общего алгоритма обнаружения связан с предыдущим переходными вероятностями входящими в итоговые (обобщенные) характеристики обнаружения. На уровне принятия решений H_{km} вероятность правильного обнаружения $p(H_1/C_1)$ и вероятность ложного обнаружения

или ошибки I рода $p(H_1/C_0)$ полностью описывают результат процесса принятия животным решения о наличии стимула, так как вероятность правильного необнаружения

$$p(H_0/C_0) = 1 - p(H_1/C_0)$$

и вероятность пропуска стимула или ошибки II рода

$$p(H_0/C_1) = 1 - p(H_1/C_1).$$

Аналогичные соотношения имеют место для переходных вероятностей любого уровня. То есть в общем случае процесс формирования характеристик обнаружения полностью описывается восьмью параметрами из шестнадцати возможных. В качестве рабочих используются параметры, соответствующие ситуациям, в которых регистратором принимается решение о наличии реакции.

В этом существенное отличие измерений характеристик зоологических объектов от психофизических, где процесс формирования решения описывается только двумя рабочими параметрами H_{10} и H_{11} . Ответ регистратора e_{ijk1} (обобщенное правильное обнаружение) при предъявлении стимула включает возможный набор ситуаций

$$e_{ijk1} = \{e_{1111}, e_{1011}, e_{1101}, e_{1001}\},$$

C_0 $p(C_0)$	H_{10} $p(H_1/C_0)$	Π_{110} $p(\Pi_1/H_{10})$	$e_{110} - p(e_1/\Pi_{110})$
			$e_{0110} - p(e_0/\Pi_{110})$
		Π_{010} $p(\Pi_0/H_{10})$	$e_{1010} - p(e_1/\Pi_{010})$
	H_{00} $p(H_0/C_0)$		$e_{0010} - p(e_0/\Pi_{010})$
		Π_{100} $p(\Pi_1/H_{00})$	$e_{1100} - p(e_1/\Pi_{100})$
			$e_{0100} - p(e_0/\Pi_{100})$
C_1 $p(C_1)$	H_{11} $p(H_1/C_1)$	Π_{111} $p(\Pi_1/H_{11})$	$e_{111} - p(e_1/\Pi_{111})$
			$e_{0111} - p(e_0/\Pi_{111})$
		Π_{011} $p(\Pi_0/H_{11})$	$e_{1011} - p(e_1/\Pi_{011})$
	H_{01} $p(H_0/C_1)$		$e_{0011} - p(e_0/\Pi_{011})$
		Π_{101} $p(\Pi_1/H_{01})$	$e_{1101} - p(e_1/\Pi_{101})$
			$e_{0101} - p(e_0/\Pi_{101})$
		Π_{001} $p(\Pi_0/H_{01})$	$e_{1001} - p(e_1/\Pi_{001})$
			$e_{0001} - p(e_0/\Pi_{001})$

а положительный ответ регистратора e_{ijk0} при отсутствии стимула (обобщенное ложное обнаружение) включает ситуации

$$e_{ijk0} = \{e_{i110}, e_{i010}, e_{i100}, e_{i000}\}.$$

Детерминация переходных вероятностей возможна на основе проведения серии альтернативных экспериментов.

Формирование решений H_{km} происходит в исследуемой системе и экспериментатором не управляется. Ошибки H_{10} и H_{01} определяются особенностями функционирования и, в частности, внутренним шумом системы обнаружения.

Выбирая адекватную реакцию-индикатор, требования к которой при психоакустических исследованиях сформулированы Михалевской (1977), экспериментатор может изменять вероятности появления реакций животного Π_{jkm} после этапа принятия решения. При выборе практически неугасимой произвольной реакции с закономерной функциональной зависимостью между интенсивностью раздражителя и силой ответа, условные вероятности правильного ответа данной реакцией p (Π_k/H_{km}) близки к единице и количество вариантов решений регистратора сокращается вдвое. В общем случае вероятности перехода p (Π_j/H_{km}) — всегда функции времени, что связано с адаптацией при произвольных реакциях и процессами обучения при использовании условно-рефлекторных методик.

Выбор алгоритма работы регистратора и, в частности, критерия принятия решения, определяется необходимостью получения сопоставимых данных в экспериментах с различными типами ответных реакций животных разных видов и, что очень важно для решения зоологических задач, возможностью получения итоговых характеристик в полевых условиях непосредственно в процессе опыта. При решении задач распознавания образов увеличивается количество возможных вариантов H_{km} , а система регистрации остается без изменений.

В лаборатории биоакустики Института зоологии АН УССР проведена серия экспериментов, основанная на регистрации оборотительного двигательного рефлекса с помощью критерия Неймана—Пирсона. На вход измерителя характеристик обнаружения подавались сигналы датчиков двигательной активности, рассчитанных на прием механических колебаний водной среды или твердого субстрата, создаваемых животными. Измерителем подсчитывалась вероятность превышения порога сигналом с датчиков при предъявлении стимула p (e_i/Π_{jk1}). После стабилизации ответов порог устанавливался на уровне, при котором обобщенная вероятность ложного обнаружения составляла 0,01. Измерялась зависимость обобщенной вероятности правильного обнаружения p (e_i/Π_{jk1}) от интенсивности стимула.

Характеристики обнаружения акустических сигналов белой мышью (рис. 1) существенно зависят от частоты заполнения импульсов. На основе измерений, аналогичных проведенным с белой мышью, может быть построено семейство частотно-пороговых кривых для различных значений вероятности правильного обнаружения при фиксированном ложном обнаружении.

С помощью измерителя характеристик обнаружения удобно оценивать вес различных сенсорных систем в процессе решения животным определенной задачи, так как при одном и том же способе регистрации ответа может быть проведена стимуляция сигналами различной физической природы, например, оптическими, акустическими, электромагнитными (рис. 1, Б). В этом случае сильно усложняются требования к реакции-индикатору, которая должна в равной степени отчетливо проявлять-

ся при каждом типе стимуляции. В описываемых экспериментах благодаря использованию оборонительной реакции-индикатора переходные вероятности p ($P_j/N_{км}$) оказывали незначительное влияние на обобщенные характеристики обнаружения.

Измерение характеристик обнаружения по критерию Неймана—Пирсона использовалось для вероятностной оценки пространственного слу-

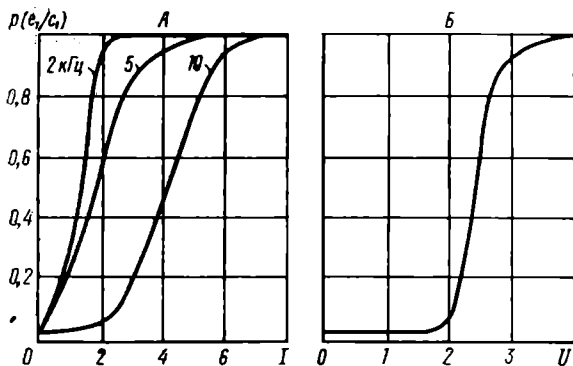


Рис. 1. Характеристики обнаружения, измеренные с помощью критерия Неймана—Пирсона по оборонительной двигательной реакции:

А — мышь белая; Б — лягушка озерная; I — интенсивность акустических импульсов длительностью 60 мсек и длительностью фронтов 5 мсек; U — амплитуда прямоугольных электрических импульсов длительностью 0,4 мсек.

ха ряда позвоночных. Проявляется четкая зависимость вероятности правильного обнаружения сигнала от направления на его источник (рис. 2). При таких измерениях чрезвычайно существенен выбор порога измерителя характеристик обнаружения, так как сигнал с датчиков двигательной активности имеет сложную форму и изменение порога вызывает итоговые нелинейные эффекты.

После нормировки диаграмма (рис. 2, 2) может быть названа вероятностной диаграммой направленности. По смыслу она отличается от общепринятой диаграммы, определяемой по измерениям физических

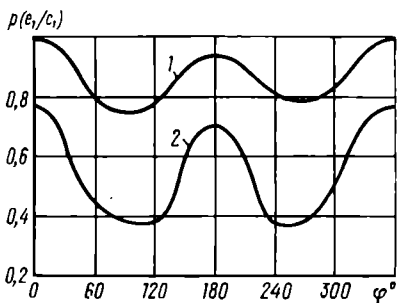


Рис. 2. Вероятностная диаграмма направленности слуховой системы белой мыши при стимуляции акустическими импульсами; длительность импульсов — 60 мсек; фронт — 5 мсек; частота заполнения — 1 кГц. Для кривой 2 порог обнаружителя-регистратора в 3 раза выше, чем для кривой 1.

параметров, а не вероятностей. Определение характеристик обнаружения указанным выше способом использовалось и в электрофизиологических измерениях вероятностных диаграмм направленности слуховой системы при отведении от ядер среднего мозга лягушки озерной. Измерения вероятностных диаграмм по двигательным реакциям и ответам нейронных структур позволят установить адаптивные свойства пространственно-временной обработки сигналов.

Метод не ограничивается измерением двигательных реакций, а при использовании соответствующих датчиков и алгоритмов обработки может быть применен для анализа любых процессов формирования реакций на воздействия количественно измеримых факторов. В класс стимулов могут входить не только действующие по сенсорным каналам, но и любые физические процессы, вызывающие изменения на организмен-

ном или популяционном уровнях. В этом случае существует вероятность ответа системы на воздействие некоторой реакцией $P_{jм}$ и вероятность принятия решения об обнаружении этой реакции $e_{ijм}$ инструментальным регистратором-обнаружителем, а звено принятия решения о наличии стимула отсутствует. При оценке результатов воздействия на биосистемы, не включающие специализированную подсистему обработки информации о воздействии и принятия решения о его наличии, процесс измерения полностью описывается четырьмя параметрами. Подобные оценки получены, и соответствующий материал будет изложен в дальнейшем.

Статистическая теория объективных измерений поведенческих реакций животных, по аналогии с психофизикой, может быть названа этологофизикой или физической этологией. Задача физической этологии — изучение закономерных отношений между изменениями окружающей среды и вызываемыми ими особенностями поведения животных. Метод физической этологии — объективные измерения характеристик поведения животных на основе статистической теории.

В отличие от психофизики, где основным объектом изучения является человек, обладающий ограниченным набором поведенческих реакций, не связанных с социальной деятельностью, зоологические исследования могут проводиться на животных, находящихся на разных уровнях эволюционной лестницы и обладающих в совокупности множеством поведенческих реакций. Наиболее перспективные направления дальнейших работ включают:

1. Определение особенностей сформировавшихся в процессе естественного отбора статистических критериев обнаружения сигналов животными. Необходимо, в частности, выяснить, являются ли эти критерии пороговыми, а если пороговыми, то байесовскими или иного вида?
2. Изучение механизмов обнаружения с помощью поведенческих и электрофизиологических методик на одних и тех же зоологических объектах.
3. Моделирование нестандартных алгоритмов обнаружения.
4. Сравнительное изучение структуры и эффективности алгоритмов обнаружения у животных, принадлежащих к разным таксонам.
5. Оценка адаптации систем к постепенным изменениям окружающей среды и переход на этой основе к биогеоэкологическим прогнозам по критериям теории статистических решений.

Выводы

1. Метод измерения характеристик обнаружения у зоологических объектов отличается от психофизических методов введением дополнительного инструментального обнаружителя-регистратора реакций.
2. Построение измерений реакций зоологических объектов на основе теории статистических решений приводит к принципиально новой постановке и решению ряда задач этологии и электрофизиологии и определяет возможность получения репрезентативных оценок характеристик хозяйственно-важных объектов, быстрого перехода к реализации изученных алгоритмов.
3. Характеристики пространственно-временной обработки сигналов в сенсорных системах эффективно описываются вероятностной диаграммой направленности, измеряемой с помощью методов теории статистических решений.
4. Применение теории статистических решений в зоологических исследованиях позволяет построить широкий класс объективных методов измерений реакций биосистем на изменения окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардин К. В. Пороговая проблема в классической и современной психофизике. В кн.: Проблемы психофизики, М., «Наука», 1974, с. 11—64.
- Бардин К. В. Проблема порогов чувствительности и психофизические методы, М., «Наука», 1976, с. 6—68.
- Белькович В. М., Дубровский Н. А. Сенсорные основы ориентации китообразных, Л., «Наука», 1976, 204 с.
- Висби У., Ричард Д., Нельсон Д., Грубер С. Восприятие звуков акулообразными. В кн.: Морская биоакустика, Л., «Судостроение», 1969, с. 281—295.
- Гершуни Г. В. Физиологические основания объективной аудиометрии. В кн.: Проблемы физиологической акустики, т. 2, Л., «Наука», 1950, с. 34—61.
- Забродин Ю. М. Введение в общую теорию сенсорной чувствительности. В кн.: Психофизические исследования, М., «Наука», 1977, с. 31—124.
- Забродин Ю. М., Лебедев А. Н. Психофизиология и психофизика. М., «Наука», 1977, с. 7—45.
- Индлин Ю. А. Обнаружение сигнала в психоакустике. — Акуст. журн., 1977, 23, вып. 1, с. 50—63.
- Кон Т. Э. Анализ рабочих характеристик обнаружителя при изучении чувствительности нервной системы. — ТИИЭР, 1977, 65, № 5, с. 231—237.
- Леонов Ю. П. Теория статистических решений и психофизика. М., «Наука», 1977, с. 3—32.
- Михалевская М. Б. Метод объективной сенсометрии. В кн.: Психофизические исследования, М., «Наука», 1977, с. 149—188.
- Психофизические исследования под ред. Б. Ф. Ломова, Ю. М. Забродина. М., «Наука», 1977, с. 3—6.
- Рутман Э. М. Возможности применения усредненных вызванных потенциалов в психофизике. В кн.: Проблемы психофизики, М., «Наука», 1974, с. 65—106.
- Сапрыкин В. А., Королев В. И., Ковтуненко С. В., Дмитриев Е. С. Исследование пространственно-частотных характеристик эхолокатора дельфина при идентификации объектов. — ДАН СССР, 1974, 214, № 3, с. 727—728.
- Сапрыкин В. А., Ковтуненко С. В., Королев В. И., Дмитриева Е. С., Белов Б. И., Марьясин В. Г. Исследование эффективности слухового восприятия дельфина в зависимости от временных характеристик сигнала. — Биофизика, 1975, 20, № 4, с. 720—724.
- Сийрдэ Э. К., Иентс А. К., Мальва Э. Х. Об объективном определении обоняния при помощи электроэнцефалографии и кожно-гальванического рефлекса. — Вестн. отоларингол., 1977, № 1, с. 43—45.
- Dolmazon I. M. Analyse statistique d'un flux d'informations elementaires. — These doct. ing Fac. sci. Univ. Grenoble, 1971, 121 p.
- Fay R. R. Masking of tones by noise for the goldfish — J. Comp. Physiol. and Psychol., 1974, 87, N 4, p. 708—716.
- Tavolga W. N. Psychophysics and hearing in Fish. — Natural History, 1964, 73, N 3, p. 34—41.

Институт зоологии АН УССР

Поступила в редакцию
27.I 1978 г.

B. V. Solukha

**APPLICATION OF THE DETECTION THEORY
TO MEASURE BEHAVIOUR REACTIONS OF ANIMALS**

Summary

Application of the methods based on the statistical theory of solutions to measure animals' reactions to the environment changes is promising in zoological researches. Measurements of zoological objects are distinguished by a specific set of components of generalized characteristics for detection of influences. The method for measuring characteristics of stimuli detection on the basis of the statistical detection theory is applied to study a wide class of behaviour and electrophysiological responses. Problems and a method of physical ethology follow from the theoretical and experimental development of problems of measuring detection characteristics in zoological objects.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR