

אוניברסיטת תל-אביב
הפקולטה למדעי החיים ע"ש ג'ורג' ס. וייז
המדרשה לתארים מתקדמים

קואורדינציה של תנועה בעת הליכה חופשית

בעכברים מזן C57

חיבור זה הוגש כעבודת גמר לקראת התואר "מוסמך אוניברסיטה"
במסלול, זואולוגיה, באוניברסיטת תל-אביב

על-ידי
אייל גרונטמן

העבודה הוכנה במחלקה לזואולוגיה של אוניברסיטת תל-אביב
בהנחיית
פרופ' אילן גולני

2005

תודות

ברצוני להודות

לפרופ' אילן גולני על הדרכתו, על החופש שנתן לי למצוא את דרכי במחקר ועל התמיכה הרבה שהעניק לאורך כל הדרך

לפרופ' יואב בנימיני על עצותיו והדרכתו בנושאים הסטטיסטיים ובעיקר על הסבלנות

לפרופ' מרק שיק על אוזנו הקשבת ועצותיו המועילות

לד"ר ניר סוכן על העזרה בפתרון בעיית תנועת המצלמה

לד"ר רון אלעזרי על העזרה והעצות שהעניק בעת הקמת המערך ועל העזרה בהרדמת העכברים

לאיתי הרטמן על שלימד אותי הכול על המערכת הרב איברית והכניס אותי בסוד העבודה

לעובדי הגן הזואולוגי על עזרתם הרבה

וכמובן לכל חברי המעבדה: אנה דבורקין, גיא חורב, דינה ליפקינד, אודי פוניו, ערן פולוסצקי, מיה שרנקל, נטע סרבי וענת עידן על שעזרו, תמכו, עודדו והעלו שאלות לאורך כל הדרך

4	תקציר
5	מבוא
5	מחקר התנהגות
6	מחקר תנועה
11	תנועה בקו ישר
14	פנייה
17	מחקרים המשלבים תנועה בקו ישר ופנייה
18	מטרת המחקר
20	שיטות
20	חיות הניסוי
20	מערך הניסוי
21	מפרט המערך הנוכחי
22	מהלך הניסוי
23	עיבוד הנתונים
26	יתרונות השיטה הנוכחית על הקודמת
27	תוצאות
27	תוצאות טכניות
28	תוצאות תכנותיות
29	תוצאות התנהגותיות
32	אלגוריתם החיתוך לצא"פ
35	צמצום דרגות החופש
37	מישור התנועה של הצא"פ
43	צמצום הצגת הצא"פ וקישורו עם תנועת הגוף
49	הקשר בין שינוי הזווית בין האלכסונים לבין שינוי החזית
51	הפרדה איכותית של רצפי תנועה
57	דיון
57	חשיבות צמצום דרגות החופש לחיה
60	חשיבות צמצום דרגות החופש לחוקר
63	סיכום
63	נקודות טכניות
65	אפשרויות למחקר עתידי
68	נספחים
68	טרנספורמציה לקיזוז תנועת המצלמה
69	מהלך הורדת הנתונים ועיבודם הראשוני
71	רשימת ספרות
79	Abstract

תקציר

מחקרי ניעה (locomotion) בבעלי חיים מחפשים סדירויות בתנועה. לשם כך רבים מהם מגבילים את התנועה על ידי תחזמת מסלול החיה או על ידי תחזמת מהירותה. מטרת המחקר שלי הייתה לפתח כלים שיאפשרו ניתוח קינמטי של תנועה חופשית בעכברים. במהלך המחקר פיתחתי מערך בו רגלי העכבר ומפרקים מרכזיים בגופו סומנו במדבקות כך שעל ידי צילום מלמטה של תנועת העכבר על משטח זכוכית הושגו הקואורדינטות הדו-מימדיות של סמנים אלו. 6 עכברי C57BL/6J ממין נקבה צולמו בזירה עגולה למשך 10 דקות שמתוכן בחרתי קטעי התנהגות רציפה שהסתכמו לכדי 30 שניות, לכל הפחות, לכל עכבר. בכדי לאפשר ניתוח ניעה במהירויות שונות ובעקמומיות משתנה בכלים אחידים, זיהיתי יחידת תנועה בסיסית חדשה המוגדרת בין הצעד (step) לצעדה (stride). יחידה זו כונתה צעד אלכסוני פונקציונלי (צא"פ) והיא מורכבת מתנועתם המצומדת של זוג הרגליים האלכסוני בעת הילוך ה-Trot. היחידה אמנם מוגבלת להילוך האלכסוני, אך כיוון שהילוך זה מהווה כ-80% מסך הניעה של העכברים בניסוי, היחידה שימושית לניתוח חלק נכבד מהתנהגות החיה החופשית. פיתחתי אלגוריתם המזהה צא"פים מתוך הנתונים ומסווגם לאחד משלושה סוגים עיקריים – צא"פ מקובע, צא"פ פתיחה המגדיל את הזווית בין זוגות הרגליים האלכסוניות וצא"פ סגירה המקטין את הזווית בין זוגות הרגליים האלכסוניות. שימוש ביחידה החדשה חשף משתנה מבוקר בהתנהגות החיה בעת הליכה בקו ישר – במהלך הצא"פ הזווית בין זוגות הרגליים האלכסוניות נשמרת קבועה והצא"פ מסתיים כאשר האלכסון הנייד מגיע לקצה האלכסון הנייח (היד הקדמית שבמגע עם הקרקע). בנוסף, מניתוח הנתונים עולה כי פניות מורכבות לעיתים מרצפים של צא"פים המסודרים לפי סוגים. כאשר שני צא"פים עוקבים הם מסוגים שונים (פתיחה או סגירה לחלופין) החיה תפנה לאותו כיוון אבסולוטי ואילו כאשר שני צא"פים עוקבים הם מאותו סוג, החיה תשנה את כיוונה. נדרש מחקר נוסף בכדי להגדיר תתי סוג בין סוגי הצא"פים העיקריים וכן בכדי להבין את הקשר בין רצפי הצא"פים לבין סוגי הפניות שהעכבר מבצע (פניות המובלות על ידי הראש, פניות המובלות על ידי האגן, פניות המובלות על ידי עקמומיות בגו וכדומה)

מבוא

מחקר התנהגות

השאלה העיקרית הניצבת בפני חוקרי התנהגות כיום הינה מה למעשה אנו חוקרים כאשר אנו חוקרים התנהגות? כאשר מתבוננים על חיה מתנהגת, בין אם בצורה חופשית ובין אם בצורה מוגבלת, על מה למעשה אנו מתבוננים? מהן אבני הבניין של ההתנהגות? את מחקר ההתנהגות ניתן להשוות למדע הכימיה לפני גילוי הטבלה המחזורית של מנדלייב. כיוון שאין יחידות מבנה אוניברסליות ומקובלות של ההתנהגות, כל חוקר מגדיר את האספקטים הרלוונטיים לו מתוך כליל ההתנהגות ומתבונן בהם. האתולוגים המשווים התייחסו לדגמי פעולה קבועים (Fixed Action Pattern) כאל אבני בניין (Tinbergen 1951). לפי תפיסה זו האתולוג הגדיר את מגוון דגמי הפעולה הקבועים שהחיה מבצעת ויצר בכך את "אוצר המילים" של החיה. התנהגותה החופשית תוארה כרצף של דגמים בדידים אלו (Martin & Bateson 1993). גישה זו ירדה מגדולתה כאשר חוקרים החלו להבחין בוריאציות בביצוע דגמי הפעולה הקבועים והעלו את השאלה "עד כמה קבועים הם דגמי הפעולה הקבועים?" (Schleidt 1974, 1977, Barlow). גישה נוספת למחקר התנהגות, שהייתה נפוצה יותר בקרב נוירולוגים, הייתה להגדיר יחידות של רפלקסים מתוך ההתנהגות ולהתייחס אל כלל ההתנהגות כאל שרשור של רפלקסים. באמצעות גישה זו ניתן אמנם להסביר חלקים מההתנהגות, במיוחד כאשר מתייחסים לרמה העצבית, אך גם חסידיה אינם טוענים כי ביכולתה להסביר רצף פשוט של התנהגות חופשית. הפסיכולוגים, בבואם להתבונן על התנהגות, לרוב מגדירים אד-הוק מבחן התנהגותי ומתבוננים בהצלחת החיה בהשלמת מבחן זה (למשל Brooks et al. 2004). לדוגמא, אם נדרש מהחיה ללחוץ על דוושה, אין זה מעניינם כיצד התבצעה הלחיצה, בין עם הרגל, היד או האף, הלחיצה הינה קטגוריה התנהגותית בפני עצמה והיא מושא המחקר. המשותף לכל שיטות אלו הוא הפירוק הבדיד של ההתנהגות לקטגוריות מוגדרות מראש. קטגוריות אלו, אמנם, מוגדרות לעיתים על סמך ניסיונו של הצופה, אך בכל זאת מבוססות על ידיעותיו הסובייקטיביות. הן אינן תוצר של הגדרה אלגוריתמית עצמותית של חלקים מכלל ההתנהגות, אלא שבלונות קבועות מראש שחלקים מההתנהגות מותאמים אליהן.

מחקר תנועה

מחקר תנועה בבעלי חיים החל לפני יותר מ 200 שנה, וכבר אז המונחים Swing (הנף), Support (סמך), Stride Cycle (מחזור צעדה) והליכה סימטרית/אסימטרית היו בשימוש (Reilly & Bicknevičius 2003b). תנועה בבעלי חיים הינה חלק סדיר יחסית בהתנהגותם ולכן נוח למחקר. חלק ניכר ממחקרי התנועה התמקדו באלמנטים המחזוריים בתנועה בין אם מדובר במחזור הצעד או במחזור הצעדה ובכך אפשרו חיתוך עצמותי (intrinsic) של רצף התנועה לכדי יחידות ברורות השוואה. דוגמא לכך ניתן לראות כבר בהגדרה הבסיסית להילוך (Gait) :

"An accustomed, cyclic manner of moving in terrestrial locomotion"

(Hildebrand 1976)

או

"A regularly repeated sequence and manner of moving the legs in walking and running" (Hildebrand 1985)

כבר מהגדרות בסיסיות אלו, ניתן לראות כי המחזוריות והסדירות הכרחיות למחקר זה. בין החלוצים בתחום מחקר ההילוך היה הילדברנד, שמצא שני משתנים בסיסיים בעזרתם ניתן היה להגדיר מגוון רחב של הילוכים. משתנים אלו הוגבלו להילוכים סימטריים בלבד, שהוגדרו על ידי כהליכות בהן מרווח הזמן בין יצירת המגע של הרגל השמאלית והרגל הימנית בזוג זהה למרווח הזמן בין יצירת המגע של הרגל הימנית והרגל השמאלית (Hildebrand 1976). עם הזמן נוספו הגדרות שונות להילוכים (Hildebrand 1976) ולהילוכים סימטריים (Collins & Stewart 1993, Herbin et al. 2004, Hildebrand 1985), שנבעו בעיקר מעליה בדיוק המדידות, שבעטיה עלה הצורך להגדיר מהו טווח הסבולת של המילה "זהה" בהגדרה. להילוכים סימטריים מספר מאפיינים שהופכים אותם לקלים יותר לתיאור, העיקרי מביניהם הוא העובדה כי ההילוך כולו ניתן לתיאור מהכפלת חצי מחזור ההילוך (Hildebrand 1976).

מבין ההילוכים הסימטריים הנפוץ ביותר הינו הילוך ה Trot (Alexander 1977), כאשר אצל המכרסמים אין למעשה הילוך סימטרי אחר המשמשם לריצה (Hildebrand 1989). בהילוך זה הרגל הקדמית נוגעת בקרקע ב 50% מזמן צעדת הרגל האחורית והיא מצומדת לרגל האחורית הנגדית

(diagonal coupling) (Rossignol 1996). למעשה, בגלל הצימוד האלכסוני בין הרגליים, הילוך זה נחשב הן יציב ביותר (Hildebrand 1985, Hildebrand 1989) והן למעייף פחות, שכן הרגליים האלכסוניות דוחפות יחדיו (Hildebrand 1976).

המחזוריות הפנימית של התנועה הובילה לגישה נוספת במחקר התנועה, גישה המבוססת על מתנדים או (CPG) Central Pattern Generators. גישה זו הופיעה כבר בסוף המאה ה-19 בעבודתו של הקסלי (Huxley 1879) על התנועה הקצובה בסרטן הנהרות. בעבודה זו הציע הקסלי להתייחס אל הגנגליון כאל תיבה מוסיקלית, שבה פרץ עצבי אינו מפעיל התכווצות שרירית אחת אלא סדרה של כאלה המשולבים למטרה מסוימת. מחקרו של בראון (Brown 1914) בחתולים ספינליים גילה תנועות דמויות ניעה ברגליים האחוריות ולפיו פותח המודל של מחוללי קצב שדרתיים. מודל זה שוכלל על ידי פון-הולסט (Holst 1937), שהראה כי אסופת נוירונים בעמוד השדרה יכולה ליצור קואורדינציה בין סנפירים, ללא משוב חושי (Collins & Stewart 1993). עדויות, ממקורות מחקר שונים, מראות כי אצל הטטרפודה כל אחד מהגפיים הוא בעל CPG משלו. תיזמון התנועה של ארבעת הגפיים המוביל לצעידה נאותה מקורו כנראה בחברור (interconnection) השדרתי בין ארבעת ה CPG's (Goslow 1985, Cruse & Warnecke 1992). מודל חדש יחסית המתבסס על עדויות מחקריות ועל המשמעויות הנגזרות מהן, טוען כי בכדי לקבל הילוכים יציבים ללא תלות ביניהם (לדוגמה חיות שהולכות ב Pace אך לא ב Trot ולהפך) ישנו צורך בשמונה CPG's כאשר המבנה המתקבל הוא של שניים מצומדים לכל רגל המחובררים עם כל השאר בקשרים חלשים יותר (Golubitsky et al. 1999). המשותף לכל המודלים הללו הוא, כי המקרים היציבים במערכת CPG's מעין זו, הם של צימוד במופע (in-phase) או צימוד סר-מופע (out of phase) (Cruse & Warnecke 1992). במקרים אלו הסתכלות על התנועה במונחים של מתנדים מצומדים מאפשרת צמצום הפירוט הנדרש לתיאור התנועה. כלומר, במידה וידוע כי רגליים אלכסוניות מצומדות במופע ואילו רגליים שונות צד (contra-lateral) מצומדות בצורה סרת-מופע, ניתן למעשה לתאר תנועה של רגל אחת בלבד והשאר ייגזר ממנה ישירות.

דיון זה מוביל אותנו לרעיון מרכזי בתיאור התנועה. מהי הצורה המצומצמת ביותר שבאמצעותה ניתן לתאר תנועה מבלי לפגום באיכות התיאור. בכדי להבין נקודה זו לעומקה נסביר תחילה כמה מונחים בסיסיים המשמשים לתיאור תנועה. **דרגות החופש** הנדרשות לתיאור תנועה הינן קבוצת המשתנים

המותאמת בצורה חד-חד ערכית לכל המצבים האפשריים של החיה במהלך התנועה. גוף חולייתן ניתן לתיאור כמקבץ סגמנטים קשיחים המחוברים במפרקים גמישים, לפיכך תיאור הקואורדינטות המרחביות של כל אחד מהסגמנטים יכול לייצג את תנועתו ומספר המשתנים הנחוצים לתיאור זה יהיו מספר דרגות החופש של המערכת. לדוגמא, רגל אדם צועדת בקו ישר ניתנת לתיאור על ידי תיאור הקואורדינטות המרחביות של מפרק הירך, מפרק הברך, מפרק הקרסול וקצה הרגל (זאת אם נתעלם מדרגות החופש של אצבעות כף הרגל). לפיכך נקבל עבור כל נקודה 3 דרגות חופש, אחת לתיאור כל מימד, כלומר סך הכל 12 דרגות חופש לתיאור תנועת הרגל. אך תיאור זה איננו התיאור היחיד של המערכת. נניח כי נותיר כעת את התיאור המרחבי של מפרק הירך בעינו ואילו את מיקום הברך נתאר על ידי הזווית היחסית בין הירך לגו, את מיקום הקרסול בין הזווית היחסית בין השוק לירך ואת מיקום קצה הרגל על ידי הזווית היחסית בין כף הרגל לשוק. לכאורה דרגות החופש צומצמו כעת ל 6 בלבד, 3 למפרק הירך (מיקומם המרחבי) ועוד 3 לתיאור כל אחת מהזוויות. למעשה דרגות החופש הנחוצות לתיאור המערכת צומצמו בחצי רק משום שהרגל נעה בקו ישר ועל כן במישור אנכי אחד. התנועה המוגבלת לקו הישר אפשרה לנו לוותר על תיאור זוויות שאינן רלוונטיות למערכת, כגון זווית סיבוב כף הרגל או זווית סטיית הירך לצידי הגוף. צמצום זה מוביל אותנו להגדרת מונח בסיסי נוסף - **מערכת ייחוס**. מערכת ייחוס הינה נקודת המבט בה בחרנו לתאר את התנועה והיא יכולה להיות "גופנית" או "מוחלטת". במערכת "גופנית" מתואר כל פרק באמצעות מיקומו ביחס לפרק אחר כאשר מיקומו המרחבי של אחד הפרקים משמש כנקודת הייחוס. במערכת "מוחלטת" מתואר כל פרק יחסית למרחב, כלומר יחסית למערכת ייחוס קבועה וחיצונית לגוף החיה. חשוב לציין כי בחירה במערכות ייחוס שונות אינה משפיעה על מספר דרגות החופש של המערכת, אך היא כן יכולה להפוך את חלק מדרגות החופש למיותרות (כיוון שהן מספקות ערך קבוע). לכן נעדיף לבחור מערכת ייחוס שדרכה נוכל לתאר את המערכת באמצעות מספר מינימלי של דרגות חופש מבלי לאבד מידע משמעותי. אם נמשיך בדוגמת הרגל הצועדת ונניח בנוסף כי הרגל גם צועדת על מישור ובמהירות קבועה נקבל מערכת בה מצבה הנתון של אחת מדרגות החופש גורר בהכרח את מצבן של השאר. מצב בו מצטמצמת התנועה לפירוט בעל דרגת חופש אחת בלבד מוגדר כמצב של **קואורדינציה מוחלטת**. מרגע שזיהינו את התיאום הסדיר בין דרגת החופש המשמשת כנקודת ייחוס לשאר דרגות החופש, הן אינן מוסיפות מידע חדש על התנועה ולמעשה אינן מייצגות יותר חופש תנועה. הגדרתו

הנוקשה של מצב זה הופכת אותו רלוונטי רק למספר מקרים מצומצם, הכוללים, על פי רוב, סוגי ניעה המוגבלים להתקדמות בקו ישר, במהירות קבועה וללא הפרעות (כפכפי 1999).

בכדי לטפל בתנועה טבעית שאינה מתבצעת בדגם של קואורדינציה מוחלטת ישנו צורך בהגדרת סוגי קואורדינציה נוספים המקיימים סדירות חלשה יותר בין דרגות החופש שלהם. דוגמא לכך היא מצב של **קואורדינציה יחסית** בו כל מתנד במערכת פועל בתדירות שונה ובכל זאת מופע מסויים של מתנד אחד מתואם עם מופע מסויים של מתנד אחר ויוצר סנכרון חלש בין מופעי המתנדים. דוגמא נוספת לקואורדינציה חלשה הינה מצב בו מספר דרגות חופש מתואמות ביניהן בכדי לשמור על רמתו הקבועה של גודל קשור בהן (Kelso 1995). על ידי שימוש בסוג זה של קואורדינציה נוכל להגדיר **דגם התנהגותי** כמצב בו קואורדינציה בין מספר דרגות חופש מאפשרת תיאור של אותה ההתנהגות באמצעות מספר מצומצם יותר של דרגות חופש מבלי לאבד מידע (Kelso & Ding 1993).

חיפוש מערכת ייחוס חסכונית, שבאמצעותה ניתן לצמצם את מספר דרגות החופש, הינו אבן ייסוד בפרדיגמה של כתב התנועה אשכול-ווכמן (EW) (Eshkol & Wachman 1958, Eshkol & Harries 2001). אמנם בעבודה זו לא השתמשתי ישירות בכתב התנועה, אך הרעיונות הבסיסיים בפרדיגמה והפילוסופיה שביסודה, הנחו את עבודתי וסייעו לי רבות בניתוח התנועה ובהבנת המשתמע מניתוח זה. מכיוון שציר המקום מלהכיל ניתוח מפורט של EW, אפרט רק כמה עקרונות הנחוצים להבנת העבודה (ניתוח מפורט של הפרדיגמה והכלתה על בעלי חיים ניתן למצוא בגולני 1969). אחד העקרונות הבסיסיים ב EW הוא חוק האיברים הכבדים והקלים. לפי חוק זה, בכל תנועה (מלבד בקצוות הגוף) האיבר הנע באופן אקטיבי (האיבר הכבד) גורר אחריו את האיברים הנעים באופן פסיבי (האיברים הקלים). לדוגמא, כאשר אדם עומד על רגליו, האיברים הכבדים ביותר הם כפות הרגליים (תנועה בהם תגרור את כל הגוף), אחריהם השוקיים, הירכיים וכן הלאה. כאשר אדם עומד על ידיו, האיברים הכבדים ביותר הופכים להיות כפות הידיים ואילו כפות הרגליים הופכות לאיברים הקלים ביותר (תנועה בהם לא תגרור אחריה אף איבר). לפיכך, תזוזה של איבר קל ביחד עם איבר כבד תוך שמירה על היחס ביניהם מוגדרת כגרירה ואילו תזוזה המשנה יחס בין איבר קל לאיבר כבד מוגדרת כתנועה. לדוגמא, כאשר היד מונפת כמקשה אחת, ישנה תנועה בזרוע והאמה נגררת עליה. כאשר היד מורמת תוך כיפוף במרפק (כמו בהצבעה בבית ספר למשל), ישנה תנועה בזרוע (שינוי ביחס לגו) וגם תנועה באמה (שינוי ביחס לזרוע).

במונחי EW המילה אקטיבי אין פירושה שינוי במתח השרירים אלא שינוי ביחס בין איבר קל לכבד. לדוגמא, אם בעת כיפוף הגו, הידיים משוחררות ונשמטות לפנים, תזוזה זו נרשמת כתנועה למרות שהרפיון בשרירים גרם לה. עקרונות אלו מאלצים אותנו להתבונן בתנועה בצורה המנסה להבין לא רק את מקורות התנועה אלא גם את תוצאותיה. נוסף על כך, כתב EW מאפשר את תיאור התנועה ממגוון מערכות ייחוס אלטרנטיביות, כאשר העיקרון המנחה בבחירת מערכת ייחוס הוא הניסיון לאתר קביעות בתנועה. בכתב EW, קביעות אלו משמשות לצמצום דרגות החופש, אך במחקר, מעבר לתיאור מצומצם יותר של התנועה, קביעות אלו מספקות לנו הצצה אל תוך עולמה של החיה. אנו מניחים, כי אם ישנו משתנה מסויים הנותר קבוע במהלך תנועת החיה ייתכן וישנו מנגנון המפקח על משתנה זה. אם ישנו מנגנון המפקח על משתנה זה, סביר להניח כי מדובר במשתנה משמעותי עבור החיה. משתנים משמעותיים אלו הינם עדות עבורנו לעולמה הפנימי של החיה והם מרמזים על גורמים מתוך סביבת החיה אליהם היא קשובה. מחקרים קודמים במעבדתנו הראו כי משתנים אלו יכולים להיות הן מהסביבה הפנימית של החיה (Golani 1992, Golani et al. 1997, Eilam & Golani 1988, Kafkafi et al. 1996) והן מסביבתה החיצונית (Yaniv & Golani 1987).

כל האמור לעיל רלוונטי בעיקר למחקר שעניינו הבנת התנועה, אך ישנם גם מחקרים המשתמשים בתנועה ככלי עזר בלבד המסייע להבנת מנגנונים שונים. מחקר התנהגות פנייה הינו אחד מהדוגמאות לסוג מחקרים אלו. התנהגות פנייה נחקרת בהקשרים של אסימטריה מוחית, גירויים כימיים או השמליים ופגיעות במערכת העצבים (בעיקר פגיעות במערכת הדופמין הניגרו-סטריאטלית, המשמשת כמודל למחלת פרקינסון). בנוסף, מחקר בפניות מספק מידע על תפקידם של הגרעינים הבזליים ומשמש לסינון תרופות פוטנציאליות (Eilam 1994, Schwarting 1996). רוב מחקר הפניות מתמקד בהתנהגות סיבובית (Circling) ובהשפעות עליה (Pycocock 1980). מדידת התנהגות סיבובית מסתכמת בעיקר בבדיקת העדפות צד הסיבוב מתוך ההנחה כי העדפת צד מסויים מרמזת על מאפיינים בהתנהגות הנשלטים על ידי איזורים אסימטריים במוח (Carlson & Glick 1996). מחקרים אחרים חשפו את הקשר בין תרופות מסויימות או פגיעות מוחיות לבין הגברת פעילות הסיבוב. כמובן, שהמניפולציה המחקרית (כלומר סוג הפגיעה או חומר המוזרק) קובעת האם ההגברה תהיה לצד שבו נעשתה המניפולציה (Mead 1996, Pycocock 1980, & Hargreaves 1996) או לצד הנגדי (Hathway et al. 2004, Souilhac et al.

(Ziegler & Szechtman 1990, 1995). סיכום מפורט של הידע הנצבר בקשר לחומרים הקשורים לסיבובים והשפעתם על אזורים שונים במוח ניתן למצוא במאמרו של סאנודו-פנה (Sanudo-Pena & Walker 1998). רוב המחקרים שעסקו בתחומים אלו מדדו אך ורק את העדפת צד הפנייה וזאת מבלי להתחשב בדרך בה החיה בצעה למעשה את הפנייה. כיוון שההתנהגות נחשבת לכלי בלבד והיא איננה מטרת המחקר, מקובל להעריך אותה באמצעים גסים שלעיתים מחטיאים את המטרה. דוגמא לכך ניתן למצוא במאמרו של שוורטינג (Schwartzing 1996) המעלה בעיתיות בדרך איסוף הנתונים המקובלת שבה גם הליכה לאורך קיר הזירה נתפסת כהשלמת סיבוב. בעיתיות זו עולה כיוון שההסתכלות הינה על תוצאת ההתנהגות בלבד (השלמת סיבוב או חלק ממנו) ולא על הדרך בה ההתנהגות מתבצעת. ישנם גם מחקרים, שלמרות שעניינם העיקרי אינו תנועה, הם בכל זאת מנתחים פניות ברזולוציה עדינה, המתחשבת בצורות השונות לביצוע פניות. במחקרים של זיגלר (Ziegler & Szechtman 1990) וקולס (Cools et al. 1989) מפרידים בין circling, revolving ו pivoting ובודקים את הקשר ביניהם לבין תרופות דופמינרגיות שונות. במחקרם של קולס וגולני, החוקרים השתמשו ברזולוציה עדינה אף יותר בעת בדיקת השפעת אפומורפין ואמפטמין על התנהגות הסיבוב של חולדות וגילו כי למרות ששני החומרים משפיעים על אותם אלמנטים ניורונים (סינפסות של ניורונים דופמינרגיים ניגרו-סטריאטליים) השפעתם על התנהגות הסיבוב שונה. אפומורפין שינה את תפקוד הרגליים האחוריות בעת הצעידה ואילו אמפטמין שינה את תפקודן של הרגליים הקדמיות (Cools et al. 1989).

תנועה בקו ישר

בחלק זה אסקור בקצרה את מגוון השיטות הנוכחיות למחקר תנועה בקו ישר בבעלי חיים תוך שימת דגש על שיטות איסוף הנתונים, סוגי המשתנים הנמדדים והמגבלות הנובעות מכל שיטה. השוני בין השיטות נובע הן מרמת התנועה אותה נדרשת כל שיטה לתאר (צעד ברגל אחת, צעדים בכל הגוף, הילוך וכו'), והן מרמת ה"חופשיות" של החיה. עבודות אלו נסמכות בדרך כלל על תנועה קצובה וסדירה של החיה לצורך עיבוד הנתונים ולכן יוצרות תנועה זו בצורה מלאכותית או בוחרות מראש קטעים סדירים מתוך תנועה מוגבלת של החיה (Hildebrand 1976).

בקצה אחד של הספקטרום נמצאות עבודות כדוגמת אלו של רוסיניול (Leblond et al. 2003), רוסיג'ול (Rossignol 2000), המתרכזות בתיאור תנועתו של איבר ספציפי בזמן הליכה. שיטת העבודה המופיעה

במאמרים אלו מורכבת מהנחת החיות על גבי מסוע בתוך מסדרון זכוכית פלסטית וסימון רגליהם באמצעות הדבקת סמנים. החיות מצולמות ממבט צד על ידי מצלמה ניידת, כאשר מגע וניתוק של הרגל נרשמים בצורה ידנית על ידי צופה. נוסף על כך, בעת צילום החיות הפגועות בעמוד השדרה, תמך הנסיין בהליכתם על ידי הרמתם מהזנב, זאת בכדי לחשוף דגמי תנועה אינהרנטיים למוח השדרה. מאמר זה אינו מתיימר לתאר התנהגות חופשית ואף מגדיר את ההליכה כ"הליכת מסוע", ובכל זאת מספק תיאור דקדקני של תנועת הרגל תוך השוואה בין קבוצות שונות בתנאים אחידים למדי. עם זאת, השיטה מאפשרת טיפול ברגל אחת בלבד ולכן מתארת רק את מחזור הצעד של אותה הרגל ביחס לגוף ללא תיאור הקואורדינציה בין האיברים.

דוגמא לשיטה נוספת המשתמשת במראה צד ניתן למצוא במאמרו של פישר (Fischer et al. 2002). במאמר זה החיות מצולמות על מסוע באמצעות סינראדיוגרפיה (צילום בקרני רנטגן) וכך מתאפשר תיאור של זוויות האיברים ברגליים זהות הצד (ipsi-lateral). צילום מסוג זה מאפשר קבלת נתונים מדויקים למדי כיוון שהמידות הן של המפרקים עצמם ואין כל צורך בסמנים על גבי העור. אך גם כאן מתקבל תיאור חלקי של החיה (רק צד אחד) תחת ההגבלה של תנועתה לקו ישר על גבי מסוע ואפילו בחירה רק של קטעים בהם נעה במהירות קבועה ובצורה רציפה. בעיה נוספת של המחקר היא, כי הוא מספק עודף פרטים המקשה על ראיית התמונה הכללית. החוקרים מספקים רשימה של הזוויות בין האיברים לכל זן תוך השוואה ביניהן, אך, כפי שטוען רוסיניול, הצגה מעין זו מקשה על הבנה כוללת של מחזור הצעידה והמנגנון המפקח עליו (Rossignol 1996).

שיטה אחרת העושה שימוש בצילום רנטגן ממראה צד ניתן למצוא במאמרו של הרבין (Herbin et al. 2004). במאמר זה מודדים החוקרים מדדים כללים יותר של מחזור הצעידה כגון זמן צעדה, זמן עמדה (Stance) ואחוז זמן עמדה של רגל מתוך המחזור הכללי. במקרה זה המדדים הם אמנם מדדים כוללים של מחזור הצעידה אך הם מבוססים על נתונים של רגליים זהות צד בלבד ולכן גסים למדי. נוסף על כך גם כאן מוגבלת השיטה לטיפול בהליכה בקו ישר על גבי מסוע בקטעים בעלי מהירות קבועה יחסית. גישה חדשה יחסית המנסה לתת תיאור כולל של איברי החיה ניתן למצוא בעבודתם של המפטון וקייל (Hampton et al. 2004, Kale et al. 2004). בשיטה זו העכברים צולמו ממראה מלמטה תוך הליכה על גבי מסוע שקוף. הנתונים שנאספו מנקודת מבט זו היו מיקומי הרגליים בעת המגע עם הקרקע. נתונים

אלו אפשרו תיאור כולל של איברי החיה מחד, אך היו מוגבלים למדדים סטטיים מאידך. כיוון שאין מעקב אחר הרגליים בעת ההנף, המדדים היחידים האפשריים הם מדדים כדוגמת רוחב עמדה אחורית או קדמית וזווית רגל אחורית בעת יצירת מגע. מדדים המתארים תמונות רגעיות בלבד מתוך כלל הדינמיקה של מחזור הצעידה.

שיטה אחרת המשתמשת במסוע מתוארת במאמרם של קרוז וורנקה (Cruse & Warnecke 1992) המצלמים את גוף החיה ממראה מלמעלה ואת רגליה ממראה צד באמצעות מראות. במאמר הנוכחי השתמשו במסועים שונים לרגליים האחוריות ולקדמיות ובכך יכלו לבדוק את יחסי המופע בין זוגות רגליים שונות (זהות צד, שונות צד ואלכסוניות). שיטת איסוף הנתונים במאמר מותאמת ספציפית לדיון על מופעים ולכן מוגבלת מאוד לתנועה קצובה. כאשר התנועה איננה קצובה, הצעדות אינן בעלות אורך זהה ולעיתים אף כוללות החלפת הילוך במהלכן, עצירה או סתם דשדוש. במקרים מעין אלו, מחזור הצעדה איננו אובייקט אחיד ולכן חישוב מופע לפיו יהיה מהלך מוטעה מעיקרו. רוב המחקרים על תנועה בקו ישר וכן חלק מהמחקרים על תנועה שאינה בקו ישר נערכים על מסוע השימוש במסוע בשיטות שהוזכרו לעיל, מאלץ את החיה לנוע במהירות קבועה ובמסלול קבוע ובכך מסייע בהשגת אחידות בנתונים, אך הוא אינו חף מפגמים. מחקרים שנעשו ביונקים גילו הבדלים משמעותיים בין הליכה חופשית להליכה על מסוע (Herbin et al. 2004, Domenici et al. 1998, Wetzel 1977). הבדלים אלו הינם מהותיים והם כוללים אספקטים שונים של התנועה, החל מצימוד רגליים שונה (Rossignol 1996), וכלה בפרמטרים שונים של הצעדה עצמה (Barrey et al. 1993, Blaszczyk & Loeb 1993, Buchner et al. 1994, Kale et al. 2004). שינויים אלו נובעים הן מהעובדה, כי החיה צריכה לבקר את מהירותה בצורה קפדנית (Alexander 1977), הן מהעובדה כי הסביבה החזותית נותרת קבועה למרות תנועת החיה (Herbin et al. 2004) והן מכך שהליכה על מסוע הינה הליכה במהירות קבועה לפרק זמן ארוך ואילו ההתנהגות הטבעית של החיה מורכבת על פי רוב מפרצי תנועה קצרים (Domenici & Blake 2000).

לפיכך, ישנם חוקרים הבוחרים לוותר על השימוש במסוע לעיתים רק בכדי להמנע מהבעיות הכרוכות בכך ולעיתים לצורך השגת נתונים שאינם נגישים במערך ניסוי זה. על פי רוב, למרות ההסרה של ההגבלה המכנית על מהירות החיה, הגבלת המסלול נותרת בעינה כיוון שעדיין ישנו צורך באחידות

מסויימת לנתונים. במקרים אלו, החוקרים בוררים לעיתים מתוך הנתונים חלקים בהם החיה נעה במהירות דומה ולעיתים כלל אינם מודדים את מהירות החיה.

דוגמא למערך ניסוי מעין זה ניתן למצוא בעבודתו של צ'נג (Cheng et al. 1997), בה צולמו החיות ממראה מלמטה כשהן רצות במסדרון תחום. לאחר בחירת קטעים של הליכה קצובה, מגע הרגליים סומן מהסרט באמצעות נייר שקוף וחושבו מדדים סטטיים, הדומים רעיונית למדדים מעבודתו של המפטון (Hampton et al. 2004). התנועה במחקר זה הינה רק הכלי באמצעותו מעריכים את שיקום עמוד השדרה בצורה מהירה ובעלות נמוכה. ככזו, השיטה יעילה במידה הנחוצה למרות גסותה. שיטה נוספת לתיאור תנועה במסדרון תחום ניתן לראות בעבודתו של המרס (Hamers et al. 2001) בו החיות מצולמות ממראה מלמטה והורדת הנתונים מתבצעת על ידי ניתוח כתמי הצל שמשאירות הרגליים בעת המגע. נתונים אלו מספקים מדדים כגון בסיס התמיכה, רוחב צעדה, שטח מגע, זמן הנף וכדומה. שיטה זו אמנם משוכללת יותר מהקודמת אך גם היא מאפשרת ניתוח רק באמצעות מדדים סטטיים. בנוסף כיוון שנערך מיצוע על פני כל הצעדים, ישנה הנחה של זהות ביניהם ועל כן השיטה מוגבלת לתנועה קצובה בלבד.

ישנם גם שיטות בהן ניתוח התנועה לא נעשה באמצעים קינמטיים אלא באמצעים קינטיים (כלומר המתרכזים בהפעלת כוחות ובמסות). למשל, בעבודתו של קלארק (Clarke et al. 2001b), Clarke & Still (2001a) החיות נעו במערך דומה למערך הקודם, אלא שהמסלול הורכב מפלטות רגישות למגע ולכן אפשר הערכה של הכוחות המופעלים על ידי הרגליים בעת הדריכה. בנוסף, ישנם גם מאמרים שבהם ההתייחסות לחיה היא כאל גוף פיסיקלי בתנועה (Alexander 2002), כלומר ללא כל התייחסות להילוך, צעדה או צעד, אלא פשוט ניתוח של תנועת המסה במרחב. הדגש הקינטי של מחקרים אלו לא מאפשר כלל איסוף נתונים קינמטיים ועל כן הם מציגים רק תמונה חלקית של התנועה (לפי Wetzel 1977).

פנייה

מחקר פניות בבעלי חיים מוסיף נדבך שלם של קשיים על המחקר של תנועה בקו ישר. קשיים הנובעים בראש ובראשונה מניסיון להגדיר מהי פנייה, היכן נמתח הגבול בינה ובין הליכה ישרה וכיצד ניתן ליצור סטנדרטיזציה אמינה למחקר מעין זה. השיטות שאסוקר להלן מציעות מגוון פתרונות הנעים בין הגבלה

חזקה של החיה לצורך יצירת סטנדרטיזציה מחמירה לבין הגדרות אד-הוק שיוצרות קטגוריות שרירותיות של התנהגות לצורך המחקר. למעשה את מחקר הפניות ניתן לחלק לשתי קבוצות: מחקרים של התנהגות סיבוב ומחקרים של התנהגות פנייה. מחקרים של התנהגות סיבוב עוקבים בעיקר אחר כמות הסיבובים (או חלקי הסיבוב) שעשתה החיה בפרק זמן מסויים בהשוואה לחיות נורמליות או את כמות הסיבובים שבצעה לצד אחד בהשוואה לצד השני. מחקרי פניות לעומתם עוקבים אחר אופן ביצוע התנועה, בין אם על ידי מעקב אחר איברים או מעקב אחר הפעלת כוחות.

השיטה הנפוצה למעקב אוטומטי אחרי התנהגות סיבוב במכרסמים היא ה-rotometer. מכשיר זה מורכב מרתמה המולבשת על החיה ועליה כבל דק. רגש שנמצא מעל החיה עוקב אחר הסיבובים של הכבל ואחר כיוונום (Schwartzing 1996). מכשיר זה משמש בעיקר כמדד להעדפת כיוון (כתוצאה מחומרים או פגיעות מוחיות) (Kim et al. 1999) והוא מספק נתונים ברזולוציה גסה למדי של סיבובים שלמים, חצאי סיבוב או רבעי סיבוב (Carlson & Glick 1996). מלבד הבעיות הנובעות מהרזולוציה הנמוכה, ה-rotometer הינו דרך מדידה בעייתית להתנהגות סיבוב גם כיוון שהחיה מוגבלת על ידי רתמה, כיוון שאין כל נתון על האופן בו התבצע הסיבוב וכיוון שאין הפרדה בין סיבוב להליכה מסביב לזירה (Schwartzing 1996). במאמרים מעין אלו ישנה לעיתים חלוקה לסוגי סיבובים שונים אך זו מסתכמת לרוב בקביעת ספים שרירותיים כיוון שהיא מתבססת על הבדלים כמותיים בתנועה ולא על חלוקה איכותית (Schwartzing 1996).

ניסיון להתגבר על חלק מבעיות אלו ניתן למצוא במאמרים כדוגמת מאמרו של פאולר (Fowler et al. 2001) בו משתמשים במשטח רגיש למגע או מאמרו של שמידט (Schmidt et al. 1999) בו משתמשים במבחן שחייה. בשתי הדוגמאות הללו מתגברים אמנם על בעיית הרתמה אך הרזולוציה נותרת ברמה גסה למדי. גישה אחרת לפתרון ניתן למצוא במאמרו של זיגלר ושכטמן. במאמר זה ישנו שימוש ב-rotometer לאיסוף נתונים כמותי ובצילום מלמטה לניתוח איכותי. סוגי סיבובים שונים הוגדרו בצורה איכותית על ידי קטגוריות התנהגותיות ושלובו עם הנתונים הכמותיים בכדי לבדוק את השפעתן השונה של שתי תרופות. לא נעשה כל ניסיון להגדיר את הקטגוריות בצורה כמותית והן הוגדרו איכותית בלבד לפי התרשמותם האישית של החוקרים (Ziegler & Szechtman 1990).

מחקרי הסיבוב הסתפקו, על פי רוב, באיסוף נתונים כפי שתואר לעיל, מחקרי פניות לעומתם ניסו לתאר את התנועה שמובילה לפנייה ולכן תקפו את הבעיה מכיוונים שונים. מחקרים מוקדמים בפניות נעשו על ידי צילום התנהגות חופשית וניתוח ידני של הנתונים. מאמרו של פיאזה (Piazza et al. 1989) הינו דוגמא למחקר מסוג זה, בו פניות שונות מוגדרות בצורה שרירותית ואיכותית, כלומר אין כל עיבוד כמותי של הנתונים מלבד ספירת מקרים בכל קטגוריה, כאשר כל קטגוריה מוגדרת על פי רשמיו של החוקר. שיטה לכימות נתונים ששמשה בעיקר לפני האפשרות להורדת נתונים אוטומטית הייתה כתב תנועה EW (Adani et al. 1991). במחקר של עילם לדוגמא (Eilam 1994), צולמו החיות בבית גידולן וללא כל הגבלות. בשל כך הציגו החיות רפרטואר התנהגותי נרחב שמתוכו הוגדרה פנייה כהפסקה של תנועה קדימה ושינוי של זווית הגו במישור האופקי של יותר מ- 90° . לכאורה מדובר בקריטריון נוקשה המטפל רק בחלק קטן מהפניות, אך למעשה כיוון שמדובר בכתב תנועה (בו התנועה מחולקת ליחידות ברזולוציה של 45°), מדובר בקריטריון רחב דיו. במאמרם של קולס וגולני (Cools et al. 1989), המשתמש גם כן בכתב תנועה, צולמו החיות מלמטה, כאשר הן הולכות על זכוכית. עובדה זו הגדילה את דיוק הנתונים ועל כן יכלו החוקרים להגדיר פניות ברזולוציה עדינה יותר של שינוי חזית הגדול מ- 45° . כיוון שהורדת הנתונים במאמר אינה אוטומטית, ההתייחסות הינה רק ליצירת המגע של הרגליים וליחסן לאברי הגוף. נוסף על כך המאמר מתייחס לרגליים האחוריות והקדמיות בנפרד ואינו מנסה לצייר תמונה כוללת של התנהגות החיה בעת הפנייה. שיטה זו, כמובן, מוגבלת הן בדיוקה והן בכמות הנתונים אותם ניתן לעבד. ישנן גישות הבוחרות לפתור את בעיית ההגדרה על ידי הגבלת מסלול החיה. כלומר, מתוך מגוון הפניות שהחיה מבצעת, גישות אלו בוחרות להתמקד בהליכה בעיקול מוגדר, כאשר בדרך כלל גם המהירות מוגבלת בין אם על ידי מסוע ובין אם על ידי ניתוח קטעים נבחרים בלבד. למשל במחקרו של גינדריצ' (Jindrich & Full 1999) השתמשו בעיקול תחום על משטח דמוי ג'לי המאפשר מעקב אחר הכוחות אותן הפעילה החיה בעת הסיבוב. במחקר דומה (Domenici et al. 1998) נעשה שימוש בעיקול תחום, כאשר צילום מלמטה אפשר מעקב אחר מיקומי הרגליים. גם במקרים בהם מסלול החיה אינו מוגבל, כמו במחקרו של קופ (Copp & Jamon 2001), בוחרים החוקרים סוג מסויים של התנהגות (במקרה זה סיבוב הגנתי של סרטן הנהרות) ומתמקדים רק בו בכדי למנוע וריאציה. בנוסף להגבלת המעקב אחר סוג

התנהגות כפוי, גישתם של מחקרים אלו מזכירה את מחקרו של פישר (Fischer et al. 2002) כיוון שגם כאן התוצאות הן כמותיות במהותן. החוקרים מספקים רשימה מפורטת של כל רגל והכוח שהפעילה או הזווית והמהירות שבה פעלה וקשה להרכיב ממנה תמונה כללית או להסיק ממנה עקרון כלשהו התורם להבנת התנועה.

נוסף על כך, גישות אלו מיושמות לרוב על חסרי חוליות למיניהם (סרטנים, חרקים וכדומה) ורק לאחרונה נערך מחקר דומה על עכברים (Walter 2003). במחקר זה עקבו אחר ארבע נקודות לאורך גב העכבר ואחר זמני יצירת המגע של הרגליים. העכברים הוגבלו בתוך מסדרון זכוכית פלסטית בעל זווית של 90° ומתוך מספר ניסיונות נבחרו המהירות ביותר וה"נקיות" ביותר שנערכו בהילוך Bound. מנתונים אלו מדדו החוקרים את הזווית בין האיברים ואת עמדת הגוף בעת מגע הרגליים, כאשר הדגש במאמר הינו פיסיקלי ולא התנהגותי. כלומר, ההתייחסות אל החיה היא כאל מסה בתנועה (Walter 2003).

מחקרים המשלבים תנועה בקו ישר ופנייה

מחקרים מעטים בוחרים להתמקד בשני סוגי ההתנהגות גם יחד. במאמר של וידאל (Vidal et al. 2004) ישנה השוואה מאולצת בין הליכה ישר על מסוע של עכברים נורמליים לסיבוב על זכוכית של עכברים פגועים (אשר אינם מסוגלים ללכת ישר). מחקר זה מתמקד ביציבה של החיה ולא בתנועתה ולכן לא מייחס חשיבות לערבוב הקטגוריות. מחקרו של שטראוס לעומתו (Strauss & Heisenberg 1990), עקב אחר טביעות הרגליים של תסיסנית המחקר (*Drosophila melanogaster*) הן בעת הליכה ישרה והן בעת סיבובים. בכדי להשיג מטרה זו בחנו החוקרים את הזבובים בשני מערכי ניסוי שונים. במערך אחד עודדו החוקרים הליכה ישר ובאחר בחרו פניות שהזבובים ביצעו בצורה ספונטנית. אין במחקר התבוננות ברצף התנהגותי של החיה אלא חלוקה שרירותית להליכה ישרה ולסיבובים המבוססת על קביעה אפריורית של הדרכים לייצר ולהגדיר התנהגויות אלו בזבובים. מאמר המתמודד עם טיפול ברצף התנהגותי הינו מאמרו של כפכפי (Kafkafi & Golani 1998) בו חוקרים התנהגות חופשית של חמוס. במאמר זה עקבו אחר נקודות מסומנות לאורך הגו ואחרי תנועת הרגליים, כאשר בשונה ממחקרים אחרים תנועת הרגליים נרשמה גם כאשר הרגליים לא היו במגע עם

הקרקע. המאמר מתרכז ביחסי הפזה בין איברי הגו והרגליים ולא מטפל בהגדרת סוגי ההתנהגות כלל. למעשה המחבר אף קובע, כי התנהגות חופשית אינה ניתנת להפרדה טריוויאלית למרכיבים סטריאוטיפיים של "הליכה ישר" ו"פנייה" (Kafkafi & Golani 1998). כלומר, למרות כותרתו, המאמר מטפל בפניות רק ברמה התיאורטית בהשוואה לצורה התיאורטית בה מתבצעות פניות בבעלי חיים אחרים. מאמר שהתפרסם לאחרונה (Durr & Ebeling 2005) עוסק במעבר שבין הליכה ישר לפנייה במקלונים (*Carausius morosus*). במחקר הוגבלו החיות על ידי רתמה והונחו על כדור, כאשר תנועת רגליהן מתורגמת לתנועה בכדור. בנוסף צילמו החוקרים את החיות ממראה מלמעלה ועקבו אחר תנועת רגליהן. מחקר זה ייחודי בכך שהוא מתייחס לרצף ההתנהגות הכולל הליכה ישר, שלב מעבר והליכה בסיבוב וכל זאת תוך שימוש באותו מערך ניסוי ובאותם כלי ניתוח, אך הוא אינו חף מבעיות. הבולטת שביניהן היא ההגבלה, כבדת המשקל, בתנועת החיה. נוסף על כך, פרקי הזמן בהן החיה נמצאת בכל שלב (הליכה ישר, שלב מעבר, הליכה בסיבוב) אינם מוגדרים לפי תנועת החיה אלא על בסיס גירוי ויזואלי שניתן לחיות בזמן מסויים ומעודד אותן להסתובב. כלומר החוקרים הגדירו מראש מה עושה החיה בפרק זמן מסויים לפי ציפיותיהם וזאת מבלי להתבונן האם החיה אכן עושה כן. לבסוף, גם כאן הדגש הינו על אוסף גדול של תוצאות כמותיות המקשות על הבנת התמונה הכוללת.

מטרת המחקר

מתוך סקירת המחקר שלעיל, ניתן ללמוד על הבעיות המשותפות לכל תחום מחקר התנועה בבעלי חיים בין אם מדובר בחקר התנועה ככלי עזר ובין אם בחקר התנועה כשלעצמה. בכל שיטה מהשיטות שהוזכרו לעיל מוטלת הגבלה כלשהי על תנועת החיה. הגבלות אלו יכולות לכלול קשירת החיה ברתמה, תחזימת מסלול הליכתה ותחזימת מהירות הליכתה (על ידי מסוע או על ידי בחירת קטעים). המפתיע הוא שחלק מהחוקרים עדיין מתייחסים להתנהגות מוגבלת זו כ"התנהגות חופשית" (דוגמא קיצונית לכך ניתן לראות ב (Keshner et al. 1997)). לרוב, מנתחים את תנועת החיה לפי קריטריונים שרירותיים המוגדרים אד-הוק. קריטריונים אלו מסייעים לחוקר ביצירת סטנדרטיזציה לנתוני ההתנהגות, אך לרוב הגדרתם קודמת לנתונים או מבוססת על ספים שרירותיים שהחוקר קובע על סמך רשמיו האישיים. בעיה מרכזית נוספת

של שיטות המחקר הינה בעיית המדדים הסטטיים. לכאורה, מיותר לציין כי תנועה הינה דבר דינמי במהותו ובכל זאת, לרוב מסתכלים החוקרים על מדדים כדוגמת אורך צעד ממוצע, הפרש המופע בין יצירות המגע של הרגליים או מיקום ממוצע של ניתוק מגע ביחס לגוף. מדדים אלו מייצגים תמונות רגעיות ממהלך התנועה של החיה ולא את המהלך עצמו. לבסוף, מלבד המחקר האחרון, לא הצלחתי למצוא מחקרים העוסקים ברצף תנועה מסוגים שונים. על פי רוב מגדירים מראש את סוג התנועה בו רוצים לעסוק וכופים אותו על החיה או בוחרים רק אותו לניתוח מתוך כל הנתונים שנאספו. בעיות אלו ידועות ומוכרות בתחום והן נידונות ברבים מהמאמרים. החוקרים מלינים על הפירוט הרב בתוצאות נקודתיות שמקשה על הבנת התמונה בכללותה (Rossignol 1996), על ההתפשרות במדידה סטטית של תנועה רק בגלל הקלות שבה (Hamers et al. 2001) ועל העובדה כי המחקר מוגבל לסוגי תנועה מסויימים ואינו מטפל ברצפים טבעיים או במעבר בין סוגים אלו (Durr & Ebeling 2005). בנוסף מזכירים החוקרים את הצורך האמיתי בתיאור יכולות התמרון, בעיקר בכל הקשור לאלמנטים דינמיים הקשורים להליכה וריצה של הטטרפודה (Alexander 2002), וכן מכירים בצורך לתיאור קינמטי מפורט של תנועת חולייתנים בכלל ושל תנועת עכברים בפרט (Leblond et al. 2003, Clarke & Still 2001a).

לפיכך, המטרה המרכזית במחקר הנוכחי הייתה לנתח רצף תנועה חופשית בעכברים תוך ניסיון להתגבר לפחות על חלק מהבעיות המוזכרות לעיל.

לשם כך הוגדרו כמה מטרות משנה:

- שיפור מערך ניסוי קודם בכדי להתאימו לתנועת עכברים
- פיתוח כלים לניתוח רצף התנהגות חופשי של עכברים
- פיתוח מדדים דינמיים לתיאור התנועה
- חיפוש אחר משתנים מבוקרים המאפשרים לצמצם את דרגות החופש הנחוצות לניתוח התנועה.

שיטות

חיות הניסוי

חיות הניסוי היו 10 עכברים מזן C57BL/6J OlaHsd ממין נקבה. העכברים נבחרו כיוון שהם נחשבים כמין נוח למחקר צעדות בגלל גודלם הקטן והיכולת לצלם רצפי התנהגות ארוכים שלהם במרחקים קצרים יחסית (Walter 2003). מכרסמים בכלל ועכברים בפרט נחשבים non-cursors כלומר בעלי חיים העומדים ונעים על רגליים כפופות וללא שינויים מיוחדים ביציבה או במבנה המותאמים לתנועה מהירה (Alexander 1977, Hildebrand 1985). זן ה-C57 הינו זן נפוץ במחקרים גנטיים ופסיכופרמקולוגיים (לדוגמא: Yamamoto et al. 2005, Orsini et al. 2005), ועל כן תיאור פרטני של התנהגותו הטבעית יכול להוות כלי מועיל למחקרים רבים. נוסף על כך, הזן נבחר בגלל רמת פעילותו הגבוהה ובגלל צבעו הכהה המאפשר ניגוד חזק עם המדבקות שהודבקו על גופו. נקבות הזן נבחרו כיוון שנמצאו יותר אקטיביות מהזכרים (Mead & Hargreaves 1996, Schmidt et al. 1999), וכיוון שמדבקות הזנב קלה יותר להדבקה על גופן (מסיבות אנטומיות). העכברים קיבלו תקופת הסתגלות של שבועיים לאחר הגעתם לגן והיו בגיל 10 שבועות בתחילת הניסוי. הם הוחזקו בתנאים סטנדרטיים: כלומר, 3 עכברים לכלוב, טמפרטורה קבועה של 22°C, מחזור אור חושך של 12:12 ומים ומזון חופשיים.

מערך הניסוי

מערך הניסוי שפותח במהלך עבודה זו מבוסס על מערך שהיה בשימוש במחקרים קודמים במעבדתנו (Golani et al. 1997, Kafkafi & Golani 1998) ובעבודה מחקרית שנעשתה על ידי איתי הרטמן ולא פורסמה (חלקים ממנה ניתן לראות באתר: www.tau.ac.il/~ilan99/see/multilimb). המערך

הנוכחי פותח במלואו על ידי במהלך מחקר זה וכלל את השלבים הבאים:

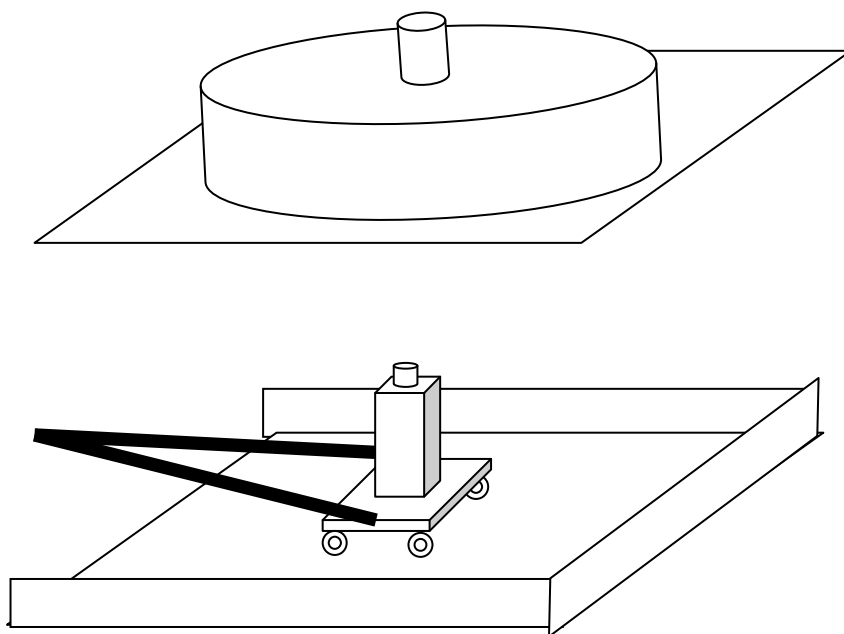
- בניית מערך הניסוי: בניית הזירה, עגלת המצלמה וסימון הזכוכית
- שינוי צורת הצילום: מעבר מצילום על ידי מראה לצילום ישיר
- שיפור איכות הצילום: שינוי פרמטרים במצלמה, שינוי שיטת תאורה

- פיתוח שיטה לסימון עכברים: מציאת הסמנים המתאימים (גודל, צורה וצבע) ושיטת ההרדמה המתאימה.
 - כתיבת טרנספורמציה חדשה לקיזוז תנועת המצלמה: טרנספורמציה המתקנת את סיבוב המצלמה ותזוזתה ולא את העיוות הנגרם מהמראה.
 - מציאת הפרמטרים המתאימים להחלקה: מציאת הפרמטרים האופטימליים למערכת הרב-איברית.
 - תכנות הפלטפורמה לטיפול בנתונים: כתיבת פונקציות המעבדות את הנתונים מרמת הבדיקה הראשונית של הנתונים ועד להצגות גרפיות של התוצאות.
- כיוון שהקמת המערך אינה הנושא המרכזי של עבודה זו, אלא רק שלב בהשגת התוצאות, לא אפרט על כך בהרחבה. בחלק זה אתאר בקצרה את מערך הניסוי ומהלכו כאשר חלק קצר מפרק התוצאות יוקדש לתוצאות הקשורות למערך עצמו.

מפרט המערך הנוכחי

לצורך צילום החיות בניית זירה עגולה ומקורה שקוטרה 80 ס"מ וגובהה 20 ס"מ העשויה מ-PVC אטום. הזירה הונחה על משטח זכוכית בגובה 150 ס"מ מהרצפה. הזירה הייתה ריקה לגמרי וללא כל סמנים מרחביים וזאת מתוך ההנחה כי סביבה פשוטה ככל האפשר תסייע בחשיפת מרכיבי התנועה הבסיסיים (Szechtman et al. 1985). מחקרים קודמים הראו, כי החיכוך הנמוך של משטח הזכוכית משפיע במידה מועטה בלבד על תנועת העכבר (Walter 2003) ועל כן משטח זה יכול לשמש כמשטח יעיל בחקר התנועה. משטח הזכוכית, שגודלו 1'1X1 מ', סומן ברשת סריג באמצעות מדבקות, שקוטרן 2.5 מ"מ, במרחקים קבועים של 100 מ"מ ביניהן. במרכז גג הזירה הועבר צינור, שקוטרו 8 ס"מ, דרכו הוכנסו החיות לזירה. מצלמת וידיאו (SONY 150PD) הורכבה על משטח נייד מתחת למשטח הזכוכית ושונעה ידנית בעזרת שני מקלות שחוברו אליה. המשטח הנייד עצמו הונח על משטח פורמייקה תחום בכדי לסייע לתנועה חלקה של המצלמה (ראה תרשים 1). הן משטח הפורמייקה, הן המצלמה והן משטח הזכוכית פולסו בכדי להקטין את רמת הרעש בעת הורדת הנתונים. מוניטור, שחובר למצלמה, אפשר מעקב ידני אחר תנועת החיה. המצלמה צילמה בקצב של 50hfps, קצב נפוץ לתיאור התנהגות עכברים שנמצא כמספיק במחקרים התנהגותיים קודמים (Kale et al. 2004, Vidal et al. 2004).

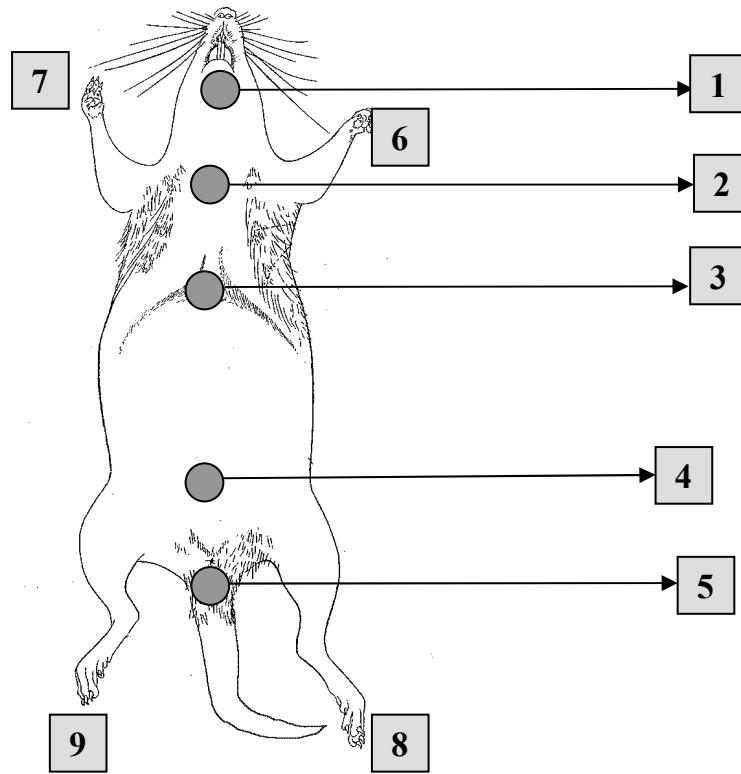
(Leblond et al. 2003). המערך כולו הואר מלמטה על ידי שני נורות ניאון קרות בהספק של 250W, שהוצבו בצדדיו האלכסוניים.



תרשים 1: ציור סכמטי של מערך הניסוי.

מהלך הניסוי

כל עכבר הורדם לפני הניסוי בעזרת Isoflurane בריכוז של 2% לצורך הזבקות מדבקות מרובעות, שגודלן 2"מX2"מ"מ. המדבקות הונחו על 5 נקודות לאורך הציר המרכזי של הגוף כמסומן בתרשים 2: (1) זנבית לפה (2) במרכז חגורת הכתפיים (3) בבסיס מפגש הצלעות (4) במרכז חגורת האגן (5) בבסיס הזנב. בנוסף סומנו נקודות במרכז הרגליים האחוריות בעזרת טוש שחור.



תרשים 2: ציור סכמטי של הסימונים על גוף העכבר.

לאחר ההדבקה ניתן לעכבר זמן התאוששות של כ - 5 דקות ולאחריו הוא הוכנס לצינור שבמרכז הזירה לתקופת הסתגלות של 10 דקות, במהלכה היה תחום בתוך הצינור הקטן שבמרכז הזירה. לאחר פרק זמן זה הצינור הורם והעכבר שוחרר לזירה, כאשר הנסיין עוקב ידנית אחר תנועותיו עם המצלמה. כל עכבר צולם פעם אחת למשך 10 דקות. לאחר כל צילום נוקה משטח הזכוכית באמצעות אתנול על מנת להסיר את ריח החיה שצולמה. הצילומים נערכו בשני מקבצים, כאשר בכל מקבץ צולמו 5 חיות. לצורך ניתוח הנתונים השתמשתי רק ב - 6 חיות כיוון ששלושה עכברים הורידו חלק מהמדבקות במהלך זמן ההסתגלות בצינור והרביעי הוריד מדבקה במהלך הצילומים.

עיבוד הנתונים

10 דקות התנועה של כל עכבר הועברו למחשב באמצעות תוכנת EZDV המאפשרת דיגיטציה של הסרט. כיוון שמערכת העקיבה הנוכחית הינה אוטומטית רק למחצה, מעקב אחר כל 10 הדקות היה בלתי אפשרי. בשל כך נבחרו מתוך כל סרט הקטעים הארוכים ביותר בהם החיה בצעה הליכה רציפה. כלומר קטעים ללא עצירות ארוכות מידי (יותר משנייה), ללא הליכה מקוטעת ומתמהמהת וללא התעסקות בקיר הזירה. חשוב לציין, כי קריטריון הבחירה היה רחב ככל הניתן בכדי לא להגביל מראש את ניתוח הנתונים

לסוגי תנועה מסויימים. עבור כל חיה נבחרו קטעים כך שיסתכמו לכל הפחות ל 30 שניות. מספר הקטעים שנדרשו לשם כך מכל חיה היה בהתאמה 4 (אורך כולל 33.4 ש'), 6 (אורך כולל 31.6 ש'), 6 (אורך כולל 36.3 ש'), 5 (אורך כולל 30.1 ש'), 5 (אורך כולל 31.7 ש'), ו 2 (אורך כולל 36.5 ש'), כאשר הקטע הארוך ביותר היה של 22.3 שניות ואילו הקטע הקצר ביותר היה של 2.5 שניות.

העקיבה אחר הקטעים הנבחרים נעשתה באמצעות תוכנת WINanalyze, המאפשרת קבלת קואורדינאטות קרטזיות של הנקודות אך אינה מתחשבת בתנועת המצלמה (כלומר מספקת קואורדינאטות במערכת יחוס קבועה של מסגרת הסרט). בכדי לקזז את תנועת המצלמה צריך היה לעקוב גם אחרי נקודות הסריג ולהשתמש בהן כנקודות יחוס חדשות (פירוט בהמשך). כתוצאה משיפור רמת הצילום, העקיבה אחר נקודות הגו ונקודות הסריג נעשתה בצורה אוטומטית (למעט בקרה ותיקון במקרה של איבוד נקודה) ואילו העקיבה אחר הרגליים והתיעוד של זמני יצירת וניתוק המגע שלהן נעשתה בצורה ידנית (כיוון שהרגליים משנות את צורתן וגודלן בעת ההנף). מכל מסגרת תמונה (frame) מהקטעים הנבחרים הורדו לכל הפחות 40 נתונים: קואורדינאטות (x,y) של 9 נקודות החיה, קואורדינאטות (x,y) של לפחות 9 נקודות סריג ומצב כל אחת מהרגליים (משתנה בינארי). כך שלמעשה עבור כל שנייה של סרט קיבלתי לכל הפחות 2000 נתונים. לאחר העקיבה הראשונית ביצעתי בדיקה לכל קטע נבחר ובה תיקנתי בצורה ידנית חריגות גדולות מידי של מערכת העקיבה.

השלב הבא בעיבוד הנתונים היה קיזוז תנועת המצלמה. הנתונים יוצאו מתוכנת העקיבה ועברו עיבוד נוסף בעזרת תוכנת Mathematica 5.1, המספקת פלטפורמה לעיבוד נתונים באמצעות שפת תכנות ידידותית, יכולות חישוביות גבוהות ויכולות גרפיות גמישות. כפי שנאמר קודם לכן, בכדי לקזז את תנועת המצלמה היה צורך ליצור מערכת יחוס חדשה באמצעות נקודות הסריג. זאת כיוון שאת תנועת המצלמה ניתן לתקן על ידי התמרה לינארית מהצורה :

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} t \\ s \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \hat{x} \\ \hat{y} \end{pmatrix}$$

במשוואה זו המטריצה $\{a,b\}, \{c,d\}$ הינה מטריצת סיבוב המתקנת את סיבוב המצלמה, הוקטור $\{t,s\}$ הינו וקטור התקה המתקן את תזוזת המצלמה, הוקטור $\{x,y\}$ הינו וקטור הקואורדינאטות במערכת היחוס של תוכנת העקיבה ואילו הוקטור $\{\hat{x}, \hat{y}\}$ הינו וקטור הקואורדינאטות המתוקנות. לכן, בכדי לתקן את

הקואורדינאטות המקוריות צריך למצוא את 6 הפרמטרים s, t, d, c, b, a . לשם כך, כל נקודת סריג קבלה שם המציין את מיקומה האבסולוטי במישור. הדבר נעשה על ידי קביעת נקודה במרכז הזירה כמרכז הצירים וקביעת שאר הנקודות ביחס אליה. לאחר הורדת נתוני העקיבה, לכל נקודת סריג יש קואורדינאטה יחסית למסגרת התמונה וקואורדינאטה אבסולוטית במישור הזירה. במצב זה, ניתן להשתמש בנקודות הסריג למציאת הפרמטרים החסרים כיוון שיש להן גם את הוקטור $\{x, y\}$ וגם את הוקטור $\{\hat{x}, \hat{y}\}$. לכאורה מספיק היה לעקוב אחר 6 נקודות סריג בלבד ולקבל מערכת של 6 משוואות עם 6 נעלמים בכדי למצוא את הפרמטרים החסרים, אך מערכת מעין זו הייתה רגישה מידי לרעש ותלויה בצורה חזקה בכל נתון נפרד. לכן הפונקציה שבה השתמשתי הינה מיקסום הנגזרת של ההפרש הריבועי בין הקואורדינאטות המוחלטות לקואורדינאטות היחסיות ובכך מתקבל פתרון פחות רגיש לרעשים, שמתייצב ככל שמוסיפים נקודות סריג (ראה נספח 1).

השלב הבא בעיבוד הנתונים הינו שלב ההחלקה. הנתונים הגולמיים (לאחר תיקון תנועת המצלמה) מכילים רעש. הרעש נגרם הן מכך שתוכנת העקיבה לא מצליחה להתמקד במרכז הנקודה המסומנת בכל מסגרת תמונה, הן מרזולוציית הצילום והן מתנועת המצלמה עצמה. ישנן סטיות וקפיצות של נקודות העקיבה שאינן חלק מתנועת החיה ה"אמיתית". במחקר מקביל שבוצע במעבדתנו בשיתוף פעולה עם מעבדתו של יואב בנימיני נבדקו מספר אלגוריתמים סטטיסטיים מקובלים ונבחרו שני האלגוריתמים LOWESS ו RRM, אשר פעולתם המשותפת מתמודדת בצורה אופטימלית עם קשיים אלו (Hen et al. 2004). במחקר המקורי האלגוריתמים נבדקו על חיה שצולמה מלמעלה ומערכת אוטומטית עקבה רק אחרי מרכז הכובד של החיה. על כן, במחקר הנוכחי היה עלי להתאים את שיטות ההחלקה כך שיעבדו בצורה אופטימלית גם במערך הניסוי הנוכחי. כלומר, להריץ את אלגוריתם ההחלקה על כל נקודה בנפרד ועל כל חלק תנועה נבחר בנפרד ורק לבסוף לאחד את הנתונים חזרה לכדי קובץ אחד. לשם כך השתמשתי בהצגות גרפיות שונות של הנתונים, באנימציות ובהתייעצות עם פרופ' יואב בנימיני. ההחלקה עצמה נעשתה בעזרת תוכנת SEE Workshop שפותחה במעבדתנו.

יתרונות השיטה הנוכחית על הקודמת

מערך הניסוי הקודם שימש בעיקר לעבודה על חיות גדולות יחסית כגון חמוסים וחולדות. בכדי להתאים את המערך לעכברים היה עלי לערוך מספר שינויים טכניים. במערך הקודם החיות צולמו בחושך בעזרת תאורת אולטרא-סגול שהבליטה את הסמנים שעל גופן. זאת כיוון שהצילום לא היה ישיר אלא דרך מראה שהוצבה בזווית 45° מתחת לזכוכית. המצלמה הוצבה על חצובה ובכך התאפשר מעקב אחר תנועת החיה על ידי הזזת המצלמה על החצובה בלבד. הצילום בחושך במערך זה מנע השתקפות של המצלמה במראה ובזכוכית. בנוסף, במערך זה התיקון לתזוזת המצלמה נעשה בצורה שונה כיוון שהיה צורך לא רק בקיזוז התנועה אלא גם בתיקון העיוות שנוצר מכך שהצילום דרך המראה איננו בזווית של 45° כל הזמן אלא רק כאשר המצלמה פונה למרכז המראה. תיקון זה נעשה באמצעות 3 נקודות סריג בצורת L וחישוב הסטייה 90° בזווית שהן יוצרות.

במעבר לעכברים, החסרונות בשיטה זו הפכו אותה לבלתי ישימה. החסרון העיקרי היה העובדה כי צילום בחושך אינו חד דיו כאשר מדובר בעכברים ובגודל המדבקות שאמורות להיות עליהם. בנוסף מעקב אחר תנועתו המהירה של העכבר קשה יותר כאשר המצלמה ממוקמת על חצובה. זאת כיוון שהתנועה על החצובה קלה יותר בקווים ישרים ואלו נדירים למדי בתנועה בזירה עגולה. נקודה נוספת היא כי שיטת התיקון הייתה מבוססת על 3 נקודות בלבד ולכן מספיקה טעות מדידה באחת מהן כדי לגרום לחישוב סטייה שגוי ובכך לתיקון שגוי של עיוות המצלמה. שגיאות אלו אמנם לא משמעותיות כאשר מדובר במרחקים הנמדדים על גוף החולדה, אך על גוף העכבר, סטיות מעין אלו גורמות לשגיאת מדידה שגודלה היחסי מאפיל על המדידה האמיתית.

השינויים שהוכנסו במערך הנוכחי נועדו לתקן בעיות אלו. העברת המצלמה למשטח נייד מקלה על המעקב אחר התנועה המעגלית של החיה. צילום באור חזק מייצר חדות תמונה מספקת. צילום ישיר (שלא דרך מראה) ושינוי אלגוריתם התיקון מאפשרים מדידה יציבה יותר. למעשה אין אלו שינויים מהותיים במערך הקודם וחלק ממגבלות המערך נותרו בעינם אך התיקונים אפשרו, בסופו של דבר, צילום של עכברים במידת דיוק מספקת.

תוצאות

תוצאות טכניות

כיוון שבמהלך העבודה פיתחתי הן את מערך הניסוי והן את הפלטפורמה המשמשת לעיבוד נתונים ממנו, בחרתי להקדיש חלק מפרק התוצאות לפירוט ההישגים הטכניים שבעבודתי. בכוונתי להדגיש את אותן נקודות בנאליות לכאורה, שדרשו מספר רב של ניסיונות כדי להביאן למצב אופטימלי. סימון הזכוכית - בכדי לסמן נקודות על הזכוכית לקחתי זכוכית מחוסמת בעובי של 4 מ"מ לבית מלאכה המדביק מדבקות על זכוכית באמצעות מחשב. זאת לאחר שגיליתי כי בהדבקה ידנית רמת הדיוק נמוכה יחסית וצריבה של נקודות בלייזר על הזכוכית דרשה עובי זכוכית גדול יותר שהיה עלול ליצור עיוותים בתמונה.

מבנה הזירה - צורת הזירה נבחרה להיות עגולה ולא ריבועית כיוון שבניסיונות מוקדמים התגלה כי העכברים נמשכים לפינות הזירה ולרוב נשארים שם לפרקי זמן ממושכים. הכנסת העכבר ישירות למרכז הזירה נועדה גם כן לעודד את תנועתו ואת מניעת קפיאתו ליד הקיר. החומר ממנו בחרתי לבנות את הזירה היה PVC כיוון שחומר זה הינו גמיש מספיק בכדי ליצור ממנו צורת עיגול וקשיה מספיק בכדי לשמור צורה זו כאשר הוא מקובע.

סימון העכברים - המדבקות בהן השתמשתי היו מדבקות משרד לבנות שנחתכו לגודל של 2X2 מ"מ. הן הודבקו לגופם של העכברים באמצעות טיפת דבק מהיר. השתמשתי במחטי מזרק בכדי להרים את המדבקות ובכדי למרוח עליהן דבק. הרגליים סומנו עם טוש משרדי שחור כיוון שהדבקת מדבקות עליהם מציקה לחיות וגורמת להתעסקות רבה בהן.

הרדמה - במחקרים מוקדמים הרדמת החיות לצורך ההדבקה נעשתה באמצעות אתר. חומר זה הינו מסוכן הן לחיה והן לחוקר ודורש לפחות חצי שעה עד להתאוששות החיה. האיזופלורן לעומתו בטוח יותר (בשימוש אף בהרדמת בני אדם) וזמן ההתאוששות ממנו הוא כ 5 דקות בלבד.

צילום - לא אפרט כאן את כל הפרמטרים בהם השתמשתי לצילום העכברים (מהירות צמצם, White Balance וכדומה) כיוון שאלו משתנים בהתאם לתנאי וצורכי הצילום. כן אציין, כי לצורך צילום העכברים מצאתי כי במצלמה שברשותנו (מצלמה ביתית באיכות טובה אך לא מקצועית) מרחב הצילום

האופטימלי היה של 30X40 ס"מ. בחירת גודל המרחב היווה פשרה בין תמונת עכבר גדולה ככל האפשר (דיוק מדידה מירבי) לבין מרחב גדול ככל האפשר (מניעת בריחתו של העכבר ממסגרת התמונה).

עקיבה - תוכנת העקיבה בה השתמשתי (WINalyze version 1.4) מסוגלת לעקוב אחר סימונים שונים באיכות צילום שונה. כדי להביא את העקיבה לרמה אופטימלית רצוי לא לעבוד עם ברירות המחדל של התוכנה אלא למצוא את הערכים המתאימים. אזכיר בקצרה את הפרמטרים בהם השתמשתי להגדרת הנקודות בכדי שיוכלו לשמש כנקודת ציון במחקרים עתידיים.

שיטת עקיבה - Texture tracking, גבולות - 21X21 לנקודת גוף (כולל רגליים) ו 40X40 לנקודת סריג (לעיתים ישנו צורך בהגדלת גבול זה כאשר המצלמה נעה במהירות גבוהה), תבנית - אורך 11 ו גובה 11 וללא סטייה ב x או ב y. סוג התבנית - עיגול (רק לשם נוחות).

החלקה - לצורך עבודה זו היה עלי למצוא פרמטרים חדשים לתהליך ההחלקה שיותאמו למערך הנוכחי. ברי הוא כי הפרמטרים מותאמים לתנאי צילום מסויימים וסביר כי לא יתאימו למערך אחר, אך מצאתי לנכון להזכירם בכל זאת, בכדי שיוכלו לשמש כנקודת ציון למערכים חדשים או לעבודה עתידית במערך הנוכחי. הפרמטרים הינם הערכים אותם יש להזין בתוכנת ה - SEE Workshop שפותחה במעבדתנו.

LOWESS - רוחב חצי חלון 0.1, דרגת פולינום 3, מספר חזרות 2, ריצוד 0

Repeated Running Window - קבע עצירות כ-3 עבור הגוף ו-2 עבור הרגליים, ערך חיתוך 1.25, חלונות 3, 3, 5, 5, 7 (חלון ראשון).

תוצאות תכנותיות

במהלך העבודה היה עלי לתכנת את הפלטפורמה שדרכה יהיה אפשר לעבד את הנתונים מן המצלמה. פלטפורמה דומה פותחה כבר במעבדתנו על ידי נרי כפכפי ועברה מודיפיקציות על ידי איתי הרטמן. כיוון ששניהם עבדו במערך הקודם השתמשתי בפלטפורמה הקודמת רק בתור בסיס רעיוני לעבודתי והקמתי למעשה פלטפורמה חדשה. הפונקציות בפלטפורמה כוללות פונקציות לעיבוד הנתונים בשלבים שונים, מההמרה לקיזוז תנועת המצלמה, דרך ההמרה לצורך החלקת הנתונים ועד לצורה הסופית של נתונים מוחלקים המחולקים למקטעי תנועה (ראה נספח 2). כן נכללו גם פונקציות רבות המספקות ויזואליזציות שונות. פונקציות אלו אינן תוספת אופציונלית, אלא חלק הכרחי מעיבוד הנתונים, כיוון שהן מסייעות בבדיקת אמינות הנתונים. כלומר, פעמים רבות עלינו לוודא ששיטות העיבוד לא יצרו עיוות כלשהו

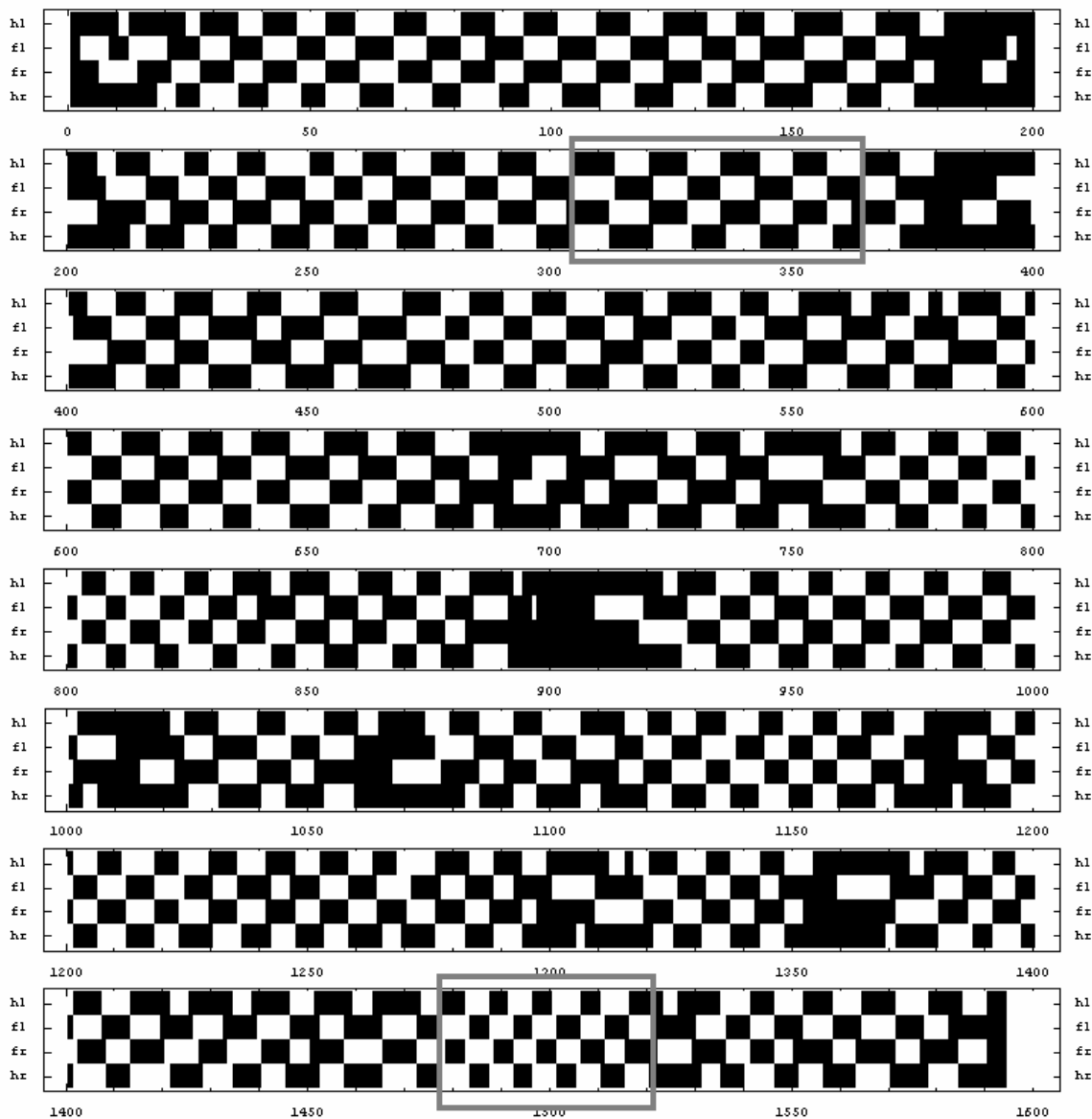
בנתונים או שינו את משמעותם. ויזואליזציות הינן האמצעי הנוה והמהיר לזיכרון תקינות הנתונים לפני מעבר לשלב נוסף בעיבוד. נוסף על כך, כוללת הפלטפורמה פונקציות המשמשות כאלגוריתמים לחיתוך הנתונים. כלומר, פונקציות הבחורות חלקים מרצף ההתנהגות לפי היגיון מסויים ומבצעות חישובים על חלקים אלו בלבד. לדוגמא, פונקציה המאתרת את כל הצעדים של רגל מסוימת ומחשבת את מרחק הרגל הממוצע מציר האגן בעת יצירת המגע. חלק מהפונקציות תוכנתו בצורה המתקנת את המשתמש כאשר הוא מכניס ערכים לא נכונים ומודיעה לו איזה סוג ערכים צריך להיות מוזן לפונקציה. לחלקן האחר הוספו מספר שורות המסבירות את אופן פעולתן ואת סוג התוצאות המתקבל מהן.

תוצאות התנהגותיות

במחקרים רבים בטטרפודה בודקים את משולשי התמיכה בעת ההליכה בסוגי הילוכים שונים ואת השפעתם על הגוף (Hildebrand 1985). התמיכה שמספקות 3 הרגליים הינה תמיכה סטטית, בה הרגל הבאה לצעוד מתנתקת רק כאשר הרגל שצעדה נוחתת ולכן הגוף נע על גבי משולשי התמיכה במשך כל מהלך הצעדה. אך הליכות אלו נפוצות רק במהירויות נמוכות, כאשר בעכברים הכוונה למהירויות שמתחת ל 10 ס"מ/שנייה (Herbin et al. 2004). במהירויות גבוהות יותר התמיכה עוברת מ 3 רגליים ל 2 בלבד ולכן יוצרת קווי תמיכה (בטווח מהירות גבוה עוד יותר ההילוך עובר לתמיכה על ידי רגל בודדת והתמיכה הופכת לנקודתית). תמיכה זו נחשבת במחקר לתמיכה דינמית שבה הגוף נותר יציב כל עוד הוא בתנועה והיא נפוצה יותר אצל הולכי על ארבע בכלל ואצל עכברים בפרט. מתוך דרך התקדמות זו, ה Trot על גרסותיו השונות מהווה את החלק הארי של ההילוכים בהם משתמש העכבר (Kale et al. 2004, Herbin et al. 2004). אצל הזן C57 אף נמצא כי בעת הליכה בקו ישר ישנו סנכרון גבוה בין רגליים אלכסוניות וכן יציבות גבוהה בסוג ההילוך לטווח מהירויות רחב, יחסית לזנים אחרים (Kale et al. 2004). נוסף על כך, מחקרים שנעשו בחיות שונות גילו, כי במקרים רבים הצימוד בין הרגליים האלכסוניות נשמר גם כאשר החיה לא צועדת בקו ישר. במחקר על תסיסנית המחקר לדוגמא (*Drosophila Melanogaster*), התגלה כי הן בהליכה ישר והן בעת פניות שומר הזכוב על צימוד בין שלושת הרגליים האלכסוניות (שתי קיצוניות בצד אחד והאמצעית בצד השני) (Strauss & Heisenberg 1990). מחקר אחר בסרטן הנהרות גילה גם כן סינכרון בין השלשה האלכסונית שעליה

נתמכת החיה בזמן הליכה בעיקול (Domenici et al. 1998). מחקרים אלו אמנם לא עוסקים בטטרפודה, אך ניתן לראות בשלשה האלכסונית מקבילה לאלכסון הפונקציונלי בטטרפודה. מחקרים על פניות בטטרפודה מועטים יחסית, אך גם בהם ניתן למצוא עדות לעובדה זו. במחקר על פניות בטורפים טען עילם, כי סדר הצעידיה בזמן הפנייה היה זהה לסדר הכללי בזמן ההליכה (Eilam 1994). בנוסף, מחקר חדש יחסית שבדק פניות של 90° בעכברים גילה כי הם שומרים על ההילוך האופייני להם גם בזמן הפנייה (Walter 2003).

כבר ב 1965 קבע הילדברנד, כי ב Trot יצירות המגע ברגליים האלכסוניות כה מצומדות עד כי ניתן להתייחס אליהן כאל הילוך דו-קצבי (Hildebrand 1965). גם במחקרים מאוחרים יותר נקבע כי הפעולה המשותפת של שתי הרגליים האלכסוניות מייצגת צעד פונקציונלי אחד שזמן המגע הכולל שלו הוא זמן המגע המשותף של שתי הרגליים (Lee et al. 1999). בכל זאת, מחקרי תנועה בחרו להתמקד באחת משתי יחידות התנועה המרכזיות – הצעד או הצעידיה. הצעד, שמוגדר כמחזור התנועה של רגל אחת מניתוק המגע ועד לניתוק הבא, נחקר בעיקר בהקשר של יחסי האיברים ברגל בעת הצעידיה ואילו הצעידיה, שמוגדרת כמחזור התנועה של כל הרגליים מניתוק של רגל אחת (בדרך כלל אחורית שמאלית) ועד לניתוקה הבא, נחקרה בעיקר בהקשר הדינמיקה בין הרגליים והצימוד ביניהן. לאור האמור לעיל בחרתי במחקר הנוכחי להציע יחידת ביניים לחקר תנועה. יחידה המוגדרת בין הצעד לצעידיה והיא הצעד האלכסוני הפונקציונלי (צא"פ). הצא"פ מוגדר כצעד המשותף של זוג הרגליים האלכסוניות. כל צא"פ מורכב מאלכסון כבד המהווה את בסיס התנועה של החיה ואלכסון קל המהווה את היסוד הנע. הצא"פ הינו יחידת ביניים, כיוון שהוא למעשה מורכב משני צעדים ושני צא"פים מרכיבים צעידיה. לכאורה, הגדרה זו הינה בעייתית משתי סיבות. האחת, היא כי הצא"פ הינו בעל משמעות רק כאשר החיה צועדת בהילוך אלכסוני והשנייה היא כי למעשה הקו המחבר בין האלכסונים מייצג איבר דמיוני שאינו אנטומי. הפתרון לבעיה הראשונה נגזר ישירות מהנאמר לעיל, אצל העכברים ה Trot הינו ההילוך הנפוץ ולכן החלק הארי של תנועת העכבר יוכל להיות מנותח ביחידות אלו ועדיין להיות משמעותי. למעשה, עוד לפני הגדרת האלגוריתם המפרק את רצף התנועה ליחידות הצא"פ ניתן לראות בתרשים 3 דוגמא לכך שרוב תנועת העכבר מתבצעת ב Trot.



תרשים 3: התרשים מציג את כל רצף התנועה של עכבר אחד לפי המוסכמה שטבע הילדברנד. ציר ה-X מציין את הזמן ואילו ציר ה-Y מציג מגע וניתוק של כל אחת מהרגליים בנפרד. מלבן שחור מייצג מגע עם הקרקע ואילו מלבן לבן מייצג שהייה באוויר. לצורך הנוחות הרצף נחתך לקבוצות של 200 מסגרות תמונה והן מוצגות אחת מתחת לשנייה. בתרשים ניתן לראות בבירור כי רוב הזמן החיה נעה ב Trot, כאשר Trot איטי נראה כרצף של ריבועים שחורים מתחלפים וארוכים (מסגרת אפורה עליונה) ו Trot מהיר נראה כרצף מתחלף של ריבועים קצרים (מסגרת אפורה תחתונה). הקטעים בהם נשבר רצף ה Trot הינם קטעים בהם העכבר עוצר (בדרך כלל בסוף קטע עקיבה), ניתן לראות זאת לפי העובדה שארבע הרגליים נחות על הקרקע באותו זמן.

הבעיה השנייה הינה תיאורטית יותר מאשר מעשית. אמנם האיבר הוא איבר דמיוני, אך אם נצליח לתאר באמצעותו את תנועת החיה בצורה חסכנית יותר או בצורה שתהיה לנו נהירה יותר, הרי שבכך הצדקנו את ההסתכלות. נוסף על כך, העובדה כי האיבר הינו איבר דמיוני לא קובעת בהכרח כי החיה אינה מפקחת עליו או אינה מודעת לקיומו. דוגמא לכך ניתן לראות במסלול שאנו משרטטים כאשר אנו

מושיטים את ידינו לעבר חפץ. לכאורה המסלול איננו הגבלה אנטומית על גופנו ובכל זאת אנו בוחרים במסלול הקצר ביותר (כלומר מפקחים עליו ברמה כלשהי). כפי שכבר ציינתי ההתייחסות לשתי הרגליים הנוגעות ביחד בקרקע כאל יחידה פונקציונלית אחת איננה חדשה. החידוש הוא בהתבוננות לא רק באלכסון הכבד שמהווה את בסיס התנועה אלא גם באלכסון הקל (כלומר זוג הרגליים שאיננו במגע עם הקרקע) ובדינמיקה שלו.

אלגוריתם החיתוך לצא"פ

כדי לבחון את הדינמיקה בין האלכסונים, היה עלי קודם כל לאתר מתוך רצף התנועה של כל עכבר את החלקים בהם ההליכה הינה הליכה אלכסונית ולחלק אותם לצא"פים, כאשר בכל צא"פ נקבע מיהו האלכסון הכבד ומיהו האלכסון הקל. לשם כך פיתחתי אלגוריתם בתוכנת Mathematica 5.1 המבצע פעולות אלו בצורה אוטומטית. בחלק זה אתאר בקצרה את אופן פעולת האלגוריתם ואת הסיבות שבעטיין בחרתי באופן פעולה זה.

שלב ראשון: בשלב זה מחושבת נקודת האמצע של כל אלכסון בכל מסגרת תמונה בנפרד. נקודות אלו אינן חלק מסט הנתונים הבסיסי ולמעשה נגזרות ממנו. המהירות של כל נקודת אמצע מחושבת לכל מסגרת תמונה, מתוך שקלול המהירויות של נקודות הקצה. הסיבה לחישוב מהירות נקודת האמצע הינה שנקודת האמצע מרמזת בצורה טובה יותר על תנועת האלכסון וכן היא עמידה יותר לשינויים קלים. שלב שני: מתוך סדרת המהירויות של כל אלכסון בנפרד מזוהים תתי רצף של עצירות מוחלטות. כלומר, רצפים קצרים בהם מהירות אמצע האלכסון הייתה אפס. תתי רצף אלו הינם צא"פים פוטנציאליים וחלקם ינופו או יאוחזו לרצפים ארוכים יותר. תתי הרצף משני האלכסונים מצורפים לכדי סדרה עיתית כללית המציינת את האלכסון הנייח בכל מסגרת תנועה. סדרה זו מורכבת מתתי הרצף שבהם זוהתה עצירה רק לאלכסון אחד, כאשר תתי רצף בהם שני האלכסונים בעצירה מסומנים כלא שייכים ותתי רצף בהם אין עצירה לאף אחד מהאלכסונים צורפו לתת רצף העצירה האחרון שזוהה.

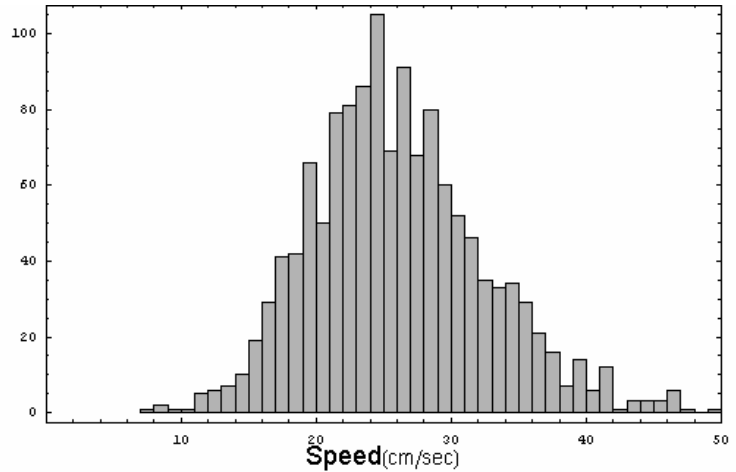
שלב שלישי: שלב זה הינו שלב ביקורת ותיקונים לשלבים הקודמים. צא"פים פוטנציאליים בהם 3 רגליים או יותר נמצאות במגע עם הקרקע במשך יותר מ 3 מסגרות תמונה, מסומנים כלא שייכים ומוצאים מהסדרה הכללית. לכאורה בהילוך ה Trot הרגליים האלכסוניות מתנתקות באותו הרגע, אך

כמובן שבמציאות "אותו הרגע" הינו עניין של דיוק המדידה. לאור דיוק המדידה שהיה בעבודתי החלטתי להרשות סבלת (טולרנס) של מסגרת תמונה אחת בתחילת הצעד או בסופו ועוד מסגרת תמונה אחת למעבר בין הצא"פים ועל כן החלטתי על סבלת של 3 מסגרות תמונה. נוסף על כך, צא"פים פוטנציאליים שבהם זוהה כי העכבר זז בהילוך שאינו אלכסוני, כלומר העכבר נע על 2 רגליים שאינם אלכסוניות (כדוגמת הילוכי ה Pace וה Bound) נוקו גם הם מהסדרה הכללית.

שלב רביעי: זהו שלב התיקון הסופי בו צא"פים פוטנציאליים שנותרו לאחר השלב השלישי אוחדו לכדי מקטעי ניעה, בהם העכבר נע במשך מספר צעדים רצופים בהילוך אלכסוני. כל צא"פ פוטנציאלי שמוקם בהתחלה או בסוף של מקטע ניעה נבדק בכדי לוודא שהוא אינו חלק מתנועה ארוכה יותר של העכבר (למשל כאשר העכבר מתחיל את תנועתו על ידי הרמת הרגל הקדמית ורק כעבור מספר מסגרות תמונה מצרף את הרגל האחורית וצועד בהילוך אלכסוני). גם כאן הורשתה סבלת של מסגרת תמונה אחת מאותם הטעמים שפורטו בשלב השלישי. צא"פים פוטנציאליים שנמצאו בקצוות מקטעי הניעה וחרגו מהילוך האלכסוני ביותר ממסגרת תנועה אחת נוקו מהרצף הכללי.

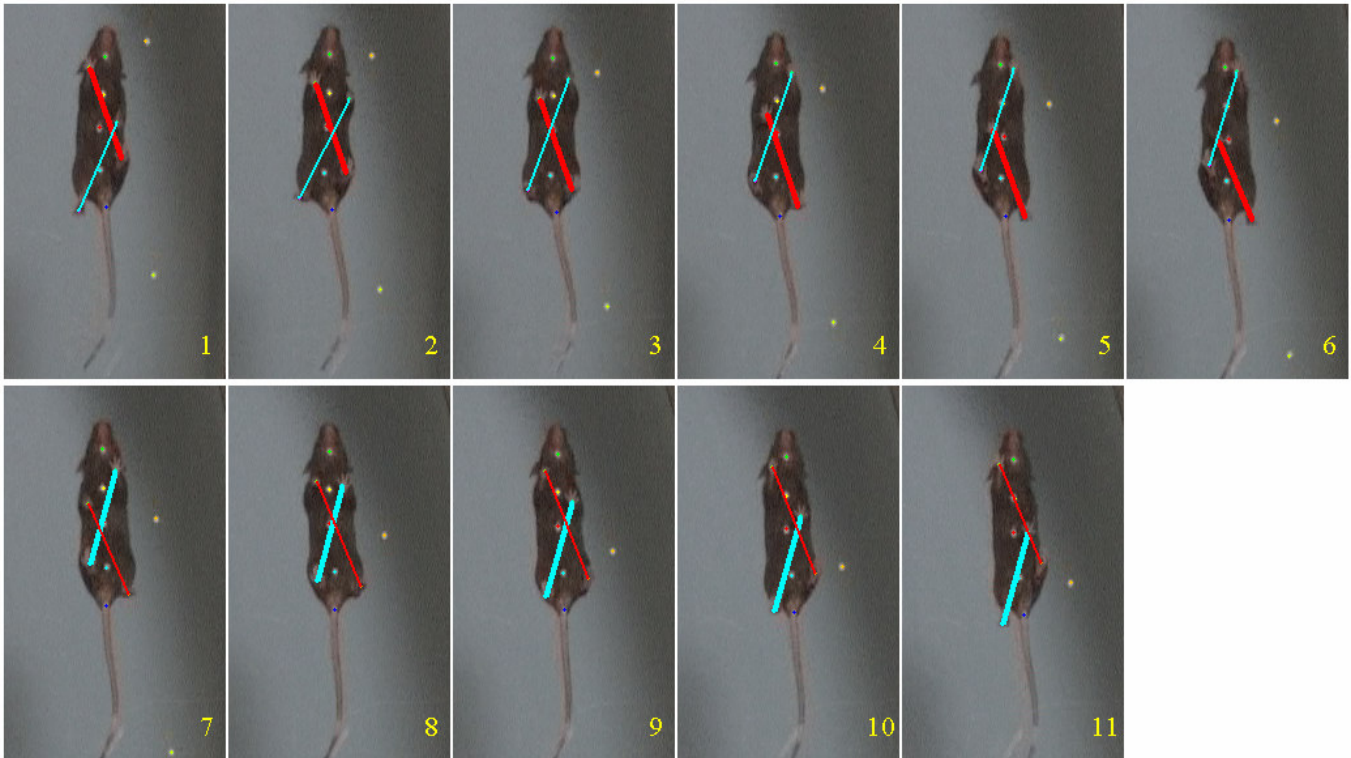
התוצר הסופי של האלגוריתם הינו סדרה עיתית של אינדקסים המסמנים עבור כל מסגרת תמונה בנפרד האם העכבר נע בה בהילוך אלכסוני ואם כן מהו האלכסון הכבד באותו צעד.

תרשים 4: היסטוגרמה של המהירויות הממוצעות של מרכז הגוף בכל הצא"פים של כל העכברים יחדיו. ניתן לראות כי טווח המהירויות חופף למקובל בספרות. הסיבה שבעטיה טווח המהירויות אינו משתרע לכיוון הגבוה יותר קשורה כנראה לגודל הזירה, שלא אפשר לעכברים לפתח מהירויות גבוהות יותר.



בדיקה שערכתי לאחר הפעלת האלגוריתם על רצפי התנועה של העכברים, העלתה כי החלק הארי של תנועת העכבר בוצע באמצעות צאפ"ים. בממוצע 80% מרצף התנועה הכולל של כל עכבר נעשה בהילוך אלכסוני (התוצאות באחוזים עבור כל עכבר בנפרד הן: 86.8, 73.6, 81.2, 73, 75.9, 88.8). טווח המהירויות שבהן העכברים נעו בהילוך זה תאם את המתועד במחקרים שונים (לדוגמא Herbin et al. 2004) ונע בין 10-50 ס"מ/שנייה.

צמצום דרגות החופש



תרשים 5: תרשים זה מציג רצף של שני צא"פים עוקבים. הראשון מורכב מ 6 מסגרות תמונה (1-6) והשני מ 5 (7-11). קווים עבים מייצגים את האלכסונים הכבדים ואילו קווים דקים את האלכסונים הקלים. הצבעים השונים מבדילים בין סוגי האלכסונים (אחורי שמאלי-קדמי ימני בצבע אדום ואחורי ימני-קדמי שמאלי כחול, קוד צבעים זה משמש בכל מהלך העבודה אלא אם כן מצוין אחרת). חשוב לציין, כי ברצף התמונות הסטטיות תנועת המצלמה יוצרת את הרושם המוטעה כי האלכסון הכבד נע, אך למעשה אין זה כך.

תרשים 5 מציג 11 מסגרות תמונה רצופות מתוך תנועת החיה, המכילות 2 צא"פים עוקבים. הצא"פ הראשון מורכב מתמונות 1-6 (שורה ראשונה) והצא"פ השני מתמונות 7-11 (שורה שנייה). בתמונות אלו הדגשתי את הקווים המדומים המחברים בין הרגליים האלכסוניות בכוונה להבהיר את הצמצום בדרגות החופש המתקבל מהתבוננות בצא"פים. במצב ההתחלתי, תנועת החיה מתוארת באמצעות 22 דרגות חופש. 2 דרגות חופש עבור הקואורדינטות של כל נקודה ועוד 4 דרגות חופש בינאריות המציינות את מצבן של הרגליים (מגע/ניתוק). כאשר אנו מתבוננים על צא"פים אנו מצמצמים, למעשה, את תנועת החיה ל 9 דרגות חופש בלבד. זאת כיוון ששני הקווים ניתנים לתיאור באמצעות 4 נקודות הקצה (2 דרגות חופש כל אחת) ובנוסף דרגת חופש נוספת מציינת מיהו האלכסון הכבד. כלומר, לפחות לצורך

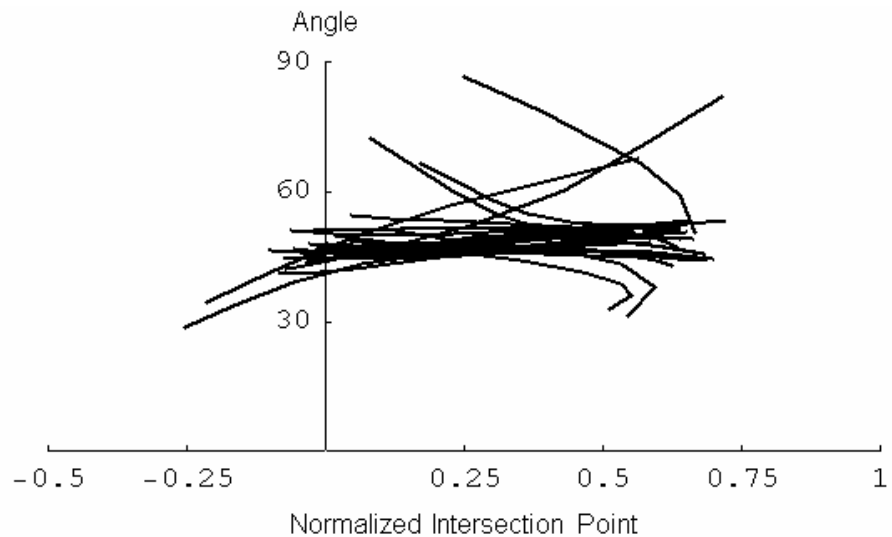
שלב ראשוני זה, תנועת החיה צומצמה לכדי תנועה של שני קווים במישור. בשלב זה בחירת מערכת ייחוס נכונה יכולה לסייע בצמצום מספר דרגות החופש עוד יותר, צמצום שיכול להקל רבות על תיאור הדינמיקה בין האלכסונים. כפי שניתן לראות מתרשים 5, בכל צא"פ האלכסון הכבד קבוע על הקרקע ואילו האלכסון הקל נע על פניו. במונחים של קווים במישור ניתן לומר, כי קו אחד מקובע במישור והשני מחליק על גביו. לכן טבעי הוא לקחת כמערכת ייחוס את האלכסון הכבד ולאורו למדוד את האלכסון הקל. כעת נותר למצוא את המדדים שיתארו בצורה הממצה ביותר את תנועת האלכסון הקל במהלך הצא"פ. הדוגמא בתרשים 5 ממחישה כי הזווית בין האלכסונים ונקודת החיתוך שלהם, הינם מדדים משמעותיים בתיאור תנועה זו. כיוון שהאלכסון הכבד משמש כמערכת הייחוס, זווית האלכסון הקל נמדדה ביחס אליו. חישוב נקודת החיתוך נורמל לפי האלכסון הכבד כך שהרגל הקדמית באלכסון הכבד הינה נקודת האפס ואילו הרגל האחורית ערכה אחד (הסיבה לכך תפורט בהמשך). שני המדדים חושבו עבור כל מסגרת תמונה בנפרד בהתאם לאלכסון הכבד באותה התמונה. כעת נותרנו עם 3 דרגות חופש בלבד לכל תמונה, הזווית בין האלכסונים, נקודת החיתוך המנורמלת ודרגת החופש הבינארית המציינת מיהו האלכסון הכבד. כמובן שלצמצום זה יש מחיר והוא אינו כולל את כל הפירוט שישנו בתיאור המקורי של הנתונים. כאשר הצטמצמו לשני האלכסונים איבדנו את תנועות הגוף וכאשר קבענו את האלכסון הכבד כמערכת ייחוס מבלי לציין את מיקומו המרחבי, וייתרנו על תיאור ההתקדמות במישור¹. השאלה היא האם נותרנו עם תיאור משמעותי מספיק שיכול לסייע לנו בהבנת התנהגות החיה או האם בניסיוננו לספק תיאור צר ככל האפשר לתנועת החיה איבדנו את העיקר? בעבודה זו בכוונתי להוכיח כי תיאור צר זה עדיין מכיל מידע רב ובאפשרותו לספק תובנות ייחודיות על תנועת החיה.

¹ בכדי לקבל את ההתקדמות במרחב הקרטזי כפועל יוצא של תנועת האלכסונים צריך להוסיף גם את נקודת החיתוך על האלכסון הקל וגם את אורכי שני האלכסונים.

מישור התנועה של הצא"פ

בשלב העיבוד האחרון נותרנו עם נתונים תלת מימדיים לכל מסגרת תמונה – זווית, נקודת חיתוך מנורמלת וזהות האלכסון הכבד. נתבונן במישור הנפרש על ידי שני המדדים הראשונים ונחבר את הנקודות העוקבות השייכות לאותו אלכסון כבד. קבוצת נקודות עוקבות השייכת לאותו אלכסון מרכיבה צא"פ אחד ומיוצגת במישור על ידי עקום. חשוב לציין כי בצורת הצגה זו מימד הזמן אינו מופיע בצורה מפורשת בתרשים. מימד זה חסר בשתי רמות נפרדות, הן ברמת ההיווצרות של כל קו (הדינמיקה של צא"פ יחיד) והן ברמת הסדר בין הקווים (הדינמיקה בין הצא"פים). בכל זאת, רמה אחת נתונה לנו בצורה מרומזת כיוון שהצא"פ מתפתח לכיוון הקטנת נקודת החיתוך. כפי שניתן לראות בתרשים 5, האלכסון הנע מתקדם אל עבר הרגל הקדמית הכבדה. כיוון שהרגל הקדמית משמשת בתהליך הנרמול כנקודת האפס, ההתקדמות לאורך עקום המייצג צא"פ תהיה תמיד מהערכים הגבוהים של נקודת חיתוך (ציר ה-X) לעבר הערכים הנמוכים.

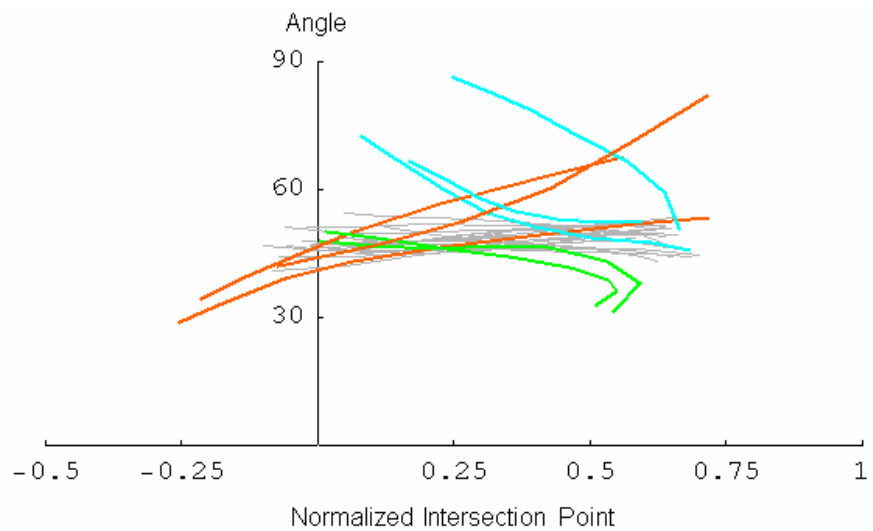
תרשים 6: תרשים זה מציג אוסף של צא"פים עוקבים כאשר ציר ה-X הינו נקודת החיתוך המנורמלת וציר ה-Y הינו הזווית בין האלכסונים. כל עקום במישור מייצג את הדינמיקה של צא"פ אחד.



אם נתבונן היטב בתרשים 6, נוכל לזהות מספר קבוצות מתוך בליל העקומות המופיעות בו. קבוצות אלו מופיעות בצורה מפורשת בתרשים 7.

תרשים 7: תרשים זה מציג

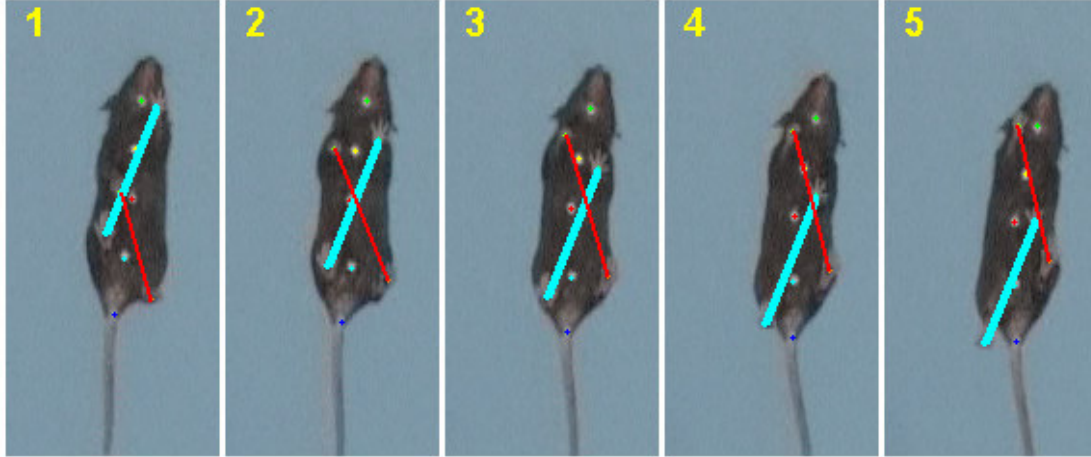
את אותו רצף הניעה כמו בתרשים 6 ומוסיף עליו חלוקה לקבוצות. אפור- צא"פים בהם הזווית בין האלכסונים קבועה יחסית, כתום- צא"פים בהם הזווית בין האלכסונים יורדת, כחול וירוק- צא"פים בהם הזווית בין



האלכסונים עולה. הסיבה שבעטייה הכחול והירוק מופרדים הינה כי הירוק מסמל חזרה מפנייה להליכה ישר בעוד הכחול מסמל תחילה או אמצע של פנייה.

בעבודה זו אתרכז בשלושת סוגי הצא"פים העיקריים: זווית קבועה בין אלכסונים (צא"פ מקובע), הקטנת זווית בין האלכסונים (צא"פ סגירה) והגדלת זווית בין האלכסונים (צא"פ פתיחה). קבוצת הצא"פים המסומנת בתרשים 7 בצבע ירוק הינה למעשה תת-סוג של צא"פי הפתיחה ולכן לא אייחד לה דיון נפרד במסגרת עבודה זו. כל אחד משלושת הסוגים הללו הינו בעל משמעות אתולוגית, כלומר כל סוג מייצג דפוס מסויים ומובחן מתוך מכלול ההתנהגות של החיה. אחזק טענה זו באמצעות דוגמאות מכל סוג והסבר מפורט עליהן. דוגמאות אלו גם ימחישו את הסיבה לבחירת זוג המשתנים בעזרתם מנותח כל צא"פ.

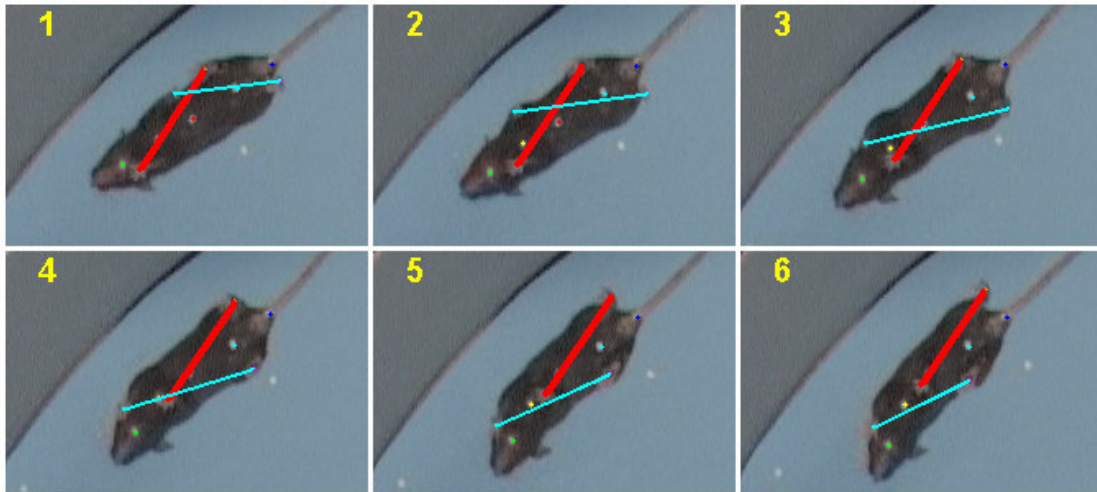
צא"פ מקובע



תרשים 8: דוגמא לצא"פ המיוצג כקו אפור בתרשים 7. הקו העבה מסמן את האלכסון הכבד והקו הדק את האלכסון הקל.

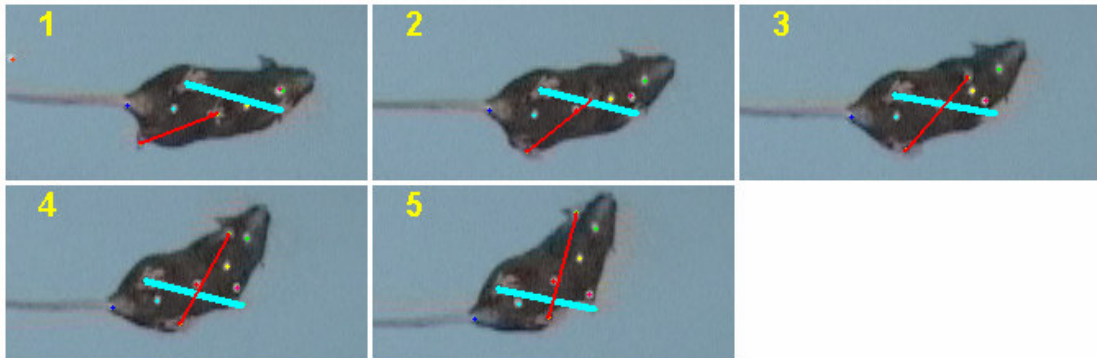
כפי שניתן לראות מתרשים 8, לסוג זה של צא"פ שני מאפיינים עיקריים: המאפיין הראשון הינו הופעתו כקו ישר המקביל בקירוב לציר ה-X והמאפיין השני הינו שערך ה-X המינימלי שלו קרוב לאפס. העובדה שהקו ישר ומקביל לציר ה-X מעידה על כך שהזווית בין אלכסוני הרגליים נותרת קבועה יחסית במהלך הצא"פ ואילו העובדה כי ערך ה-X המינימלי קרוב לאפס מעידה על כך שהצא"פ מסתיים כאשר האלכסון הנע מגיע אל היד הקדמית הכבדה. המאפיין השני הוא הסיבה שבעטייה בחרתי לנרמל את נקודת החיתוך בין האלכסונים כך שהרגל הקדמית תהווה את נקודת האפס. על ידי בחירה זו הפכתי את הרגל הקדמית הכבדה לנקודת ייחוס משמעותית והבלטתי כל חריגה ממנה. במהלך צא"פ זה החיה ממשיכה במסלול התקדמותה, כמעט ללא שינוי חזית, ועל כן זהו הסוג הנפוץ ביותר.

צא"פ סגירה



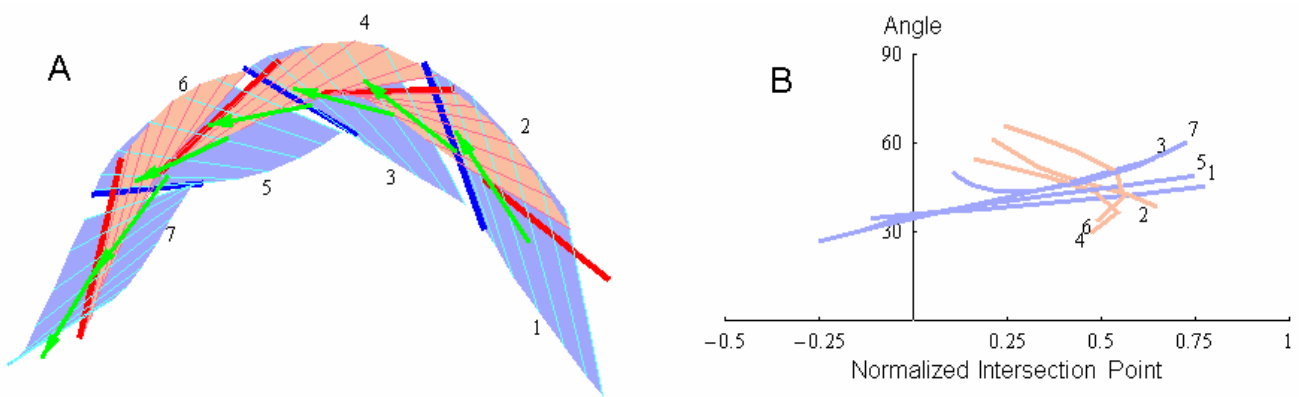
תרשים 9: דוגמא לצא"פ המיוצג כקו כתום בתרשים 7. הקו העבה מסמן את האלכסון הכבד והקו הדק את האלכסון הקל.

סוג זה של צא"פ מתאפיין בכך שהקו המייצג את הצא"פ הוא בעל שיפוע חיובי ובכך שערך ה-X המינימלי שלו קטן מאפס. השיפוע החיובי של הקו מעיד כי הזווית בין האלכסונים הולכת וקטנה במהלך הצא"פ. חשוב לציין, כי העובדה שהשיפוע החיובי מעיד על הקטנת הזווית, נובעת ממימד הזמן המרומז. כפי שכבר צוין, בתרשים 7 מימד הזמן נע מן הערכים הגבוהים בציר ה-X אל הנמוכים (כלומר התקרבות לרגל הקדמית), אך מבחינה מתמטית שיפוע הקו אינו מתחשב במימד הזמן (שכאמור אינו מוצג בתרשים). כפי שניתן לראות בתרשים 9 תמונה 6, העובדה כי ערך ה-X המינימלי קטן מאפס, מעידה על כך שהאלכסון הקל חוצה את היד הקדמית הכבדה ולמעשה יוצא מתחום האלכסון הכבד. בסוג זה של צא"פ, החיה מקטינה את הפער בין זוויות האלכסונים ולכן אכנה סוג זה צא"פ סגירה. מחקרים קודמים כינו סוג זה פנייה על רגל חיצונית (Eilam & Golani 1988, Cools et al. 1989, Ziegler & Szechtman 1990) כיוון שבפנייה זו הרגל האחורית הכבדה נמצאת בצד החיצוני לכיוון הפנייה. בדוגמא שבתרשים 9 ניתן לראות כי החיה פונה ימינה והרגל האחורית הכבדה הינה רגל שמאל.

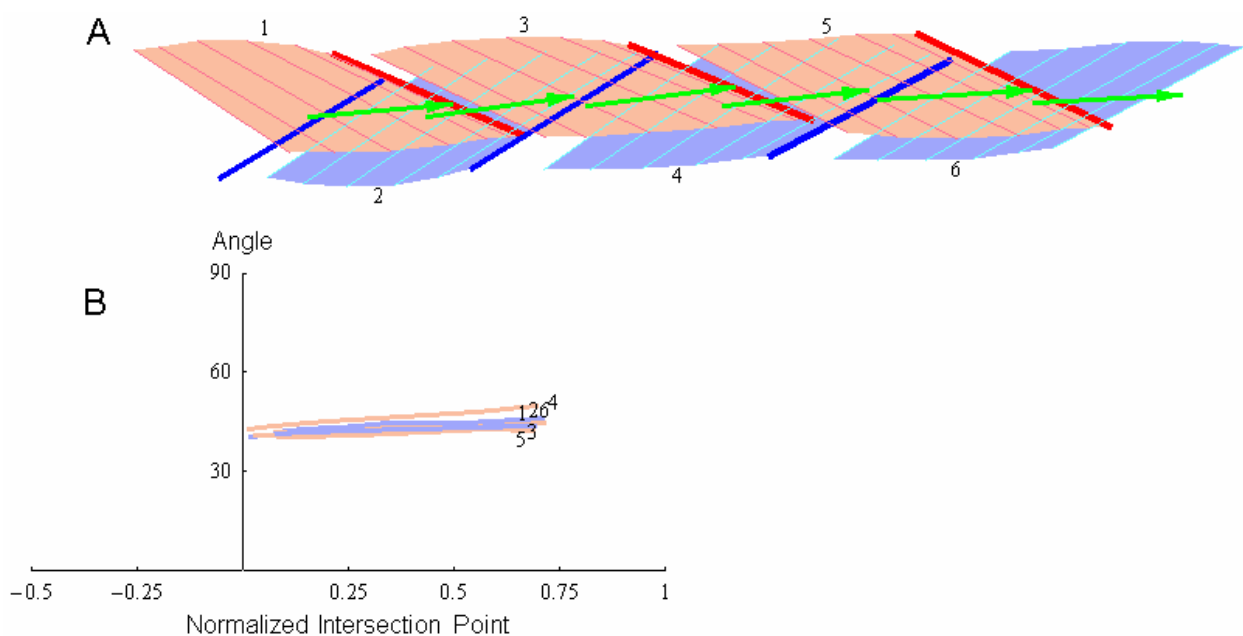


תרשים 10 : דוגמא לצא"פ המיוצג כקו כחול (וירוק) בתרשים 7. הקו העבה מסמן את האלכסון הכבד והקו הדק את האלכסון הקל.

התכונות המאפיינות צא"פ זה הפוכות מאלו של הסוג הקודם, שיפוע הקו שלילי וערך ה-X המינימלי חיובי. השיפוע השלילי מעיד על כך שהזווית בין האלכסונים גדלה ואילו העובדה כי ערך ה-X המינימלי חיובי, מעידה על כך שהאלכסון הקל אינו חוצה את קו היד הקדמית. בצא"פים מסוג זה החיה מגדילה את הפער בין זוויות האלכסונים ולכן אכנה סוג זה צא"פ פתיחה. מחקרים קודמים כינו סוג זה פנייה על רגל פנימית (Eilam & Golani 1988, Cools et al. 1989, Ziegler & Szechtman 1990). בדוגמא שבתרשים 10, החיה פונה לצד ימין כאשר הרגל האחורית הינה הרגל הימנית. טרמינולוגיה זו של פנייה על רגל פנימית או חיצונית הינה אמנם תיאור מפורט ובהיר של התנהגות החיה, אך כאשר אנו משתמשים בצא"פים לצורך ניתוח ההתנהגות, היא איננה מתאימה. קיטלוג הפנייה כפנייה על רגל פנימית או אחורית מבוסס על ההנחה כי אותה הרגל משמשת כציר הסיבוב הנקודתי של הפנייה. דוגמאות הצא"פים שלעיל מראות בברור כי בסיס הפנייה הינו קו ולא נקודה ולכן הפנייה אמנם מתבצעת על הרגל האחורית הפנימית/חיצונית אך בא בעת גם על הרגל הקדמית החיצונית/פנימית. לאור סיבה זו לא אשתמש יותר בטרמינולוגיה המקובלת אלא אסווג את הצא"פים לפי הצורה בה משתנה הזווית בין האלכסונים. לאחר שהגדרנו את סוגי הצא"פים העיקריים, נוכל כעת להתבונן בצורה בה משלבת החיה בין סוגים אלו ליצירת רצפי התנהגות. הכוונה היא להתייחס אל הצא"פ כאל אבן בניין בהתנהגות החיה ולראות כיצד מרכיבה החיה את תנועתה באמצעות אבני בניין אלו. לשם כך נתבונן לדוגמא בשני רצפים שונים שנבחרו מאותה חיה, האחד של פניית פרסה והשני של התקדמות בקו ישר.



תרשים 11: A. תרשים זה מציג רצף פניית פרסה המורכב מ-7 צא"פים עוקבים. כל צא"פ מיוצג על ידי מצולע מלא ומספרו הסידורי. הקווים הדקים מסמנים אלכסונים קלים ואילו הקווים המודגשים מסמנים אלכסונים כבדים. החץ הירוק מסמן את תנוחת הגו בסוף כל צא"פ. שימו לב לדמיון הצורני בין צא"פים 1, 3 ו-5 ובין צא"פים 2, 4 ו-6. **B.** העקומות המתאימות לצא"פים המופיעים ב-A. שימו לב לדמיון בין העקומות המתאימות לצא"פים שצוינו ב-A. התרשים לעיל מציג אחד מן הכללים שמצאתי בדינמיקת הצא"פים. במהלך פנייה המורכבת מכמה צא"פים, מתחלפים הסוגים של צא"פי פתיחה וסגירה לסירוגין, אך על כך אפרט בהמשך.



תרשים 12: A. תרשים המציג רצף של הליכה ישרה המורכב מ-6 צא"פים. הסימונים כמו ב-11A. **B.** העקומות המתאימות לצא"פים מ-A. שימו לב לקביעות בזווית ולסיום הצעד סמוך לרגל הקדמית הכבדה.

תרשימים 11 ו 12 מטרם להסביר את הקשר בין תנועת האלכסונים לייצוגם כעקומה במישור, הן על ידי הדגמת השינוי בכל צא"פ בגרף B והן על ידי הדגמת הדמיון בצעדים שמתבטא בדמיון בין העקומות. תרשימים המציגים את התפתחות הצא"פ, כמו ב A, נוחים להבנה ראשונית של התנועה ולהבנת הקשר בינה ובין הייצוג כעקומות במישור, אך הם אינם מאפשרים ניתוח כמותי של התנועה. גם התרשימים המציגים רק תמצות של תנועה זו, כמו ב B, מוגבלים ברצף הצא"פים אותו ניתן להציג עליהם. שהרי אם ברצוננו לבחון את הדינמיקה בין הצא"פים, נוכל להציג בכל פעם רק כמה מהם במקביל. אחרת ייעלם מימד הזמן ולא נוכל להסיק את סדר הופעת הצא"פים. אפילו בהצגת רצף חלקי של הנתונים, כמו בתרשים 7, ניתן אמנם לראות את הסוגים השונים אך לא ניתן לדעת דבר על סדר הופעתם. בנוסף הסתכלות על כל צא"פ כעל עקומה אינה מאפשרת חישובים כמותיים עליו. זאת מכיוון שכל עקומה כזו מורכבת ממספר נקודות דו-מימדיות (בדרך כלל בין 5-7) ולכן כל צא"פ מיוצג למעשה על ידי בין 10 ל 14 נתונים. כלומר, אין אחידות המאפשרת השוואה בין נתונים סודרים בתוך כל צא"פ ולכן נדרשת רמה נוספת של ייצוג, הפעם ייצוג של כל עקומה על ידי כמה משתני מפתח.

צמצום הצגת הצא"פ וקישורו עם תנועת הגוף

מהסתכלות על העקומות המייצגות צא"פים בתרשימים הקודמים ניתן לראות כי ברוב המקרים ייצוג העקום על ידי ישר הינו קירוב מדוייק למדי שלו ואילו במקרים האחרים הישר עדיין מתאר את התכונות המרכזיות של כל צא"פ. אם נעריך את העקום המייצג צא"פ על ידי קטע ישר במישור נזדקק לארבעה נתונים בכדי לייצגו. ארבעת נתונים אלו אינם קבועים וניתנים לבחירתנו. למשל, ניתן לייצגו על ידי שתי נקודות הקצה הדו-מימדיות. דרך אחרת לייצוג היא על ידי שיפוע, אורך ונקודת קצה אחת. כפי שהודגם בסיווג הצא"פים, שינוי הזווית בין האלכסונים הינו משתנה מרכזי בכל צא"פ. נוסף על כך, גם התנוחה הסופית של גוף החיה מכילה מידע משמעותי על הצא"פ. לכן בחרתי להעריך כל עקום על ידי שלושה מדדים מרכזיים:

- (1) שינוי הזווית בין האלכסונים – ההפרש בין הזווית הסופית בצא"פ לזוויתו ההתחלתית
- (2) נקודת החיתוך הסופית בין האלכסונים – ערך נקודת החיתוך על האלכסון הכבד במסגרת

התמונה שלפני החלפתו

3) הזווית הסופית בין האלכסונים – ערכה של הזווית במסגרת התמונה שלפני החלפת האלכסון

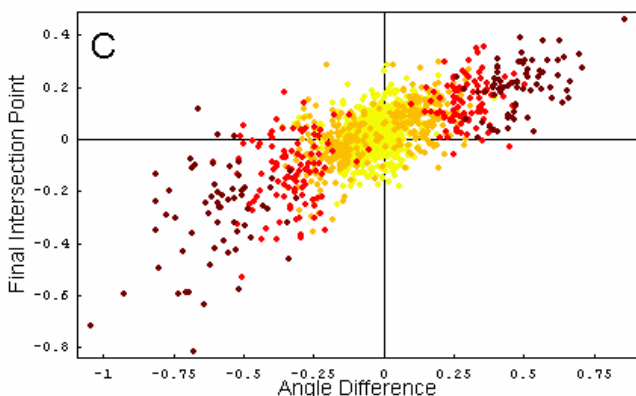
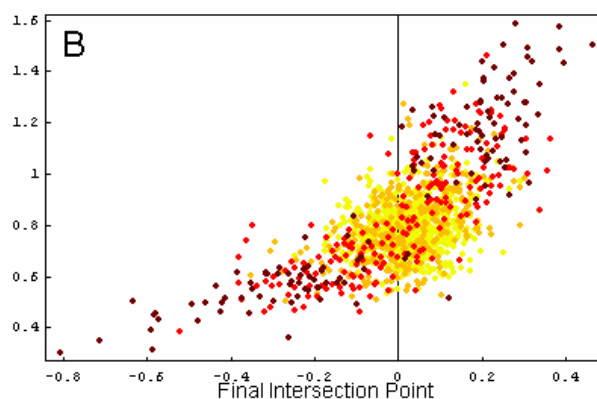
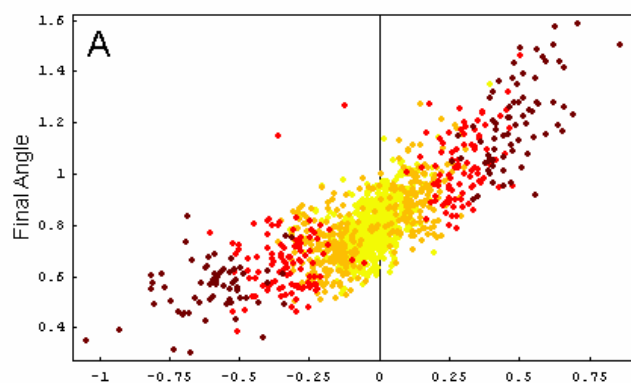
הכבד

גורם מכריע בבחירת המדדים היה משמעותם האתולוגית, כלומר היותם מדדים פשוטים ככל האפשר, שערכם מאפשר דימוי של התנהגות החיה. המדד הראשון מבטא את סך התנועה שהחיה יוצרת בין האלכסונים. המדדים השני והשלישי יחדיו הינם למעשה תנוחת החיה במסגרת התנועה שלפני החלפת האלכסון הכבד. שיקול נוסף בבחירת מדדים, היה הניסיון להקטין כמה שיותר את התלות האפריורית בין המדדים. למשל, אחד המדדים שנשקלו היה שיפוע הקו המייצג צא"פ, אך מדד זה גם בעל משמעות אתולוגית נמוכה (כיוון שמשמעות השיפוע הינה למעשה השינוי בזווית בין האלכסונים כפונקציה של נקודת החיתוך ביניהם) וגם יוצר קשר אפריורי בין המאפיינים ולכן נפסל.

באמצעות מדדים אלו ניתן לאפיין כל צא"פ כנקודה במרחב תלת-מימדי ובכך לחקור את התכונות הכלליות של הצא"פים ואת יחסם לתנועת גוף החיה. כבר בעת סיווג הצא"פים ניתן היה לראות את הקשר בינם ובין תנועת הגו. כעת, כאשר כל צא"פ מאופיין על ידי שלושה מדדים בלבד, ניתן לבדוק קשר זה בצורה כמותית. לשם כך חישבתי את גודל השינוי בזווית הגו במהלך כל צא"פ (שינוי חזית בכתב התנועה EW), כלומר הערך האבסולוטי של ההבדל בין זווית הגו בסוף הצא"פ לזווית הגו בתחילת הצא"פ. חישוב הגודל בלבד מתעלם מכיוון הפנייה (שמאל או ימין) וזאת, כיוון שבבדיקה ראשונית לא התגלו הבדלים משמעותיים בין הצדדים (כלומר העדפה לפנייה בצורה מסוימת לצד מסוים) וכן כיוון שקטעי העקיבה נבחרו במקור ללא התחשבות בכיוון ההתקדמות של החיה ולכן בחלק מהחיות מספקים מדגמים מוטים לצד מסויים.

לשם נוחות הצגה, בחרתי להראות נתונים אלו בתרשים פיזור מצומד לזוגות (Pairwise scatter plot) ולא בתרשים תלת-מימדי שמקשה על קריאת נתונים בגלל עיוות הפרספקטיבה. בתרשים מוצגת גם הפנייה בגו (שינוי החזית) על ידי קבוצות צבעים בדרגת כהות שונה. לכן כל צעד מיוצג למעשה על ידי 4 מדדים: 3 המדדים הכמותיים המייצגים את העקום, והצבע המייצג את כמות שינוי החזית בצורה איכותית. מהסתכלות כללית בתרשים ניתן לראות, כי בכל שלושת תתי התרשים ישנו קשר עולה בין המדדים הכמותיים. כלומר עלייה בערכו של אחד המדדים גוררת אחריה עלייה בערכם של שני האחרים. לדוגמא, ככל ששינוי הזווית בין האלכסונים גדולה יותר, כך נקודת החיתוך הסופית תהיה אחורית יותר והזווית

הסופית תהיה גדולה יותר. עוד ניתן לראות כי בכל תת תרשים הקשר בחלק החיובי של ציר ה-X שונה מהקשר בחלק השלילי של ציר ה-X. אדון בעובדה זו ובעוצמתה הסטטיסטית בכל תרשים בנפרד, אך בהכללה ניתן לומר כי היא מרמזת על כך שהצא"פים בצד החיובי של תתי התרשים שונים איכותית מהצא"פים בצד השלילי. לבסוף ניתן לראות כי בכל תתי התרשים מתקבלים שני צבירים כהים המופרדים על ידי צביר בהיר במרכז. לצורך הדיון בתרשים אתייחס אל הקבוצה הצהובה כהליכה על קו ישר(כיוון שהיא מציינת פנייה של פחות מ 3.5° מעלות) ולקבוצות הכהות אתייחס כפניות. בשלב זה של הדיון החלוקה בין הקבוצות הינה שרירותית למדי והיא משמשת אך ורק לצורך הבנת התרשים. ניסוח כמותי ומדוייק יותר של ההבדל בין פניות להליכה בקו ישר יופיע בהמשך העבודה.



שיפוע	ערך	RSquared	SD Residuals
חיובי A	0.87	0.464	0.125
שלילי A	0.30	0.176	0.115
חיובי B	1.20	0.319	0.169
שלילי B	0.5	0.379	0.096

תרשים 13: התרשים מציג את כל התרשימים הדו-מימדיים האפשריים מהנתונים התלת-מימדיים של כל החיות יחדיו. למעשה כל תת-תרשים מציג היטל דו-מימדי של נתונים אלו. הזוויות בתרשים זה מופיעות ברדיאנים. דרגות הכהות השונות מייצגות את כמות שינוי החזית והן מחולקות לארבע קבוצות כאשר הצבעים הכהים יותר מייצגים פניות גדולות יותר. הקבוצות מחולקות לפי גודל הפנייה: מתחת להציון (3.5°), בין הציון לרבעון העליון (8°), בין רבעון עליון לאחוזון 9 (14.2°) ומאחוזון 9 ועד לערך המקסימלי (38°). בתרשימים A ו B מוצגים גם קווי הרגרסיה שנעשו על כל אחד מהצבירים הכהים בנפרד (פירוט בטקסט). הטבלה המצורפת לתרשים מציינת את נתונים הרגרסיה של הקווים המופיעים ב A וב B. התחומים סביב כל קו מייצגים את סטיית התקן של השאריות בכל רגרסיה. עבור כל ערכי השיפועים רמת המובהקות הייתה נמוכה מ 0.001.

תרשים 13.C – Angle Difference vs. Final Intersection Point: תרשים זה מראה כי רב הצא"פים אכן מתאימים לחלוקה ל 3 סוגים, כפי שפורט בחלק הדין במישור התנועה של הצא"פ. הצביר הצהוב מראה כי בכל הצעדים של כל העכברים, שינויי זווית קטנים בין האלכסונים קשורים לנקודות חיתוך סופיות קרובות לאפס ולפניות קטנות בגו, וזאת בהתאם להגדרה של צא"פ מקובע. הצביר הכהה ברביע הראשון מראה, בצורה דומה, כי שינויי זווית חיוביים בין האלכסונים קשורים לנקודות חיתוך

סופיות חיוביות גם כן ולפניות גדולות בגו, וזאת בהתאמה להגדרת צא"פי פתיחה. בצורה דומה ניתן לראות את ההתאמה בין הצביר הכהה ברביע השלישי והגדרתם של צא"פי סגירה.

תרשים 13.B – Final Intersection Point vs. Final Angle: תרשים זה מציג את כל הנקודות

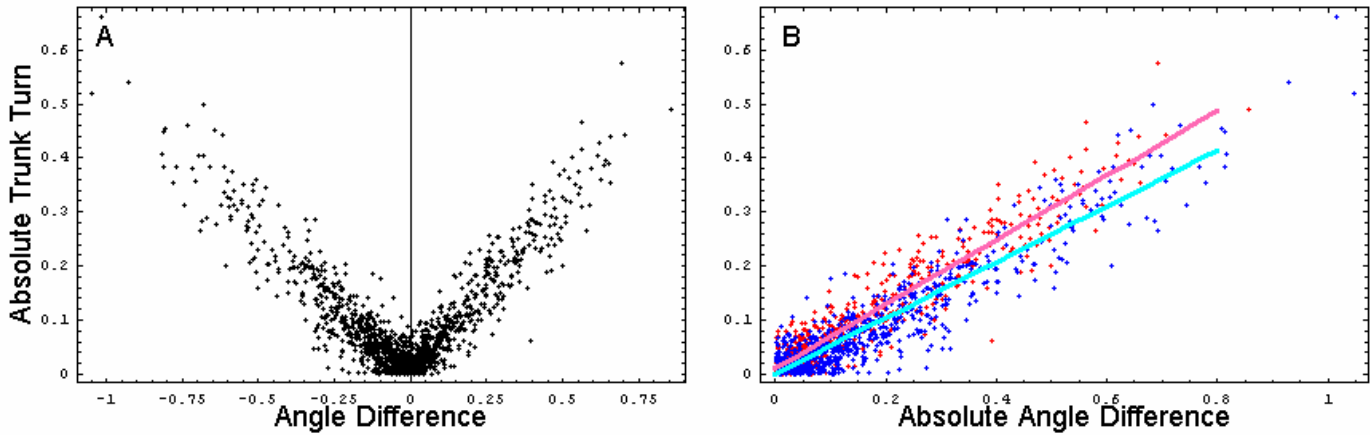
הסופיות של הקווים במישור התנועה של הצא"פ (הקצה השמאלי של העקומות בתרשימים 6, 7, 11.B ו 12.B). כל נקודה בתרשים מסמנת את התנוחה בה סיימה החיה את הצא"פ. ראוי לציין, כי תחום הערכים המוצג בתרשים זה מצומצם יותר מהתחום בתרשימים הקודמים של מישור התנועה ולכן הוא מהווה מעין הגדלה שלהם. מהתרשים ניתן לראות כי ככל שנקודת החיתוך גבוהה יותר (כלומר אחורית יותר) כך עולה גם ערכה של הזווית הסופית בין האלכסונים.

בתרשים זה נעשתה רגרסיה נפרדת על שני הצבירים הכהים המייצגים פניות. הרגרסיה נעשתה רק על הנתונים שמעל הרבעון העליון של הפניות בגו וזאת כיוון שנתונים אלו יוצרים שני צבירים שונים ללא ענן מרכזי המאחד אותם. מתוצאות הרגרסיה ניתן לראות כי שיפוע הרגרסיה בצא"פי פתיחה תלול יותר מהשיפוע בצא"פי סגירה. בנוסף, פיזור הנקודות סביב קו הרגרסיה, שמשקף את עוצמת הקורלציה בין המזדים, צר יותר בצא"פי סגירה ביחס לצא"פי פתיחה. לבסוף, ניתן גם לראות כי, טווח נקודות החיתוך הסופיות בצא"פי סגירה כמעט כפול מהטווח בצא"פי פתיחה. ההבדל בטווחים מעיד על כך שבצא"פי פתיחה מדד זה מוגבל יותר, כלומר נקודת החיתוך הסופית מוגבלת בחלקו האחורי של הגו, כנראה על ידי כמות הכיפוף בגו שאותו מסוגל לבצע העכבר. לעומת זאת, השיפוע המתון יותר והקורלציה הגבוהה יותר בצא"פי סגירה, מעידים על כך שבסוג צעדים זה הזווית הסופית מוגבלת יותר מאשר בצא"פי פתיחה.

תרשים 13.A – Angle Difference vs. Final Angle: בתרשים זה ניתן לראות את הריבוד שיוצרים הצבעים השונים בשני סוגי הפניות, ריבוד המעיד על הקשר החזק בין שינוי הזווית בין האלכסונים לשינוי החזית. חשוב לציין, כי למרות ההפרדה הברורה בין הצבעים לאורך ערכי ציר ה-X, לא מדובר בכפילות. הצבעים מייצגים את גודל הפנייה שביצע הגו במהלך הצא"פ ואילו הפרש הזוויות הינו גודל הפנייה שביצע האלכסון הקל במהלך הצא"פ. למרות שהגיוי לחשוב כי ככל הפרש הזוויות בין האלכסונים גדול יותר כך יגדל שינוי החזית, אין שום הכרח אפריורי לקשר חזק כל כך בין שני משתנים אלו. גם על הנתונים בתרשים זה נעשתה רגרסיה כפי שמפורט בהסבר על תרשים 13.B. התרשים מציג את הזווית הסופית כפונקציה של הפרש הזוויות (זווית סופית פחות זווית התחלתית). אם הזווית הסופית והזווית

ההתחלתית היו בלתי תלויות, היינו מצפים לקבל שיפוע שערכו 1 בין הפרש הזוויות והזווית הסופית. תוצאות הרגרסיה מראות כי שני השיפועים קטנים מ 1, כאשר השיפוע של צא"פ הפתיחה קרוב יותר לאחד מאשר השיפוע של הצא"פ הסגירה. עובדה זו מרמזת על כך שלמרות שהזווית הסופית מוגבלת בשני סוגי הצעדים, הגבלה זו חזקה יותר משמעותית בצא"פ הסגירה. מסקנה זו מחזקת את המסקנה מהתרשים הקודם הנוגעת להגבלה על הזווית הסופית בעת צא"פ הסגירה. הגבלה הנובעת, כנראה, משתי מגבלות גופניות. (1) התקדמות הרגל האחורית בעת צעידיה, נובעת בחלקה מסיבוב האגן, המעתיק את מפרק הירך קדימה. בעת ביצוע צא"פ פתיחה, סיבוב זה מתבצע לכיוון הזהה לכיוון הפנייה. בתרשים 10, לדוגמא, העכבר מבצע פנייה נגד כיוון השעון וכך גם האגן. לעומת זאת, במהלך צא"פ סגירה, שני סיבובים אלו מנוגדים. בתרשים 9 לדוגמא, העכבר פונה נגד כיוון השעון אך האגן מסתובב עם כיוון השעון. ביצוע של שני סיבובים מנוגדים על ידי חיה בעלת גו קצר מגביל את הזווית הסופית של האלכסון הקל. (2) במהלך צא"פ סגירה, הרגל הקדמית הקלה צועדת לכיוון הרגל הקדמית הכבדה ולעיתים אפילו מבצעת צעד שיכול. כיוון שכמות השיכול מוגבלת פיסית, הזווית הסופית מוגבלת גם כן. מהתבוננות בתרשים כולו עולות שתי מסקנות. האחת, היא כי הצביר הצהוב מופיע בכל התרשימים כענן סימטרי ובכך מעיד על חוסר התלות בין הנתונים כאשר מדובר בהליכה ישר. השנייה היא כי המדד בעל הקשר החזק ביותר לשינוי החזית הינו ההבדל בזווית בין האלכסונים. בשל כך החלק הבא בעבודה יוקדש לחקירה מפורטת של קשר זה.

הקשר בין שינוי הזווית בין האלכסונים לבין שינוי החזית



תרשים 14: A. התרשים מציג את שינוי הזווית בין האלכסונים כפונקציה של כמות שינוי החזית (Trunk Turn) באותו צא"פ מנתוני כל העכברים. שימו לב להבדל בשיפוע בין צא"פי סגירה לבין צא"פי פתיחה.
 B. כמו ב A, אלא שתרשים זה מציג גודל מול גודל בכדי לאפשר עמידה של הנתונים באותו מודל רגרסיה (הסבר בטקסט). הצבע האדום מייצג צא"פי פתיחה והצבע הכחול צא"פי סגירה. הקווים הינם התוצאה של הרגרסיה הליניארית.

תרשים 14.A מראה כי ישנו קשר לינארי ברור בין שינוי הזווית בין האלכסונים לכמות שינוי החזית. עוד ניתן לראות כי השיפוע בצד השלילי של ציר ה-X שונה מהשיפוע בצד החיובי. בכדי לבדוק רשמים אלו בצורה סטטיסטית (לבנות מודל רגרסיה אחד שיוכל לבדוק את שניהם) היה צורך בביצוע מניפולציה בסיסית על הנתונים. השינוי בזווית בין האלכסונים הועבר גם כן לערכו המוחלט וזאת בכדי לקבל שיפועים בעלי אותו סימן וברי השוואה. בכדי לא לאבד את סוג הצא"פ הוסף משתנה מדומה בינארי לנתונים המציין את סוג הצא"פ (0 עבור צא"פ בו השינוי היה שלילי ו-1 עבור צא"פ בו השינוי היה חיובי). כעת ניתן לבנות את מודל הרגרסיה הבא:

$$Y = \alpha_1 + \alpha_2 Z + \beta_1 X + \beta_2 XZ$$

במודל זה המשתנה Z הינו משתנה בינארי מדומה שמפריד בין הקבוצות. המודל מאפשר לקבל שני קווים שונים המתארים כל אחת מקבוצות הנתונים. כאשר $Z=0$ נקבל את הקו

$$Y = \alpha_1 + \beta_1 X$$

ואילו כאשר $Z=1$ נקבל את הקו

$$Y = (\alpha_1 + \alpha_2) + (\beta_1 + \beta_2) X$$

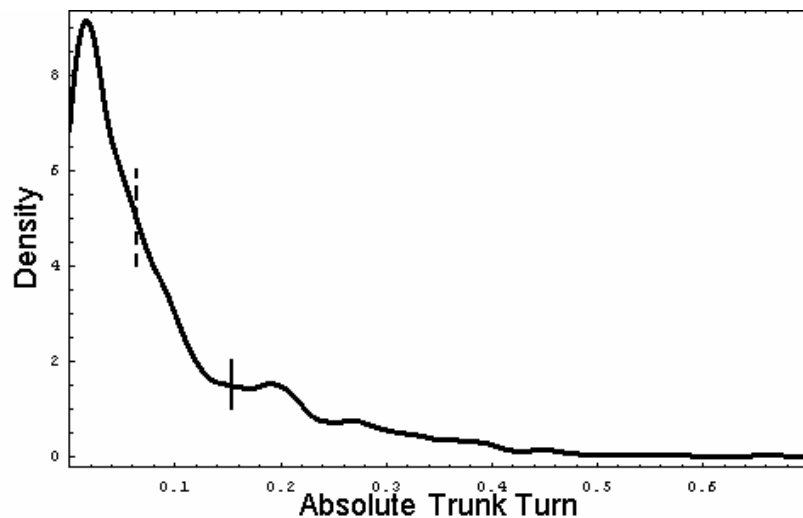
בצורה זו ניתן לבדוק אם המקדמים α_2 ו β_2 אכן בעלי משמעות סטטיסטית. כלומר האם אכן ישנם שני שיפועים שונים ו/או שתי נקודות חיתוך שונות לישרים המתקבלים. תוצאות הרגרסיה מוצגות בטבלה 1 ביחד עם P-values שלהם. מהטבלה ניתן לראות, קודם כל, כי הרגרסיה אכן מסבירה חלק נכבד מהשונות (ערך גבוה של R בריבוע). בנוסף ניתן לראות, כי נקודת החיתוך אינה שונה מבחינה משמעותית בין שני הישרים, זאת לפי ה P-value של α_1 . כלומר סוג הצא"פ אינו משפיע על מוצא הקו. עובדה זו במשולב עם הערכים המתקבלים עבור α_1 ו α_2 מחזקים את הממצא בנוגע להליכה בקו ישר, זאת כיוון שכאשר אין שינוי חזית (ערך נקודת החיתוך של הרגרסיה הוא ערך ה- X כאשר $Y=0$) גם השינוי בזווית בין האלכסונים קרוב לאפס. בנוסף ניתן לראות מהטבלה שישנו הבדל משמעותי בין שיפועי הקווים. שיפוע הקו המייצג צא"פ סגירה הינו 0.516 בעוד ששיפוע הקו המייצג צא"פ פתיחה הינו 0.595 (סכום הפרמטרים β_1 ו β_2). משמעותו של הבדל זה בין השיפועים הינו כי עבור אותה פנייה בגו צריך העכבר לבצע שינוי גדול יותר בין האלכסונים כאשר הוא מקטין את הזווית ביניהם מאשר כאשר הוא מגדיל אותה. אמנם בפניות קטנות של הגו ההבדל בין השיפועים לא בא לידי ביטוי, אך בפניות הגדולות יותר הבדל זה מקבל משמעות מעשית.

פרמטר	ערך	P-value	שגיאת תקן
α_1	0.0004	0.81	
α_2	0.009	< 0.001	
β_1	0.516	< 0.001	0.007
β_2	0.079	< 0.001	0.011
Rsquared	0.873		

טבלה 1: תוצאות הרגרסיה הליניארית שנעשתה על הנתונים מתרשים 14.B

הפרדה איכותית של רצפי תנועה

בדיון על תרשים 13 התייחסתי לצבירים השונים כאילו הגדירו תבניות התנהגותיות, מבלי לקבוע למעשה כיצד מוגדר כל צביר. בחלק זה אנסה לספק הגדרות מדוייקות יותר של גבולות הצבירים וזאת במטרה לחקור את הדינמיקה בין הצא"פים השונים. חשוב לציין, כי המטרה בחלק זה איננה למצוא הגדרה עצמותית של הליכה בקו ישר או של פנייה, אלא לדון בדינמיקת הצא"פים המאפיינת כל סוג. הגדרה שלמה של דפוס תנועה צריכה להיות ממצה ומוציאה. כלומר, כל ההתנהגויות השייכות לדפוס נכללות בה ואין אף התנהגות שכלולה בה ואיננה שייכת לדפוס. בחלק זה ההגדרות הינן מוציאות בלבד. כלומר, כאשר אגדיר צא"פים מסויימים כפניות אין הכוונה שהכללתי בקטגוריה זו את כל הפניות, אך כל צא"פ השייך לקבוצה הוא אכן פנייה. הגדרה מעין זו אינה מאפשרת לחקור את המאפיינים הייחודיים של כל דפוס או את הדרך בה החיה מבדילה בין הדפוסים השונים, אך כן מאפשרת לחקור את סוגי הצא"פים המרכיבים כל דפוס ואת האופן בו הם משולבים יחדיו.



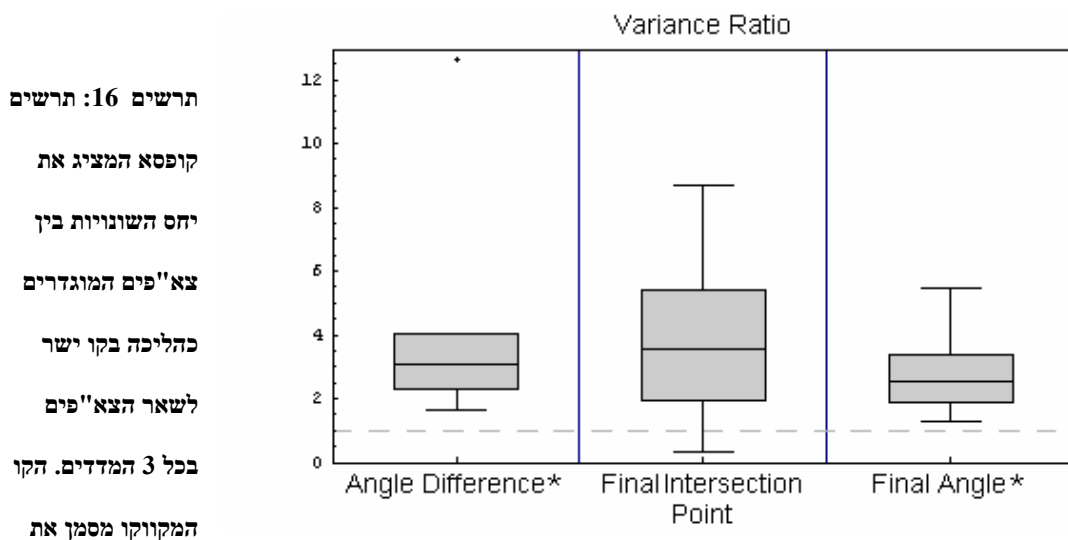
תרשים 15: תרשים צפיפות המציג את סך כל שינויי החזית של כל העכברים ברדיאנים. הקו המקווקו מציין את החציון של כמות שינויי החזית, כל הצא"פים שבמהלכם שינויי החזית היה נמוך מהחציון נחשבו כהליכה בקו ישר. הקו הרציף מציין את הסף לפניות שנקבע לפי השקעוררית בתרשים. כל הצא"פים שבמהלכם שינויי החזית היה גדול יותר מסף זה נחשבו בניתוח כפניות.

תרשים 15 הינו תרשים צפיפות של כמות שינויי החזית בכל העכברים יחדיו. התרשים שימש להגדרת דפוסי ההתנהגות השונים שהוזכרו לעיל. כל צא"פ שבמהלכו שינויי החזית היה נמוך מהסימון המקווקו (3.5°) נחשב כהליכה בקו ישר. כל צא"פ שבמהלכו שינויי החזית היה גדול מהסימון הרציף (9°) נחשב

כפנייה. תחום הביניים שבין דפוסים אלו לא הוגדר. ברי הוא, כי בתחום הביניים ישנם צא"פים השייכים הן להליכה בקו ישר והן לפנייה. אציין שוב כי מטרת ההגדרה אינה לאתר את הסף המדוייק שבין הליכה בקו ישר ופנייה אלא לאפשר מחקר של הדפוסים הנפרדים. קביעת הספים הגסה מחטיאה אמנם חלק מהצא"פים השייכים לדפוס מסויים אך מבטיחה כי כל מה שנמצא מתחת לסף ההליכה הוא אכן הליכה וכל מה שנמצא מעל לסף הפנייה הוא אכן פנייה. באמצעות חלוקה זו של הנתונים נוכל כעת לנתח כל דפוס בנפרד.

הליכה בקו ישר

כפי שניתן היה לראות מתרשים 13, ההליכה בקו ישר הינה דפוס התנהגותי קבוע יחסית. קביעות זו מתבטאת הן במדדים המאפיינים כל צא"פ והן בדינמיקה הפנימית שלו.

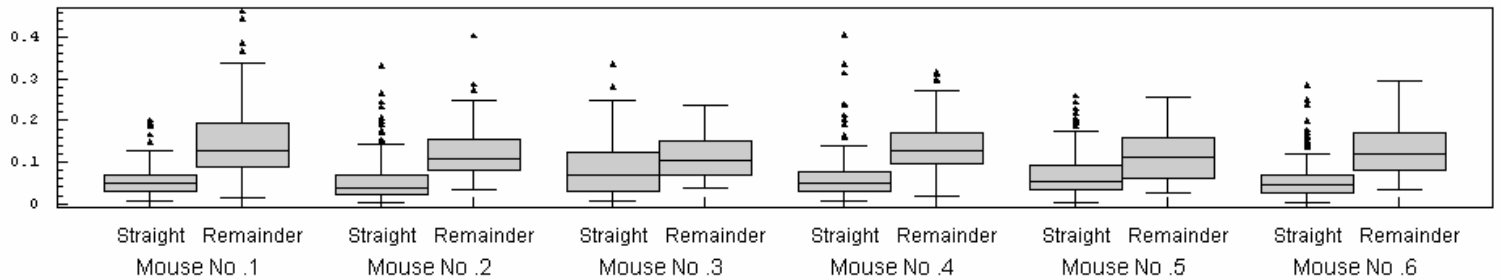


הערך 1 (שיוון בין השונויות). הכוכבית מציינת מדדים שעברו טרנספורמציה Log לצורך החישוב הסטטיסטי.

בכדי להראות את הקביעות במדדים המאפיינים חישובתי, עבור כל אחד משלושת המדדים ועבור כל עכבר בנפרד, את השונויות בצא"פים המוגדרים כהליכה בקו ישר ואת השונויות באותו המדד לשאר הצא"פים. תרשים 16 מציג את היחס המתקבל בין השונויות של כל עכבר בכל מדד בנפרד. מבחן t חד-צדדי הראה כי התוצאות אכן שונות בצורה מובהקת מ 1 (מספר המעיד על שיוון בין השונויות) הן בהפרש הזוויות, הן בנקודת החיתוך הסופית והן בזווית הסופית (P-value: 0.003, 0.03 ו 0.003 בהתאמה).

בנוסף לקביעות זו, דפוס ההליכה על קו ישר מציג אף קביעות חזקה יותר בדינמיקה של כל צא"פ. בעת ההליכה ישר, לא רק שההפרש בין הזווית הסופית להתחלתית קרוב לאפס אלא במהלך כל הצא"פ הזווית בין האלכסונים נותרת קבועה. בכדי להראות זאת חישבתי את מקדם השונות (coefficient of variation²) של ערך הזווית בכל צא"פ בנפרד.

Angle Coefficient of Variation in each Step



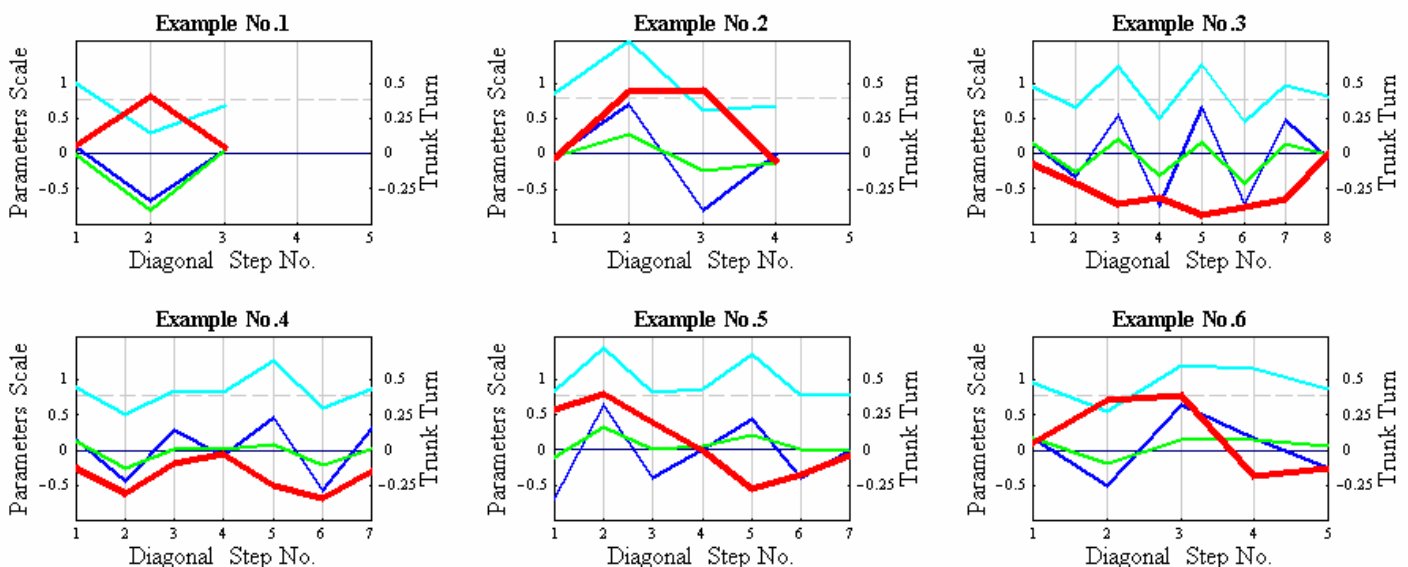
תרשים 17: תרשים קופסא המציג את מקדמי השונות של הזווית בכל צא"פ לכל עכבר בנפרד.

כדי לבחון את מובהקות התוצאה ערכתי מבחן ³Mixed Two-way ANOVA, כאשר סוג ההליכה נחשב לגורם קבוע ואילו העכבר לגורם אקראי ואכן התקבל הבדל מובהק בין התוצאות (P-value<0.001).

נתון מעניין נוסף הנוגע להליכה בקו ישר הינו כמות הצא"פים המשוייכים להליכה זו. הערך החציוני של הפנייה בגו נמוך מ 3.5° כאשר ערך הרביעון העליון של הפנייה בגו הינו פחות מ 8° . כלומר, ברוב המקרים החיה נעה בקו ישר, כאשר ניעה זו כוללת גם הליכה לאורך קיר הזירה העגולה.

² מקדם השונות מחושב כסטיית התקן חלקי הממוצע. הוא משמש בעיקר להשוואות בהן גם השונות וגם הממוצע משתנה ולכן בודק את היחס בין השינויים.
³ על היתרונות שבשימוש במודל ה-Mixed ראה (Kafkafi et al. 2005)

בחלק הקודם הצגתי את אבני הבניין שמהם מרכיב העכבר את הפנייה. כעת לאחר ההגדרה המוציאה של הפניות ניתן לחקור כיצד משתמש העכבר באבני בניין אלו בכדי לבנות את התנהגותו. לשם כך הגדרתי אלגוריתם המאתר רצפים של צא"פי פניות (כלומר צא"פים בהם שינוי החזית עבר את ערך הסף לפנייה) מתוך רצף ההתנהגות של החיה ומוסיף את הצא"פים המקדימים והעוקבים של הרצף. בשלב הבא מאחד האלגוריתם את רצפי הצא"פים החדשים שנוצרו כתוצאה מהוספת הקצוות. כלומר, במידה וצא"פ סיום של רצף אחד הינו צא"פ ההתחלה של רצף אחר שני הרצפים אוחדו לכדי רצף אחד. באמצעות תוצאות אלגוריתם זה ניתן להתבונן על הדינמיקה של המדדים וכיצד הם משתנים בפניות שונות.



תרשים 18: בתרשים זה מופיעות מספר דוגמאות אופייניות לרצפי צא"פים המרכיבים פניות. ציר ה-X מציג את מספרו הסודר של כל צא"פ ברצף מסויים וציר ה-Y את המדדים המאפיינים של כל צא"פ. הקו האדום מסמן שינוי החזית במהלך הצא"פ כאשר ערכים חיוביים מציינים פנייה שמאלה ואילו ערכים שליליים פנייה ימינה, הקו הכחול מסמן את שינוי הזווית בין האלכסונים, הקו הירוק מסמן את נקודת החיתוך הסופית והקו התכלת את הזווית הסופית. השנתות בציר הימני מתאימות לפנייה בגו ואילו השנתות בציר השמאלי מתאימות לשאר המדדים. הקו המקווקו מציג את הערך החצויני של הזווית הסופית בצא"פים של הליכה ישר לצורך השוואה.

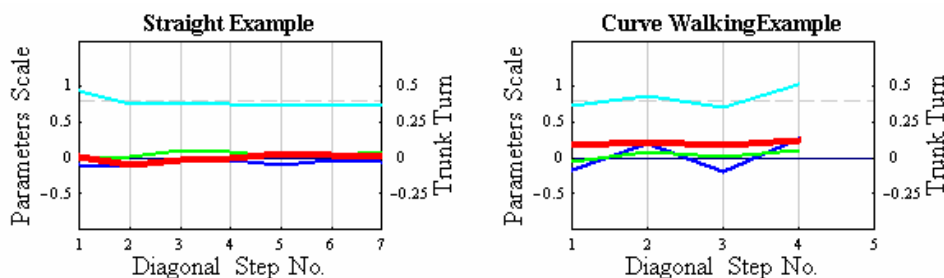
תרשים 18 מציג מקרים מאפיינים של רצפים המורכבים מצא"פי פנייה. הדוגמא הראשונה מציגה את רצף הפנייה הפשוט ביותר. כפי שניתן לראות הפנייה עצמה מתרחשת רק בצא"פ השני, כאשר לפניו

ולאחריו ישנן צא"פים מקובעים. רצף זה הינו רצף הפנייה הבסיסי ביותר כיוון שלמעשה רק יחידת פנייה אחת מרכיבה אותו. הדוגמא השנייה מציגה רצף המורכב משני צא"פי פנייה, הראשון צא"פ פתיחה והשני סגירה, כאשר בשניהם כמות שינוי החזית זהה. רצף זה מדגים כיצד שינוי חזית רציף מורכב משני צא"פי פנייה. הראשון צא"פ פתיחה עם שינוי זווית חיובי בין האלכסונים (כחול), נקודת חיתוך סופית חיובית (ירוק) וזווית סופית (תכלת) גדולה מהערך האופייני להליכה ישר (קו מקווקו). הצא"פ השני הינו צא"פ סגירה עם שינוי זווית שלילי נקודת חיתוך סופית שלילית וערך כמעט אופייני להליכה ישר בזווית הסופית. שימו לב כי הקשר בין המשתנים מתאים להגדרה סוגי הצא"פים השונים כפי שהוצגה בחלק הדין במישור התנועה של הצא"פ. בדוגמא השלישית מציגה רצף ארוך אף יותר המורכב מ 6 צא"פי פנייה. בכדי לייצר שינוי חזית רציף לאותו כיוון, העכבר משרשר צא"פי פתיחה וסגירה לסירוגין. עדות לכך ניתן לראות בהתחלפות 3 מדדי הצא"פ סביב הערכים האופייניים להליכה ישר. הדוגמא הרביעית מציגה רצף המורכב משני פרצי פנייה. צא"פ #4 ברצף הינו צא"פ של הליכה בקו ישר המפריד בין שני רצפי הפנייה. עוד ניתן לראות מהדוגמא את תת הדפוס שהוצג בתרשים 7. בצא"פ #3 הן הזווית הסופית והן נקודת החיתוך הסופית שווים בערכם לערך האופייני להליכה בקו ישר, כלומר במהלך צא"פ זה החזיה מתיישרת חזרה. שינוי החזית והשינוי בזווית בין האלכסונים הם תוצאה של התיישרות זו. הדוגמא החמישית מציגה גם כן רצף המורכב משני פרצי פנייה, אלא שבדוגמא זו העכבר משנה את כיוון הפנייה בפרץ השני. ניתן לראות כי הקו האדום חוצה את קו האפס, כלומר, הפנייה הופכת מפנייה שמאלה לפנייה ימינה כשהשינוי מתווך על ידי צא"פ מקובע (צא"פ #4). כמו כן ניתן לראות את תת הדפוס שדובר בו קודם בצא"פים #3 ו #6 המהווים חזרה להליכה בקו ישר, אלא שהפעם אלו צא"פי סגירה. לבסוף, הדוגמא השישית מציגה רצף בו ישנה החלפה של שינוי הכיוון, אך היא איננה מתווכת על ידי צא"פ מקובע. כלומר, העכבר משנה את כיוון הפנייה מצא"פ אחד למשנהו. העכבר משיג זאת על ידי ביצוע שני צא"פי פתיחה עוקבים (#3 ו #4). ביצוע של צא"פ פתיחה אחרי צא"פ פתיחה או צא"פ סגירה אחרי צא"פ סגירה מאפיין את כל המקרים בהם ישנו שינוי ישיר בשינוי החזית. לעומת זאת ביצוע צא"פ סגירה אחרי צא"פ פתיחה ולהפך מאפיין את כל המקרים בהם שינוי החזית נותר באותו כיוון. חשוב לציין, כי הדפוסים עליהם מדובר בקטע הניתוח שלעיל הינם דפוסים איכותיים במהותם. כלומר, הכוונה בניתוח

איננה כי ישנו דפוס הזהה לדוגמא מספר 3 ומציג ערכים אופייניים לה, אלא כי ישנן פניות המורכבות מרצפי צא"פים ארוכים, פניות המורכבות ממספר פרצים ופניות המציגות כיוון מתחלף באמצען.

הליכה בעיקול

אלגוריתם איתור רצפי הפנייה, שהוסבר בסעיף הקודם, מתאים למעשה גם לאיתור רצפים של דפוסים אחרים. כאשר בחרתי לאתר רצפי פנייה קבעתי את ערך הסף לפי המתואר בתרשים 15, איתרתי רצפים הנמצאים מעל ערך סף זה, הוספתי את הצא"פ המקדים והעוקב לכל תת רצף ואיחדתי לכדי רצפי התנהגות. באיתור רצפי הליכה בקו ישר, שונה ערך הסף. הרצפים אותרו, כמובן, מתחת לערך הסף ובנוסף לא הוספו הצא"פים המקדימים והעוקבים. זאת בגלל שכיחותם הגבוהה של צא"פי ההליכה בקו ישר, היוצרת מצב בו הוספה של צא"פים מקדימים או עוקבים גורמת לרוב לאיחוד רצפים ארוכים למדי. הדוגמא הראשונה בתרשים 19 מציגה רצף הליכה ישר וכפי שניתן לראות שינוי החזית קרוב לאפס במהלך כל הרצף. כמו כן שינוי הזווית, נקודת החיתוך והזווית הסופית בין האלכסונים נותרים קבועים על הערכים האופייניים להליכה בקו ישר. תופעה מעניינת מתקבלת כאשר מפעילים את האלגוריתם על תחום הביניים הלא מוגדר בין שני הספים. תחום זה אמנם מכיל גם צא"פי פנייה וגם צא"פי הליכה בקו ישר, אך כאשר מאתרים את רצפי הצא"פים השייכים לו מקבלים את דפוס ההליכה בעיקול. כפי שניתן לראות מהדוגמא השנייה בתרשים 19, בדפוס זה גודל שינוי החזית נמוך יחסית והמדדים המאפיינים משתנים חליפות סביב הערכים האופייניים להליכה בקו ישר אך בצורה קיצונית פחות מאשר בפניות.



תרשים 19: תרשים זה מציג דוגמא של הליכה ישר ושל הליכה בעיקול. הסימונים זהים לאלו שבתרשים 18.

The coordination of a movement is the process of mastering redundant degrees of freedom of the moving organ, in other words it's conversion to a controllable system.

(Bernstein 1967)

במשפט זה מתמצת ברנשטיין את החשיבות הגדולה שבצמצום דרגות החופש הנדרשות לביצוע תנועה מסוימת. אליבא דברנשטיין צמצום זה איננו תוצר לוואי של הקואורדינציה בין האיברים אלא הוא הוא הגדרתה של אותה הקואורדינציה. הצא"פ מוצע בעבודה זו ככלי לצמצום דרגות החופש הנדרשות לתיאור תנועת החיה, כאשר החשיבות בצמצום זה משמעותית הן לחיה והן לחוקר.

חשיבות צמצום דרגות החופש לחיה

כבר בשנות ה-60 הדגים ברנשטיין את הקושי שביצירת שליטה על דרגות חופש. בעזרת מכשיר פשוט שבנה, הראה את המורכבות בשליטה על קצהו של מוט המחובר משני צידיו בגומיות (המדמות פעולת שרירים). למרות שלמכשיר ישנן רק 4 דרגות חופש (2 בקצה המקל החופשי ועוד אחת בכל גומיה) ולמרות שהפעילו את המכשיר בני אדם בעלי מערכת עצבים מתקדמת וחושים מפותחים, עדיין השליטה בקצה המקל התגלתה כמשימה לא קלה. ברנשטיין הראה, כי למעשה איברי הגוף מכילים הרבה יותר דרגות חופש מאשר נדרשות לביצוע התנועה. בשל כך, נגנים מתחילים למשל, מקפיאים את גופם בזמן ביצוע פעולות הניגון ובכך מצמצמים בצורה מלאכותית את דרגות החופש בגופם. עם הזמן, התנועה המתורגלת נלמדת, כלומר נוצרת קואורדינציה בין האיברים, והמתלמד משחרר מעט את גופו, כלומר מוסיף יותר דרגות חופש למערכת (Bernstein 1967). לכאורה, עודף דרגות החופש המובנה בגוף הינו נטל על המערכת, אך למעשה עודף זה מבטיח חוסר מסוימות (indeterminacy) במערכת, המאפשר את מציאת הצמצום המתאים לכל מטלה תנועתית.

מחקרים בפגועי עמוד שדרה הראו, כי בעת הליכה על מסוע ובהינתן תמיכה מספקת, מסוגל מוח השדרה לייצר את תנועת ההליכה. כלומר, בעת הליכה במישור במהירות קבועה אצל אדם רגיל, המוח מצמצם את דרגות החופש שבפיקוחו ומפקח רק על קצב התנועה והמוטיבציה לתנועה, ההוראות המדויקות לפעולות

כל השרירים ברגליים מגיעות ממוח השדרה ללא פיקוח גבוה יותר. אך ברגע שנוסיף מכשול לפני אותו אדם, המוח מוסיף לתנועה דרגות חופש חדשות בכדי להתאימה טוב יותר למטלה הנדרשת. כלומר, על ידי צמצום דרגות החופש מורידה מערכת העצבים המרכזית את הצורך בחישוביות ברמה גבוהה לצורך פיקוד על התנועה והופכת את התנועה לאוטומטית. במילים אחרות, הורדת העומס החישובי מהרמות הגבוהות על ידי שליטה רק במספר המצומצם של דרגות החופש, מאפשרת ביצוע החישוב בפועל על ידי רמות נמוכות יותר במערכת העצבים. על כן, ברנשטיין מגדיר קואורדינציה גם כאמצעי להתגבר על חוסר המסויימות הפריפריאלית (Bernstein 1967).

דוגמא לחשיבות הרבה של צמצום דרגות החופש ניתן למצוא בתנועת זרועות התמנון (Yekutieli et al. 2002). זרוע התמנון הינה מבנה בו פעולת השרירים מספקת את התפקודים, שבדרך כלל ממלא השלד (הידרוסטאט שרירי). בשל חוסר ההגבלה על ידי השלד, לזרוע יש למעשה יתירות-על (Hyper-redundant) של דרגות חופש לפעולה. אם בכל הושטת זרוע היה התמנון צריך לחשב את כל האפשרויות לביצוע תנועה ולבחור את היעילה ביותר למטלה, טרפו היה בורח. במחקרו של יקותיאל (Yekutieli 2002) מראים החוקרים כי בעת הושטת הזרוע מפקח התמנון רק על 3 דרגות חופש: שתי דרגות החופש לקביעת הזווית בבסיס הזרוע ועוד דרגה אחת לשליטה על התקדמות גל הקיפול לאורך הזרוע. במחקר חדש (Sumbre et al. 2005) הראו החוקרים, כי בעת החזרת הזרוע, מחלק התמנון את הזרוע לשלושה סגמנטים, בדומה לזרוע האדם (אמה, זרוע ופרק כף יד), ובכך שוב מצמצם משמעותית את מספר דרגות החופש עליהן הוא נדרש לשלוט ברמות החישוב הגבוהות. חשוב לציין, כי מערכת העצבים עדיין שולטת בפעולת כל השרירים וצריכה לפקח עליהם בכדי לבצע את המטלה כיאות, אך צמצום דרגות החופש משמעותו הגבלת סדר ואופן הפעולה של השרירים, כלומר יצירת סינרגיות (אקורדים תנועתיים).

השאלה הנשאלת היא האם הצמצום המוצג בעבודה, של תנועה בהילוך אלכסוני לתנועת הצא"פ, הוא אכן צמצום שבו משתמשת גם מערכת העצבים של העכבר. למעשה אין ביכולתי לענות על שאלה זו באופן ישיר ולכן אציג רק כמה עדויות עקיפות המחזקות הנחה זו. העדות הראשונה הינה ממחקר בסרטן הנהרות, העוסק בהליכה המוגבלת על ידי עיקול. החוקרים מראים, כי הסרטן יוצר משולשי תמיכה בין הרגליים האחורית והקדמית בצד הפנימי לפנייה והרגל הלפני אחרונה בצד החיצוני וכי ישנה

קואורדינציה חזקה בין רגליים אלו. למרות זאת המשולש המקביל (כלומר המשולש המורכב מהרגל האחורית והקדמית החיצוניות לפנייה ומהרגל הלפני אחרונה הפנימית) לא הראה קואורדינציה מעין זו (Domenici et al. 1998). מחקר אחר, שנערך בזבובים ובדק הליכה בקו ישר אל מול פניות, הראה כי במהירויות גבוהות שומרים הזבובים על הילוך תלת רגלי מתחלף וכי משולשי התמיכה נשמרים ברמות עקמומיות שונות של ההליכה (Strauss & Heisenberg 1990).

העדות החזקה ביותר מגיעה ממחקר התנועה שנערך על תנועה חופשית בנמלים (Zollikofer 1994). החוקרים עקבו אחר הסימנים שהותירו רגליי הנמלים על משטח זכוכית מאובק וגילו כי במגוון מהירויות נרחב ישנה קואורדינציה נוקשה למדי של הילוך תלת רגלי מתחלף. הנמלים התקדמו על שתי הרגליים הקיצוניות מצד אחד והאמצעית מהצד הנגדי ויצרו בכך משולשי תמיכה. צורת משולשים אלו לא הייתה מושפעת ממהירות התנועה ולא מעקמומיותה, כלומר המשולשים יצרו למעשה ישויות מרחביות קבועות. מהירות התנועה נשלטה על ידי המרחק בין משולשים עוקבים ועקמומיותה על ידי הזווית בינם לבין ציר הגוף. כלומר ניתן להסביר שינויים בהתנהגות החיה על ידי שינויים בפרמטרים המגדירים את היחסים בין המשולשים. החוקרים אף מציעים, כי ה-CPGs אחראים כנראה על ייצור דפוסי הקואורדינציה הזמניים והעיצוב המרחבי של הרגליים השייכות למשולש.

מחקרים שנערכו על מבנה השלד של יונקים קדומים מספקים עדות עקיפה לאפשרות שהחיה אכן מפקחת על הצא"פ כיחידה נוירונלית. מחקרים שבדקו את תפקודה של העצם האפיפובי (epipubic bone) ביונקי כיס ויונקים קדומים אחרים (Parchman et al. 2003, Reilly & White 2003a) העלו את ההשערה, כי העצם שימשה ליצירת מעין מקלעת שרירית בגו, בקו המחבר בין הרגליים האלכסוניות. החוקרים טוענים כי היונקים הקדומים לא היו מסוגלים לבצע הליכות לא סימטריות וכי הם השתמשו בהילוך האלכסוני בתדירות גבוהה עוד יותר מהיונקים הנוכחיים. השימוש הנפוץ בהילוך האלכסוני במשולב עם הגברת האפקטיביות של הצימוד בין הרגליים האלכסוניות יכול להוות בסיס ליצירת הצא"פ כיחידה נוירונלית.

מחקרים נוספים המחזקים טענה זו מבחינה נסיבתית, הינם מחקרים העוסקים בדינמיקת התנועה של הולכי על ארבע. מחקרים אלו מתרכזים, על פי רוב, בצימוד בין רגליים שוות צד או שונות צד וביחסים ביניהם (Wetzel 1977, Cruse & Warnecke 1992). למרות שהמחקרים לרוב לא בודקים צימוד בין

רגליים אלכסוניות הרי שמסקנותיהם הכלליות עדיין ניתנות להחלה על צימוד זה. למשל ממצא לפיו למרות שניתן להתייחס לכל איבר כאל יחידת הליכה אוטונומית, מחזור האיבר מושפע מהאיברים האחרים (Rossignol 1996).

כמובן שעדויות אלו הינן נסיבתיות במקרה הטוב ואינן מוכיחות את נכונות הטענה. מחקר שיבדוק טענה זו יכול לתקוף את הבעיה משני כיוונים שונים. הכיוון הניורוני המנסה לאתר מתאמים בין הפרמטרים הנמדדים ליריות נוירונים או הכיוון הקינמטי הבודק את האפשרות שלפנינו אכן משתנה מבוקר על ידי הסטתו ממסלולו ובדיקת תגובת המערכת לפעולה זו. האפשרות שאכן מדובר במשתנה המפוקח על ידי המערכת העצבית מקשרת אותנו לנושא הבא, הנוגע לחשיבות המשתנה לחוקר.

חשיבות צמצום דרגות החופש לחוקר

בחלק הקודם הסברתי את החשיבות שבצמצום דרגות החופש למערכת העצבים של החיה ולשליטתה בתנועה. בחלק זה אתמקד בתועלת שמפיק מצמצום זה החוקר. סוג אחד של תועלת במחקרי תנועה הוזכר כבר בסוף החלק הקודם. כאשר ניתן לתאר מערכת בצורה מצומצמת יותר, קיימת סבירות (לפחות תיאורטית) כי זו גם הצורה שבה החיה מעצבת את התנועה. כלומר, במידה ומתגלה משתנה שנשמר בקביעות יחסית במהלך התנועה וששינוי בו גורם לשינוי מהותי באופי התנועה, ייתכן כי גם החיה משתמשת במשתנה זה בכדי לצמצם את דרגות החופש בתנועה ובמקרה זה תהיה לכך התבטאות במערכת העצבים שלה.

סוג נוסף של תועלת הוא הפשטת הנתונים לחוקר והאפשרויות הנגזרות מכך. כמות הנתונים הנאספים בשלב הראשוני של המחקר מקשה על התבוננות והסקת מסקנות ישירה. אם נמצא משתנה מפתח המצמצם את כמות הנתונים בהם צריך להתבונן, קל יותר לחקור את ההתנהגות וקל יותר להסיק תוצאות משמעותיות מהמחקר. אם לא נמצא משתנה כזה, נגרר החוקר לעיתים להשוואה בין כל המדדים השונים שמדד בניסיון לאתר את המשמעותי מביניהם. דוגמא לכך ניתן לראות במאמרו של דור (Durr & Ebeling 2005) שבו החוקרים הציגו את תוצאותיהם בצורת טבלה אדירה עם ממוצעים וסטיות מהממוצעים.

שני סוגי התועלת שלעיל הינם כלליים לכל צמצום באשר הוא. כעת בכוונתי להתייחס לתועלת המופקת בעת השימוש בצא"פ ובצורת הניתוח שהוצעה בעבודה. בפרק המבוא הרחבתי על סוגי המערכים השונים המשמשים למחקר התנועה וניתן היה לראות שרובן עוסקים בהליכה ישר או בפניות/הליכה בעיקול אך לא בשניהם יחדיו. חלק מהמחקרים אכן עוסק בשניהם, אך זאת על ידי שימוש במערך שונה לכל סוג הליכה. חלק מהסיבות לטיפול הנפרד בסוגי ההליכות נובע ממחסור בכלים וביכולת לבצע סטנדרטיזציה לנתונים. השימוש בצא"פ מאפשר לטפל ברצף ניעה חופשי הכולל עקמומיות ברמות שונות. הניתוח מאפשר את חלוקת רצף ההתנהגות של החיה לקבוצות עקמומיות שונות לפי כמות שינוי החזית ולקבל נתונים מאפיינים לכל סוג עיקול מבלי להגביל מראש את מסלול החיה או את מהירותה. הסתכלות על מגוון רחב ממכלול ההתנהגויות של החיה מקל עלינו במציאת הקביעות בתנועה, כיוון שקביעות אלו יופיעו בכל המצבים השונים.

בנוסף, בעבודה זו מוצאת שיטה למדידת כמות שינוי החזית ביחידות של צא"פ, זאת בניגוד לשיטות מקובלות של מדידת השינוי ביחידות של מסגרות תמונה או בעזרת חלון רץ. היתרון בשיטה זו נובע מכך שהצא"פ הינו יחידה התנהגותית ומדידת כמות הפנייה במהלכו מעידה על עולמה הפנימי של החיה. מדידת שינוי החזית ביחידות של מסגרות תמונה למשל, מסתמכת על יחידה וירטואלית התלויה בעיקר בנתוני מערך הניסוי ולא בהתנהגות החיה.

נוסף על כך, פירוק רצף התנועה לכדי אבני בניין משמעותיות מאפשר התבוננות בכללים בעזרתם בונה החיה את התנהגותה מאבני בניין אלו ובכך גם לאתר חריגה מכללים אלו עקב מניפולציות ניסוייות. במבוא פרטתי בהרחבה את מגוון המניפולציות בהן משתמש המחקר להעדפות צד בפנייה. מחקר זה כולל שימוש בחומרים פרמקולוגיים רבים כדוגמת אמפטמין, אפומורפין (Cools et al. 1989) וקנבינואידים שונים (Souilhac et al. 1995), יצירת פגיעות באזורים שונים במוח החיה (Mead & Hargreaves 1996) או יצירת מוטנטים המבטאים חסר התנהגותי מסויים הקשור להתנהגות סיבוב (Pettibone et al. 2002). למרות שבמקרים רבים הפגיעות הן נקודתיות והחומרים ספציפיים למדי, בדיקת ההתנהגות בכולן הינה גסה יחסית. כפי שצויין, רוב מחקרי התנהגות הסיבוב מסתפקים בהעדפת צד בלבד. אין בדיקה של האופן בו מבצעת החיה את הפנייה וההשוואה להתנהגות נורמלית מתבצעת רק לגבי מדדים כלליים וגסים. ללא הסתכלות מפורטת על ההתנהגות לא ניתן יהיה להסיק על ההשפעות הנקודתיות של

המניפולציות הניסוייות. בעיות אלו מוכרות ומוזכרות במאמרים רבים המדגישים את החשיבות שבמחקר

פניות פרטני יותר (Copp & Jamon 2001), את המחסור במחקר כזה נכון להיום (Vidal et al.)

(Walter 2003, 2004) ואת הצורך הגדול בשיטה לכימות פניות (Schwartzing 1996).

סיכום

המחקר הנוכחי מהווה חידוש בתחום מחקרי הניעה וזאת מכמה טעמים. הראשון מביניהם הוא בחירת הנתונים עצמם, שנעשתה בצורה הרחבה ביותר שהתאפשרה, ובכך כללה מגוון תנועה נרחב במהירויות שונות וברמות עקמומיות שונות. בנוסף, מציע המחקר יחידה בסיסית חדשה למחקר הניעה המאפשרת ניתוח כל רצף הניעה בכלים אחידים. לבסוף, מהשימוש ביחידה זו, עולות מסקנות חדשות על רצף התנועה בעכברים הנוגעות להתנהגות הפנייה ולדרך בה היא משולבת ברצף ההתנהגות הכללי של החיה. כפועל יוצא מכך עולות מהמחקר הנוכחי מספר נקודות הנוגעות למחקר עתידי שיערך בנושא זה. חלקן נקודות טכניות שעלו במהלך העבודה וכתוצאה מניתוח הנתונים וחלקן האחר אפשרויות עתידיות למחקר העולות מתוצאות מחקר זה.

נקודות טכניות

מהתבוננות בנתוני המחקר עולה, כי מהירות הדגימה בה השתמשתי אינה מספקת. ברוב מחקרי ההתנהגות הנערכים כיום משתמשים במהירות דגימה זהה לזו שהשתמשתי ובחלקם אף נטען כי מהירות זו היא המקסימלית הנחוצה בכדי לתעד את התנהגותם של עכברים (Kale et al. 2004, Vidal et al. 2004, Leblond et al. 2003). בכל זאת, כיוון שבמחקר זה הרזולוציה ההתנהגותית עדינה למדי ומתייחסת למבנה הצעדים, תיאור צעד באמצעות 6 מסגרות תמונה בממוצע יוצר בעיות קצה. כלומר, במידה ותחילת הצעד או סיומו מוחמצים במסגרת תמונה אחת אזי ישנה סטייה בכ - 20% מנתוני הצעד. במידה ומהירות הדגימה תוכפל לכדי 100 fps לפחות, הצעד יהיה מורכב מ-12 מסגרות תמונה והחמצה של מסגרות תמונה אחת תוביל לטעות הקטנה מ 10% מהצעד. הגדלת מהירות הדגימה יכולה לסייע גם לתהליך העקיבה עצמו. סיוע זה מתקבל אך ורק כאשר מגדילים את מהירות הדגימה בצורה משמעותית מעבר לנדרש. הסיבה לכך הינה שמהירות דגימה גדולה בהרבה ממהירות התנועה של איברי העכבר (לפחות 200 fps) תיצור מצב בו ההבדל בין מסגרת תמונה אחת למשנתה הופך מזערי. השינוי הקטן יקל על מערכת העקיבה האוטומטית לאתר את הסימונים וייתכן אף שהוא יאפשר מעקב אוטומטי אחר תנועת הרגליים. במחקר זה, העקיבה אחר רגלי החיה נעשתה באופן ידני, כיוון שבמהלך הצעד כף הרגל משנה את היטלה בצורה משמעותית (ממצב פרוש לקפוץ וחזרה) ועל

כן מערכת העקיבה מאבדת במהרה את הצורה אחריה היא אמורה לעקוב. אם קצב הדגימה יהיה מהיר בהרבה מתנועת הרגל, מחזור הצעד עדיין יכלול שינוי צורה מהותי אך הוא יהיה מורכב משינויים מזעריים בכל מסגרת תמונה שבמסגרתם צורת כף הרגל כמעט ולא תשתנה.

נקודה נוספת הקשורה למערך הניסוי היא השימוש במצלמה. הניסיון לעקוב אחר עכברים באמצעות מצלמה נעה אינו חף מבעיות. גם לאחר יישור הרצפה ומציאת גלגלים מתאימים, תנועת המצלמה יוצרת רעש רקע היכול להשפיע על התנהגות החיה. בעיה חמורה יותר היא הקושי בעקיבה אחר העכבר הנע במהירויות גבוהות. כתוצאה מכך, הנתונים הבסיסיים שמצליחים לאסוף מתארים למעשה רק חלק מסויים מטווח ההתנהגויות שמציגה החיה. פתרון אפשרי לבעיה זו הוא ויתור על המצלמה הנעה ובמקומה יצירת סריג של מצלמות מקובעות על רצפת המערך. שינוי זה אמנם מייקר בצורה משמעותית את הקמת המערך אך הוא טומן בחובו מספר יתרונות נוספים. הראשון מביניהם הוא כמובן העלמת הרעש של המצלמה הנעה והאפשרות לעקוב אחרי כל תנועות החיה ללא קשר למהירותה. יתרון נוסף הוא בביטול הטרנספורמציה הנחוצה לקיזוז תנועת המצלמה. כמו בכל צורת עיבוד נתונים, ככל שהנתונים המקוריים עוברים שלבי עיבוד רבים יותר, נוסף יותר רעש למערכת. לכן הורדת שלב קיזוז תנועת המצלמה גם יעלה במעט את אמינות הנתונים.

יתרון המתקבל כפועל יוצא של ביטול הטרנספורמציה הוא קיצור זמן הורדת הנתונים. זאת כיוון שאין צורך בהורדת 9 נקודות סריג בכל מסגרת תמונה. אמנם תוכנת העקיבה מצליחה לעקוב בקלות יחסית אחר נקודות הסריג, אך גם עקיבה זו דורשת זמן. בנוסף כל תהליך המעקב הידני אחר הקואורדינטות האבסולוטיות של נקודות הסריג יחסך בכך מהחוקר. אמנם עדיין יהיה צורך בכמה סימונים על הזכוכית שיאפשרו את שילוב התמונות מכל המצלמות אך מספרן יהיה קטן יותר והמעקב אחר מיקומן האבסולוטי פשוט בהרבה.

תיקון מוצע נוסף למערך הניסוי נוגע לגודל הזירה. במערך הנוכחי קוטר הזירה היה 80 ס"מ. במערך אחר הנמצא בשימוש במעבדתנו הקוטר הינו 2.5 מ'. מהשוואה בין טווחי המהירויות המתקבלים בשני המערכים עולה, כי הזן C57 הציג טווח מהירויות קטן בהרבה, כאשר קוטר הזירה היה 80 ס"מ בלבד. קוטר הזירה הוגבל מפאת הצורך בעקיבה ידנית אחר החיה ולכן לכשיוסר מכשול זה ניתן יהיה גם להגדיל

את הזירה. כמובן שהגדלת הזירה דורשת השקעה כספית גדולה יותר בגלל הצורך במספר מצלמות רב יותר שיכסה את תחומה.

ברי הוא כי רוב השינויים שהצעתי קשורים למגבלות תקציביות אך בכל זאת מצאתי לנכון לצייןם בכדי לשרטט, לפחות תיאורטית, את המערך הניסוי האידיאלי לאור הניסיון שצברתי.

אפשרויות למחקר עתידי

במחקר זה ההגדרות של הליכה בקו ישר ושל פנייה הינן הגדרות מוציאות בלבד, כלומר העדפתי לקבוע את הספים כך שכל מה שייכלל בקטגוריה מסוימת יהיה אכן שייך לקטגוריה זו, אך לא בדקתי שאכן כל מה ששייך לקטגוריה נכלל בה. מחקר עתידי בנושא יכול להתמקד בניסיון להגדרה עצמותית של פניות העכבר. מחקרים רבים הנערכים במעבדתנו מנסים לאתר הגדרות עצמותיות להיבטים שונים של התנהגות החיה. לדוגמא המחקר הבסיסי של דרה (Drai et al. 2000) שהגדיר את ההבדל בין מקטעי תנועה למקטעי דשדוש על ידי שימוש בחלוקה הפנימית בין המקטעים כפי שהיא באה לידי ביטוי בשיאי המהירות של החיה. גם מחקרה של ליפקינד (Lipkind et al. 2004) עוסק בהגדרה עצמותית של התנהגות החיה, אלא שכאן החלוקה מתייחסת למרחק העכבר מהקיר וכיצד ניתן להסיק מתנועתו מתי העכבר "תופס עצמו" רחוק מהקיר. בצורה דומה ניתן לנסות ולחלק את שינויי החזית במהלך כל צא"פ לכדי קטגוריות עצמותיות של הליכה לפי רמות עקמומיות שונות (הליכה בקו ישר, הליכה בעיקול, פנייה וכדומה). מאידך, ייתכן כי חלוקה עצמותית לדרגות עקמומיות שונות איננה קיימת. אין בכוונתי לומר שהחיה אינה מבדילה בין הליכה בקו ישר ופנייה אלא שעבור החיה אין גבול חד בין הרמות. גם אם נחשוב על תנועתנו במרחב, הרי שאם נדמיין מסלול במידה הולכת וגוברת של עקמומיות נזהה את תחילתו כהליכה בקו ישר ואת סופו כפנייה אך עדיין יותר תחום ביניים שאינו מוגדר באמצעות קטגוריות אלו.

במחקר הנוכחי עקבתי אמנם אחר 5 נקודות שהונחו על גבי ציר האורך של החיה, אך למעשה ניצלתי רק 2 מהן לצורך חישוב שינוי החזית. כך שהשאלות העוסקות באופן שבו מתבצעים שינויי החזית ובקשר שלהם לסוגי הצא"פים נותרו למעשה פתוחות. שינויי חזית מתבצעים בצורות שונות, חלקם מתחילים מפנייה בראש ולאחריו החזה והאגן, חלקם מתחילים מפנייה באגן שגוררת אחריה את כל הגוף וחלקם

מכפיפת הגו לכיוון הפנייה (יתכנו גם סוגי פניות נוספים שלא הבחנתי בהם). מחקר עתידי שיקשר בין סוגי הצא"פים השונים לסוגי שינויי החזית השונים יכול לסייע בבניית הרפרטואר ההתנהגותי של החיה ואבני הבניין המרכיבות כל חלק ממנו.

נקודה נוספת אליה לא התייחסתי בעבודה הינה ההבדל בין פניות שנעשו לצד שמאל לאלו שנעשו לימין. הסיבה העיקרית לכך הייתה כי נראה היה שאין קשר בין כיוון הפנייה לאופן ביצועה (צא"פים משני הסוגים שימשו לפניות הן לשמאל והן לימין). נוסף על כך, קטעי ההליכה שנבחרו הורכבו לעיתים מתנועה רצופה בכיוון מסויים ולפיכך חלק מהעכברים מציגים פניות רבות יותר לצד אחד, כך שהשוואה בין הצדדים לא מתאפשרת עבורם. בכל זאת, מן הראוי לבדוק את הנחתי הראשונית כי אין הבדל בין הצדדים וייתכן שיימצאו על ידי כך נטיות לאסימטריות אצל העכברים או העדפות לצורת פנייה מסויימת כאשר היא מתבצעת לצד מסויים.

המחקר הנוכחי דן בשימוש בצא"פים בזן עכברים אחד בלבד. שימוש בניתוח המוצע בעבודה זו בכדי לנתח תנועה בזנים אחרים ואף במינים אחרים של הולכי על ארבע יכול להוות בסיס מעניין למחקר. תוצאות ראשוניות הראו כי בהילוך הנפוץ של זן FVB הרגל הקדמית מתנתקת מהקרקע לפני הרגל האחורית ולכן חלקה הארי של הצעדה נעשה על 3 רגליים. בחולדות, לעומת זאת, ההילוך הינו אלכסוני לרוב, אך צעדים בקו ישר מסתיימים לפני שהאלכסון הקל מגיע אל הרגל הקדמית הכבדה.

לבסוף, אזכיר רק את כיוון המחקר המעניין ביותר, לדעתי, והוא הניסיון לקבוע האם צמצום דרגות החופש, כפי שהוצג במחקר זה, אכן מקביל לצמצום בו משתמשת מערכת העצבים של העכבר. במידה ויתגלה כי אכן כך הדבר, ניתוח התנועה על ידי הצא"פים ומניפולציות פרמקולוגיות/ נוירולוגיות/ גנטיות שישנו את דינאמיקת הצא"פים בתנועת החיה, יכולים להוביל להבנה מעמיקה יותר של הרמה הנוירולוגית של התנועה ויצירתה בחיה.

במהלך העבודה ניסיתי להדגים את המורכבות הרבה של התנהגות החיה. גם אם הצא"פ איננו מהווה יחידה מבחינת מערכת העצבים של החיה וגם אם לא יהפוך לכלי בשימוש חוקרי התנהגות, אני תקווה שהשימוש בו המחיש את העובדה כי גם התנהגות חופשית לגמרי של חיה הינה מובנית וסדורה וכי אם ננסה לאתר את יחידות ההתנהגות הבסיסיות במקום לכפותן על החיה נוכל להפוך את הרצף הכאוטי של ההתנהגות לדבר הגיוני, אמנם מורכב עדיין, אך בהחלט נהיר יותר. מחקרי התנהגות הקובעים א-פריורית

מהם המשתנים החשובים לחיה או מגדירים התנהגויות אד-הוק בצורה השמורה למבחן מסויים מחמיצים,
לדעתי, את המהות של ההתנהגות עצמה.

נספחים

טרנספורמציה לקיזוז תנועת המצלמה

נקודות הסריג שסומנו על הזכוכית שימשו לקיזוז תנועת המצלמה. זאת כיוון שעבור נקודות אלו היו ידועות הן הקואורדינטות היחסיות והן הקואורדינטות המוחלטות. כל נקודת סריג קבלה שם המייצג את מיקומה המרחבי הקבוע ביחס למערכת צירים שנקבעה לפי אובייקט חיצוני כלשהו. בנוסף העקיבה אחר נקודות הסריג סיפקה את הקואורדינטות שלהן ביחס למסגרת התמונה (קואורדינטות יחסיות). בכדי לקזוז את תנועת המצלמה השתמשתי בפונקציית הטעות הבאה:

$$error = \sum_{i=1}^n \left(\begin{pmatrix} \hat{x} \\ \hat{y} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} t \\ s \end{pmatrix} \right)^2$$

בפונקציה זו המשתנים זהים לאלו המפורטים בחלק "עיבוד הנתונים" כאשר בנוסף n מייצג את מספר נקודות הסריג במסגרת תמונה ספציפית ו i הינו האינדקס של נקודת סריג מסויימת. הפונקציה הינה סכום ההפרשים בין הקואורדינטות האבסולוטיות של נקודות הסריג לקואורדינטות המחושבות שלהן. הסכום מועלה בריבוע כדי למנוע קיזוז של טעויות שליליות עם חיוביות. הטרנספורמציה מתבצעת על ידי חישוב פונקציית טעות זו לכל מסגרת תמונה, השוואתה לאפס וגזירתה לפי כל אחד מהפרמטרים a, b, c, d ו t, s . מהגזירה מתקבלות המשוואות הבאות:

$$\begin{aligned}
a &= - \left(- \sum_{i=1}^n \hat{x}_i x_i \left(\sum_{i=1}^n y_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i y_i - n \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n \hat{x}_i x_i \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 + \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i - \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i^2 \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i \right) / \\
&\quad \left(\left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right)^2 - 2 \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2 \sum_{i=1}^n y_i^2 - n \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 \right); \\
b &= - \left(\left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n \hat{x}_i x_i \right) \sum_{i=1}^n y_i - n \left(\sum_{i=1}^n \hat{x}_i x_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i - \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2 \sum_{i=1}^n \hat{x}_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i y_i - \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i \right) / \\
&\quad \left(\left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right)^2 - 2 \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2 \sum_{i=1}^n y_i^2 - n \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 \right); \\
t &= - \left(\left(- \sum_{i=1}^n y_i \sum_{i=1}^n x_i y_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 \right) \left(- \sum_{i=1}^n x_i \sum_{i=1}^n \hat{x}_i x_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i \right) - \left(- \sum_{i=1}^n x_i^2 \sum_{i=1}^n y_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \left(- \sum_{i=1}^n x_i \sum_{i=1}^n \hat{x}_i y_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i \right) \right) / \\
&\quad \left(\left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right)^2 - 2 \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2 \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^3 \sum_{i=1}^n y_i^2 - n \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 \right); \\
c &= - \left(- \sum_{i=1}^n \hat{y}_i x_i \left(\sum_{i=1}^n y_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i y_i - n \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n \hat{y}_i x_i \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 + \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i - \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i^2 \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i \right) / \\
&\quad \left(\left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right)^2 - 2 \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2 \sum_{i=1}^n y_i^2 - n \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 \right); \\
d &= - \left(\left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n \hat{y}_i x_i \right) \sum_{i=1}^n y_i - n \left(\sum_{i=1}^n \hat{y}_i x_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i - \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2 \sum_{i=1}^n \hat{y}_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i y_i - \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i \right) / \\
&\quad \left(\left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right)^2 - 2 \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2 \sum_{i=1}^n y_i^2 - n \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 \right); \\
s &= - \left(\left(- \sum_{i=1}^n y_i \sum_{i=1}^n x_i y_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 \right) \left(- \sum_{i=1}^n x_i \sum_{i=1}^n \hat{y}_i x_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i \right) - \left(- \sum_{i=1}^n x_i^2 \sum_{i=1}^n y_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \left(- \sum_{i=1}^n x_i \sum_{i=1}^n \hat{y}_i y_i + \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right) \sum_{i=1}^n \hat{y}_i \right) \right) / \\
&\quad \left(\left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \left(\sum_{i=1}^n y_i \right)^2 - 2 \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2 \left(\sum_{i=1}^n y_i \right) \sum_{i=1}^n x_i y_i + n \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i y_i \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^3 \sum_{i=1}^n y_i^2 - n \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) \sum_{i=1}^n y_i^2 \right);
\end{aligned}$$

כיוון שהטעות מועלית בריבוע אנו יודעים בוודאות כי הנקודה המתקבלת הינה נקודת מינימום ולכן הפתרון של מערכת המשוואות המתקבלת מהגזירה נותן את הפרמטרים שעבורם הטעות בחישוב הינה מינימלית. תהליך זה חוזר על עצמו עבור מסגרת תמונה בנפרד ומאתר את 6 הפרמטרים הנחוצים לה.

מהלך הורדת הנתונים ועיבודם הראשוני

מהלך העבודה במערך בכללותו מוצג בגוף העבודה. בחלק זה אציג את כל שלבי עיבוד הנתונים, מייצוא הנתונים מתוכנת העקיבה ועד לקבלת קובץ נתונים מוחלק אחד. אין כוונתי לפרט שלבי עיבוד גבוהים יותר אלא רק לתאר את מהלך הורדת הנתונים במערך הנוכחי מתחילתו ועד לקבלת סט נתונים המאפשר ניתוח תנועה.

1. בעת ייצוא הנתונים מתוכנת העקיבה (WINalyze) יש לקרוא לכל אחת מנקודת הסריג בשם

= המייצג את הקואורדינטה המוחלטת שלה. בכדי שהתוכנה תקבל שם זה צריך להשתמש בסימן =

במקום הפסיק המפריד. לדוגמא הנקודה {0,0} תקרא בעת ייצוא הנתונים 0=0.txt.

2. יש להעביר את נקודות הסריג לתיקיה הנקראת "gridpoints" הממוקמת בתוך התיקייה הכללית שמכילה את כל נקודות החיה.
3. יש לשנות את שם כל נקודות הסריג כך שיתאימו לסימון המתמטיקה. לדוגמא שמה של הנקודה 0=0.txt ישונה עתה ל {0,0}.txt.
4. יש להריץ את מחברת המתמטיקה loading and transforming functions ומתוכה את הפונקציה TransfomDataPlus כאשר התיקייה אותה יש להזין לפונקציה היא התיקייה שמכילה את נקודות החיה.
5. רצוי לבדוק בשלב זה כי הנתונים אכן מייצגים נאמנה את תנועת החיה על ידי ויזואליזציות שונות (כמו הפונקציות AnimateFile המייצרת אנימציה של תנועת החיה והפונקציה StepPlot המייצרת תרשים של רצף הצעידה של החיה).
6. יש לייצא את הנתונים הגולמיים לפורמט המתאים לתוכנת ההחלקה SEE workshop באמצעות הפונקציה SmoothCSVsMS (ייתכן וצריך לתקן את הפונקציה כך שתוסיף כותרת לכל קובץ כיוון שה SEE Workshop לעיתים לא מחליק טוב ללא כותרת). פונקציה זו גם מפצלת את הנתונים של כל נקודה למקטעי תנועה רציפה (כדי שההחלקה לא תחבר ביניהם). לאחר מכן יש להעביר את הנתונים לשתי תיקיות נפרדות: body לנקודות הגוף ו feet לרגליים (כאמור בשלב זה כבר אין נקודות סריג).
7. הפרמטרים אותם צריך להזין לתוכנת ההחלקה מפורטים בגוף העבודה (פרמטרים נפרדים לגוף ולרגליים).
8. יש להריץ את הפונקציה ReadSmoothDataMSPlusStopFix על תיקייה המכילה את כל הנתונים המוחלקים (גוף ורגליים מכל מקטעי התנועה) בכדי לקבל שלושה קבצים המכילים את כלל הקואורדינטות המוחלקות, כלל המהירויות וכלל התאוצות.

רשימת ספרות

1. גולני א., התן הזהוב : מחקר התנהגותי, תל-אביב, האגודה לכתב תנועה, 1969
2. כפכפי נ., "יישום פאזה ופאזה יחסית בניחות דגמי קואורדינציה בהתנהגות חופשית של חולייתנים", חיבור לשם קבלת תואר דוקטור לפילוסופיה, אוניברסיטת תל אביב, 1999
3. Adani N, Kiryati N, Golani I, "The description of rat drug-induced behavior: Kinematic versus response categories", *Neuroscience & behavioral reviews* (1991) 15: 455-460
4. Alexander R M., "Terrestrial locomotion", In: *Mechanics and energetics of animal locomotion*, Ed. Alexander R M Goldspink G ,London: Chapman and Hall, 1977
5. Alexander R M., "Stability and Manoeuvrability of Terrestrial Vertebrates", *Integ. and Comp. Biol.* (2002) 42:158–164
6. Barlow GW., "Modal Action Pattern", In: *How animals communicate*, Ed. Sebeok TA, Indiana University Press, Bloomington. Pp. 98-134, 1977
7. Barrey E, Galloux P, Valette JP, Auvinet B, Wolter R., "Stride characteristics of overground versus treadmill locomotion in the saddle horse.", *Acta Anat* (1993) 146:90–94
8. Bernstein N., *The co-ordination and regulation of movements*, Oxford : Pergamon Press, 1967
9. Blaszczyk J, Loeb G E., "Why cats pace on the treadmill?", *Physiol Behav* (1993) 53:501–507
10. Brooks SP, Pask T, Jones L, Dunnett SB., "Behavioural profiles of inbred mouse strains used as transgenic backgrounds. I: motor tests.", *Genes Brain Behav.* (Aug 2004) 3(4):206-15.
11. Brown T G., "On the nature of the fundamental activity of the nervous centres; together with an analysis of the conditioning of rhythmic activity in progression, and a theory of the evolution of function in the nervous system.", *J. Physiol.* (1914) 48:18-46.

12. Buchner HH, Savelberg HH, Schamhardt HC, Merckens HW, Barneveld A., "Kinematics of treadmill versus overground locomotion in horses.", *Vet Q* (1994)16:S87–S90
13. Carlson J.N Glick S.D., "Circling behavior in rodents", In: *Motor activity and movement disorders: research issues and applications.* , Ed. Sanberg, P, Ossenkopp K P, Kavaliers M, Totowa, N.J Humana Press, 1996
14. Cheng H, Almstrom S, Gimenez-Llort L, Chang R, Ove Ogren S, Hoffer B, Olson L., "Gait analysis of adult paraplegic rats after spinal cord repair.", *Exp Neurol.* (Dec 1997) 148(2):544-57.
15. Clarke K A, Still J., "Development and consistency of gait in the mouse.", *Physiol Behav.* (2001a) 73(1-2):159-64.
16. Clarke K A, Smart L, Still J., "Ground reaction force and spatiotemporal measurements of the gait of the mouse.", *Behav Res Methods Instrum Comput.* (2001b) 33(3):422-6.
17. Cools AR, Scheenen W, Eilam D, Golani I., "Evidence that apomorphine and (+)-amphetamine produce different types of circling in rats.", *Behav Brain Res.* (Aug 1989) 34(1-2):111-6.
18. Collins J J, Stewart I N., "Coupled nonlinear oscillators and the symmetries of animal gaits", *J. Nonlinear Sci.* (1993) 3:349-392
19. Copp NH, Jamon M., "Kinematics of rotation in place during defense turning in the crayfish *Procambarus clarkii*.", *J Exp Biol.* (Feb 2001) 204(3):471-86.
20. Cruse H, Warnecke H., "Coordination of the legs of a slow-walking cat.", *Exp Brain Res.* (1992) 89(1):147-56.
21. Domenici P, Jamon M, Clarac F., "Curve walking in freely moving crayfish (*Procambarus clarkii*)", *J Exp Biol.* (May 1998)201 (9):1315-29.
22. Domenici P, Blake R W., *Biomechanics in animal behaviour* , Oxford : BIOS Scientific, 2000
23. Draï D, Benjamini Y, Golani I., "Statistical discrimination of natural modes of motion in rat exploratory behavior.", *J Neurosci Methods.* (Mar 2000) 96(2):119-31.
24. Durr V, Ebeling W., "The behavioural transition from straight to curve walking: kinetics of leg movement parameters and the initiation of turning.", *J Exp Biol.* (Jun 2005) 208(12):2237-52.

25. Eilam D, Golani I, "The ontogeny of exploratory behavior in the house rat (Rattus rattus): the mobility gradient.", *Develop. Psychobiol.* (1988) 21(7): 679-710
26. Eilam D., "Influence of body morphology on turning behavior in carnivores.", *J Mot Behav.* (Mar 1994) 26(1):3-12.
27. Eshkol N, Wachman A., *Movement notation*, Weidenfeld & Nicholson, 1958
28. Eshkol N, Harries J G., *EWMN Part I.*, Israel: The Movement Notation Society, 2001
29. Fischer MS, Schilling N, Schmidt M, Haarhaus D, Witte H., "Basic limb kinematics of small therian mammals.", *J Exp Biol.* (May 2002)205(9):1315-38.
30. Fowler SC, Birkestrand BR, Chen R, Moss SJ, Vorontsova E, Wang G, Zarcone TJ., "A force-plate actometer for quantitating rodent behaviors: illustrative data on locomotion, rotation, spatial patterning, stereotypies, and tremor.", *J Neurosci Methods.* (May 2001) 107(1-2):107-24.
31. Golani I., "A mobility gradient in the organization of vertebrate movement: The perception of movement through symbolic language.", *Behav. Brain Sci.* (1992) 15:249-308
32. Golani I, Teitelbaum P, Einat H, Tchernichovsky O., "Keeping the body straight in the unconstrained locomotion of normal and dopamine-stimulant-treated rats.", *J Mot Behav* (1997) 29(2):99-112
33. Golubitsky M, Stewart I, Buono PL, Collins JJ., "Symmetry in locomotor central pattern generators and animal gaits.", *Nature.* (Oct 1999) 401(6754):693-5.
34. Goslow G E., "Neural control of locomotion", In: *Functional vertebrate morphology* Ed. Hildebrand M, Cambridge, Mass.The Belknap Press of Harvard University Press, 1985
35. Hamers FP, Lankhorst AJ, van Laar TJ, Veldhuis WB, Gispen WH., "Automated quantitative gait analysis during overground locomotion in the rat: its application to spinal cord contusion and transection injuries.", *J Neurotrauma.* (Feb 2001) 18(2):187-201.
36. Hampton TG, Stasko MR, Kale A, Amende I, Costa AC., "Gait dynamics in trisomic mice: quantitative neurological traits of Down syndrome.", *Physiol Behav.* (Sep 2004) 82(2-3):381-9.

37. Hathway GJ, Humphrey PP, Kendrick KM., "Somatostatin induces striatal dopamine release and contralateral turning behaviour in the mouse.", *Neurosci Lett.* (Mar 2004) 358(2):127-31.
38. Hen I, Sakov A, Kafkafi N, Golani I, Benjamini Y., "The dynamics of spatial behavior: how can robust smoothing techniques help?", *J Neurosci Methods.* (Feb 2004) 133(1-2):161-72.
39. Herbin M, Gasc J P, Renous S., "Symmetrical and asymmetrical gaits in the mouse: patterns to increase velocity.", *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.* (Nov 2004) 190(11):895-906.
40. Hildebrand M., "Symmetrical gaits of horses.", *Science.* (Nov 1965) 150(697):701-8.
41. Hildebrand M., "Analysis of tetrapod gaits : general considerations and symmetrical gaits", In: *Neural control of locomotion* Ed. Herman R M New York :Plenum Press, 1976
42. Hildebrand M., "walking and running", In: *Functional vertebrate morphology* Ed. Hildebrand M, Cambridge, Mass :The Belknap Press of Harvard University Press, 1985
43. Hildebrand M., "The quadrupedal gaits of vertebrates.", *BioScience* (Dec 1989) 39:766-76
44. Holst, E von., *The behavioral physiology of animals and man (Vol 1)*, University of Miami Press, Coral Gables, Florida. 1937
45. Huxley T H., *The crayfish: an introduction to the study of zoology*, Cambridge, Mass. : MIT Press, 1977
46. Jindrich DL, Full RJ., "Many-legged maneuverability: dynamics of turning in hexapods", *J Exp Biol.* (Jun 1999) 202 (12):1603-23.
47. Kafkafi N, Levi-Havusha S, Golani I, Benjamini Y., "Coordination of side to side movements and walking in amphetamine treated rats: a stereotyped motor pattern as a stable equilibrium in a dynamical system.", *Biol Cybern* (1996) 74:441-453
48. Kafkafi N, Golani I., "A traveling wave of lateral movement coordinates both turning and forward walking in the ferret.", *Biol Cybern.* (Jun 1998) 78(6):441-53.

49. Kafkafi N, Benjamini Y, Sakov A, Elmer GI, Golani I., "Genotype-environment interactions in mouse behavior: a way out of the problem.", *Proc Natl Acad Sci U S A*. (Mar 2005) 102(12):4619-24.
50. Kale A, Amende I, Meyer GP, Crabbe JC, Hampton TG., "Ethanol's effects on gait dynamics in mice investigated by ventral plane videography.", *Alcohol Clin Exp Res*. (Dec 2004) 28(12):1839-48.
51. Kelso JAS, Ding M., "Fluctuations, intermittency and controllable chaos in biological coordination.", In: *Variability and motor control*, Ed. Newell KM Human Kinetic Publishers, Champaign, Ill. 1993
52. Kelso JAS., *Dynamic Patterns.*, Cambridge, MIT Press. 1995
53. Keshner EA, Statler KD, Delp SL., "Kinematics of the freely moving head and neck in the alert cat.", *Exp Brain Res*. (Jun 1997) 115(2):257-66.
54. Kim D, Carlson JN, Seegal RF, Lawrence DA., "Differential immune responses in mice with left- and right-turning preference.", *J Neuroimmunol*. (Jan 1999) 93(1-2):164-71.
55. Leblond H, L'Esperance M, Orsal D, Rossignol S., "Treadmill locomotion in the intact and spinal mouse.", *J Neurosci*. (Dec 2003) 23(36):11411-9.
56. Lee DV, Bertram JE, Todhunter RJ., "Acceleration and balance in trotting dogs.", *J Exp Biol*. (Dec 1999) 202(24):3565-73.
57. Lipkind D, Sakov A, Kafkafi N, Elmer GI, Benjamini Y, Golani I., "New replicable anxiety-related measures of wall vs center behavior of mice in the open field.", *J Appl Physiol*. (Jul 2004) 97(1):347-59.
58. Martin P, Bateson P F, *Measuring behavior – an introductory guide*. 2nd edition, University Press, Cambridge. 1993
59. Mead L, Hargreaves E., "Sex differences in rodent spontaneous activity levels", In: *Motor activity and movement disorders: research issues and applications.* , Eds. Sanberg, P, Ossenkopp K P, Kavaliers M, Totowa, N.J :Humana Press, 1996
60. Orsini C, Bonito-Oliva A, Conversi D, Cabib S., "Susceptibility to conditioned place preference induced by addictive drugs in mice of the C57BL/6 and DBA/2 inbred strains.", *Psychopharmacology (Berl)*. (Apr 2005) 28
61. Parchman AJ, Reilly SM, Biknevicus AR., "Whole-body mechanics and gaits in the gray short-tailed opossum *Monodelphis domestica*: integrating patterns

- of locomotion in a semi-erect mammal.", *J Exp Biol.* (Apr 2003) 206(8):1379-88.
62. Pettibone DJ, Hess JF, Hey PJ, Jacobson MA, Leviten M, Lis EV, Mallorga PJ, Pascarella DM, Snyder MA, Williams JB, Zeng Z., "The effects of deleting the mouse neurotensin receptor NTR1 on central and peripheral responses to neurotensin", *J Pharmacol Exp Ther.* (Jan 2002) 300(1):305-13.
 63. Piazza PV, Ferdico M, Russo D, Crescimanno G, Benigno A, Amato G., "Circling behavior: ethological analysis and functional considerations.", *Behav Brain Res.* (Jan 1989) 31(3):267-71.
 64. Pycock C J., "Turning behavior in animals", *Neuroscience* (1980) 5 :461-514
 65. Reilly S M, White TD., "Hypaxial motor patterns and the function of epipubic bones in primitive mammals.", *Science.* (2003a) 299(5605):400-2.
 66. Reilly S M, Bicknevicus A., "Integrating kinetic and kinematic approaches to the analysis of terrestrial locomotion", In: *Vertebrate biomechanics and evolution.* Eds. Bels V L, Gasc J P, Casinos A, Oxford :BIOS Scientific, 2003b
 67. Rossignol S., "Neural control of stereotypic limb movement", In: *Handbook of physiology - section 012: Exercise: regulation and integration of multiple systems.* Ed. Rowell L B, Shepherd J T, New York :Published for the American Physiological Society by Oxford University Press, 1996
 68. Rossignol S., "Locomotion and its recovery after spinal injury.", *Curr Opin Neurobiol.* (Dec 2000) 10(6):708-16.
 69. Sanudo-Pena MC, Walker JM., "Effects of intrapallidal cannabinoids on rotational behavior in rats: interactions with the dopaminergic system.", *Synapse.* (Jan 1998) 28(1):27-32.
 70. Schleidt WM., "How "fixed" is a fixed action pattern?", *Zeitschrift fur Tierpsychologie* (1974) 38: 184-211
 71. Schmidt SL, Filgueiras CC, Krahe TE., "Effects of sex and laterality on the rotatory swimming behavior of normal mice.", *Physiol Behav.* (Jan 1999) 65(4-5):607-16.
 72. Schwarting R.K.W., "Automated video-image analysis of behavioral asymmetry", In: *Motor activity and movement disorders: research issues and applications.* , Eds. Sanberg P, Ossenkopp K P, Kavaliers M, Totowa, N.J :Humana Press, 1996

73. Souilhac J, Poncelet M, Rinaldi-Carmona M, Le Fur G, Soubrie P.,
"Intrastriatal injection of cannabinoid receptor agonists induced turning
behavior in mice.", *Pharmacol Biochem Behav.* (May 1995) 51(1):3-7.
74. Strauss R, Heisenberg M., "Coordination of legs during straight walking and
turning in *Drosophila melanogaster*", *J Comp Physiol [A]*. (Aug 1990)
167(3):403-12.
75. Sumbre G, Fiorito G, Flash T, Hochner B., "Motor control of flexible octopus
arms", *Nature* (Feb 10 2005) 433
76. Szechtman H, Ornstein K, Teitelbaum P, Golani I., "The morphogenesis of
stereotyped behavior induced by the dopamine receptor agonist apomorphine
in the laboratory rat.", *Neuroscience.* (Mar 1985) 14(3):783-98.
77. Tinbergen N., *The study of instinct*, Oxford university press. NY 1951
78. Vidal PP, Degallaix L, Josset P, Gasc JP, Cullen KE., "Postural and locomotor
control in normal and vestibularly deficient mice.", *J Physiol.* (Sep 2004)
559(2):625-38.
79. Walter RM., "Kinematics of 90 degrees running turns in wild mice.", *J Exp
Biol.* (May 2003) 206(10):1739-49.
80. Wetzel M., "Activation and coordination of vertebrate locomotion", In:
Mechanics and energetics of animal locomotion Ed. Alexander R M,
London: Chapman and Hall, 1977
81. Yamamoto K, Shishido T, Masaoka T, Imakiire A., "Morphological studies
on the ageing and osteoarthritis of the articular cartilage in C57 black mice.", *J
Orthop Surg (Hong Kong)*. (Apr 2005) 13(1):8-18
82. Yaniv Y, Golani I., "Superiority and inferiority: a morphological analysis of
free and stimulus-bound behavior in honey badger (*Mellivora capensis*)
interactions.", *Ethology* (1987) 74: 89-119
83. Yekutieli Y, Sumbre G, Flash T, Hochner B., "How to move with no rigid
skeleton? The octopus has the answers.", *Biologist (London)*. (Dec 2002)
49(6):250-4.
84. Ziegler MG, Szechtman H., "Relation between motor asymmetry and direction
of rotational behaviour under amphetamine and apomorphine in rats with
unilateral degeneration of the nigrostriatal dopamine system.", *Behav Brain
Res.* (Jul 1990) 39(2):123-33.

85. Zollikofer C., "Stepping patterns in ants – influence of speed and curvature."
J Exp Biol. (Jul 1994) 192(1):95-106.

Abstract

Locomotion research in animals is concerned with finding regularities in the animal's movement. For that reason, most of the research methods constrain the animal whether by limiting its path, limiting its velocity or by doing both. In the present research my aim was to develop tools that will enable a kinematic analysis of unconstrained whole body locomotion in mice.

In the course of the research I have developed a test apparatus in which the mouse's legs and major joints of its body were marked so that by filming the mouse's locomotion on a glass surface from below, the two dimensional coordinates of these markers were obtained. 6 C57BL/6J female mice were filmed in a circular arena for a duration of 10 minutes, out of which continuous segments of locomotion were chosen, which amounted to at least 30 second for each mouse. In order to enable a uniform analysis of movement segments which consist of different speeds and different curvatures, I identified a new unit of behavior which is defined between the step and the stride. This unit was termed a Functional Diagonal Step (FDS) and it is comprised of the joint movement of the diagonal pairs of legs during the trot gait. Since the mice use the trot gait for around 80% of their total locomotion time in this research, the fact that this unit is only meaningful during this specific gait does not thwart its usefulness. I have developed an algorithm which recognizes FDSs from the data and classifies them into three major types: forward locomotion, turning while increasing the angle between the diagonal leg pairs and turning while decreasing the angle between the diagonal leg pairs.

By using the FDS I have revealed a controlled variable in the animal's behavior during forward locomotion. Throughout a forward locomoting FDS, the angle between the diagonal leg pairs remains constant and the FDS ends when the mobile

diagonal reaches the tip of the immobile diagonal (the front feet which is in contact with the ground). In addition, further analysis revealed that turns are made up from a sequence of ordered types of FDSs. When two consecutive FDSs are from different types (increasing or decreasing the angle alternately) the mouse will turn to the same absolute direction. However, when two consecutive FDSs are from the same type (either increasing the angle in both of them or decreasing it), the animal will change the absolute direction of its turn.

Further research is required in order to define FDSs sub-types and in order to understand the correlation between the FDSs sequences and the types of turns the mouse is performing with its body (turns which are initiated by the head, turns which are initiated by the pelvis, turns which are initiated by curving the trunk, etc.).