

Nemi szerepek tanulása a családban

K109337

Részletes szakmai zárójelentés

A zárójelentésben foglalt időszak: 2014. február 1 – 2018. január 31.

1. Bevezetés

OTKA pályázatunkban a nemi szerepek generációk közötti átadásának és neurogenetikai szabályzási mechanizmusainak vizsgálatát tűztük ki célul. A mai napig nem tisztázott, hogy a szociális viselkedések, különös tekintettel a nemi szerepek (pl. párválasztás, utódgondozás, párhúség) öröklődéséhez milyen mértékben járulnak hozzá a genetikai- és szociális öröklődési mechanizmusok. Ugyanakkor az elmúlt évtized viselkedési- és evolúcióbíológiai kutatásai arra utalnak, hogy a nem-genetikai mechanizmusok (pl. szociális tanulás/tanítás) fontosabb szerepet tölthetnek be a különféle viselkedések egyedfejlődésében, mint azt korábban gondolták (Danchin et al., 2011; Slagsvold & Wiebe, 2011; Verzijden et al., 2012).

A gerincesek nemi szerepeinek neurogenetikai hátteréről elérhető kevés információ elsősorban emlősökön végzett tanulmányokból származik (Lim et al., 2004; Donaldson & Young, 2008). Ugyanakkor az eddigi, elsősorban szociabilitásra irányuló vizsgálatok alapján úgy tűnik, hogy a madarak és emlősök szabályzási rendszere nagyfokú homológiát mutat (Goodson et al., 2012), nonapeptidjeik alapvető felépítése és funkciója például nagyon hasonló. Továbbá a madarak jellemzően kétszülős utódgondozása (szemben az emlősök egyszülős gondozásával és laktációjával), és jól definiált, kvantifikálható és változatos gondozási viselkedésmintái a neurogenetikai kutatások ideális alanyává teszik a csoportot.

Vizsgálatainkhoz a kétszülős gondozású, eltérő nemi szerepekkel jellemezhető zebra-pinty (*Taeniopygia guttata*) egy fogságban tartott populációját használtuk. Ez a választás több szempontból is előnyös volt. Egyrészt – ahogy azt a jelen pályázat keretében végzett tanulmányaink is megerősítették – a hímek és tojók különböző nemi szerepei megnyilvánulnak a párválasztás, fészeképítés és utódgondozás terén (bár mindkét szülő részt vesz az utódok gondozásában, hozzájárulásuk különböző mértékű: pl. a kotlással töltött idő nagyjából 70%-40% megoszlású a tojók javára [az idő kb. 10%-ában a két szülő közösen melengeti a tojásokat]; Pogány et al., 2014b; Morvai et al., 2016). Másrészt a faj Ausztráliából származik, és természetes élőhelyéhez alkalmazkodva opportunistá költés jellemzi: a költés megkezdését a táplálék (magok) elérhetőségéhez igazítják, amit viszont a félsivatagos élőhelyen a csapadék befolyásol. Kutatásunk szempontjából ez két előnnyel is jár, mivel ez azt jelenti, hogy megfelelő körülményeket biztosítva fogságban egész évben szaporodik (bár a téli időszakokban kisebb mértékben, lásd alább), valamint a szociális viselkedések (így a nemi szerepek) szabályzásáért felelős neurogenetikai rendszerek nem fluktuálnak, mint a szezonálisan költő madarak esetén (Goodson et al., 2012).

Pályázatunkban három fő célkitűzésre fűztük fel kísérletsorozatunkat:

- 1) zebra-pinty fiókák szülőktől tanult nemi szerepeinek azonosítása;
- 2) a szociális tanulás ivarspecifikusságának vizsgálata;
- 3) nemi szerepekhez köthető különbségek leírása a nonapeptid receptorok eloszlásában.

Kutatásunk kezdetén lehetőségünk volt az ELTE Állatházában tartott kísérleti madárpopulációkat a németországi Bielefeld egyetemén tartott, mintegy 5000 egyedtel szamláló törzspopulációból származó egyedekre cserélni. Amellett, hogy ezek a madarak Ausztráliából vadon befogott egyedektől származnak, a bielefeldi populáció genetikai variabilitásának megőrzésére nagy figyelmet fordítottak. Továbbá az áthozott egyedek mintegy fele (kb. 100 madár) Pogány Ákos résztvevő kutatónk egy korábbi, a gondozó szülőknél az önálló fiókákra gyakorolt rövidtávú szociális hatását célzó bielefeldi poszt-doktori tanulmányából származtak. A kísérletek következményeként olyan fiókák keletkeztek, amelyeket röviddel a kikelésüktől fogva csak az egyik szülő (hím vagy tojó) gondozott. Ezek a madarak így egyedülálló lehetőséget kínáltak arra, hogy pályázatunk első fő célkitűzését, az utódgondozás szociális tanulását, a pályázati tervünkben foglaltak mellett egy újabb kísérleti paradigmában (ún. split-family kísérleti elrendezéssel) is vizsgálhassuk.

2. Kutatási eredmények a célkitűzések alapján

2.1. Szülőktől tanult nemi szerepek azonosítása

2.1.1. Az egyszülős utódgondozás rövid- és hosszútávú szociális hatásai

Ennek a kísérletnek az első fázisa még OTKA-pályázatunk megkezdése előtt indult, Bielefeldben. A zebra-pintyeket közepesen elválasztható dupla ketrecekben állítottuk párba, majd költődobozt és fészekanyagot biztosítottunk szaporodásukhoz. 47 szaporodó párból 39-nél (kezelt csoport), a tojások kikelését követő 8. napon (a fiókák szeme ilyenkor még zárva, és fejletlenek) a családot kettéválasztottuk (split-family kísérleti elrendezés). A szétválasztás során drót válaszfalal kettéosztottuk a dupla ketrecet, és a fiókák felét valamint az egyik szülőt az egyik térrészbe, a fiókák másik felét a másik szülővel pedig a szomszédos térrészbe helyeztük egy-egy kartonból készült, hátoldalán lyukas költődobozba (1. ábra).



1. ábra. Zebra-pinty családoknál alkalmazott split-family kísérleti kezelés. Hím és tojó zebra-pintyeket dupla ketrecekben állítottuk párba (a); 8-napos koruktól a kezelt családokat szétválasztottuk, és ekkortól a fiókákat már csak egyik szülőjük gondozta (b); a szétválasztott családtagok között az akusztikus, vizuális és olfaktorikus kölcsönhatások megmaradtak (c).

A fennmaradó 8 kontroll családnál a kezelhez hasonlóan zajlott a manipuláció, azonban ezeknél a családoknál a drót válaszfal lyukas volt a két katon költődoboz között, így a szülők és fiókák szabadon átjárhattak a két ketrecrész között (azaz, kétszülősön folytatódott a fiókák felnevelése, míg a kezelés egyéb hatásaira ezáltal kontrolláltunk).

A kezeléssel sikeresen elértük azt a célunkat, hogy a család szociális struktúrája, valamint a szülők- és fiókák közötti vizuális, akusztikus és olfaktorikus kölcsönhatások fennmaradjanak, és csak a fiókák egyes szüleiktől tapasztalt gondozását befolyásoljuk.

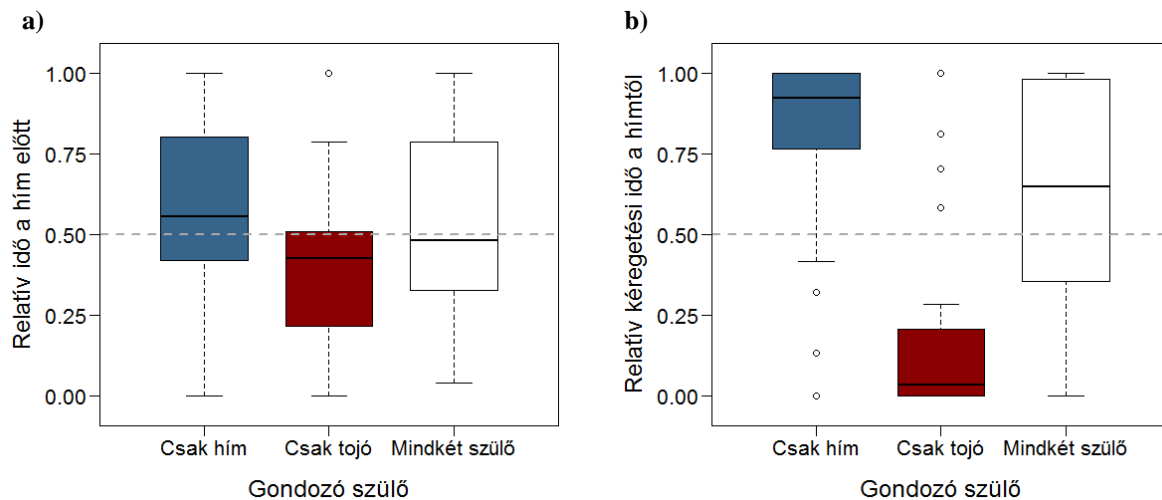
Rövidtávú szociális hatások

A zebrapinty fiókák 20-22 napos korukban repülnek ki, majd kirepülésüket követően még 7-10 napig nem képesek egyedül táplálkozni: szüleiket követve kéregetnek. Ezt a már mobilis, de még szülőktől függő időszakot használtuk ki az egyszülős gondozás rövidtávú szociális hatásának tesztelésére. A 25-27-napos fiókákat egyesével teszteltük rövid éheztetést (2h) követően kétutas választó kamrával (2. ábra). A választó kamra középső részébe helyezett fióka az egy-egy szélső rekeszbe helyezett szülei közül választhatott 20 percig (félidőben a szülők pozícióját megcseréltük). A tesztekéről készült videofelvételekről kódoltuk az egyes szülők közelében, illetve a tőlük való kéregetéssel töltött időt.



2. ábra. Zebrapinty fiókák teszteléséhez használt kétutas választó ketrec. A ketrec középső térrészébe helyezett fióka az oldalketrecbebe helyezett szülei közül választhatott.

A rövidtávú szociális hatásokat célzó kísérlet eredményeit már OTKA-pályázatunk keretében értékeltük ki. Az eredmények egyértelműen alátámasztották, hogy a fiókák „figyelik” melyik szüleiktől mennyi táplálékot, gondozást kaptak, és ehhez igazítják jövőbeni elvárásukat. A hím-gondozta fiókák több időt töltöttek a választási teszt során az apjuk közelében, mint a tojó-gondozta fiókák (Generalized Linear Mixed Model, gondozó szülő hatása: $F_{2,47} = 4.45$, $p = 0.017$; 3a ábra). Ezen felül többször, és több ideig is kéregettek a fiókák a tapasztalatuk szerint őket gondozó szülőjüktől (gondozó szülő hatása: $F_{2,32} = 19.94$, $p < 0.001$; 3b ábra).



3. ábra. Zebrapinty fiókák szülői preferencia tesztjében a fiókák több időt töltöttek az őket ténylegesen gondozó szüleik közelében (a) és több ideig kéregettek ettől a szülőjüktől (b). Hím előtt töltött relatív idő = a hím előtt töltött idő / (hím + tojó előtt töltött idő); a relatív kéregetési időt hasonlóképpen számoltuk. A vízszintes szaggatott vonal a preferencia nélküli (véletlen) szintet jelöli.

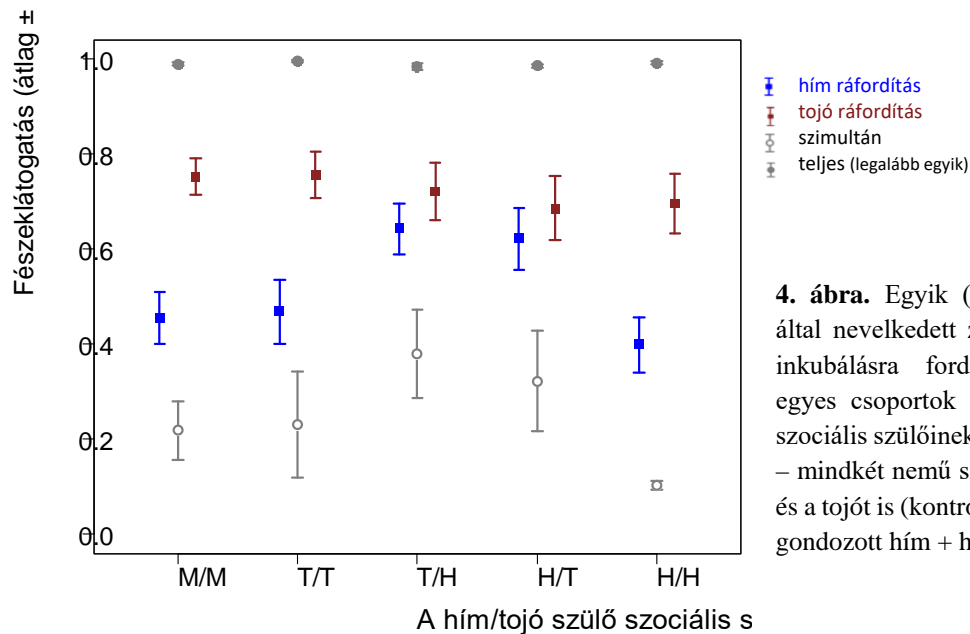
Ezek az eredményeink azt mutatják, hogy a fiókák megtanulták melyik szülőjüktől számíthatnak táplálékra. A tesztek alapján szívesebben szocializálódtak gondozó szülőjükkel, és feléjük irányult a kéregető viselkedésük is – utóbbi egyértelmű jele annak, hogy a szociális tapasztalatok hatással voltak a fiókák perceptált szülői nemi szerep képére.

Hosszútávú szociális hatások

Az egyszerűen felnövekedett, immár ivarérett zebrapintyeket („második generáció”) saját nemük és a tapasztalt gondozás (csak hím v. csak tojó) alapján faktoriális kísérleti elrendezésben páronként ketrecbe helyeztük az ELTE Állatházában, valamint költőodút és fészekanyagot biztosítottunk számukra. A 42 kísérleti pár költését minden másnap monitoroztuk, és utódgondozó viselkedésükről a kotlás 8. és a fiókaetetés 10. napján fészekkamera segítségével digitális videofelvételt rögzítettünk. A tojások tömegét és a fiókákat a videofelvételek napján megmértük (tarsus- és szárnyhossz, tömeg), valamint a fiókákat 16-napos és függetlenné vált (35-napos) korukban is lemértük.

Az eredmények nem mutattak egyszerű szociális tanulást az utódgondozásban. Ugyanakkor a korai szociális tapasztalatoknak (melyik szülőjük gondozta őket) hosszútávú hatásaik voltak: az egymáshoz képest ellentétes gondozást megtapasztalt párok (hím-gondozott hím + tojó-gondozott tojó és tojó-gondozott hím + hím-gondozott tojó) utódgondozó nemi szerepének felosztása az inkubálás alatt a normálistól eltért (tojó és hím fészeklátogatási idő különbsége (válaszváltozó), szociális szülők különbözőségének hatása: $F_{1,26} = 9.91$, $p = 0.004$; 4. ábra).

Az etetés alatt nem találtunk különbséget, és a fiókák méretében és számában sem nyilvánult meg a korai szociális tapasztalatok hatása. Jelenleg a kézirat véglegesítésén dolgozunk: a rövid- és hosszútávú hatásokat egy cikkben tervezzük publikálni, a kéziratot a Proceedings of the Royal Society of London B folyóirathoz tervezzük beküldeni.



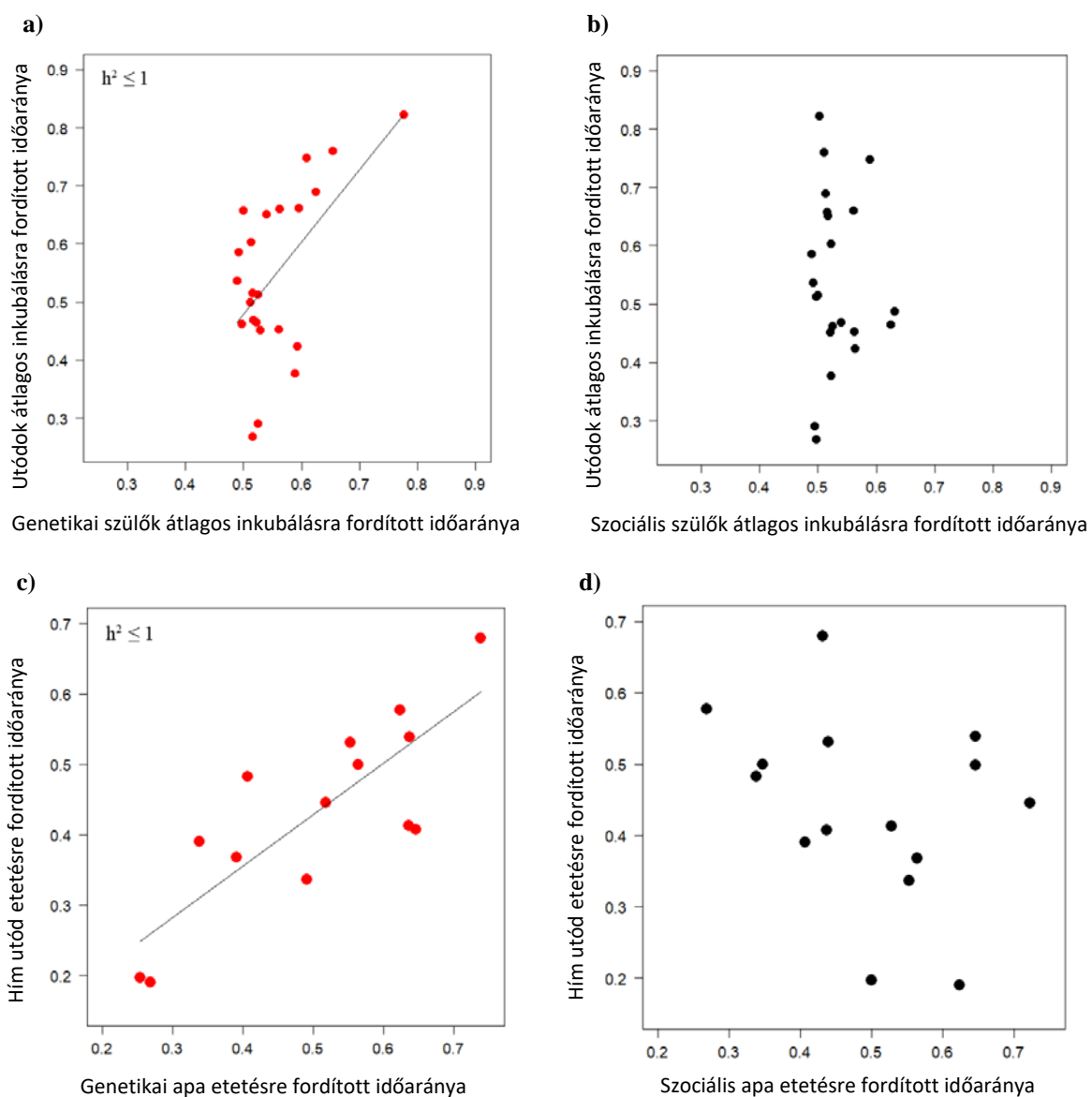
4. ábra. Egyik (és mindkét) szülőjük által nevelkedett zebrapinty szülőpárok inkubálásra fordított időaránya. Az egyes csoportok a szülőpár (hím/tojó) szociális szülőinek nemét jelöli: pl. M/M – mindkét nemű szülő gondozta a hímeket és a tojót is (kontroll csoport), T/H – tojó gondozott hím + hím-gondozott tojó.

2.1.2. Az utódgondozás és a párhűség szociális tanulása

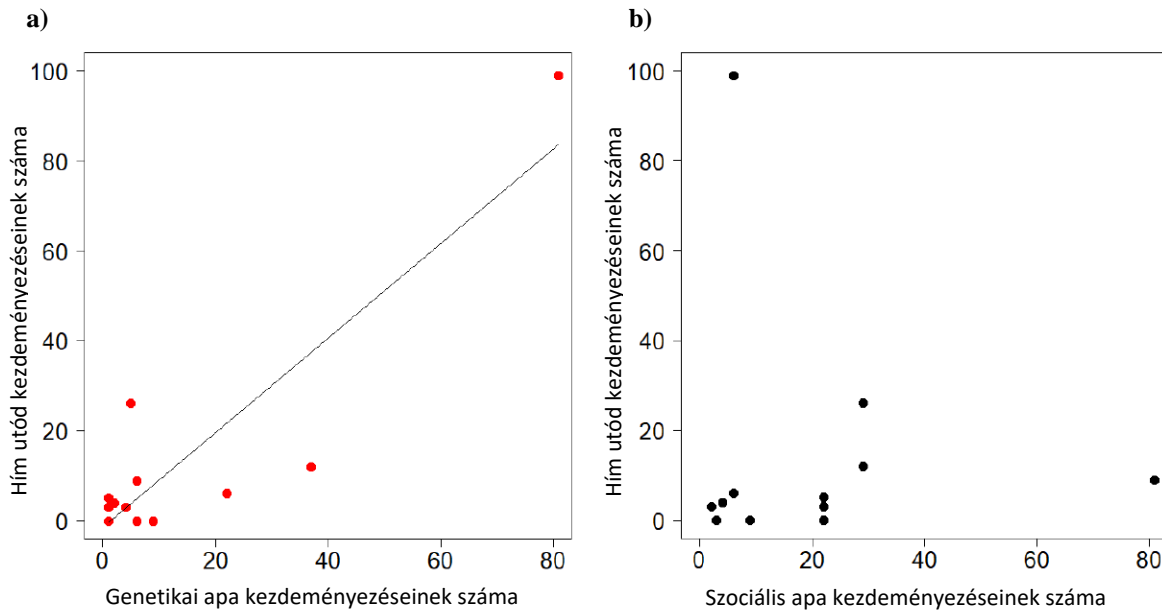
Az ELTE Állatházában végzett kísérletünkben a tojásrakás befejeztével fiókakicserélést végeztünk hasonló szaporodási stádiumban lévő szaporodó zebrapintypárok között (29 pár). Ily módon a fiókákat mostohaszülők nevelték tovább egészen függetlenné válásukig. Különböző szaporodási stádiumokban: az inkubálás 8. és a fiókáetetés 10. napján háromórás felvételeket készítettünk fészekkamerák segítségével az utódgondozásról. A fiókák kirepülését követően az egyik szülőt időszakosan eltávolítottuk, miközben a dupla ketrec másik felébe, azaz a fiókák számára jól láthatóan az ott maradt szülőt és két, a szülő nemével ellenkező ivarú stimulus madarat helyeztünk. Eredeti tervünket kiegészítve (amelyben csak a hímek extra-pár viselkedésének hatását vizsgáltuk volna), a tesztet megismételtük az ellenkező nemű szülővel is. A kezelést négy egymást követő napon megismételtük mindkét szülővel, így biztosítva minél több alkalmat a fiókáknak megfigyelni és eltanulni szociális szüleik viselkedését extra-pár párzási lehetőségek esetén.

Ivarérésüket követően a második generáció egyedeivel megismételtük a kísérletet: random párba állított, szaporodó madaraknál kicseréltük az utódokat a tojásrakást követően, majd utódgondozásukról videófelveleket készítettünk, és extra-pár párzási lehetőséget biztosítottunk számukra. Ez ideig 19, szociális szülők által nevelkedett második generációs párról gyűjtöttünk sikeresen adatot. A második generáció egyedeinek viselkedését genetikai és szociális szüleik megfelelő viselkedésével összevetve szétválasztottuk a genetikai/szociális hatások szerepét.

A kísérlet eredményei szerint mind a párhúség, mind az utódgondozás generációk közötti átadásában elhanyagolható mértékű a szülőktől történő szociális tanulás szerepe. Ugyanakkor mindkét nem szerep tekintetében jelentős genetikai meghatározottságot találtunk: az utódgenerációban az egyedek inkubálásra és etetésre fordított ideje összefüggött genetikai szülei inkubálásra és etetésre fordított idejével (inkubálás: $b \pm SE = 1.25 \pm 0.39$, $t = 3.18$, $p = 0.005$, 5a ábra; etetés: $b \pm SE = 0.73 \pm 0.15$, $t = 4.89$, $p < 0.001$, 5c ábra), míg szociális szülei hasonló viselkedéseivel nem függött össze az utódok viselkedése (5b és d ábrák). Az utódgeneráció párhúségének variabilitását (kezdemenyezések gyakorisága extra-pár szaporodási lehetőség felkínálásakor) szintén genetikai szülei viselkedése magyarázta ($b \pm SE = 0.89 \pm 0.14$, $t = 6.14$, $p < 0.001$), szemben a szociálisan megtapasztalt mintákkal (6. ábra).



5. ábra. Szociális szülők által nevelkedett zebrapintyek inkubálásra és etetésre fordított ideje genetikai (a, c) és szociális (b, d) szülei hasonló viselkedéseinek függvényében.



6. ábra. Szociális szülők által nevelkedett hím zebra-pintyek kezdeményezése (udvarlási tánc, ének vagy kopuláció szolicitálása) extra-pár párzási lehetőség felkínálásakor a genetikai (a) és szociális (b) apa hasonló helyzetben mutatott viselkedésének függvényében.

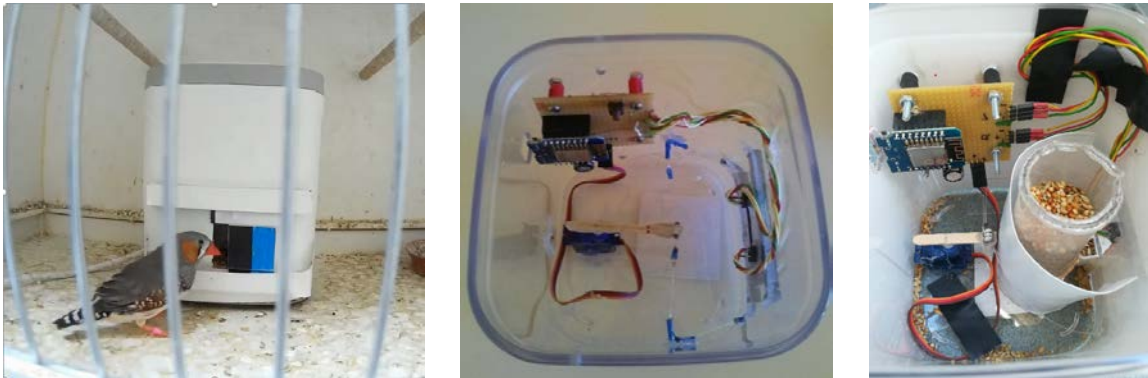
OTKA-pályázatunk kivitelezése során jöttünk rá, hogy az utódgondozó viselkedés egyedeken belüli és szaporodási stádiumok közötti variabilitásáról nem rendelkezünk adatokkal zebra-pintyeknél. Ez fontos metodológiai kérdéseket vet fel, pl. mikor, és milyen hosszán érdemes az utódgondozó viselkedést megfigyelni, amennyiben az egyedre jellemző adat gyűjtése a cél. Ezért hiánypótló tanulmányunkban – projektünk fő célkitűzéseinek kivitelezését nem zavarva – egész-napos, ismételt fészekkamerás megfigyeléseket végeztünk a kotlás és fiókaetetés különböző stádiumaiban (mindkét szaporodási időszak elején, közepén és végén). Eredményeink a zebra-pintyek utódgondozó nemi szerepeinek eddigi legrészletesebb elemzését nyújtják, és számos módszertani következtetéshez vezettek (Morvai et al., 2016).

2.2. A szociális tanulás ivarspecifikusságának vizsgálata

Ezt a kísérletünket eredeti terveinkhez képest csak később kezdtük meg, részben a 2015. második felében a szaporodásban tapasztalt visszaesés miatt, részben amiatt, hogy az egyszülösen gondozott bielefeldi fiókák az eredeti OTKA-projektünkben nem tervezett hosszútávú hatások tesztelését is végeztük. A csökkent szaporodással kapcsolatos problémákat a tartási körülmények javításával (újabb fényrendszer, új párasító rendszer és a hőmérséklet-szabályozás stabilizálása az épületet fenntartó cég segítségével) sikerült kiküszöbölni.

A csökkent szaporodás és az előre nem tervezett kísérlet miatt elhúzódó 1. célkitűzés ellenére a szociális tanulás ivarspecifikusságát vizsgáló kísérlettel is jelentős előrehaladást értünk el. Megterveztük, majd elkészítettünk négy automatizált trükkös etetőt (7. ábra), amelyek alkalmasak a nemi szerepektől független kontextusban tesztelni, vajon a hím fiókák több figyelmet szentelnek-e általában apjuknak, mint a tojó fiókák (és fordítva).

Trükkös etetőnk, amely Aplin és munkatársai (2015) hasonló szerkezetén alapul, egy problémamegoldó feladat elé állítja a zebra pintyeket: az alapvetően földről csipegető énekesmadaraknak rá kell jönniük, hogy a táplálékot szemmagasságban találják egy ajtó mögött elrejtve, és azt csak úgy érik el, ha az etető ajtaját bal vagy jobb oldalról kinyitják. Bár motiváció céljából elkerülhetetlen volt a táplálék használata a kísérletben, fontos azonban kiemelni, hogy etetőnkkel – a korábbi, táplálkozási kontextusban végzett szociális tanulási kísérletekkel ellentétben – nem az adott eleség preferenciájának, hanem a megszokott eleséghez való hozzájutás módjának tanulását tesztelhetjük.



7. ábra. A szociális tanulás ivarspecifikusságának tesztelésére tervezett automatizált trükkös etető. Az etető csúszó ajtaját balról illetve jobbról is lehet nyitni, ami mögül magot csippenhet a tesztalany, mielőtt előre meghatározott időintervallum után az ajtó bezárul. A nyitások időpontját és irányját az etető regisztrálja, majd wifi kapcsolaton keresztül online felületen, valós időben is rögzíti.

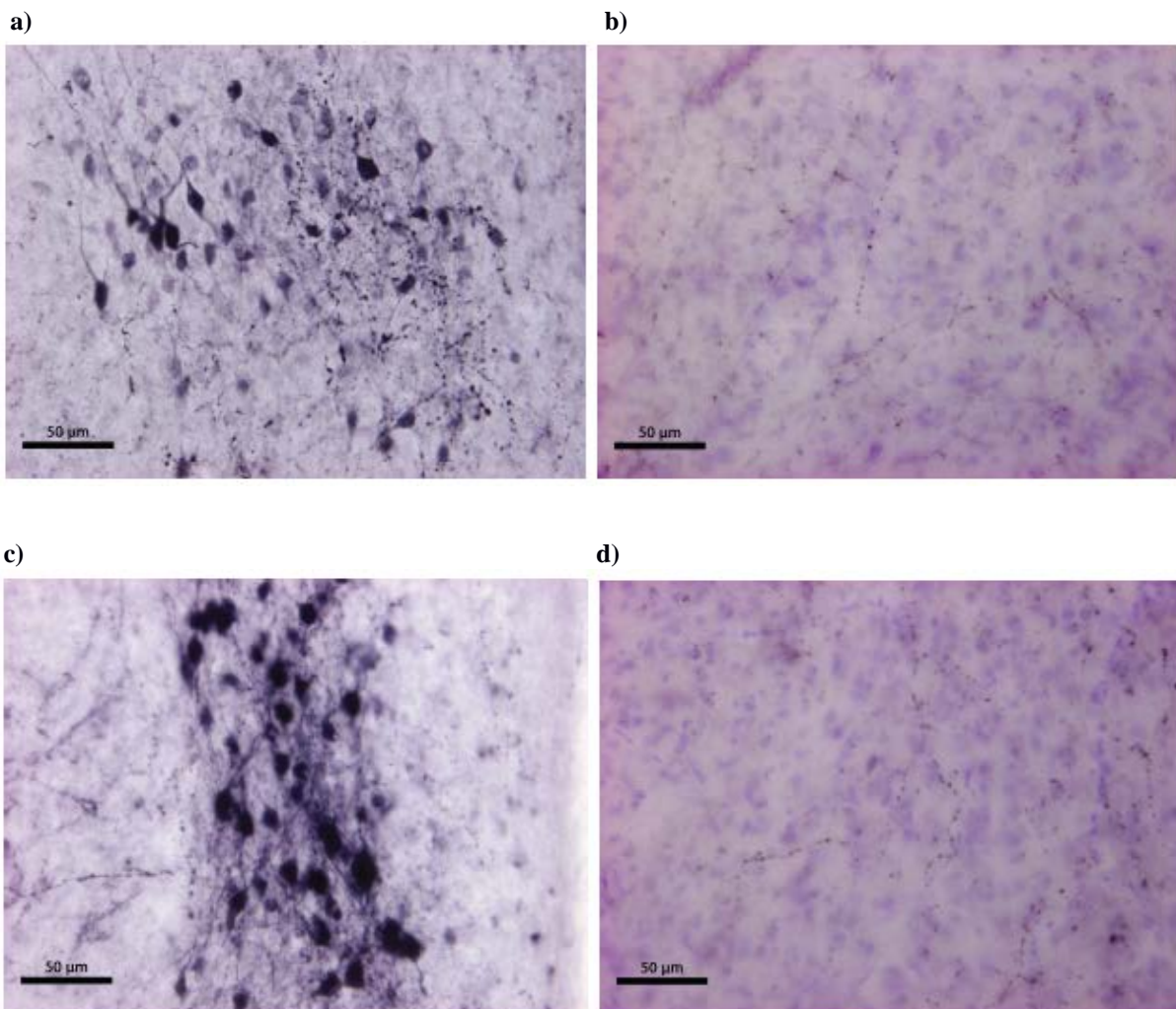
A chip programját Arduino elektronikus fejlesztőplatform segítségével tudjuk feltölteni, és ez teszi lehetővé a beállítások változtatását is. Teszthelyzetben ugyanazokkal a beállításokkal működtetjük az etetőket, a demonstrátorokat azonban fokozatosan szoktattuk hozzá az ajtónyitáshoz, a formálás („shaping”) módszerét alkalmazva. Az etetők programját ilyenkor az Arduinoban úgy módosítjuk, hogy az ajtó csak egyik irányból nyitható, a záródásának sebessége lassabb, a záródás késleltetése nagyobb, illetve nem teljesen zár az ajtó. A formálás kezdetén a naív madarak teljesen nyitott ajtóval kapják az etetőt, és az ajtó egyáltalán nem is zár. Miután a madarak legyűrik neophóbiájukat, és megszokják, hogy étel van az etetőben, az ajtót félig zárjuk: a madarak ilyenkor továbbra is látják az eleséget, de a rés túl szűk ahhoz, hogy hozzáférjenek. Amint megszokják, hogy az ajtót kissé arrébb kell taszítaniuk, az ajtót háromnegyedéig zárjuk, majd amikor már így is sikeresen táplálkoznak, teljesen záródó ajtóval tanítjuk tovább őket.

A kapott adatokat a microchip wifi-n keresztül továbbítja a ThingSpeak szerverének (www.thingspeak.com). Ennek segítségével valós időben nyomon tudjuk követni melyik etetőt mikor nyitották, ami megkönnyítette számunkra a demonstrátorok betanítása és az előtesztek végzése idején a zebra pintyek jólétének nyomon követését (azaz, ettek-e, és mennyit a betanítás alatt). Valós teszthelyzetben a szerverről származó adatokat tudjuk analizálni, amelyek alapján vizsgálható a szociális tanulás ivarspecifikussága.

A trükkös etetők fejlesztéséről, a demonstrátorok tréningezésének folyamatáról és az előkísérletek tapasztalataiból egy MSc szakdolgozat született. Jelenleg a rendelkezésre álló két hím és két tojó demonstrátor madárral (amelyek közül egy-egy nemenként jobbról ill. balról nyitja az ajtót) kutatócsoportunk egyik PhD-hallgatója (Morvai Boglárka) tovább folytatja doktori munkája keretében az OTKA-pályázatunkban tervezett és előkészített kísérleteket.

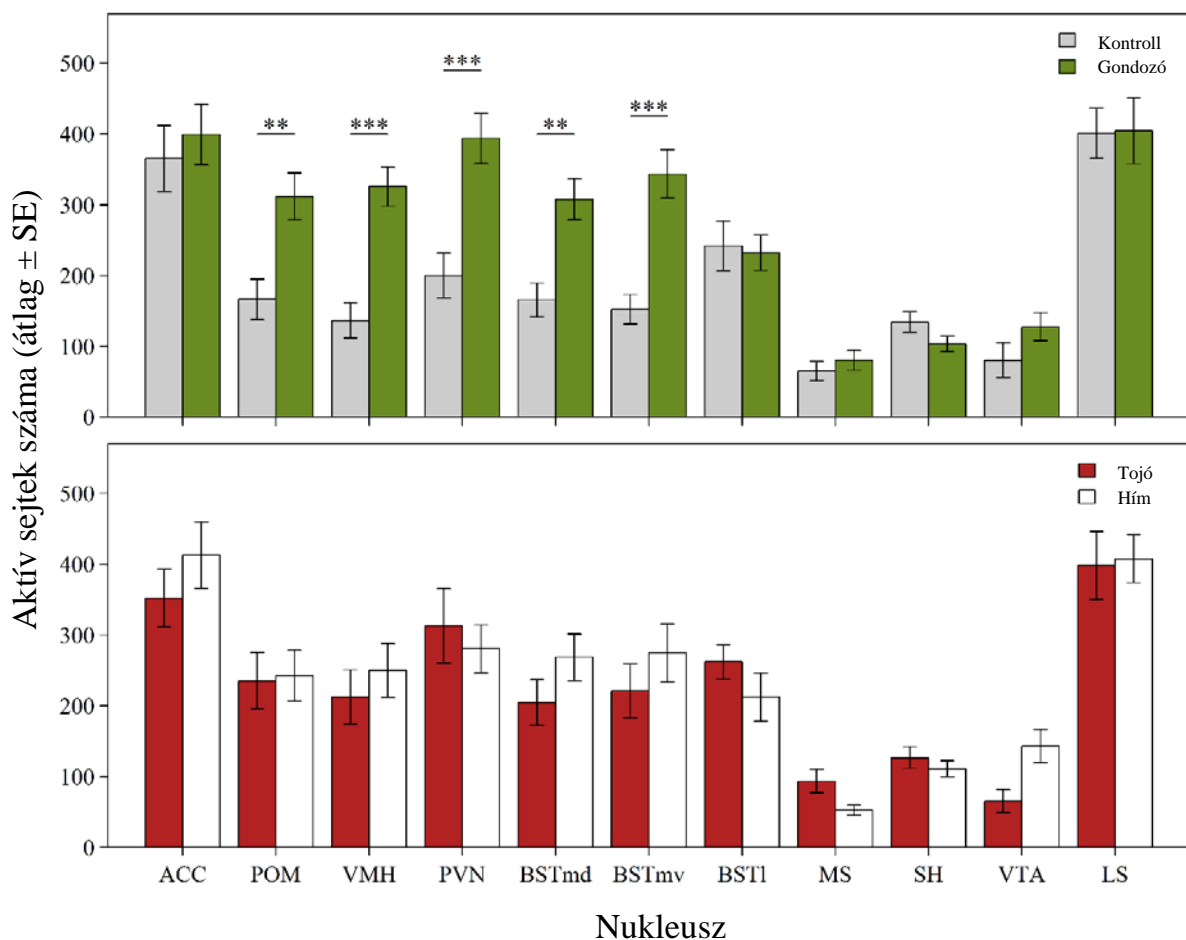
2.3. Nemi szerepekhez köthető különbségek leírása a nonapeptid receptorok eloszlásában

A vizsgálathoz fiókáit etető, párban álló de nem gondozó, valamint kontroll (azonos nemű csoportban tartott) zebra-pintyek agyát gyűjtöttük be (minden csoportból nemenként 8-at), majd immunhisztokémiai módszerekkel feldolgoztuk az agyakat. Mindkét nem gondozó egyedeinek bizonyos agyterületeiben (medial preoptic area és bed nucleus of the stria terminalis) a vasotocin és a vasoactive intestinal polypeptide megemelkedett szintjeit találtuk (8. ábra). Jelenleg a kézirat végső verzióján dolgozunk, amit 2018 nyarán tervezünk beküldeni a *Frontiers in Physiology* folyóiratba.



8. ábra. Erőteljes arginine-vasotocin immunfestődés fiókáit etető hím (a) és tojó (c) zebra-pintyek medial preoptic area magjában. Kontroll (nem-gondozó) hímek (b) és tojók (d) hasonló agyterületein nem figyelhető meg festődés.

A nemi szerepekhez köthető neuro-anatómiai különbségeket eredeti OTKA-pályázatunkban nem tervezett megközelítésben, korai gén-aktiváció (c-fos) módszerével is vizsgáltuk. 12 fiókát etető és 12 nem-gondozó kontroll (6-6 hím és tojó, mindkét csoportban) zebrapinty agyát összehasonlítva utódgondozáshoz köthető neuronális aktivációt találtunk számos magban (pl. preoptic, ventromedial és paraventricular hypothalamic nucleus, bed nucleus of the stria terminalis; Linear Mixed Model, Fos-pozitív neuronok száma (válasz változó), kísérleti csoport x agyterület interakció hatása: $\chi^2 = 69.06, p < 0.001$; 9. ábra), továbbá ivarspecifikus expressziót találtunk a vizsgált agyterületeken. Tanulmányunk, amely jelenleg elbírálás alatt áll a Scientific Reports folyóiratnál, elsőként azonosított a fiókák etetéséhez köthető agyterületeket madarakban.



9. ábra. Fos-pozitív neuronok száma gondozó és kontroll (felső ábra) valamint gondozó hím és gondozó tojó (alsó ábra) zebrapinty szülők különböző agyterületein.

3. További eredmények

Kutatásunk eredményeit az alábbi nemzetközi és hazai szakmai konferenciákon mutattuk be:

- Association for the Study of Animal Behaviour, Winter Meeting 2015 (London, UK, 2015. dec. 3-4)
- International Brain Research Organization Workshop 2016 (Budapest, 2016. jan. 21-22)
- 8th European Conference on Behavioural Biology (Vienna, Austria, 2016. júl. 12-15).
- 35th International Ethological Conference & ASAB Summer Meeting 2017 (Behaviour 2017 Estoril, Portugal, 2017. júl. 30-aug. 4)
- Evolution of Sex Roles 2017 (Tihany, 2017. ápr. 6-9)
- Forum of European Neuroscience Societies (Pécs, 2017. szept. 20-23)
- Association for the Study of Animal Behaviour, Easter Meeting 2018 (Plymouth, UK, 2018. ápr. 4-6)
- Magyar Etológia Társaság 17-19. konferenciái (Dobogókő, 2015. nov. 27-29; Debrecen, 2016. dec. 2-4; Dobogókő, 2017. dec. 1-3)

A pályázatunk futamideje alatt további, a központi kérdéseinkhez szorosan vagy indirekt módon kapcsolódó vizsgálatokat is végeztünk, amelyek közül néhány főbb eredményt az alábbi listában, a publikáció forrásának (vagy a publikációs folyamat stádiumának) megjelölésével röviden ismertetünk:

Megjelent és in press közlemények:

3.1. Pogány et al., 2014a (Behaviour 151:1885-1901)

Korábbi kísérletünk kiértékelésével kimutattuk, hogy a szülői együttműködés mértéke a társ preferáltságától független zebrapintyeknél. Azaz, tojó szülők ráfordítását a társuk által végzett ráfordítás kiesése esetén (részleges hím-eltávolítás kotlás során) nem befolyásolta, vajon az általuk legvonzóbb, vagy legkevésbé preferált potenciális partnerükkel engedték szaporodni.

3.2. Pogány et al., 2014b (Acta Biologica Hungarica 65:385-395)

Leírtuk egy új mozgásérzékelő rendszer kifejlesztését, amely lehetővé teszi a párválasztási tesztek információ-vesztés mentes, automatizált, költséghatékony monitorozását élőben.

3.3. Pogány et al., 2015 (Behavioural Processes 116:28-32)

Kimutattuk, hogy dezertált és gondozott fészkekből gyűjtött függőcinege tojások életképessége hasonló, így a kétszülős utódelhagyás nem magyarázható az utódok rosszabb minőségével. Az utódgondozó nemi szerepek változatosságára így ebben a fajban továbbra is a szexuális konfliktus nyújt egyedül magyarázatot: a kétszülősen elhagyott függőcinege tojások a nemek között feszülő ivari konfliktus költségének tekinthetők.

3.4. Morvai et al., 2016 (PLOS One 11:e0167368)

Hiánypótló tanulmányunkban egésznapos, ismételt fészekkamerás megfigyeléseket végeztünk a kotlás és fiókaetetés különböző stádiumaiban (mindkét szaporodási időszak elején, közepén és végén). Eredményeink a zebra-pintyek utódgondozó nemi szerepeinek eddigi legrészletesebb elemzését nyújtják, és számos módszertani következtetéshez vezettek (részletesen lásd 2.1.2. pont fent).

3.5. Gutierrez-Ibanez et al., 2016 (Journal of Comparative Neurology 524:3747-3773)

Immunhisztokémiai módszerekkel leírtuk zebra-pintyek és galambok agyában a CARTp (Cocaine- and Amphetamine-Regulated Transcript Peptide) eloszlását. Eredményeink – az emlősökön leírtakkal összevetve – a táplálékfelvétel, a szociális hálózattal történő interakciók és a jutalomközpont gerinceseknél konzervált működésére utalnak.

3.6. Ball et al., 2017 (Ibis 159:449-455)

Három függőcinege faj extra-pár fertilizációját és a hímek utódgondozó nemi szerepét összevetve negatív összefüggést mutattunk ki a két viselkedés között. Eredményeink csereviszonyra utalnak, ami mögött valószínűleg az apai gondozás csökkent nyeresége áll (a más hím-től származó extra-pár utódokra fordított befektetés nem jár fitness nyereséggel, csak költséggel).

3.7. Krause et al., 2017 (Behavioral Ecology and Sociobiology 71:152)

Költő zebra-pinty párok táplálkozási körülményeit változtatva kimutattuk, hogy az utódgondozás mértéke fölött feszülő szülő-utód konfliktus kimenetele a szülők javára tolódik el, amikor a táplálékviszonyok szűkösek. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a szülők utódokba történő befektetését a belőlük származó fitness költség/nyereség befolyásolja.

3.8-10. Fugazza et al., 2016 (Animal Cognition 19:263-269); Fugazza et al., 2016b (Journal of Comparative Psychology 130:249-258); Fugazza et al., 2016 (Current Biology 26:3209-3213)

A szociális tanulás eszköztárát felhasználó kísérletsorozatunkban elsőként igazoltuk kutyákban a hosszútávú, deklaratív memória működését és az imitáció térbeli általánosításának képességét, valamint az epizodikus memória működését. Utóbbi cikkünk különösen nagy nemzetközi visszhangot kapott: a cikk Altmetric Attention Score-ja jelenleg 1228, ami a Current Biology-ban megjelent hasonló időpontban publikált cikkek közül a 3. legmagasabb érték (<https://cell.altmetric.com/details/13927899#score>). A publikáció időpontját figyelmen kívül hagyva a 23. helyen áll 7949 Curr. Biol. cikk között, és az 1526. helyen az Altmetric által eddig nyomon követett összes (közel 10 millió) cikket tekintve, azaz, a felső 0.01%-ba tartozik. A cikk népszerűségét támasztja alá az is, hogy az EurekAlert! 10 legnépszerűbb hírének 2016-os listáján 299 194 megtekintéssel (közvetlenül a Zika vírus elleni küzdelemről szóló hír 414 825 megtekintése után) a 2. helyet foglalta el a cikkünkről szóló közlemény (https://www.eurekalert.org/pub_releases/2016-12/aft-aba122216.php).

3.11-12. Kovács et al., 2016 (Psychoneuroendocrinology 74:212-220) és Pogány et al. 2018 (Royal Society Open Science, *in press*)

Kutyafajták szociális viselkedését vizsgálva fajta-függő különbségeket mutattunk ki az oxytocin rendszerük működésében és szociális szenzitizációjukban. Fajtafüggő különbségeket találtunk az elhízás hatásaiban is, és kimutattuk, hogy az elhízott kutyák és emberek hasonlóképpen reagálnak bizonyos jól megalapozott viselkedési tesztekben. A kutyák jól alkalmazható modelljei lehetnek tehát a jövőben az elhízás pszichológiai és személyiségi hátterének vizsgálatához.

3.13-15. Abdai et al., 2017 (Biology Letters 13:20170156); Bunford et al. 2018 (Scientific Reports 8:7109); Fugazza et al. 2018 (Animal Behaviour, *in press*)

Emberek és kutyák összehasonlító vizsgálatával kimutattuk, hogy mindkét faj számára elegendő a specifikus mozgásminta ahhoz, hogy élőként észleljenek absztrakt objektumokat. EEG-tanulmányunkban kimutattuk az alvás előtti aktivitás és az alvás helyének hatását kutyák nappali és éjszakai alvásmintázataira. Nyolchetes kölyökkutyákat vizsgálva kimutattuk, hogy már fiatal korban is működik a szociális tanulás, amelynek során mind fajtársaikat, mind az embert képesek szociális referenciaként használni.

Készülő és közlésre beküldött kéziratok:

3.16. Fazekas et al. 2018 (Scientific Reports, *közlésre beküldve*)

Korai génaktiváció módszerével gondozó és nem-gondozó (kontroll) zebrapinty szülők agyában összehasonlítottuk a neuronális aktivitást. Eredményeink elsőként azonosítottak a fiókaetetéshez köthető agyterületeket, valamint ivarspecifikus különbségeket bizonyos magok aktivitásában (részletesen lásd 3. célkitűzés és 2.3. pont fent).

3.17. Pogány et al. 2018 (kézirat, közlésre hamarosan beküldve a Proceedings of the Royal Society of London B folyóirathoz)

Egy- és kétszülősen nevelkedett zebrapintyeknél a szülők viselkedésén keresztül megtapasztalt korai szociális hatások rövid- és hosszútávú hatásait mutattuk ki (részletesen lásd 1. célkitűzés és 2.1.1. pont fent)

3.18. Pogány et al. 2018 (kézirat, közlésre hamarosan beküldve a Frontiers in Physiology folyóirathoz)

Fiókáit etető, valamint nem-gondozó zebrapintyek agyát összehasonlítva a vasotocin és a vasoactive intestinal polypeptid megemelkedett szintjeit írtuk le bizonyos agyterületeknél (részletesen lásd 3. célkitűzés és 2.3. pont fent).

4. Referenciák (a jelentésben hivatkozott irodalom)

- Abdai, J., Ferdinandy, B., Terencio, C.B., Pogány, Á. & Miklósi, Á. 2017. Perception of animacy in dogs and humans. *Biol. Lett.* **13**: 20170156.
- Aplin, L.M., Farine, D.R., Morand-Ferron, J., Cockburn, A., Thornton, A. & Sheldon, B.C. 2015. Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature* **518**: 538–541.
- Ball, A.D., van Dijk, R.E., Lloyd, P., Pogány, Á., Dawson, D.A., Dorus, S., *et al.* 2017. Levels of extra-pair paternity are associated with parental care in penduline tits (Remizidae). *Ibis* **159**: 449–455.
- Bunford, N., Reicher, V., Kis, A., Pogány, Á., Gombos, F., Bódizs, R. & Gácsi, M. 2018. Differences in pre-sleep activity and sleep location are associated with variability in daytime/nighttime sleep electrophysiology in the domestic dog. *Sci. Rep.* **8**: 7109.
- Danchin, E., Charmantier, A., Champagne, F.A., Mesoudi, A., Pujol, B. & Blanchet, S. 2011. Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nat. Rev. Genet.* **12**: 475–486.
- Donaldson, Z.R. & Young, L.J. 2008. Oxytocin, Vasopressin, and the Neurogenetics of Sociality. *Science (80-)*. **322**: 900–904.
- Fugazza, C., Pogány, Á. & Miklósi, Á. 2016a. Do as I ... Did! Long-term memory of imitative actions in dogs (*Canis familiaris*). *Anim. Cogn.* **19**: 263–269.
- Fugazza, C., Pogány, Á. & Miklósi, Á. 2016b. Spatial Generalization of Imitation in Dogs (*Canis familiaris*). *J. Comp. Psychol.* **130**: 249–258.
- Fugazza, C., Pogány, Á. & Miklósi, Á. 2016c. Recall of Others' Actions after Incidental Encoding Reveals Episodic-like Memory in Dogs. *Curr. Biol.* **26**: 3209–3213.
- Fugazza, C., Moesta, A., Pogány, Á. & Miklósi, Á. 2018. Presence and lasting effect of social referencing in dog puppies. *Anim. Behav.* (in press).
- Goodson, J.L., Kelly, A.M. & Kingsbury, M.A. 2012. Evolving nonapeptide mechanisms of gregariousness and social diversity in birds. *Horm. Behav.* **61**: 239–250.
- Gutierrez-Ibanez, C., Iwaniuk, A.N., Jensen, M., Graham, D.J., Pogány, Á., Montgomery, B.C., *et al.* 2016. Immunohistochemical localization of cocaine- and amphetamine-regulated transcript peptide (CARTp) in the brain of the pigeon (*Columba livia*) and zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *J. Comp. Neurol.* **524**: 3747–3773.
- Kovács, K., Kis, A., Pogány, Á., Koller, D. & Topál, J. 2016. Differential effects of oxytocin on social sensitivity in two distinct breeds of dogs (*Canis familiaris*). *Psychoneuroendocrinology* **74**: 212–220.
- Krause, E.T., Krüger, O. & Pogány, Á. 2017. Zebra finch nestlings, rather than parents, suffer from raising broods under low nutritional conditions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **71**.
- Lim, M.M., Wang, Z.X., Olazabal, D.E., Ren, X.H., Terwilliger, E.F. & Young, L.J. 2004. Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene. *Nature* **429**: 754–757.
- Morvai, B., Nanuru, S., Mul, D., Kusche, N., Milne, G., Székely, T., *et al.* 2016. Diurnal and reproductive stage-dependent variation of parental behaviour in captive zebra finches. *PLoS One* **11**: e0167368.
- Pogány, Á., Heszberger, J., Szurovecz, Z., Vincze, E. & Székely, T. 2014a. An infrared motion detector system for lossless real-time monitoring of animal preference tests. *Acta Biol. Hung.* **65**: 385–395.
- Pogány, Á., Kosztolányi, A., Miklósi, Á., Komdeur, J. & Székely, T. 2015. Biparentally deserted offspring are viable in a species with intense sexual conflict over care. *Behav. Processes* **116**: 28–32.
- Pogány, Á., Szurovecz, Z., Vincze, E., Barta, Z. & Székely, T. 2014b. Mate preference does not influence reproductive motivation and parental cooperation in female zebra finches. *Behaviour* **151**: 1885–1901.
- Pogány, Á., Torda, O., Marinelli, L., Lenkei, R., Vanda, J. & Pongrácz, P. 2018. Overweight dogs are pessimistic - the behavior of canine subjects shows similarity with personality traits of overweight humans. *Roy. Soc. Open Sci.* (in press).
- Slagsvold, T. & Wiebe, K.L. 2011. Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biological Sci.* **366**: 969–977.
- Verzijden, M.N., ten Cate, C., Servedio, M.R., Kozak, G.M., Boughman, J.W. & Svensson, E.I. 2012. The impact of learning on sexual selection and speciation. *Trends Ecol. Evol.* **27**: 511–519.

Készülő és közlésre beküldött kéziratok referenciái:

- Fazekas, EA., Morvai, B., Zachar, G., Székely, T., Pogány, Á. & Dobolyi, Á. 2018. Offspring-induced neuronal activation in the brain of male and female zebra finch parents. (*Közlésre beküldve a Scientific Reports-hoz*)
- Pogány, Á., Krause, ET., Morvai, B., Böhm, T., Kitsios, E., Ruploh, T., Székely, T., von Engelhardt, N., Komdeur, J., Miklósi, Á. & Krüger, O. 2018. Short- and long-term social effects of parenting: parental preference and social transmission of parental sex roles in zebra finches. (*Készülő kézirat, a Proceedings of the Royal Society of London B folyóirathoz tervezzük beküldeni*).
- Pogány, Á., Udvardy, Sz., Montagnese, C., Pogány, Á., Csillag, A. & Zachar, G. 2018. Distribution of arginine vasotocin and vasoactive intestinal polypeptide in the brain of zebra finches (*Taeniopygia guttata*) kept in various social environments. (*Készülő kézirat, a Frontiers in Physiology folyóirathoz tervezzük beküldeni*).