

SZÉKFOGLALÓK A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIAÁN

CSÁNYI VILMOS
VISELKEDÉS,
KÖRNYEZET, GÉNEK
— ETOLÓGIAI TANULMÁNYOK



1825

Szerkesztő
GLATZ FERENC

Olvasószerkesztő
Pótó János

ISBN 963 508 215 0
ISSN 1419-8959

Kiadja
a Magyar Tudományos Akadémia, 2000
Felelős kiadó: Szabó B. István
Kiadói szerkesztő: Burucs Kornélia
Nyomdai előkészítés: MTA Történettudományi Intézete kiadványcsoportja
Tördelő: Csányi Attila
Nyomdai munkálatok: AKAPRINT Nyomdaipari Kft.
Felelős vezető: Freier László ügyvezető igazgató

Csányi Vilmos

az MTA levelező tagja

Viselkedés, környezet, gének – etológiai tanulmányok

Elhangzott 1997. január 21-én

Bevezetés

Az állati viselkedés tanulmányozása hagyományosan két különböző megközelítés alapján folyik. Az etológiai szemlélet alapján végzett vizsgálatokban elsősorban arra vagyunk kíváncsiak, hogy milyen a természetes környezetben megfigyelt állat spontán viselkedése. Jellemző viselkedési egységek és azok sorozatainak megfigyelése alapján igyekszünk az állat életmódját, ökológiai kapcsolatait, viselkedésének evolúcióját rekonstruálni.

A kísérleti állatpszichológia viszont főleg olyan laboratóriumi módszereket fejlesztett ki, amelyek a pontos, megismételhető méréseket teszik lehetővé. A kísérleti állatot mesterséges, minden apró részletében gondosan megtervezett környezetbe helyezi, és viselkedésének rendszerint csak egy-két részletét figyeli, de azt igen pontosan, többnyire automatikus műszerek segítségével. Az állat rendszerint valamilyen „feladatot” kap, és viselkedésének *belső* tényezőire a feladat megoldásának módjából lehet következtetni.

Minthogy az etológia elsősorban az állat spontán viselkedését tanulmányozta, az etológiai kutatásokban leginkább az állatok fajspecifikus, öröklött tényezők szabályozta viselkedésformái kerültek előtérbe. A pszichológia azzal, hogy elsősorban a külső ingerekre, a környezet megváltozására adott választ figyelte, főként az állatok tanulásáról szerzett új ismereteket, amivel viszont az etológia kevesebbet foglalkozott. A pszichológia számára az állati magatartás elsősorban az emberi viselkedés modellje. A tanulás sok szem-

pontból hasonló az ember és a magasabb rendű állatok esetében, így az állatok laboratóriumi tanulmányozásával az emberre is érvényes összefüggésekhez lehet jutni.

A két eltérő szemléletű, különböző módszereket alkalmazó tudomány nehezen vagy egyáltalán nem képes a másik eredményeit a sajátjai közé illeszteni (Johnston, 1981; Domján–Galef, 1983). Amint ez ilyenkor történni szokott, jó ideig mind az etológusok, mind a pszichológusok csupán kifogásaikat sorolták. Sok pszichológus szerint az etológusok adatai megbízhatatlanok, mert a természetes környezet nagyon változó, rendszerint csak kevés egyedet figyelnek meg, nehezen lehet a megfigyeléseket megismételni, ezért nehéz az eredmények általánosítása. Az etológusok viszont éppen az ismételhetőséget biztosító mesterséges környezet alkalmazását kifogásolják. A mesterséges környezet sokszor rendellenes viselkedést vált ki az állatból, s így nehezen lehet megítélni, hogy a laboratóriumban mért válaszreakciók milyen természetes viselkedésformáknak felelnek meg, hogyan illeszkednek az állat ökológiai környezetébe, a fennmaradáshoz szükséges viselkedésformák repertoárjába.

Újabban több viselkedéskutató, köztük jómagam is, úgy gondolja, hogy a legeredményesebb megközelítés valamiféle szintézis lenne (Csányi, 1986). Az etológusoknak a természetes környezetben vagy a természetes környezethez hasonló laboratóriumi berendezésben végzett megfigyeléseit ki lehet egészíteni a pontosabb, megismételhető állatpszichológiai módszerekkel. Különösen eredményes lehet effajta szintézis keresése olyan magatartásformák vizsgálatában, amelyek során az állat a természetes környezetében is tanul valamit.

A magatartási egységekre alapozott megfigyelhető magatartás, valamint a különböző tanulási és problémamegoldó viselkedésformák együttes vizsgálata alapot ad arra, hogy megkíséreljük a magatartás teljes értékű leírását, legalábbis a saját szerveződési szintjein. Egy ilyen leírástól a magatartás olyan modelljét várhatjuk, amely autonóm, önszervező, a környezet kihívásaira adaptív válaszokat adó rendszer, amelyben tükröződik a fajspecifikus öröklött és a tanult tényezők harmonikus összefonódása.

Az ELTE Etológiai Tanszékén egy évtizede foglalkozunk a paradicsomhal (*Macropodus opercularis* L.) etológiai és állatpszichológiai vizsgálatával, egy ilyenfajta szintézis reményében. Ez a kis termetű, 6–8 centiméteres állat, amelynek természetes élőhelyei Délkelet-Ázsia apró tavai s a rizsföldek csatornái, nagyon alkalmas etológiai megfigyelésekre, életmódja jól ismert (Forselius, 1957a, 1957b). Megfelelően berendezett akváriumokkal könnyen utánozható természetes környezete, és mivel nappali állat, viselkedése

nagyon kifejező és könnyen megfigyelhető. Fészket épít, udvarol, agresszíven védelmezi és gondozza ivadékait, nagyon kíváncsi, gyorsan tanul, és fajtársaival bonyolult kapcsolatokat tart. Ideális alanya laboratóriumi etológiai és állatpszichológiai vizsgálatoknak. A paradicsomhal viselkedési repertoárja meglehetősen gazdag, és mivel agya mindössze 20–30 mg tömegű, valószínűleg egyszerűbb szabályozórendszerekkel bír, mint, mondjuk, a tízszeres agytömeggel rendelkező egér – ez is alkalmazása mellett szól.

Az elmúlt évtizedben számos megfigyelést és kísérletet végeztünk paradicsomhalakon. Ezeket egy a laboratóriumunkban fenntartott kültenyésztett populáció szolgáltatta, amelyet különböző országokban akvaristáktól beszerzett egyedekből hoztunk létre. Egy kisebb vizsgálat szerint ennek a populációnak az egyedei viselkedés szempontjából nagyon közel állnak a természetes környezetből befogott egyedekhez (Csányi et al., 1984a). A kültenyésztett populáció mellett beltenyésztett törzseket és rekombináns törzseket is kialakítottunk, amiről a genetikai fejezetben részletesebben is beszámolunk. A törzsek tartására, tenyésztésére és az alkalmazott genetikai technikákra vonatkozó adatok az idézett közleményekben megtalálhatók. A következőkben a paradicsomhalon végzett viselkedésvizsgálatainkat mutatjuk be.

A viselkedés egységei és az analízis szintje

Módszer

Az állat élete komplex viselkedésmintázatok folyamával jellemezhető, amelyben nagymértékű szabályszerűség mutatható ki. Az etológusok általában megegyeznek abban, hogy a természetes viselkedésformákban megnyilvánuló szabályszerűségek hosszabb idő alatt végzett megfigyelések alapján, megfelelően definiált magatartási egységek sorozataival leírhatók (Baerends, 1957; Schleidt–Crawley, 1980). Az egyes egységeket az állat topográfiájával, térbeli elhelyezkedésével és a környezet meghatározott tényezőihez történő orientációjával lehet jellemezni (Drummond, 1981). A paradicsomhal sokszáz órás megfigyelése után határoztuk meg a viselkedési egységeit a fenti három kritérium alapján. Az egységek által képzett „szótár” mindazokat a magatartásformákat magában foglalja, amelyek a paradicsomhal repertoárjában előfordulnak, ha megszokott helyén vagy idegen környezetben tartózkodik. Nem foglalkoztunk az udvarlás, ivadékgondozás és a tartós agresszív viselkedési formáival. A viselkedéskódunk elemei egymást kizáróak, és átfedik a teljes megfigyelési periódust. A megfigyelések rögzítésére kis compu-

AKTÍV ELEMEK



menekülés (MEN)



szaggatott úszás (SZA)



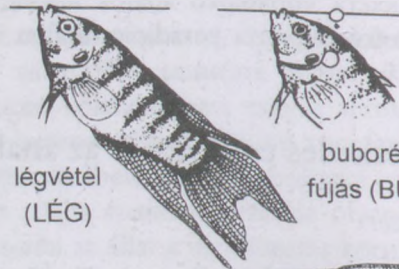
cikcakkúszás (CKC)



csúszás (CSÚ)



úszás (ÚSZ)



légvétel (LÉG)

buborék-
fújás (BUB)



mozdulás (MOZ)



megközelítés
(MKZ)



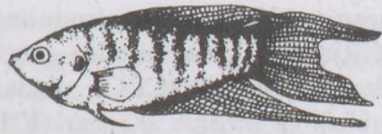
pózlás (PÓZ)

1. ábra

PASSZÍV ELEMÉK



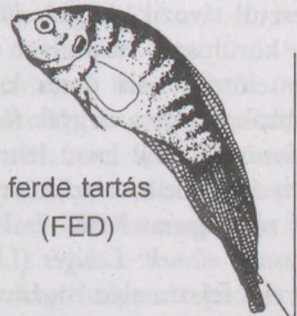
lebegés (LEB)



középen áll (KÖZ)



lenn áll (LEN)



ferde tartás
(FED)



dermedés (DER)

2. ábra

tereket használtunk (Nagy et al., 1985). Az egyes elemek részletes leírása megtalálható korábbi közleményekben (Csányi et al., 1984a, 1984b). Itt csak a további funkcionális elemzéshez nélkülözhetetlen rövid leírásra szorítkozunk, és az egyes elemeket ábrákkal illusztráljuk (1. és 2. ábra).

Az elemeket aktív és passzív kategóriába osztottuk.

Aktív elemek: *Menekül (MEN):* az állat az akvárium üvegfalára merőlegesen oda-vissza úszik. *Úszás (ÚSZ):* normális előrehaladó úszás. *Mozgás (MOZ):* lassú megállásokkal, egyéb elemekkel gyakran megszakított úszás. *Csúszás (CSÚ):* lassú, csak a mellúszók segítségével végrehajtott úszás. *Szaggatott (SZA):* gyors elindulások és hirtelen fékezések sorozata. *Ugrás (UGR):* a farokúszó hirtelen csapásával végrehajtott, ugrásszerű helyváltoztatás. *Cikcakkúszás (CKC):* rendkívül gyors, szabálytalan cikcakkformában végrehajtott mozgás. *Kiugrás (KIU):* rendszerint az akvárium átlátszatlan fala mellett vagy egy sarokban a test jellegzetes meghajlításával kezdődő, majd hirtelen farokcsapással segített ugrás, az állat elhagyja a vízteret. *Légvétele (LÉG):* a paradicsomhal, mint minden labirintkopoltyús hal, időnként a víz felszínére jön, és levegőt vesz, amely a szájüregben található labirintuszervben az oxigénfelvételt szolgálja. *Buborékeregetés (BUB):* hasonlít a LÉG-hez, de a levegő egy része buborékok formájában a kopoltyúkon keresztül távozik. *Megközelítés (MKZ):* normális úszómozgással megközelít vagy körülúszik valamilyen tárgyat. *Pózolás (PÓZ):* egy fajtárs, esetleg egy tárgy előtti fel-alá úszás kifeszített úszókkal. *Csipegetés (CSIP):* táplálékdarabkákra vagy a tárgyak felszínének kiugrásaira irányuló csipkedés. *Hátrafelé úszás (HÁT):* lassú hátrafelé úszás. *Orientáció (ORI):* fajtársakkal vagy egyéb állatokkal, esetenként tárgyakkal (modell) történő kontaktusfelvétel, amit rendszerint MKZ és PÓZ is kísér.

Passzív elemek: *Lebegés (LEB):* a hal a víz felszínével párhuzamosan 1-2 cm-rel a felszín alatt mozdulatlanul áll. *Középen áll (KÖZ):* az állat mozdulatlanul áll a víz középső rétegeiben. *Lenn áll (LEN):* az állat mozdulatlanul fekszik az akvárium talaján. *Ferde tartás (FED):* a hal összecsukott hát- és farokúszóval 20–40 fokos szögben áll, rendszerint növény vagy akváriumfal közelében. *Dermedés (DER):* a teljes mozdulatlanság állapota, a mellúszók is mozdulatlanok, csak a kopoltyú emelkedik, esetleg a szemek mozognak. *Dermedés a felszín alatt (DEF):* az állat a felszín alatt áll, felváltva teljesen mozdulatlan, vagy levegőt vesz.

A megfigyeléseket izolált helységekben végeztük egy zárt tv-lánc segítségével. A paradicsomhalak a kísérletek előtt több nappal kerültek az izolált helységbe. A megfigyelések vagy a lakóakváriumban megzavarás nélkül tartózkodó, vagy a kísérleti berendezésbe helyezett állaton történtek, általában

5–15 percig, folyamatosan. Részletes kísérletekkel tisztáztuk, hogy a tartás és megfigyelés körülményei, pl. a napszak, etetés, nemi különbségek, genotípus, a megfigyelők személye stb. hogyan befolyásolják az eredményeket (részletes adatokat lásd Csányi et al., 1984a és 1984b). Összegezve ezeket a vizsgálatokat, kitűnt, hogy a legmegbízhatóbb paramétere a megfigyeléseknek az az időtartam, amelyet a paradicsomhal meghatározott magatartáselemmel tölt el, ezt az összes megfigyelési idő százalékában adtuk meg. Általában igen magas szignifikáns korrelációt találtunk az egyes elemek előfordulási gyakorisága és az időszázalék között. Igen rövid ideig tartó elemeknél, mint a LÉG, KIU, a gyakoriságot használtuk.

A fentiek és még néhány hasonló összefüggés, lényegében a megfigyelési módszer megbízhatóságáról szolgáltatott adatot, a továbbiakban ezekkel nem foglalkozunk, talán csak annyit említenénk meg, hogy megfelelő statisztikai módszerekkel akkor sem találtunk értékelhető különbséget ugyanazon genotípusú paradicsomhal-csoportok ugyanazon kísérleti berendezésben végzett megfigyelése esetén, ha a megfigyelések között több év telt el (Gervai–Csányi, 1985). Vagyis a megfigyelési módszert nagymértékben megbízhatónak találtuk.

Magatartási egységek és a belső állapot

A magatartási elemeket a formájuk alapján határoztuk meg mint a megfigyelő számára elkülöníthető egységeket. A viselkedés megértése szempontjából fontos annak tisztázása, hogy az egyes elemek rendelkeznek-e valamilyen adaptív értékű funkcióval, tükröznek-e valamilyen belső állapotot, és van-e közöttük valamilyen kapcsolat, amely a szerveződés magasabb szintjén működő viselkedésszabályozásra utalna.

A kérdés vizsgálatára különböző környezetekbe helyezett paradicsomhalak viselkedését figyeltük. Négyfajta környezetet hasonlítottunk össze. Előzetes megfigyelések alapján tudtuk, hogy az egyes elemek megjelenését nagymértékben befolyásolja a környezetül szolgáló akvárium mérete, berendezettsége, valamint az, hogy az állatnak volt-e alkalma azt jól megismerni, ennek megfelelően a következő berendezéseket készítettük: A „szeminaturális” (SN) akvárium 200 literes volt, növényekkel gazdagon berendezve, két nőstényből és két hímiből álló paradicsomhal-csoporttal (az értékelésben csak a nőstényeket vettük figyelembe), a megfigyelések 11 napos habituációs periódus után kezdődtek. A „nagy új környezet” (NÚ) szintén 200 literes akvárium volt, de csak kevés növényvel, és a megfigyelés azonnal a behelyezés után kezdődött. A „kis otthon” (KO) akvárium

mindössze 6 literes volt egyetlen szál növényvel, az állatok láthatták a szomszédos akvárium lakóját, és a megfigyelés 11 napos habituáció után kezdődött. A „kis új” (KÚ) akvárium $20 \times 20 \times 20$ cm méretű volt, üres, amelyet egy zöld plasztiklapokból készített nagyobb zárt térbe helyeztünk, és a megfigyélés a behelyezés pillanatában kezdődött. Végül a nevelő akvárium (NA) (80 l), amelyben az állatok húszas csoportokban éltek. A fenti négy környezetben az egyes magatartáselemek időparaméterei csaknem valamennyi elem esetében szignifikánsan különböztek. Ez a kísérlet egyértelműen mutatja tehát, hogy a környezeti hatások nagymértékben befolyásolják az egyes magatartási elemek megjelenését (Csányi et al., 1984b).

A fenti kísérlet adatai még egy fontos felismerést szolgáltatottak. Megvizsgáltuk, hogy kimutatható-e korreláció az egyes környezetekben megjelenő elemek között, számos elempár esetében kaptunk magas, szignifikáns korrelációt, vagyis a különböző környezetek az elemek meghatározott csoportjait hasonló módon befolyásolták. Nem találtunk viszont olyan magatartási-elem-párost, amelynek tagjai előfordulási valószínűségének korrelációja minden környezetben azonos lett volna. Ez az eredmény azt sugallja, hogy az egyes, általunk definiált magatartáselemek többé-kevésbé *független* paraméterei a környezetfüggő belső állapotnak. Egy-egy meghatározott belső állapot viszont az elemek meghatározott *együttesével* jellemezhető, kimutattuk ezt a szexuális viselkedés elemeinek esetében is (Vadász et al., 1978b).

A külső környezeti tényezők mellett az egyes magatartási egységek előfordulását az egyedek *genotípusa* is nagymértékben befolyásolja. A kitenyésztett populáció, a beltenyésztett törzsek (Gervai–Csányi, 1985), ezek hibridjei (Csányi–Gerlai, 1988), rekombináns törzsek (Gervai–Csányi, 1989a), valamint rokon fajok (Vadász 1978a; Csányi et al., 1984b; Gervai–Csányi, 1986b) a magatartási egységek időbeli eloszlása alapján jól megkülönböztethetők, e vizsgálatok részleteiről a genetikai fejezetben számolunk be.

A magatartási egységek és a környezet

Az általános környezethatás mellett vizsgáltuk azt is, hogy egyes meghatározott magatartáselemek megjelenése és a környezet meghatározott jegyei között van-e valamilyen összefüggés. Kimutattuk, hogy bizonyos esetekben közvetlen kapcsolat található az egyes magatartáselemek és a környezet bizonyos komponensei között. A MEN elem például csak akkor jelenik meg, ha az akváriumnak van átlátszó fala, vagy legalább egy néhány mm-es rés vagy korong alakú terület a falon átlátszó. A meneküléssel töltött idő és

az akvárium fedettsége között szoros összefüggés található. A MEN elemet egyértelműen az akvárium üvegfala mögött látható szabad tér indukálja. Egy kívülről lefestett, nem átlátszó akváriumot két részre osztottunk átlátszó üveglappal, az egyik részbe helyeztük a kísérleti állatot, a másik részben pedig az elválasztó lap mögé különböző távolságra nem átlátszó lapot tettünk, és mértük, hogy az átlátszó és nem átlátszó lap közötti távolság miként befolyásolja a MEN elem időszázalékát. 0–7 mm távolság között a menekülés egészen kismértékű, 7 mm felett a MEN időszázaléka meredeken és szignifikánsan emelkedik (Tóth–Csányi, 1989).

Keskeny, hosszú akváriumban a paradicsomhal az averzív (ragadozó, háló) ingerekkel ellentétes oldalfalon végzi a MEN-aktivitást, míg vonzó ingerek, pl. fajtárs jelenléte esetében az ingerhez legközelebb álló falon (Csányi et al., 1984b). Ezekből a megfigyelésekből nyilvánvalóan arra lehet következtetni, hogy a MEN elem akkor jelenik meg, ha az állat az akváriumnak az átlátszó falakkal korlátolt területét elhagyni igyekszik, tehát menekül, vagy valamilyen vonzó tárgyat meg akar közelíteni. A MEN megjelenése szinte kizárólag a vizuális ingerek kontrollja alatt áll, a taktilis ingerek nem befolyásolják, mint a fenti kísérletek is mutatták. Hasonló viselkedést figyeltek meg üvegfalú szekrénybe zárt denevérnél (Chase–Suthers, 1969). Nagyon jellemző, hogy az idegen helyre került paradicsomhálnál hosszabb tartózkodási idő alatt a MEN elem időszázaléka csak akkor mutat bizonyos fokú csökkenést, ha az állatot tartalmazó akváriumnak legalább egyik oldala átlátszatlan, mind a négy oldalon átlátszó kis akváriumban a MEN még hosszabb idő után sem szűnik meg (Tóth–Csányi, 1989).

A MEN elem megjelenését a rendelkezésre álló fizikai tér *mérete* is erősen befolyásolja. Kisméretű (6 l) akváriumba helyezett paradicsomhal ideje nagy részét meneküléssel tölti, és az időarány hetekkel a kihelyezés után is magas marad. Nagyméretű akváriumba (240 l) helyezett állat is mutat néhány százalék MEN-t, de néhány óra alatt habituálódik a körülményekhez, és a MEN részaránya jelentéktelenné válik. A fizikai tér méretein kívül a társak jelenléte is befolyásolja a MEN megjelenését. Egyedül vagy párban elhelyezett nőstényeknél mindig megfigyelhető valamennyi MEN. Nagyobb térben kevesebb, kisebb térben több. Hímek jelenléte szemiatuális környezetben gyakorlatilag kioltja a MEN megjelenését. Feltehető, hogy a paradicsomhal számára kielégítő körülmények csak akkor állnak fenn, ha a megfelelő méretű téren kívül hímek és nőstények is vannak jelen. Szűk tér, fajtársak vagy az ellenkező nem hiánya a paradicsomhalban keresőtevékenységet indukál, ami az akváriumi körülmények között mint MEN figyelhető meg (Tóth–Csányi, 1989).

A MEN *célorientált* jellege farmakológiai kísérletekkel is megerősítést nyert. Idegen helyre helyezett paradicsomhal MEN-jét apomorfin-injekciókkal erősen gátolni lehet, amit Pimozin antagonizál. Más fajokon is végeztek hasonló kísérleteket. Freed és Yamamoto (1985) kimutatta, hogy a dopaminmetabolizmus erősen kapcsolódik a patkány mozgásának irány- és sebességmeghatározásához. Az apomorfin, ami a dopaminrendszert gátolja, csökkenti a meghatározott *irányba* történő mozgásokat, és erősíti a sztereotípiákat emlősöknél (Randrup–Munkval, 1974) és halaknál (Munro, 1986).

A fenti jelenségek a menekülés, közeledés, helyváltoztatás bonyolult szabályozására utalnak. A vizuálisan felfogható távlat a paradicsomhalban kiválthatja a MEN elemet, de attól függően, hogy a fizikai és szociális környezete milyen. Bizonyos méretű (néhány tíz liter) tér, hímek és nőstények jelenléte már elegendő arra, hogy az állat az adott körzetben maradjon. Ha egyedül új, ismeretlen helyre kerül, a MEN azonnal aktiválódik, ha a megfelelő távolság vizuális kulcsa jelen van. Borított falú akváriumban MEN sohasem figyelhető meg. A szociális környezet hiányához az állat néhány nap alatt hozzászokik, és a MEN kialszik. Nagyon szűk térhez képtelen habituálódni. Valószínűleg ennek tulajdonítható, hogy a MEN-t először leíró szerző azt a szaporodással kapcsolatos migrációs készletés következményének tulajdonította (Forselius, 1957a).

Funkcionális szempontból a MEN elemhez kapcsolódik a MKÖ elem is, ezt akkor figyelhetjük meg, ha az állat érdeklődését felkeltő valamilyen ismeretlen tárgy vagy élőlény, ragadozó vagy fajtárs az akváriumon belül jelenik meg. Ha ugyanezek az akváriumon kívül vannak, akkor a hozzájuk legközelebbi üvegfalon végzi a MEN-t a paradicsomhal. Ha a MEN eltávolodást szolgál, az akvárium zárt terében az állat nagyon gyorsan eléri az üvegfalat, és a MEN tulajdonképpen a gyors egymásutánban ismételt áttörési kísérletnek tekinthető. Lényeges rámutatni arra, hogy a MEN megközelítő és eltávolító funkciója egyaránt azonos viselkedési mintázatban jelenik meg. Azonos magatartási elem mögött többféle belső állapot létezhet, tehát többféle funkció is levezethető belőle. Vagyis a magatartási elem megjelenését magasabb szerveződési szinten zajló folyamatok döntenek el. Ez a további következtetéseink számára igen fontos konklúzió.

Két további magatartáselem esetében tudtuk kimutatni, hogy megjelenésüket vizuális kulcsok, pontosabban a tér átláthatósága befolyásolja. A KIU sohasem jelenik meg olyan akváriumban, amelynek mind a négy oldala átlátszó, de 10–15 perces tartózkodás során megfigyelhető, ha az akváriumnak legalább egy oldala fedett. Ha mind a négy oldal átlátszatlan, akkor a kiugrási kísérletek az állat elhelyezése után azonnal megindulnak. Miután a

paradicsomhal természetes élőhelyén sokszor kerülhet a nyílt víztől ideiglenesen vagy végleg elzáródott területre, a kiugrás fontos eszköze a visszatérésnek.

Kisebb mértékű vizuális kontroll alatt áll a dermedés. Ezt a magatartás-elemet sokféle helyzetben megfigyelhetjük, a szeminatúrális körülmények között élő állatok is mutatják az idő 2-3 százalékában (Csányi et al., 1984a), minden látható kiváltó inger nélkül. Gyakoribb a megjelenése, ha kisméretű akváriumban tartózkodik az állat, vagy ha zsúfoltak a medencék. Taktilis ingerekkel lehet a legeredményesebben kiváltani. Megfigyelhető ez néha hálózás közben, de ha kisméretű (300 ml), nem átlátszó falú csészébe helyezünk egy paradicsomhalat, az idő kb. húsz százalékát tölti DER-ben, és ez az arány még a megfigyelés nyolcadik órájában is megmarad (Csányi et al., 1984b). Vizsgáltuk az akvárium oldalak átlátszóságának hatását is a dermedés gyakoriságára, és megállapítottuk, hogy új helyen a tartózkodás első tizenöt percében az egy vagy több átlátszatlan oldallal rendelkező akváriumba, míg a tartózkodás második tizenöt percében a kevés vagy átlátszatlan oldallal nem rendelkező akváriumokba helyezett paradicsomhalak hajlamosabbak inkább a dermedésre (Tóth–Csányi, 1989). Erős, kellemetlen ingerek (elektromos áram) hatása alatt teljesen átlátszó falú akváriumban nem lehet tartósan a dermedési reakciót kiváltani, mert a MEN minden más magatartásegységet elnyom. Ugyanezen inger átlátszatlan falakkal rendelkező medencében tartós dermedést idéz elő (Csányi–Altbäcker, 1990).

Valószínűleg a DER magatartásegység is legalább két különböző belső állapotban jelenik meg. Ismeretlen környezetben erős taktilis inger vagy megismételt menekülési reakció sikertelensége váltja ki, míg a megszokott otthoni körülmények között egyfajta pihenési reakciónak fogható fel (Gerlai–Csányi, 1989a).

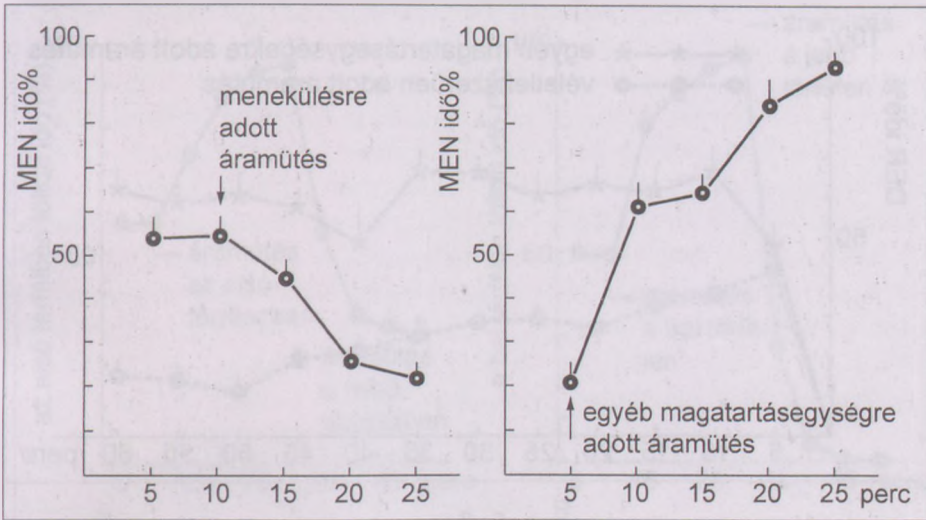
Az eddigieknél kevésbé specifikus hatások befolyásolják a két légvétellel kapcsolatos magatartási elemet. Jól ismert az, hogy a levegőből lélegző halak levegővételét számos környezeti tényező – mint a víz oxigéntartalma, hőmérséklet, az oxigénigény – befolyásolja. Azt is megfigyelték, hogy a szociális körülmények is hatással vannak a légvételre. Halrajokban az egyedek oxigénfogyasztása csökken (Parker, 1973), fokozott oxigénfogyasztás kíséri az agressziót (Brett–Sutherland, 1965), ugyancsak fokozott oxigénfogyasztás kíséri a nem specifikus, kellemetlen ingereket (See, 1980). Mi nem mértünk oxigénfogyasztást, így óvatosan kell értékelnünk a magatartási adatainkat, de az egyértelműen látszik, hogy a paradicsomhalakat egyedenként ismeretlen környezetbe helyezve, a LÉG erősen megnövekszik, és csak több óra múlva tér vissza az eredeti gyakoriság. Ragadozók jelenléte

erősen csökkenti a légvételek számát, noha az általános aktivitás jelentősen megnövekszik (Csányi et al., 1984a).

A BUB magatartáselemet Forselius (1957a) a fészeképítő tevékenység részeként írta le. Kétségtelen, hogy az BUB a hímek fészeképítése közben a leggyakoribb, de megfigyeléseink szerint megjelenik mindenfajta izgalmi állapotban. Így pl. a legegyszerűbben úgy lehet magas gyakoriságú BUB-t kiváltani, ha paradicsomhalakat tartalmazó akváriumba egy paradicsomhal-buborékfészket helyezünk, ez rendkívül vonzó és izgató inger számukra, azonnal a fészek alá gyűlnek, és sok LÉG és BUB elemet figyelhetünk meg. Ismeretlen környezetben is megnő az BUB gyakorisága, és sokkal lassabban tér vissza a normális értékre, mint a LÉG. Szociálisan izolált állat aránylag ritkán vesz buborékosan levegőt, ilyenkor a fajtársak pusztá látványa is elegendő a BUB gyakoriságának szignifikáns növekedésére, ugyancsak növeli a BUB gyakoriságát, ha a paradicsomhalak a megszokottnál nagyobb egyedsűrűségben vannak, vagy ha éheznek (Csányi et al., 1984b). A később tárgyalandó kondicionálási kísérletekben megfigyeltük, hogy az elektromos árammal ingerelt állatoknál jó ideig igen gyakori a BUB elem. A BUB tehát a szociális vagy egyéb erőteljes ingerek hatására kialakuló fokozott izgalmi állapot külső megnyilvánulása.

A különböző magatartáselemeket úgy tekinthetjük, mint öröklődő mozgásmintázatokat, legalábbis semmiféle irodalmi adat vagy saját megfigyelés nem szól e felfogás ellen. Az öröklődő mozgásmintázatok mellett a fajok magatartás-repertoárjának szerves része a tanulási képesség (Breland-Breland, 1961; Seligman, 1970; Lorenz, 1981). Ez nemcsak abban nyilvánulhat meg, hogy az adott faj milyen bonyolultságú feladatot képes megoldani, hanem abban is, hogy egyes meghatározott magatartáselemek gyakorisága milyen külső ingerek segítségével változtatható, kondicionálható (Shettleworth, 1978). Vizsgáltuk egyes, a környezet bizonyos tényezőivel indukálható magatartáselemek kondicionálhatóságát, valamint azt is, hogy több magatartáselemből felépülő, bonyolultabb feladatot miképpen képesek a paradicsomhalak megtanulni.

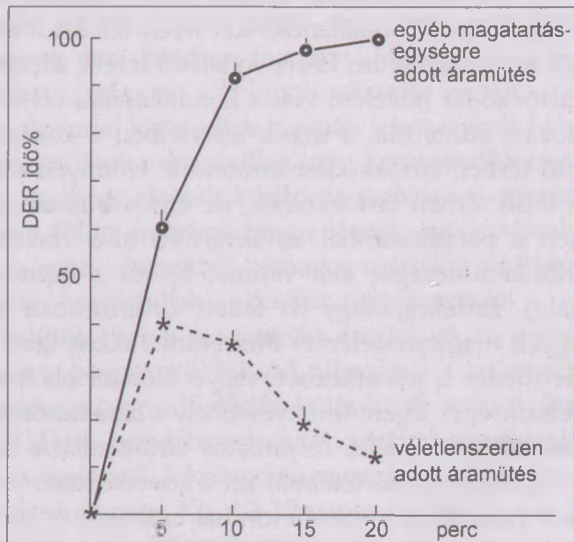
Egy kisméretű, (20 × 20 × 20 cm) akváriumba helyeztük egyenként a állatokat. Az akvárium két oldalán elhelyezett dróthálóra adott nyhe elektromos feszültség szolgált büntetésként. A berendezésben egy ideig figyeltük az egyes magatartáselemek spontán megjelenésének gyakoriságát, majd egy-egy elemet kiválasztva, az egyik kísérleti csoportban az adott elem megjelenését büntettük kontingensen, végül az összes többi elem megjelenését büntettük, vagy a büntetést abba hagytuk, és az állatokat tovább így figyeltük (Csányi-Altbäcker, 1990). A kondicionálási kísérletek eredmé-



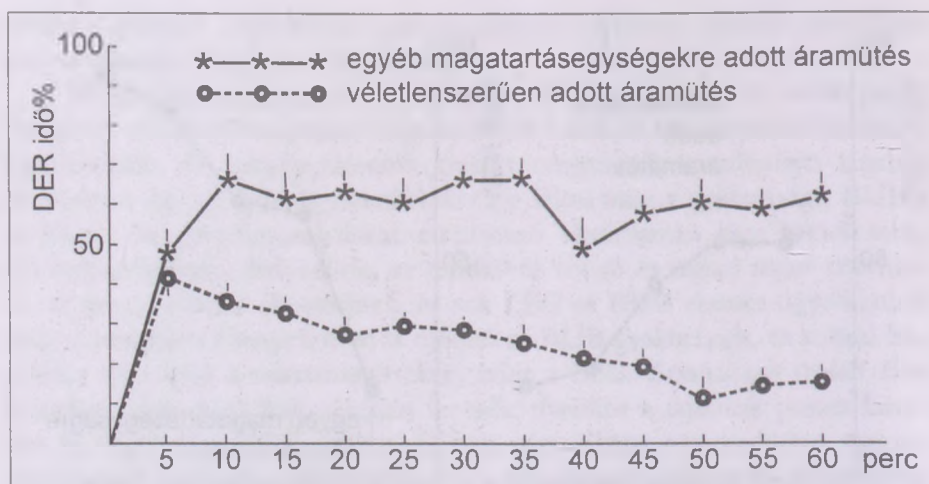
3. ábra

nyeit a következőkben foglalhatjuk össze: A kiválasztott MEN, DER, LÉG elemek mindegyikének gyakorisága mindkét irányban megváltoztatható, de az egyes elemek esetében különböző korlátok figyelhetők meg.

A MEN elem gyakorisága büntetéssel kb. 55%-ról 20%-ra csökkenthető, további csökkenés nem érhető el. Gyorsan növelhető viszont a gyakoriság, ha az egyéb elemeket büntetjük (3. ábra). A DER elem nem kontinges büntetés hatására megnövekszik ugyan, de kezdeti emelkedés után gyakorisága csökken. Az egyéb elemekre adott kontinges büntetéssel elérhető, hogy a DER elem időaránya tartósan 100% legyen, de csak abban az



4. ábra

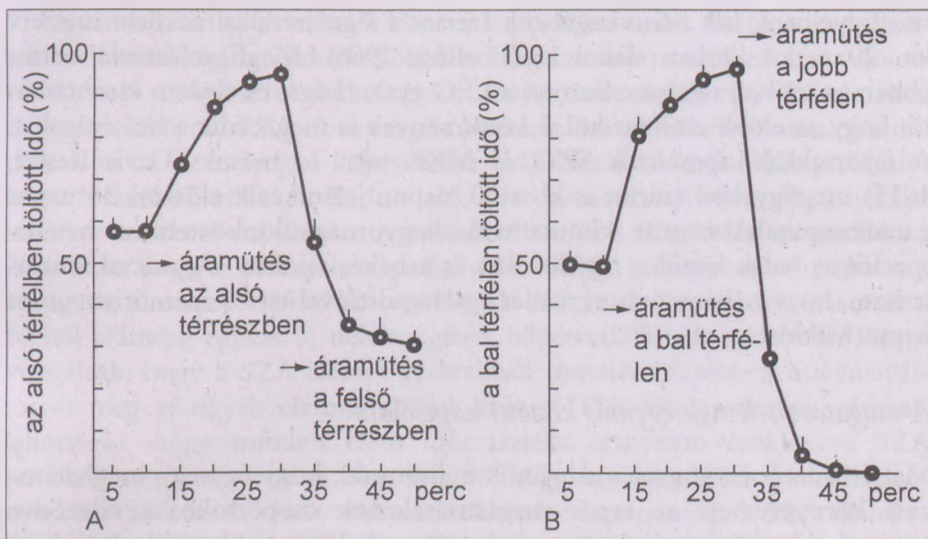


5. ábra

esetben, ha az akvárium falai nem átlátszóak (4. ábra). Átlátszó akváriumban igen hosszú kondicionálással sem érhető el ez a szint (5. ábra). A LÉG elem gyakorisága is csökken büntetés hatására, de igen hosszú ideig tartó kondicionálás során sem szorítható gyakorisága egy bizonyos szint alá.

A magatartáselemek mellett megvizsgáltuk, hogy bonyolultabb feladatok hogyan kondicionálhatók. Két ilyen feladatot választottunk. Az egyik kísérletben az akvárium középvonalától lefelé, illetve felfelé elhelyezkedő térben tartózkodás növelése volt a kondicionálás célja, így az e térből történő eltávozást büntettük, a másik kísérletben a középvonaltól balra, illetve jobbra eső térben tartózkodást büntettük. Könnyen elérhető, hogy a hal állandóan a felső térben tartózkodjék, de tartós büntetéssel sem kényszeríthető teljesen a paradicsomhal az akvárium alsó részébe, valószínűleg azért, mert időnként levegőt kell vennie, és ezt a büntetés ellenére is megteszi (6a ábra). Érdekes, hogy ha fedett akváriumban a dermedést kivéve minden egyéb magatartáselemet büntetünk, akkor igen hosszú, akár egy óráig tartó dermedés is jelentkezhet, vagyis élettani okok nem kényszerítik az állatot a felszínre. A legeredményesebben a paradicsomhal az akvárium jobb, illetve bal felében történő folyamatos tartózkodásra kondicionálható (6b ábra).

Ezekből a kísérletekből azt a következtetést vontuk le, hogy más állatokhoz hasonlóan a paradicsomhal tanulását is korlátok befolyásolják, amelyek különösen jelentősek akkor, ha egyes elemeket akarunk kondicionálni. Összetett, sokféleképpen megoldható feladat esetében mint pl. a bal/jobbról



6. ábra

oldal választása, korlátok nem jelentkeznek. Az állat agyában az egyes viselkedési elemek kiválasztása körülményektől függően különböző szinteken történhet. Ha az adott feladat csak egy meghatározott elemmel oldható meg, különböző korlátok érvényesülnek, elsősorban a percepción keresztül, ha pl. az állat aktív menekülési lehetőséget lát, akkor nem képes még büntetés hatására sem folyamatosan dermedésben maradni. Ha viszont a feladat többféleképpen megoldható, mint pl. a bal/jobbs választás esetén, ahol az állat bármilyen magatartáselemmel válaszolhat, csupán adott térbeli helyzet vált ki büntetést, speciális korlátok valószínűleg nem érvényesülnek. Az a véleményünk tehát, hogy az egyes elemek kiváltását szabályozó mechanizmusok szerveződési szintje fölött mindenképpen létezik egy magasabb szabályozási szint is, amely az egyes elemekből bizonyos mértékig szabadon képes viselkedési komplexeket, bonyolultabb akciókat megszervezni.

Végül egészen röviden említjük meg a magatartási elemek és az egyedfejlődés kapcsolatát. Jól ismert, hogy a különböző állatoknál a jellegzetes magatartási elemek megjelenése az egyedfejlődés különböző szakaszaiban történhet (Wyman-Ward, 1973). A paradicsomhalakon végzett megfigyelések szerint a legkorábban az egyszerű lokomociós mozgások, valamint a nyugalmi állapotok elemei jelennek meg. Kb. 10-12 napos ivadéknál már ki lehet mutatni a MEN elemet, ha a rendelkezésre álló tér korlátozott. A légvétellel kapcsolatos LÉG ugyancsak korán, kb. 10 napos korban már

megfigyelhető, bár más vizsgálatok szerint a légzésre alkalmas labirintszerv kb. 20 napos korban alakul ki (Ebeling, 1966). Megfigyeléseink szerint ebben az időben ugrásszerűen nő a LÉG gyakorisága, és egyben kimutatható, hogy az előbb említett külső körülmények is megkezdik a befolyásukat. A fajtársakkal kapcsolatos SZO és MKZ saját és mások (Davis-Kessel, 1975) megfigyelése szerint is kb a 20. napon jelentkezik először. 35 napos paradicsomhalakon már kimutatható, hogy megkülönböztetik a heterospecifikus halak közül a ragadozókat és a békés fajokat. Ugyancsak kimutatható, hogy néhány órás együttlét egy ragadozóval tartós memórianyomot hagy (Miklósi et al., 1992).

A magatartáselemek egymás közötti kapcsolata

Már rövidebb megfigyelés alapján is nyilvánvaló, hogy egy-egy meghatározott környezetben az egyes magatartáselemek csoportokba rendeződve jelennek meg. Feltételezhető az egyes elemek között valamiféle laza kapcsolat. Az aktívabb elemek megjelenése után például nagyobb a valószínűsége újabb aktív elem jelentkezésének, és ugyanígy van ez a passzív elemek esetében is. Idegen környezetben a MEN elemet gyakran kíséri a CKC, a UGR, míg a LEB inkább a MOZ, ÚSZ, CSIP kíséretében fordul elő. Etofarmakológiai kísérletek során figyeltünk fel először arra, hogy averzív ingerek erősebb fokozatainak hatására az egyes laza csoportokon belül valamiféle szabályszerűséggel jelentkeznek az egyes elemek.

Morfin hatását vizsgáltuk szűk, idegen környezetben, különböző erősségű averzív ingereknek kitett paradicsomhalak viselkedésére. Azt találtuk, hogy genotípustól függően a morfin erőteljesen befolyásolja a viselkedést, anélkül, hogy az aktív vagy passzív viselkedési elemek *arányán* változtatna. Megnöveli mind az aktív, mind a passzív kategóriában, egymáshoz hasonló elemek csoportján belül azoknak az előfordulási gyakoriságát, amelyek funkcionális szempontból erőteljesebbnek tekinthetők. Így pl. a passzív KÖZ, LEB helyett az ugyancsak passzív LEN, FER, DER jelentkezik, az aktív kategóriában MOZ, MEN helyett UGR, CKC figyelhető meg. A morfin hatása alatt az állat hirtelen változtatja a passzív és az aktív elemeket, a vad mozgást, ugrásokat a teljes mozdulatlanság formái váltják fel (Csányi et al., 1984a; Dóka et al. 1985). Feltételeztük, hogy a magatartáselemek elkülöníthető, bár részben átfedő funkcionális csoportokba sorolhatók, amelyek közösen jellemeznek egy-egy adott belső állapotot, és az egyes elemek konkrét megjelenése a belső állapot kvantitatív jellemzőivel, *fokozataival* kapcsolatos.

Ugyancsak az egyes elemek közötti kapcsolatra utaló adatokat szolgáltatnak szelekciós kísérleteink is. Többféle magatartáselem előfordulási valószínűségének növelésére/csökkentésére folytattunk szelekciós kísérleteket. A leggyorsabban a SZA elem reagált a szelekcióra. A kültenyésztett populációban ez az elem idegen környezetbe helyezett állatoknál néhány százalékos időszázalék-értékkel fordult elő. Hat generáción keresztül folytatott intenzív szelekció után a pozitív törzsekben a SZA átlagértéke meghaladta a 20%-ot, a negatív törzsekben pedig a kiindulási kültenyésztett populáció amúgy is alacsony előfordulási értéke alá csökkent. A genetikai paramétereiből aránylag egyszerű, néhány génes háttérre lehet következtetni. Megvizsgáltuk, hogy a SZA elemet gyakrabban mutató törzsekben miként változott meg az egyéb elemek időbeli aránya. Többféle eredmény várható, lehetséges, hogy minden elem időszázaléka arányosan csökken a SZA növekedése miatt, de az is elképzelhető, hogy egy vagy néhány meghatározott elem időszázalékának arányos csökkenése kompenzálja a SZA növekedését. Mint a 11. ábrán látható, a SZA időszázalékának növekedése egyedül az ÚSZ és kisebb mértékben a CSÚ elem időszázalékának arányos csökkenésével kompenzálódik. Ebből az eredményből arra következtethetünk, hogy a SZA valamiképpen az ÚSZ elem származéka. A SZA gyors elindulások és hirtelen megtorpanások sorozataként írható le. Minden bizonnyal az ÚSZ elem kibocsátására ható valamiféle *gátoló* mechanizmus közbeavatkozása vezet a SZA elem megjelenéséhez. A szelekciós kísérlettel tehát az ÚSZ és a SZA elem közötti szabályozási kapcsolat igen nagy valószínűséggel támasztható alá (Gerlai–Csányi, 1989b).

Viselkedési komplexek és a belső állapot

Az eddigiekben bemutatott vizsgálatok központjában a paradicsomhal megfigyelhető magatartáselemei voltak, keveset foglalkoztunk az egyes elemek megjelenését kiváltó szituáció egészével és az egyes elemek által jelzett belső állapot esetleges minősítésével. A viselkedésformák legszigorúbb formai leírásainál is szükséges a külső körülmények jellemző vonásait, pl. új környezet, avertív ingerek jelenléte, izoláció stb. megemlíteni. Amíg a viselkedés formai leírásában elég szigorú kritériumok alkalmazhatók, a környezet leírása rendszerint igen sok szubjektív elemet tartalmaz. Különösen érvényes ez a laboratóriumban dolgozó etológusra, aki a „természetes környezet” kevéssé meghatározott, de elfogadott terminusa helyett kénytelen az általa létrehozott mesterséges környezetet leírni. Bonyolítja a kérdést az is, hogy a környezet tényezőinek leírása nehezen választható el az adott környezet-

ben tevékenykedő állat belső állapotára való utalástól. Az „averzív” inger fogalma eleve meghatározza az állat és az adott környezeti tényező viszonyát. Így a viselkedés pontos formai leírása mellett megjelennek a belső állapotra vonatkozó, bizonyos mértékig szubjektív fogalmak, mint pl. a félelem, az emocionalitás, az exploráció, az averzió stb. A kísérleti pszichológia elterjedten használja a félelem vagy emocionalitás kifejezéseket bizonyos belső állapotok jellemzésére, és igyekszik ezeket valamilyen egységes skála mentén kísérletileg is mérni. Az egyik legrégebben kidolgozott ilyen teszt pl. az „open field”, amelyben a kísérleti állatot, rendszerint patkányt vagy egeret, egy tágasabb, körülhatárolt térre helyeznek, mérik a mozgásaktivitást, a vizelesek és a székletkibocsátások számát, és ezekkel a paraméterekkel jellemzik az állat félelmi állapotát (Hall, 1934; Broadhurst, 1957).

Az etológus általában kettős meghatározást használ: egyrészt a konkrét viselkedésformáktól függetlenül elbírálnak viszonyítási keretet említ, mint pl. ragadozókkal szembeni védekezés, táplálékszerzés, szaporodás stb., másrészt megadja az ezekkel összefüggésbe hozható viselkedésformák listáját. Így pl. a félelmi viselkedés alatt azokat a viselkedésformákat értik, amelyek az állatot megvédik vagy eltávolítják valamilyen kellemetlen vagy veszélyes inger forrásától (Hinde, 1970; Archer, 1976, 1979).

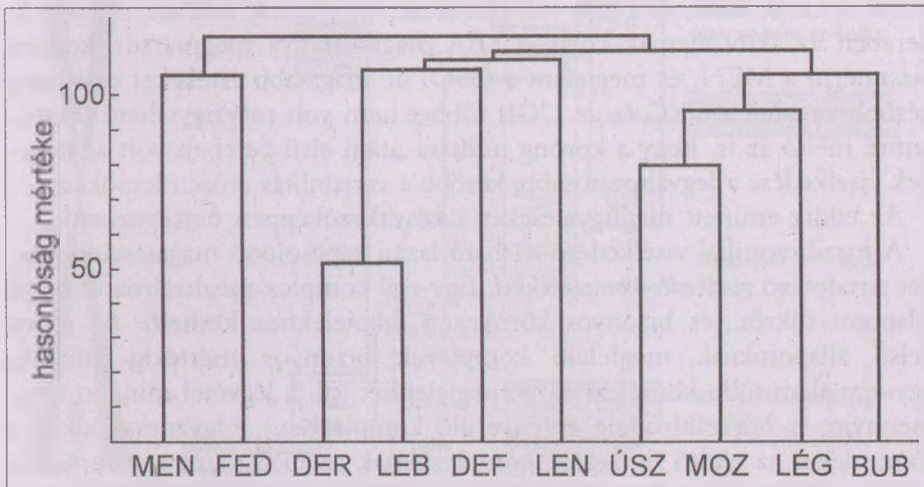
A kétféle megközelítés a legjobban úgy hasonlítható össze, ha a kísérleti pszichológia mesterséges környezeteibe helyezett állatokon elvégzik az etológiai viselkedéselemzést is (Jones, 1977; Gallup–Suarez, 1980; Suarez–Gallup, 1981; Wilson et al., 1976). Számos esetben használtuk ezt a módszert a paradicsomhalnál is, és ilyen összehasonlító elemzésekből alakult ki koncepciónk a környezet, a belső állapot és a magatartáselemek közötti összefüggésekről, amit a következőkben foglalunk össze.

A szemnaturális környezetben tartott kis csoportokon végzett megfigyeléseket (Csányi et al., 1984a) tekintjük viszonyítási alapnak. Az ilyen körülmények között élő paradicsomhalak idejük legnagyobb részét (kb. 65%) aktív magatartási elemekkel töltik, amelyekben sok a lassú mozgás (MOZ, 30%) és a gyorsabb úszás (ÚSZ, 17%), ezeket gyakran szakítja meg légvétel (LÉG), csipegetés (CSIP), valamint szociális kontaktus (SZO, 10%). A passzív elemek közül kb. egyforma arányban (16–16%) figyelhető meg a LEB (ez rendszerint a hímek által épített habfészek körüli tevékenység során figyelhető meg) és a KÖZ. A maradék néhány százalékot kitevő idő a többi passzív elem között oszlik meg. Teljesen hiányzik a CKC, nagyon ritka a FER, a SZA a LEN és a DER.

Ha paradicsomhalak viselkedését különbözőképpen összeállított, ismeretlen környezetbe helyezve figyeljük, azt egészen más elemek jellemzik, és az

egyres magatartáselemek előfordulása, valamint a szokatlan környezet averzív tulajdonságai között szoros összefüggés mutatható ki. Az averzív hatás növeléséhez olyan eszközöket használtunk, mint enyhe elektromos áram, az akvárium felett hirtelen elinduló forgó korong (amelynek két szemben álló negyede feketére, a másik kettő fehérre volt festve), valamint az akvárium falainak átláthatósága, illetve borítottsága. Ezeket a jegyeket kilencféle kombinációban vizsgáltunk, és kerestük az egyes környezetekre jellemző magatartáselem-csoportokat. Általában jellemző, hogy az átlátszó falú akváriumokban az idő legnagyobb részét a MEN tölti ki, míg az átlátszatlan medencékben, különösen erős averzív inger mellett, a DER és egyéb passzív elemek. Az egyes elemek előfordulási időszerűségeit standardizálva és cluster-analízist végezve a 7. ábrán látható elemcsoportokat találtuk. Egy clusterbe került az ÚSZ, MOZ, LÉG, KÖZ elem, éppen azok, amelyek a CSIP-pel együtt a domináns aktív elemei a szemiatúrális környezetnek. A passzív elemek egy csoportja, a LEB, LEN és a DER, szintén egy clustert alkotnak, itt meg kell jegyeznünk, hogy az új környezetekben a LEB sohasem a fészeképítéssel kapcsolatos, tehát nem tekinthető azonosnak a szemiatúrális környezetben megfigyelt LEB-el. Ugyancsak külön csoportba került az aktív MEN és a passzív FER. Ezek az elemek tulajdonképpen a menekülés aktív illetve passzív formáinak tekinthetők.

Egy másik kísérletben (Csányi et al., 1984b) vizsgáltuk a domináns és szubordinált helyzet hatását nőstény paradicsomhalakra. A domináns állatra



7. ábra

jellemző elemek a MOZ, ÚSZ, ORI, CSIP, KÖZ. A szubordinált paradicsomhal aktív elemeinek aránya csak a fele a dominánsnak, ennek is nagyrésze ORI, ami a domináns egyed aktivitására adott válaszreakciónak értelmezhető. Teljesen hiányzik a CSIP, nagyon alacsony a KÖZ és a MOZ, ellenben megjelenik a FER, valamint a DER (55%), ez utóbbi a domináns állatnál is magas (24%), amit további megfigyelések alapján az ebben a kísérletben használt szűk kísérleti akváriumnak (6 l) lehet tulajdonítani. A domináns állatot tehát a DER-től eltekintve pontosan azokkal az elemekkel jellemezhetjük, amelyek a szeminaturális környezetben is jellemzők, míg a szubordináció a passzív elemekkel jár együtt.

Vizsgáltuk hirtelen megjelenő averzív inger hatását idegen, kisméretű környezetbe helyezett állatokon (Csányi et al., 1984b). Egy 20 × 20 × 20 cm-es, átlátszó akváriumba helyeztük a paradicsomhalakat, és tízperces habituáció után elindítottunk egy az előbbieken említett forgó korongot az akvárium felett. Itt jegyezzük meg, hogy a paradicsomhalakra az akvárium felett megjelenő árnyékok igen erős averzív hatással vannak, valószínűleg azért, mert a természetes élőhelyen a halfogyasztó madarak a paradicsomhal legnagyobb pusztítói, ezért a felső, mozgó árnyéktól való menekülés adaptív értékű lehet. A forgó korong elindulása után percenként vizsgáltuk az éppen emittált magatartáselemeket. A habituációs periódus végét, a korong indítása előtt, igen magas százaléku (73%) MEN jellemezte. A korong indítása után ez tekintélyesen lecsökkent (6%), és az aktív elemek közül a CKC, az UGR és a SZA jelentkezett, a passzív elemek közül a LEN, FER, és DER volt domináns. A korong indítása utáni 2–5. percben az aktív elemek közül a SZA magas aránya megmaradt, kezdett visszatérni a MEN, és megjelent a CSÚ, de magasabb értékeket csak még később vett fel, a CKC és az UGR többet nem volt megfigyelhető. Figyelemre méltó az is, hogy a korong indítása utáni első percben volt az egyedek viselkedése a legváltozatosabb, később a variabilitás erősen lecsökkent.

Az eddig említett megfigyeléseket a következőképpen összegezhetjük:

A paradicsomhal viselkedése leírható lazán kapcsolódó magatartáselemeket tartalmazó *viselkedés-komplexekkel*. Egy-egy komplex meghatározott belső állapotot tükröz, és bizonyos környezeti feltételekhez köthető. Az egyes belső állapotoknak megfelelő komplexek bizonyos mértékig átfedők, egy-egy elem több komplexben is megjelenhet (pl. a légvétel minden valamennyire is hosszabb ideig érvényesülő komplexben). Ugyancsak alkotó-eleme lehet az eltérő funkciójú komplexeknek az ÚSZ, ami egyszerűen a lokomoció eleme, egyfajta alapaktivitás. A legfontosabb komplexek a következők:

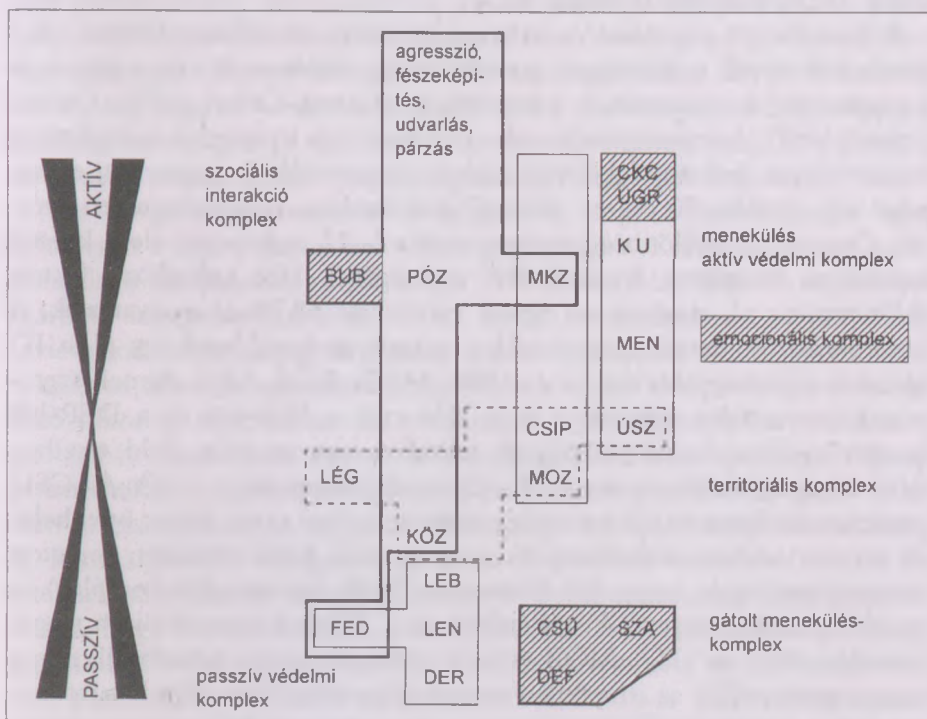
Territoriális komplex (ÚSZ, MOZ, KÖZ, CSIP, LÉG), amely a békés, otthon élő állatot jellemzi.

Az *emocionális komplex* (CKC, UGR, BUB, CSÚ, SZA, DEF) három alcsoportot tartalmaz, a CKC és az UGR magas félelmi szintet, illetve emocionalitást jelölnek, közvetlenül a veszélyforrás megjelenése után figyelhetők meg, és részei az aktív védekezési komplexnek is. A CSÚ, SZA és a DEF a gátolt menekülés jellemzői, és egyfajta, a passzív és aktív viselkedés közötti alternálásnak tekinthetők. Végül a BUB elem általában pozitív izgalmi állapotot fejez ki.

Az *aktív védelmi komplex* (MEN, CKC, UGR, KIU) a veszélyhelyzetből való menekülést szolgálja.

A *passzív védelmi komplex* (LEN, DER, FED és részben a LEB) rendszerint akkor jelentkezik, ha az aktív menekülés nem lehetséges, vagy nem éri el célját.

Az elemek komplexekbe szerveződését mutatja a 8. ábra. Jellemző a szerveződésre, hogy az egyes komplexek eltérő elemei adott külső körülmé-



8. ábra

nyek hatására részben helyettesíthetik egymást, ilyenek pl. a DER, FED és a LEN. Egyes elemek egyértelmű környezeti kontroll alatt vannak, mint pl. a MEN csak az átlátható térben jelenik meg, a KIU csak akkor, ha a állatot körülvevő tér nem átlátszó részt, falat tartalmaz

Ezeket az eredményeket számos további kísérlettel sikerült megerősíteni. Főkomponens-analízis segítségével vizsgáltuk, hogy az akvárium mérete, a szociális struktúra és az új helyen eltöltött idő hogyan befolyásolja a magatartási komplexeket (Csányi-Tóth, 1985). Ha hímek és nőtények együtt kerülnek nagyobb akváriumba (200 l), az állatok viselkedését kezdetben egy explorációs fázis jellemzi, amelynek fő komponense az ÚSZ és a SZA, ezután jelennek meg a territoriális komplexnek megfelelő elemek (MOZ, KÖZ, CSIP). A két komplex a főkomponens-analízis során jól elkülönült. Ha az állatokat egyenként helyeztük a nagy akváriumba, akkor kezdetben a menekülés volt a domináns elem, és sokkal magasabb az emocionális komponensek aránya. Kis akváriumba egyedenként elhelyezett állatoknál az explorációs fázis szinte teljesen hiányzik, dominál az eltávozási tendencia, ami a MEN elemben fejeződik ki.

Kültenyésztett populáció és beltenyésztett törzsek felhasználásával vizsgáltuk különböző pszichológiai tesztek halakra alkalmazott változatainak és a magatartási komplexeknek a kapcsolatát (Gervai-Csányi, 1985; Gerlai-Csányi, 1987). A tesztek között volt open field, egy ismeretlen mozgó tárgy megközelítése, fedett üregből való kilépés és hasonlók. A magatartási egységeket egy 20×20×20 cm-es, átlátszó akváriumban, új környezetben mértük. Összesen 11 különböző tesztparaméter és 12 magatartási elem közötti kapcsolatot vizsgáltuk faktoranalízis segítségével. Hét különböző faktort különítettünk el, amelyek az egyedi variabilitás 68,7%-át magyarázták. A faktorok között tisztán megjelentek a magatartás-komplexek így pl. a IV. faktornál a legnagyobb súllyal az ÚSZ, MOZ, KÖZ, LÉG elemek szerepelnek (territoriális komplex). A II. faktornál a FED-ből és a DER-ből (passzív védelmi komplex) negatív terhelése van az open field tesztben mért mozgásaktivitásoknak, a III. faktornál domináns a SZA és CSÚ (emocionális komplex), ugyancsak pozitív terhelése van a fedett búvóhelyről történő kilépési latenciának és az open field belső területén mutatott mozgásaktivitásnak, míg a VII. faktornál a BUB (emocionális komplex) az egyetlen jelentős tényező. Végül érdekes az I. faktor kompozíciója, a magatartáselemekből az ÚSZ, MOZ és LÉG szerepel pozitív terheléssel, míg a tesztparaméterekből az ismeretlen mozgó tárgy közelében történt tartózkodási idő, a tárgyat tartalmazó kompartmentbe történő belépésszám pozitív terhelése nagy, negatív terhelése van a búvóhelyről történő kilépésnek, ezek

alapján ez a faktor leginkább explorációs tendenciának tűnik, ami a magatartáselemekben csupán az ŰSZ és MOZ elemekben jelentkezik, de a pszichológiai tesztek alapján mégis megbízhatóan minősíthető.

További faktoranalízisre támaszkodó vizsgálatokat is végeztünk, amelyekről a következő genetikai fejezetben számolunk be. Valószínű, hogy a viselkedés komplexek csupán nagyobb funkcionális szerveződési egységeknek tekinthetők, amelyek egy-egy speciális környezetben alegységekre bomlanak, így gyakran találjuk a passzív védelmi komplex egyes tagjait két különböző faktorban, ugyanez jellemző az emocionális komplexre is. Mindenesetre, ismerve a faktoranalízis limitációit, lényegesnek tartjuk, hogy különböző kísérleti helyzetekben, különböző genotípusú állatok esetében különböző számítási módszereket alkalmazva, némi átfedéssel nagyjából ugyanazokat a magatartási egységcsoportokat különíthetjük el, és e csoportok funkcionális jellemzése nem ütközik különösebb ellentmondásokba. A komplexek finomszerkezetének felderítése további kísérleteket igényel.

A paradicsomhal viselkedésének vannak olyan jellegzetességei is, amelyek a viselkedés szeminaturális környezetben történő megfigyelésével nem vagy csak igen nehezen fedezhetők fel, csak megfelelően tervezett speciális tesztek segítségével tanulmányozhatók. Ezek a viselkedési jellegzetességek általában az explorációs tevékenység során nyilvánulnak meg, és a környezet meghatározott fizikai tulajdonságainak percepcióján alapulnak.

Már vizsgálataink kezdetén megfigyeltük, hogy a paradicsomhal igen erőteljesen reagál a fizikai környezet gazdagságára. Készítettünk egy sakk-tábla alakú akváriumot, amely 25 db $15 \times 15 \times 15$ cm méretű, egymásból átjárható kompartmentből állott. Az egyes kompartmentek növényekkel, kavicsokkal és műanyag tárgyakkal különbözőképpen voltak berendezve. A kísérleti állatokat egyenként helyeztük a középső kompartmentbe, és egy felső tükörből figyeltük az állat mozgását. A paradicsomhalak rendszerint már néhány másodperc múlva elindultak, és sorra bejárták az egyes kompartmenteket. A felderítőtevékenység értékelésére többféle számítási módszert is használtunk, pl. megszámloltuk, hogy az első 25 átlépés során hány új kompartmentbe látogatott az állat. Különböző törzseknél ennek az értéknek az átlaga 16–18 között mozgott. Computerszimulációval kiszámítottuk, hogy memóriamentes, véletlen sétálást feltételezve, 11-es értékhez jutottunk. Különböző korrekciókat figyelembe véve sem sikerült a szimulációs kísérletekben 13-as érték fölé jutni. A 16–18-as átlag természetesen olyan egyedeket is takar, amelyeknél ez az érték 20–23 is volt. Ebből az eredményből arra következtettünk, hogy a paradicsomhal képes meg-

jegyezni a már látogatott kompartmenteket, és aktívan keresi a még ismeretleneket (Székely et al., 1978).

Más kísérletben egy kereszt alakú akváriumot alkalmaztunk, amelynek négy szárát műanyag lemez zárta el, a lemezen 3 cm átmérőjű nyílással. Számítógéphez kötött fotoelektronikus berendezéssel rögzítettük az egyes rekeszekbe történt belépések számát és az ott töltött időt. A paradicsomhal még a teljesen üres berendezésben is folyamatosan bejárja a rendelkezésére álló területet. Ez az aktivitása több hét után sem csökken. Ugyancsak kimutatható, hogy az üres akváriumba helyezett növények vagy egyéb tárgyak növelik az átlépésszámot. Idővel a hímek valamelyik kompartmentben jelentősen több időt töltenek, mint a többiekben. A nőstényeknél ez a viselkedés nem figyelhető meg.

Miután a paradicsomhal természetes élőhelyén megszokott dolog a környezet kompartmentalizációja, vizsgáltuk, hogy a fizikai környezet milyen tényezői befolyásolják az egyik kompartmentből a másikba történő áthaladását (Tóth–Csányi, 1989). Megállapítottuk, hogy a térfélváltást befolyásolja a fogadó kompartment megvilágítása (a sötétebb tér averzív hatású), a kompartmenthez vezető nyílás mérete. Ha a nyílás a paradicsomhal testátmérőjének háromszorosát nem haladja meg, akkor ez késlelteti a belépést. Ugyanilyen hatású az elhagyandó kompartment falainak átlátszósága, mivel a paradicsomhal általában előnyben részesíti az átlátszó üvegfalon történő menekülési kísérletet az átlépéssel szemben. Ha mindkét kompartment átlátszatlan, akkor a megvilágítás és az átvezető nyílás mérete játszik fontos szerepet.

Vizsgáltuk azt is, hogy milyen fizikai tényező tesz egy fizikai teret a paradicsomhal számára egy vagy két kompartmentté (Csányi–Tóth, 1989). Egy keskeny, hosszú akváriumot két részre osztottunk üvegből vagy zöld műanyagból készült, különböző szélességű lécekkel, és vizsgáltuk, hogy a paradicsomhalak mozgásmintázata miként változik a lécek szélességének növelése során. Azt találtuk, hogy az átlátszatlan műanyag léceket már akkor is felismerik, ha azok csupán 1 mm szélesek, de az akvárium falai mentén történő mozgásukat a halak csak jóval szélesebb, kb. 10 mm feletti lécből álló kapu esetében változtatják meg. Az ennél szélesebb lécekből álló kapuknál az állatok sokáig maradnak a kiindulási kompartmentben, és végül azt mindig az akvárium középső részén hagyják el, a keskeny lécek esetében mozgásukat a teljes rendelkezésre álló oldalfalon végzik, csupán a kis akadályt képező lécet kerülik meg. A paradicsomhal tehát képes megkülönböztetni az egy vagy két kompartmentből álló fizikai teret. Ennek a képességnek az esetleges adaptív értéke további vizsgálatok tárgya lehet.

A viselkedés genetikai vizsgálata

A hagyományos magatartásgenetikai vizsgálatokban az összehasonlító pszichológiai tesztek egyes változóinak genetikai variabilitását vizsgálják, beltenyésztett törzseken és azok hibridjein (Broadhurst, 1960; Royce–Mos, 1979), újabban rekombináns törzsek (Eleftheriou et al., 1974) felhasználásával. Az etológiai szemlélet térhódítása a magatartás-tudományokban felkeltette az érdeklődést az etológiai kritériumok alapján meghatározott fajspecifikus viselkedési jegyek genetikai hátterének vizsgálatára is (Abeelen, 1979; Henderson, 1986), bár egészen a legutóbbi időig meglepően kevés ilyen vizsgálatot végeztek (Rothenbuhler, 1964; Abeelen, 1975; Vadász et al., 1983).

Ennek valószínűleg az az oka, hogy a patkányon és egéren és háziállatokon kívül más állatokból nemigen állnak rendelkezésre a hagyományos genetikai technikákhoz szükséges beltenyésztett törzsek. Az etogenetika művelését azért tartjuk igen fontosnak, mert a természetes környezetben élő állatok megfigyelésénél a környezeti és a genetikai variabilitás tényezői együttesen jelentkeznek, és igen nagy mértékben megnehezítik a magatartási szabályozómechanizmusok tiszta elkülönítését. Genetikailag homogén törzsek segítségével egyrészt a környezeti hatások, tanulás során kialakuló változások nagy biztonsággal felismerhetők, másrészt az etológiai kritériumok alapján meghatározott természetes magatartási jegyek kitűnő taxonómiai bélyegek, amelyek genetikai mechanizmusának felderítése értékes ismereteket nyújthat a magatartás szerveződéséről és evolúciójáról is.

A paradicsomhalból kialakított beltenyésztett törzsek jellemzésére és ellenőrzésére megfelelő genetikai markereket izoláltunk (Gervai–Csányi, 1984; Monostori et al., 1984; Gervai, 1986). A beltenyésztett törzsek és hibridjeik vizsgálata mellett a gerinces állatok genetikájának a legfejlettebb eszköze a rekombináns törzspopuláció vizsgálata. Ezt a módszert legelőször Bailey (1971) használta egereken. Két, egymástól sok tulajdonságban különböző beltenyésztett egértörzs keresztezésével F_1 hibrideket készített, és ezekből 39 generáción keresztüli testvérpárosítással homozigóta törzseket alakított ki. Miután a két eredeti szülői törzs homozigóta volt, a homozigóta törzsek e két törzs genomjának véletlenszerű kombinációit hordozzák. A szülői fenotípusoknak a megoszlása a törzspopulációban olyan adatokat szolgáltat, amelynek segítségével a genetikai architektúra számos fontos paramétere meghatározható. A rekombináns törzsek segítségével magatartási fenotípusokat – elkerülés (Oliverio et al., 1972), agresszió (Eleftheriou et al., 1974), tanulási képesség (Oliverio et al., 1973) – is vizsgáltak sikeresen (a genetikai technikák részletesebb ismertetését lásd Csányi, 1984).

Halakon mesterséges gynogenezis (a szűznemzés speciális formája) segítségével a testvérpárosításnál is gyorsabban lehet beltenyésztett törzsekhez jutni (Nagy–Csányi, 1982, 1984; Nagy et al., 1983). A paradicsomhalkból gynogenezis alkalmazásával készítettünk rekombináns törzspopulációt is (Gervai–Csányi, 1984, 1986a).

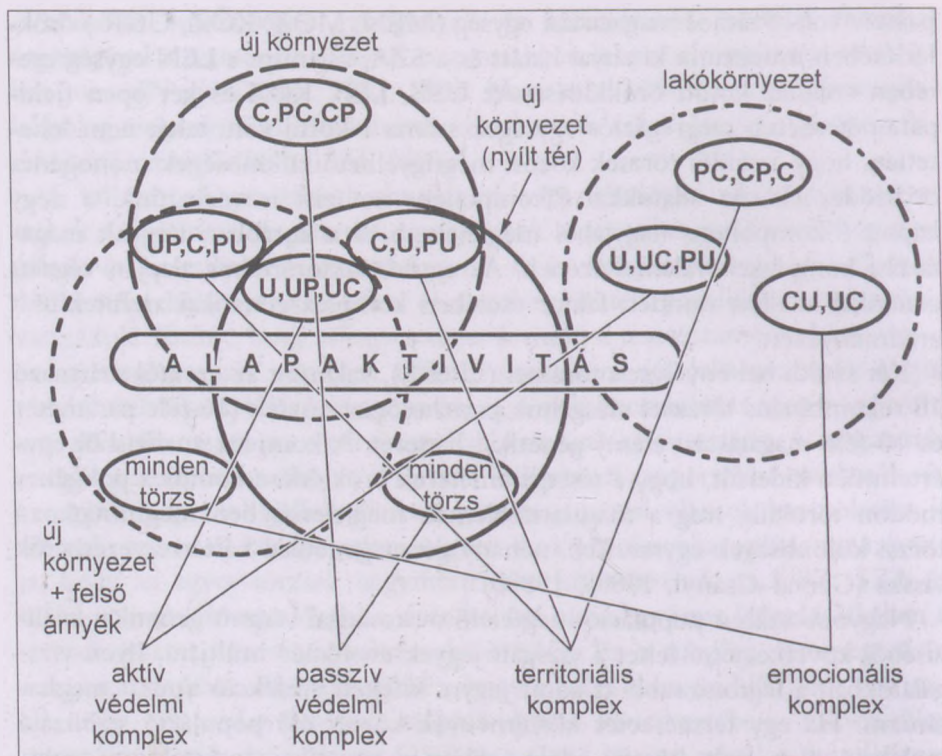
A különböző genetikai technikákkal a pszichológiai tesztek paramétereinek, valamint a magatartási egységeknek a genetikai architektúráját vizsgáltuk és hasonlítottuk össze. Az első ilyen vizsgálatban (Gervai–Csányi, 1985) négy beltenyésztett törzs és a kültenyésztett populáció magatartását vizsgáltuk. Kítűnt, hogy az egyes törzsek mind a tesztparaméterekkel, mind pedig a magatartási egységek időbeli eloszlásával jól jellemezhetők és jól megkülönböztethetők. A magatartási egységek heritabilitása igen nagy volt, ami jól alátámasztja az eredeti meghatározásaink relevanciáját. A magatartási egységek eloszlása alapján a törzsek különböző csoportokba oszthatók, és az egyes csoportok jellemzői az egyes magatartási elemek kapcsolatára is utalnak. Így az új környezetben végzett etológiai összehasonlítás azt mutatja, hogy az egyes törzsek nagymértékben különböznek az ÚSZ, SZA és CSÚ elemek időszázalékában, de e három elem együttes időszázalékában a törzsek között nincs szignifikáns különbség. Ez a megfigyelés megerősíti azt a már említett elképzelésünket, hogy a SZA elem az ÚSZ-ból származik, egy arra valamiképpen ráépülő gátlás következtében, valószínűleg ugyanilyen kapcsolat lehet az ÚSZ és a CSÚ között, végül is mindhárom elem helyváltoztatásra szolgál, de ismeretlen környezetben, averzív ingerek jelenlétében a normálisan használt ÚSZ helyén jelenik meg a SZA vagy CSÚ. Ezt támasztja alá a törzsek adatain végzett faktoranalízis is, a III. faktorban nagyobb pozitív terheléssel szerepel a CSÚ és a SZA, míg negatív a terhelése az ÚSZ-nak. Fontos itt felhívni a figyelmet arra, hogy ebben az esetben az egyes magatartáselemek egymásból származtathatóságáról van szó, nem pedig a korábban tárgyalt magatartási komplexekről, hiszen a CSÚ és a SZA az emocionális komplex része, amelynek nem tagja az ÚSZ. Az új magatartáselemek kifejlődését az evolúció során valószínűleg éppen a már kialakult elemekre rátelepedő, eltérő szelekciós hatásokat tükröző új motivációs központ szabályozó hatása hozta létre, mint ezt általában feltételezik a ritualizáció esetében is (Wickler, 1966).

Beltenyésztett törzsek keresztezésével kapott mendeli populációk viselkedését vizsgáltuk open field-tesztben, amit a magatartásegységek megfigyelésével egészítettünk ki, és a genetikai analízisben Mather–Jink (1971) parametrikus módszerét alkalmaztuk (Csányi–Gerlai, 1988). Az egyik törzs (U) általában magas aktivitással volt jellemezhető, a másik (P) viszont

passzív volt. Számos magartartási egység (MEN, MOZ, KÖZ, UGR) öröklődésében mutattunk ki anyai hatást és a SZA, valamint a LEN egység esetében szexhez kötött öröklődést. Az ÚSZ, LEB, KÖZ és két open field-paraméterben a szegregációs egységek száma 1 körül volt, tehát nem lehetetlen, hogy a szülői törzsek között megfigyelhető különbségek monogénes öröklődésűek. Az adatokkal főkomponens-analízist is végeztünk, a négy kapott főkomponens nagyjából megfeleltethető a korábban tárgyalt magartartási komplexek valamelyikének. Az egyedi faktorértékek alapján végzett genetikai analízis minden faktor esetében komplex genetikai architektúrát eredményezett.

Két szülői beltenyészett törzssel (U és S), valamint az ezektől származó 16 rekombináns törzssel vizsgáltuk pszichológiai tesztek (16-féle paraméter és 10-féle magartartási elem) genetikai háttérét. A komplex analízisből egyértelműen kiderült, hogy a tesztparaméterek öröklődése komplex poligénes módon történik, míg a magartartáselemek megjelenésében megmutatkozó törzsi különbségek egyszerűbb, néhány génes genetikai háttérre vezethetők vissza (Gervai–Csányi, 1989a, 1989b).

Nagyobb számú populáció megfelelő óvatossággal végzett genetikai analíziséből következtetni lehet a vizsgált jegyek evolúciós múltjára. Ilyen vizsgálatokban a legfontosabb az adott jegyre kifejtett szelekció típusát meghatározni. Ha egy természetes körülmények között élő populáció stabilizáló szelekció alatt volt hosszú ideig, akkor a genetikai architektúra ambidirekcionális (vagyis bizonyos gének az egyik, mások a másik irányban mutatnak dominanciát), ha a szelekció egyirányú, akkor a dominancia is egyirányú az összes génben. Ezek a megfontolások kellő óvatossággal átvihetők mesterségesen tartott laboratóriumi populációkra is, különösen akkor, ha additív genetikai hatások, valamint ambidirekcionális dominancia mutatható ki (Kabai–Csányi, 1978). Ilyen összetettebb vizsgálatot végeztünk három beltenyészett törzs felhasználásával készített diallél populációkkal, amelyeket otthoni környezetben és három különbözőképpen averzív idegen környezetben figyeltünk meg (ebből az egyik open field-teszt volt) (Gerlai–Csányi, 1989a, 1989b; Gerlai et al., 1989), és faktoranalízisből, valamint a magartartási adatok és a kapott faktorok genetikai analíziséből következtettünk a genetikai architektúrára. Az eredmények szerint additív genetikai varianciát és ambidirekcionális dominanciát lehet kimutatni a környezettől kis értékben függő mértékben minden magartartáselemnél és az ezekből adódó faktoroknál, vagyis az evolúció során a szelekció a köztes értékeknek kedvezett. Nyilvánvaló, hogy a minden helyzetben túlságosan aktív vagy a minden helyzetben túlságosan passzív viselkedés szelekciós



9. ábra

hátrányt jelentett. Elvileg is várható, hogy a komplex viselkedésformák elemeinél direkcionális szelekció ne alakuljon ki, mert a magatartás funkciója legtöbbször nem szűkíthető le egyes magatartási elemekre, hanem valójában a magatartási komplexek hatékonyságában nyilvánul meg. Ugyanazt az adaptív funkciót többféle módon kielégítheti az idegrendszer az egyes magatartási elemek megfelelő, környezetspecifikus összerakásával.

A különböző környezetekben különböző törzsek egyedein végzett megfigyelések faktoranalízise azt mutatta, hogy az egyes faktorszerkezetek többé-kevésbé azoknak a magatartási komplexeknek felelnek meg, amelyekről már beszámoltunk, de a különböző környezetekben az egyes egyedek a *genotípusra jellemző* magatartási komplexeket mutatnak. Vagyis a törzsek közötti genetikai különbségek az adott környezetnek megfelelő magatartási komplex kiválasztásában egyfajta speciális viselkedési stratégiában jelentkeznek (9. ábra).

A paradicsomhal és az élő környezet

Élőlények felismerése és megkülönböztetése

Az állatok számára az élő környezet, a fajtársak, a ragadozók, a prédaállatok képezik a környezet legfontosabb komponenseit. Minden állat rendelkezik olyan viselkedési formákkal, amelyek az élő környezettel való kapcsolatát szabályozzák, és ezek egy része genetikai szabályozás alatt áll. Földimókuskok (Owings–Coss, 1977), prérikutyák (Owings–Owings, 1979) előzetes tapasztalatok nélkül is felismerik a ragadozókat, és a megfelelő védekező viselkedésformákat mutatják. Ragadozómodelleket használva, Curio (1975) kimutatta, hogy naiv légykapók felismerik a természetes ragadozókat, de nem reagálnak az élőhelyükön nem található fajokra. Hirsch–Bolles (1980) hasonló eredményeket talált rágcslókkal. Arra is van bizonyíték, hogy egyes fajok ragadozókkal szembeni viselkedését a tanulás is jelentősen befolyásolja (Kruuk, 1976; Curio et al., 1978).

Ebben a fejezetben bemutatunk néhány kísérletet, amelyekkel vizsgálni kívántuk a paradicsomhalak viselkedését békés természetű és ragadozó fajok jelenlétében, különös tekintettel arra, hogy a ragadozókkal történő kölcsönhatást milyen ingerek szabályozzák, és milyen tanulási folyamatot indukál a ragadozóval való találkozás. Kíváncsiak voltunk arra, hogy az összehasonlító pszichológia által hagyományosan alkalmazott passzív elkerülési kondicionálás folyamatai miként vethetők össze a természetes ragadozó kiváltotta tanulási folyamatokkal. A kísérletekhez a legtöbb esetben kültényezett paradicsomhalakat használtunk. Az alkalmazott ragadozókat (csukát és harcsát), is laboratóriumunkban neveltük, hogy jól tűrjék a kísérleteknél alkalmazott manipulációkat, az akvárium körülményeket. Táplálásuk folyamatosan megfelelő méretű paradicsomhalakkal történt, tehát a ragadozó szempontjából a paradicsomhal megszokott táplálék volt.

Legelőször azt vizsgáltuk, hogy miként reagál a paradicsomhal akkor, ha életében először találkozik valamilyen más halfaj egy egyedével (Csányi, 1985a). A vizsgálatokhoz szeminaturális környezetet használtunk. A paradicsomhal az idegen faj (aranyhal vagy jóllakott csuka) egyedét mindig azonnal megközelítette, és egyértelműen „szemügyre vette”, azaz többször körbeúsztta (gondosan elkerülve a ragadozó fejét), alaposan megvizsgálta. Ez a viselkedés a korábban már leírt MKZ magatartási elemmel azonos. A MKZ-t nemritkán a fajtársakkal szemben használt agresszív uszonyfeszítés (PÓZ) szakította meg. Az idegen halak nem különösebben reagáltak a paradicsomhal vizsgálódására, az aranyhal rendszerint folytatta lassú úszkálását, a

jóllakott csuka pedig a felszín alatt pihent. Ha a találkozót néhány óra vagy néhány nap múlva megismételtük, akkor azt találtuk, hogy a paradicsomhalaknak jellegzetes vizsgálódása és agresszív viselkedése az első alkalommal megfigyeltnél jelentősen kisebb mértékű. A további találkozások során a vizsgálódási reakció időaránya még tovább csökkent. Figyelemre méltó azonban, hogy a reakció csökkenése sokkal gyorsabb volt a békés, mint a ragadozó halak esetében, noha ez utóbbiak ebben a kísérletben sohasem támadták meg a vizsgálódó paradicsomhalakat. A további kísérletekben egy élőlényről kialakult memória mértékének tekintettük a MKZ időszázalékának egy adott élőlényvel való első két találkozás között mérhető csökkenését.

Megvizsgáltuk azt is, hogy a paradicsomhalak milyen hosszú ideig emlékeznek az idegen halakra (Csányi et al., 1989). Azt találtuk, hogy a vizsgálódási reakciónak az első és második találkozó során megfigyelhető jellegzetes csökkenése a békés aranyhal esetében még akkor is kimutatható, ha a két találkozó között három hónap telt el. A paradicsomhal emlékezete tehát igen jó, hiszen élettartama természetes körülmények között nemigen lehet több egy évnél, és ez az állat már három hónapos korában felnőttnek számít. Végeztünk olyan kísérleteket is, amelyekben azt vizsgáltuk, hogy a már látott élőlény felismerése az egyed vagy magasabb kategória (pl. faji) jellegzetesség alapján történik-e. Nem jutottunk egyértelmű konklúzióra, sem bizonyítani, sem kizárni nem tudtuk az egyedi felismerést.

Bizonyos, hogy az idegen fajú halak felismerésében a szaglás is fontos szerepet játszik. Ha a paradicsomhalak szaglóidegeit átvágjuk, az ismeretlen fajú egyeddel történő ismételt találkozások során a MKZ-reakció nem csökken olyan nagy mértékben, mint a nem műtött állatoknál, 10-15 ismételt találkozás is szükséges ahhoz, hogy e reakció szignifikánsan csökkenjen. Tehát az idegen állatról kialakuló memórianyomok nemcsak a vizuális jelekre vonatkoznak, hanem egészen bizonyosan tartalmaznak a szaggal kapcsolatos elemeket is (Miklósi–Csányi, 1989).

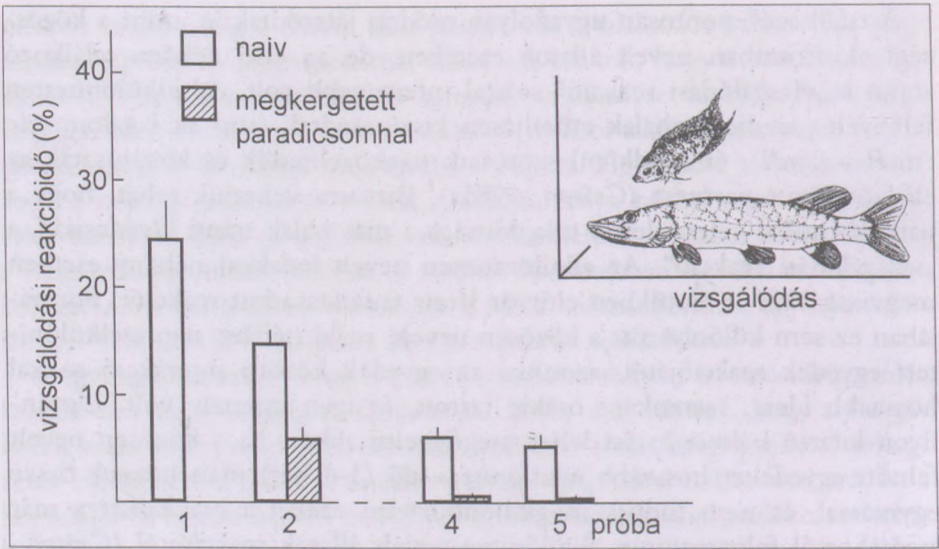
Sokat foglalkoztatott bennünket az a kérdés, hogy vajon a más élőlények iránti érdeklődés veleszületett tulajdonsága-e a paradicsomhalnak, vagy egészen korai élettapasztalatok tanítják meg, hogy megvizsgálja a környezetében előforduló élő lényeket. Ezt a kérdést klasszikus deprivációs kísérletekkel, olyan paradicsomhalak segítségével vizsgáltuk, amelyeket néhány sejtés embriókoruktól egyenként elkülönítve neveltünk. Gondoskodtunk arról, hogy ne láthassák fajtársaikat vagy az állatgondozókat, és ne lássák az akváriumok tüvegében a saját tükörképüket sem. Az így felnőtt paradicsomhalak aranyhállal vagy jóllakott csukával megrendezett találkozóját figyeltük meg. Ezek az állatok tehát életükben először találtak egy másik élőlényvel.

A találkozók pontosan ugyanolyan módon játszódtak le, mint a közösségi akváriumokban nevelt állatok esetében, de az első néhány találkozó során a „vizsgálódási reakció” sokkal intenzívebb volt. Az elkülönítetten felnevelt paradicsomhalak erőteljesen kiszínesedtek (ami az izgalom jele ennél a fajnál), és rendkívül szorosan megközelítették és körülúszták az először látott partnert (Csányi, 1985a). Biztosra vehetjük tehát, hogy a paradicsomhal veleszületett tulajdonsága a más halak iránti kíváncsiság, a „vizsgálódási reakció”. Az elkülönítetten nevelt halakkal néhány esetben megvizsgáltuk az életükben először látott fajtásra adott reakciót. Formájában ez sem különbözött a közösen nevelt, majd néhány napra elkülönített egyedek reakciójától, azonban az egyedek közötti interakció sokkal hosszabb ideig, esetenként órákig tartott, és igen intenzív volt. Ugyanilyen kitartó kölcsönhatást lehet megfigyelni akkor, ha a közösen nevelt felnőtt egyedeket hosszabb elkülönítési idő (3-4 hét) után hozzuk össze egymással, és nem tudtuk megkülönböztetni ezeket a reakciókat a már zigótakortól folyamatosan elkülönítve nevelt állatok reakcióitól (Csányi-Tóth, 1986).

A további kísérletekben azt vizsgáltuk, hogy mi módon reagál a paradicsomhal a támadó ragadozóra. Egyszerre 10-12 paradicsomhalat helyeztünk rövid időre az éhes csuka akváriumába. Az együtt úszó halrajból a ragadozónak sokkal nehezebb kiragadni a zsákmányt, a csuka ilyenkor kénytelen volt többször is kísérletezni a támadással, s így jó néhány percig eltartott, amíg sikerült egy paradicsomhalat megfognia. A sikertelen támadások közben a csuka a paradicsomhalakat alaposan megkergette, és néhányukat meg is harapta. Míg első áldozatának elnyelésével bajlódott, a többi, immár „tapasztalt”, paradicsomhalat biztonságos helyre menekítettük. A kísérlet folytatásaként másnap egyenként helyeztük őket egy olyan akváriumba, amelyben egy jóllakott csuka volt.

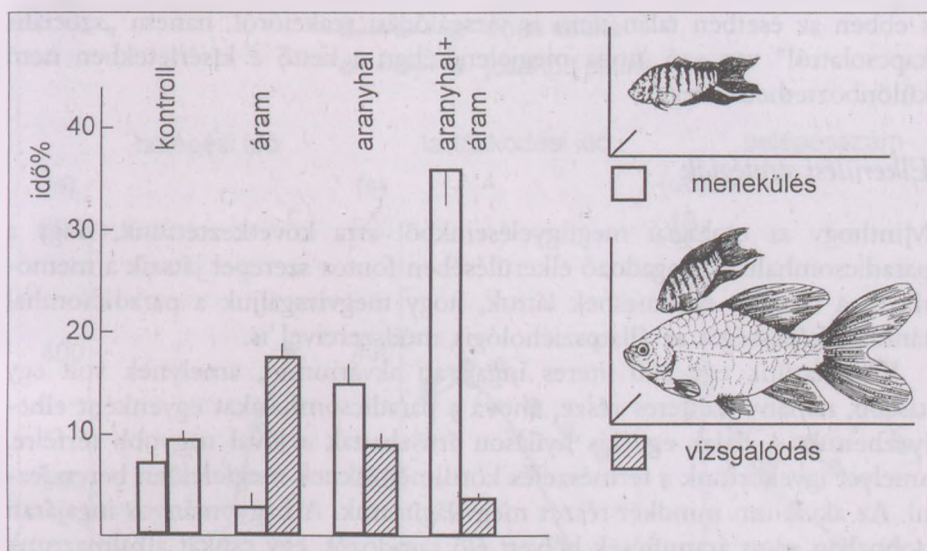
A megfigyelések során kitűnt, hogy a megkergetett paradicsomhalak vizsgálódási reakciója nagymértékben lecsökkent a tapasztalatlan állatokéhoz képest (10. ábra). Vizsgálódás helyett az egyszerű megkergetett állatok sokkal hosszabb ideig menekültek. A megkergetett és a tapasztalatlan paradicsomhalak viselkedésében mutatkozó különbségeket úgy értelmezhetjük egységesen, ha feltételezzük, hogy az éhes csuka támadásakor a félelem és sok esetben a csukaharapás okozta fájdalom hatására az állatok megtanulták, hogy jobb a csukát elkerülni.

Ezt a feltételezésünket még egy további bizonyítékkal tudtuk alátámasztani. Megpróbáltunk ugyanis egy békés aranyhalat elkerülendő ragadozóvá „alakítani”, mint a következő kísérletekből kitűnik, eredményesen.



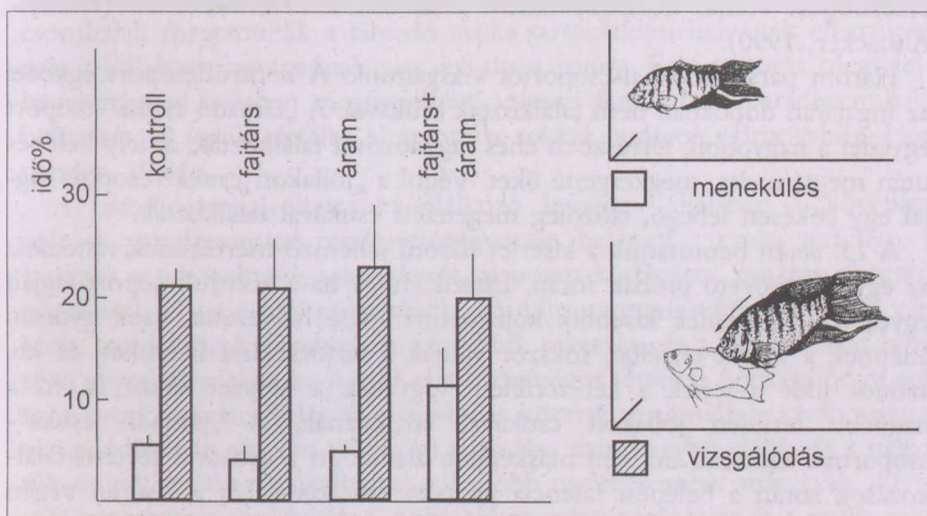
10. ábra

Úgy okoskodtunk, hogy ha a ragadozó elkerülésének legfőbb motívuma a paradicsomhalat a ragadozó jelenlétében érő fájdalom, akkor enyhe áramütések alkalmazása egy békés természetű aranyhalat jelenlétében ez utóbbit is félelmissé teszi. Egy kisebb akváriumba egy aranyhalat helyeztünk, majd egyenként paradicsomhalakat, ezután elektródák segítségével fél perc alatt hat enyhe áramütést mértünk a két állatra. Kontrollként olyan paradicsomhalak szolgáltak, amelyek egyedül vagy amelyek aranyhallal, de áramütés nélkül, valamint áramütéssel, de aranyhal nélkül kerültek a kísérleti akváriumba. Másnap egy a természetes környezetet utánozó akváriumban újra egyenként megfigyeltük a különbözőképpen kezelt paradicsomhalak és az aranyhal találkozását. A MKZ magatartásegység azoknál az állatoknál volt a legalacsonyabb, amelyek az áramütést az aranyhal jelenlétében kapták. Az összes többi csoportban a vizsgálódási reakció jóval magasabb volt, különösen azoknál az állatoknál, amelyeket egyedül ért a kellemetlen áramütés. A MEN viszont azoknál az egyedeknél volt a legmagasabb, amelyek az aranyhal jelenlétében kapták a kellemetlen áramütést, a többi csoportnál a menekülési reakció jóval kisebb (11. ábra). Arra is rájöttünk, hogy áramütésekkel kizárólag idegen fajok egyedei „alakíthatók át” elkerülendő objektumokká. A kísérleteket ugyanis pontosan, az előbb leírt módon, elvégeztük úgy is, hogy aranyhal helyett egy másik paradicsomhalat használtunk.



11. ábra

A 12. ábrán mutatjuk be a kísérlet eredményét, a kezelt csoportok egyedinek második találkozását a fajtárs paradicsomhalakkal. Látható, hogy a különböző kezelés ellenére a vizsgálódási reakció teljesen azonos mértékű,



12. ábra

s ebben az esetben talán nem is vizsgálódási reakcióról, hanem „szociális kapcsolatról” van szó, noha megjelenésében a kettő e kísérletekben nem különböztethető meg.

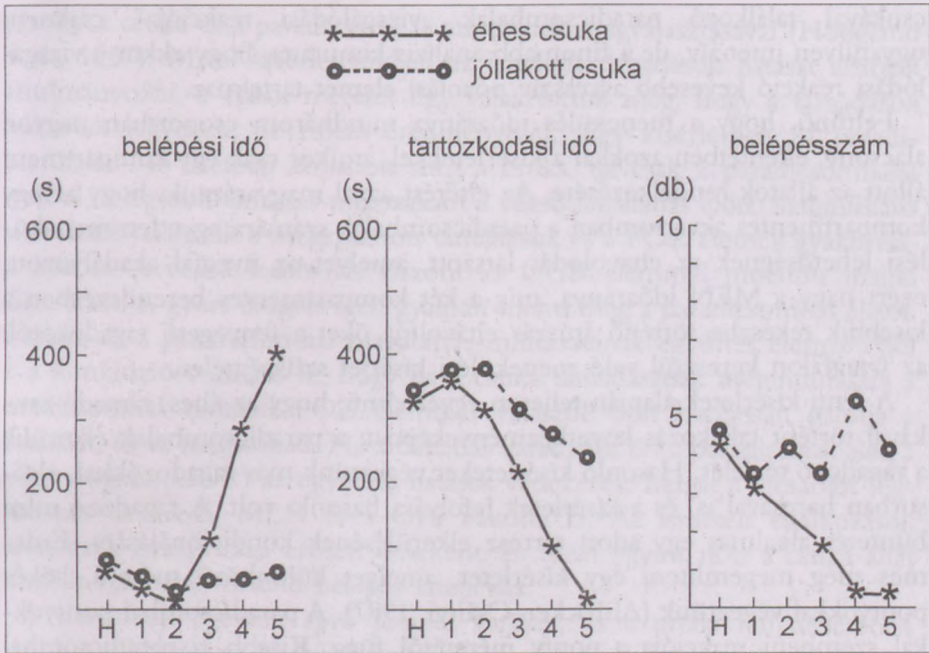
Elkerülési stratégiák

Minthogy az etológiai megfigyeléseinkből arra következtettünk, hogy a paradicsomhalnál a ragadozó elkerülésében fontos szerepet játszik a memória és a tanulás, érdemesnek láttuk, hogy megvizsgáljuk a paradicsomhal tanulási képességét az állatpszichológia módszereivel is.

Készítettünk egy 300 literes ingajárati akváriumot, amelynek volt egy kisebb, néhány tízliteres része, ahova a paradicsomhalakat egyenként elhelyezhettük. A halak egy kis nyíláson átúszhattak a jóval nagyobb térfelre, amelyet igyekeztünk a természetes körülményeknek megfelelően berendezni. Az akvárium mindkét részét megvilágítottuk. A hagyományos ingajárati dobozban adott áramutések helyett élő ragadozót, egy csukát alkalmaztunk „büntetésként”. A csuka nem hagyhatta el a nagyobbik térfelet, mert számára a két részt összekötő nyílás túlságosan kis méretű volt. Az etológiai megfigyelések mellett mértük az ingajárati kísérletekben szokásos három jellegzetes adatot is, a *belépési latenciát*, a *belépések számát* és a *tartózkodási időt*, ami ez esetben az ingajárati akvárium nagyobbik, esetenként a csuka által lefoglalt részében töltött időt jelenti. Mielőtt a tulajdonképpeni kísérlet elkezdődött volna, hozzászoktattuk a halakat a berendezéshez (Csányi–Altbäcker, 1990).

Három paradicsomhal-csoportot vizsgáltunk. A kontrollcsoport egyedei az ingajárati dobozban nem találkoztak csukával. A „támadó csuka”-csoport egyedei a nagyobbik térérszben éhes ragadozóval találkoztak, amely belépés után megtámadta, megkergette őket. Végül a „jóllakott csuka”-csoport tagjai egy békésen lebegő, előzőleg megettetett csukával találkoztak.

A 13. ábrán bemutatjuk a kísérlet három jellemző mértékének változását az egymást követő próbák során. Látszik, hogy ha a kontrollcsoport tagjait egyesével a készülék kisebbik kompartmentjébe helyezzük, azok gyorsan átlépnek a másik térfelbe, sokszor váltják a tartózkodási helyüket, és kb. azonos időt töltenek a két térfelén. Ugyanez a helyzet akkor is, ha a nagyobb térfelén jóllakott csukával találkoznak. A „támadó csuka”-csoportnál azonban minden másképpen alakul. Itt a csukával történt találkozások során a belépési latencia gyorsan emelkedik, és a kísérlet végén már csak kevesen lépnek be a csuka térfelére, legtöbb egyed a kísérlet alatt a kisebbik kamrában úszkált. A belépésszám és a csuka térfelén mért tar-



13. ábra

tózkodási idő szintén gyorsan csökken. Világosan látható, hogy a paradicsomhalak megtanulták a támadó csuka tartózkodási helyének elkerülését, míg a jóllakott ragadozónak nincsen ilyen hatása. Ez a változás megfelel a hagyományos tesztben megfigyelhető viszonyoknak, ha a paradicsomhalak belépését az egyik térfélre elektromos sokkal büntetik (Brookshire–Hoglander, 1968).

A paradicsomhal–éhescsuka-találkozó lefolyása általában a következő volt. A paradicsomhal rendszerint gyorsan belépett a csuka térfelére, és azonnal megközelítette a ragadozót, alaposan körbejárta, gyakran agresszív pózolással. Ha a csuka megtámadta, mindig uszonyfeszítő pózolással válaszolt, majd idővel visszaúszott a kisebbik rekeszbe, és a támadásokat követően egyre kevesebbszer hagyta el a biztonságos terelet. A vizsgálódást sokszor gyors visszafordulás és eltávolodás követte. Az intenzív kíváncsiság és vizsgálódás csak a csuka többszöri támadása után hagyott alább, és a negyedik-ötödik találkozó alkalmával a legtöbb paradicsomhal már csak „kívülről” nézegette a ragadozót. S noha akkor már nem úszott át a csuka rekeszébe, időnként a biztonságos térfélről figyelte a mozdulatait. A jóllakott

csukával találkozó paradicsomhalak „vizsgálódási reakciója” csaknem ugyanilyen intenzív, de a finomabb analízis kimutatta, hogy ekkor a vizsgálódási reakció kevesebb agresszív pózolási elemet tartalmaz.

Feltűnő, hogy a menekülés időaránya mindhárom csoportban nagyon alacsony, ellentétben azokkal a kísérletekkel, amikor csak egy kompartment állott az állatok rendelkezésére. Az eltérést azzal magyarázzuk, hogy az egy kompartmentes akváriumban a paradicsomhalak számára egyetlen menekülési lehetőségnek az eltávolodás látszott, amelyet az üvegfal akadályozott, ezért nagy a MEN időaránya, míg a két kompartmentes berendezésben a kisebbik rekeszbe történő átúszás eltávolítja őket a fenyegető ragadozótól, az üvegfalon keresztül való menekülési kísérlet szükségtelen.

A fenti kísérletek alapján teljesen egyértelmű, hogy az éhes, támadó csukával történt találkozás következményeképpen a paradicsomhalak elkerülik a ragadozó térfelét. Hasonló kísérleteket végeztünk más ragadozókkal, elsősorban harcsával is, és a kísérletek lefolyása hasonló volt. A ragadozó mint büntetés alkalmas egy adott térrész elkerülésének kondicionálására. Érdekes még megemlíteni egy kísérletet, amelyet különböző méretű, békés pontyokkal végeztünk (Altbäcker–Csányi, 1987). A paradicsomhal pontyokkal szembeni reakciója a ponty méretétől függ. Kisebb, a paradicsomhal 6–7 cm-es méretével azonos egyedeket hosszán vizsgáltnak, és a ponty által elfoglalt térrész látogatottsága tetemesen megnő. Nagy termetű ponty (30 cm hosszú) esetében az első néhány találkozás az éhes csukához hasonlóan elkerülést vált ki, noha a ponty nem támadja meg paradicsomhalat. A 3–4. találkozás után az elkerülési reakció csökkenni kezd, és az 5–6. találkozásra már nem is mutatható ki, a paradicsomhalak nem tartanak többé a nagy pontyoktól. Ezt a megfigyelést azért tartjuk fontosnak, mert világosan mutatja a tapasztalat és a tanulás szerepét a paradicsomhal és az idegen állat viszonyában. A jóval nagyobb ismeretlen pontytól a paradicsomhal nyilvánvalóan fél, de miután az ismételt találkozások és az óvatos exploráció során semmiféle kellemetlenség nem éri, habituálódik a ponty jelenlétéhez.

Néhány kísérletben együtt vizsgáltuk a ragadozók (csuka, harcsa) és a paradicsomhal viselkedését, annak felderítésére, hogy a különbözőképpen vadászó ragadozókkal szembeni védekezés megkülönböztethető-e (Altbäcker, 1993). A csukával történő találkozás első perceit – akár jóllakott, akár éhes csukáról volt szó – az ORI és PÓZ elemek megjelenése jellemezte a paradicsomhal viselkedésében. A jóllakott csukához idővel hozzá szokik, és mindkét elem időszázaléka tetemesen csökken. Ha az éhes csuka néhányszor támadással próbálkozik, a PÓZ gyakorisága tetemesen megnő. Itt említenénk meg, hogy a csuka támadásainak sikerét elég jól lehet befo-

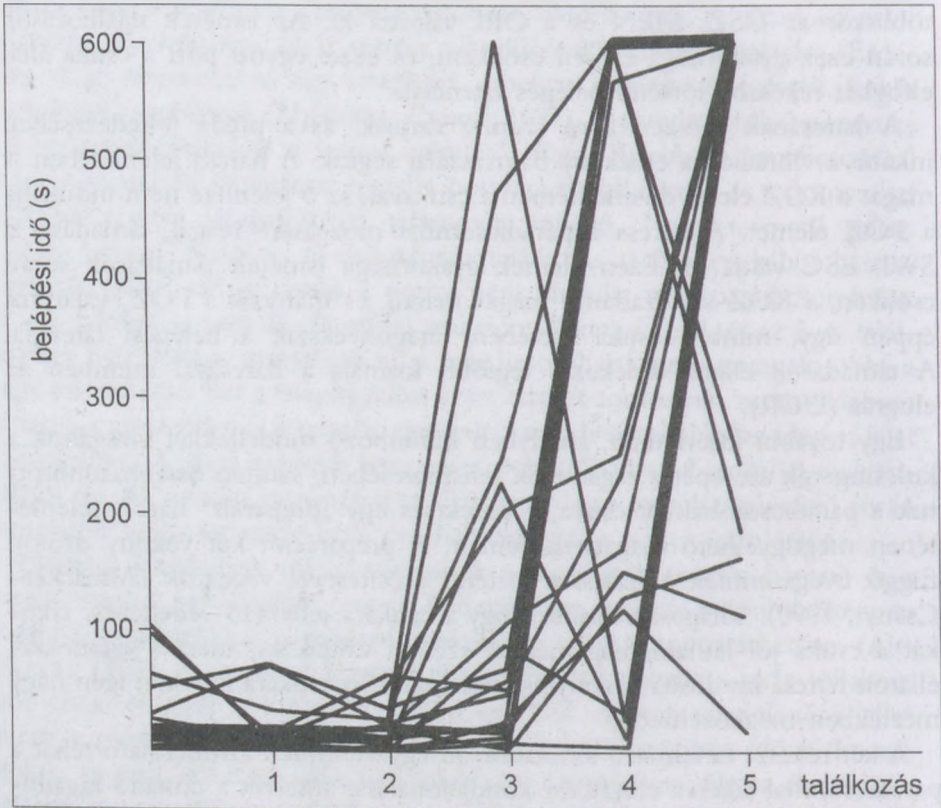
lyásolni a csuka és a paradicsomhal méretének megválasztásával (Hoogland et al., 1957). Mivel kísérleteinkben az ismételt támadások hatását akartuk tanulmányozni, a csuka méretét úgy választottuk meg, hogy a támadások gyakoriak legyenek, de ritkán eredményesek. Egy kísérletben 21 paradicsomhalat 245 esetben támadott meg a csuka, de csak 2 paradicsomhalat nyelt el, a legtöbb támadás megszakadt a végső lerohanás előtt. Szignifikáns korrelációt találtunk a megszakított támadások és a PÓZ elemek gyakorisága között. A végső lerohanás viszont az UGR elemmel mutatott magas korrelációt. A gyors elugrás igen gyakran menti meg a paradicsomhal életét. A csuka és a paradicsomhal magatartás-mintázatának együttes elemzéséből az a konklúzió vonható le, hogy ha a csuka támadásának megindulására a paradicsomhal azonnal PÓZ elemmel válaszol, ami hatásosan gátolja a támadást, és az megszakad. Ha a támadás váratlanul éri a paradicsomhalat, a gyors elugrás (UGR) az egyetlen hatásos védekezés. Magát a támadást legtöbbször az ÚSZ, MEN és a ORI váltotta ki. Az ismételt találkozások során ezek gyakorisága erősen csökkent, és ezzel együtt nőtt a csuka által elfoglalt rekeszbe történő belépés latenciája.

A harcsának egészen apró szemei vannak, és a préda felfedezésében inkább a vibrációkra érzékeny bajuszszálai segítik. A harcsa jelenlétében is magas a KÖZ elem, de ellentétben a csukával, az ő jelenléte nem indukálja a PÓZ elemet. A harcsa a paradicsomhal mozgására reagál, támadását a SWI, ESC váltja ki. Ezen elemek gyakorisága ismételt támadások során csökken, a KÖZ változatlanul magas marad, és hiányzik a PÓZ, valamint éppen úgy, mint a csuka esetében, megnövekszik a belépési latencia. A támadások elleni védekezés legfőbb formája a harcsával szemben az elugrás (UGR).

Egy további kísérletben, amelyben különböző modellekkel vizsgáltuk a kulcsingerek szerepét a ragadozók felismerésében, szintén összehasonlítottuk a paradicsomhalnak csuka, a harcsa és egy „preparált” harcsa jelenlétében megfigyelhető magatartáselemeit. A preparációt két vékony dróton függő üvegszemnek a harcsára történő erősítésével végeztük (Altbäcker-Csányi, 1990). Világosan kitűnt, hogy a csukára jellemző védekezési taktikát a csuka jól látható, nagyméretű szemei váltják ki, mert a szemekkel ellátott harcsa kiváltotta uszonyfeszítési reakció a csukára kapottat igen nagy mértékben megközelítette.

A két rekeszt tartalmazó akváriumban egyértelműen kimutatható tehát a paradicsomhal sikeres elkerülési kondicionálása, amelyet a támadó ragadozóval való kölcsönhatás fejleszt ki. A paradicsomhal különböző elkerülési stratégiákat mutat, attól függően, hogy milyen ragadozóval kerül szembe,

az elkerülés módját a fizikai környezet is erősen befolyásolja, hiszen az egykompartmentes térben a MEN az egyetlen lehetséges stratégia, míg a kétkompartmentes akváriumban a ragadozót tartalmazó térfél elkerülése. A paradicsomhal tanulása tehát nyilvánvaló, szerettük volna a tanulási folyamat és a magatartáselemek közötti kapcsolatot, ha van ilyen, felderíteni. Megvizsgáltuk tehát, hogy az elkerülésre sikeresen kondicionált paradicsomhalaknál kimutatható-e valamiféle korreláció a sikeres elkerülés (a belépési latencia növekedése) és a megelőző események valamelyike, pl. a ragadozó térfelén való tartózkodási idő, a ragadozó támadásainak száma stb. között. Semmiféle ilyen összefüggést nem sikerült találni. Ha a sikeresen kondicionált csoport elkerülési latenciájának átlaga helyett az egyes egyedek adatait ábrázoljuk, mint ezt korábban már Krecsevszkij (1932) is igen hatékonyan alkalmazta, kiderült, hogy a kondicionálási folyamat nem fokozato-



14. ábra

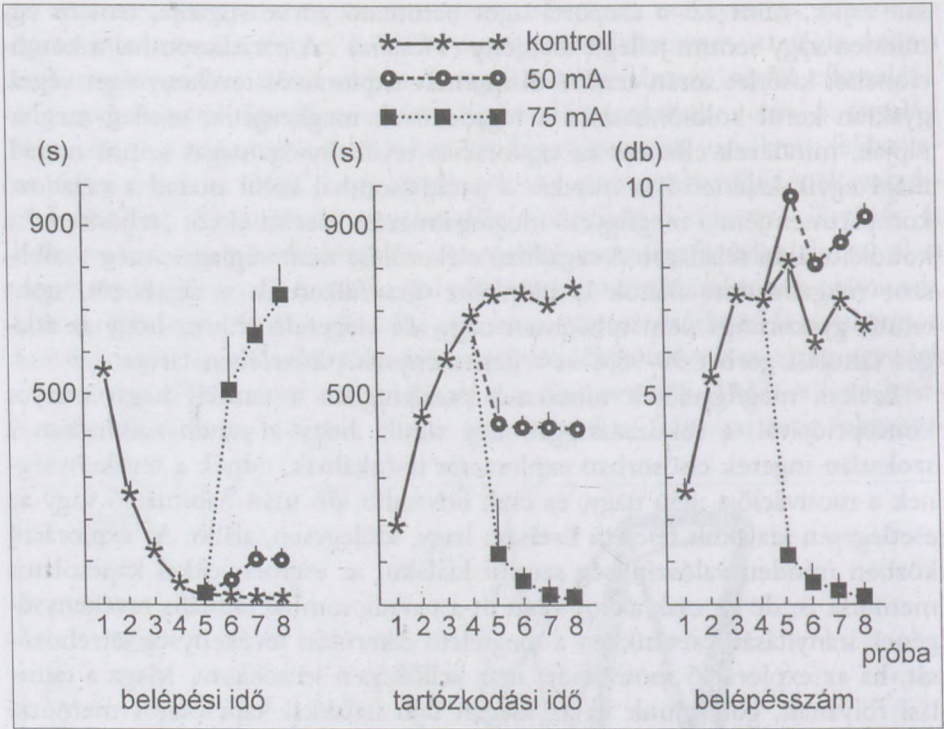
san zajlik, mint azt a csoportátlagot bemutató görbe sugallja, hanem egy minden vagy semmi jellegű esemény (14. ábra). A paradicsomhal a kondicionálási kísérlet során rendkívül intenzív explorációs tevékenységet végez, gyakran kerül kölcsönhatásba a ragadozóval, megkergetik, esetleg megharapják, mindezek ellenére az explorációs tevékenység magas szintű marad, majd egyik kísérletről a másikra a paradicsomhal kívül marad a ragadozó kompartmentjén, a megfigyelő megfogalmazása szerint ekkor „teljesítette” a kondicionálási feladatot. A ragadozó elékerülése nem végleges, még a többször megtámadott állatok is időnként újra felkeresik a ragadozót, noha ennek gyakorisága nem túlságosan nagy, de elegendő ahhoz, hogy az átlagos tanulási görbét 90-95%-os teljesítményszint közelében tartsa.

Ezek a megfigyelések nincsenek összhangban a tanulás hagyományos koncepciójával, a fokozatosággal, úgy tűnik, hogy a paradicsomhalban a szokatlan ingerek elsősorban explorációt indukálnak, ennek a tevékenységnek a motivációja igen nagy, és csak hosszabb idő után habituáció vagy az esetlegesen kialakult félelem hatására hagy, időlegesen, alább. Az exploráció közben minden valószínűség szerint kialakul az eseményekkel kapcsolatos memória is, de ez csak akkor veszi át a paradicsomhal aktuális tevékenységének irányítását, esetünkben a megfelelő elkerülési tevékenység létrehozását, ha az exploráció motivációja már kellőképpen lecsökkent. Maga a tanulási folyamat, gondolunk itt az idegen fajú halakkal kapcsolatos memória gyors és tartós kiépülésére, valószínűleg nem fokozatos, hanem minden vagy semmi típusú.

Exploráció a hagyományos ingajáratati dobozban

Talán fölösleges említeni, hogy az efféle hosszabb munkát összefoglaló beszámolók logikája nem azonos a kísérletek során alkalmazott logikával, sok kérdés, amit ma a vizsgálatok kiindulási pontjának tekintünk, utólag bukkan fel. Így például a paradicsomhal szemnaturális körülmények közötti kondicionálása során kimutatott explorációs tevékenységet tulajdonképpen a legelső kondicionálási kísérleteinkben figyeltük meg, az összehasonlító pszichológia által alkalmazott hagyományos passzív elkerülési kondicionálási tesztben (Csányi, 1986), és jellemző módon elég sok vitánk volt a különböző lektorokkal arról, hogy mennyiben van jogunk egyáltalán explorációs tevékenységről beszélni.

A passzív elkerülési kondicionálás vizsgálatára kisméretű (kb. 16 l) ingajáratati akváriumot használtuk, amelynek egyik rekesze sötét, a másik pedig átlátszó volt. Ebbe egyenként helyeztük bele a paradicsomhalakat tíz napon



15. ábra

át, naponta negyedórára. Az első hat alkalommal a halak csak „ismerkedtek” az ingajárati dobozzal, semmiféle kellemetlenség nem érte őket. Hamarosan megszokták a berendezést, az idő nagyobb részét a sötét térfélen töltötték, de elég gyakran, egy-egy próba alatt 7-8 alkalommal is kijöttek, és körülúszkálták a berendezés világos térfelét is. Legelőször azt vizsgáltuk meg, hogy a sötét térfélen enyhe áramütéseket alkalmazva, mi módon tanulja meg a paradicsomhal, hogy a sötét kamrát elkerülje. Mértük a belépési latenciát, a sötét térfélre való belépések számát, valamint a sötétben tartózkodás idejét. Ez a három mérték nagyon jól tükrözi a tanulási folyamatot. A 15. ábrán bemutatjuk, hogyan változnak ezek az értékek akkor, ha 50, illetve 75 mA erősségű áramütésekkel büntetjük a sötét térfélre úszást. A nagyobb áramerősséggel „büntetett” csoport viselkedése teljesen egyértelmű. Az áramütések hatására lecsökken a belépések száma és a tartózkodási idő, valamint jelentősen megnövekszik a belépési latencia, húsz állatból az utolsó próbán mindössze három lépett be rövid időre a

sötét rekeszbe. A paradicsomhalak tehát kitűnően s gyorsan megtanulták, hogy a kellemetlen kamrát elkerüljék. Bonyolultabb a gyengébb árammal kezelt állatok viselkedésének értelmezése.

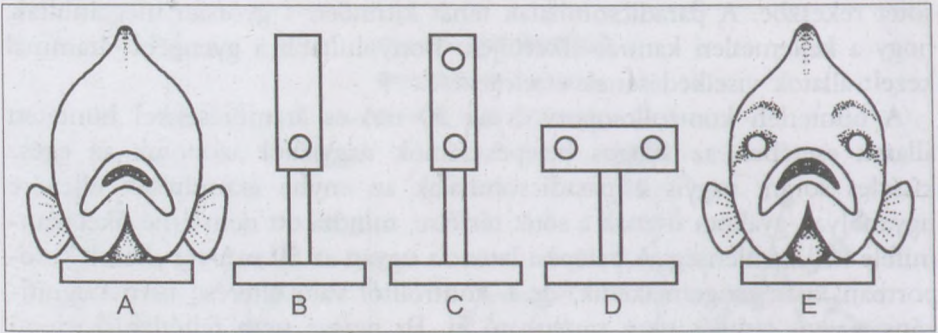
A büntetlen kontrollcsoport és az 50 mA-es áramütésekkel büntetett állatok esetében az átlagos belépésszámok nagyjából azonosak az egész kísérlet során, vagyis a paradicsomhalak az enyhe áramütések ellenére ugyanolyan gyakran úsznak a sötét térfelre, mintha ott nem érné őket semmiféle kellemetlenség. A belépési latencia ugyan az 50 mA-rel „kezelt” csoportban kissé megemelkedik, de a kontrolltól való eltérése nem szignifikáns, vagyis tanulás nem mutatható ki. Ez persze nem feltétlenül jelenti azt, hogy az állat nem emlékszik a kellemetlen tapasztalatra, csupán annyit állíthatunk, hogy ez a tapasztalat nem annyira kellemetlen, hogy a paradicsomhal a sötét térfelet teljesen elkerülje. Az egyetlen mérték, amelynek változásán a gyenge áramütés hatása jól észrevehető, a sötét térfelet töltött idő, ami a kontrollcsoporthoz képest felére csökkent. Ez minden bizonnyal annak a következménye, hogy az 50 mA-es áramütés mégis kellemetlen. Különösen érdekes ez az utóbbi adat, ha meggondoljuk, hogy félannyi sötétben töltött idő ellenére ugyanannyi maradt a belépések száma, mint a kontrollcsoportban, tehát a benn töltött időre számítva a belépésszám kétszeresére nőtt. Ezeket az adatokat csak úgy lehet egyszerűen és az etológiai megfigyelésekkel összhangban magyarázni, ha feltételezzük, hogy itt is a paradicsomhal „vizsgálódási reakciója” jelent meg a kellemetlen, de még nem túlságosan erős áram hatására. Vagyis a tanulási folyamatot mindig kíséri az explorációs tevékenység, és ezt csak más természetű motivációk dominanciája vagy a kíváncsiság kielégítése szünteti meg átmenetileg.

Ez a kísérlet egyben azt is igazolja, hogy a hagyományos ingajárati dobozban mérhető adatokból kellő körültekintéssel jogosan lehet következtetni a természetes körülmények között bekövetkező folyamatokra, de teljes értékű analízist csak akkor végezhetünk, ha szemügyre vesszük az etológiai megfigyelések révén nyert adatokat is.

Kulcsingerek a tanulásban

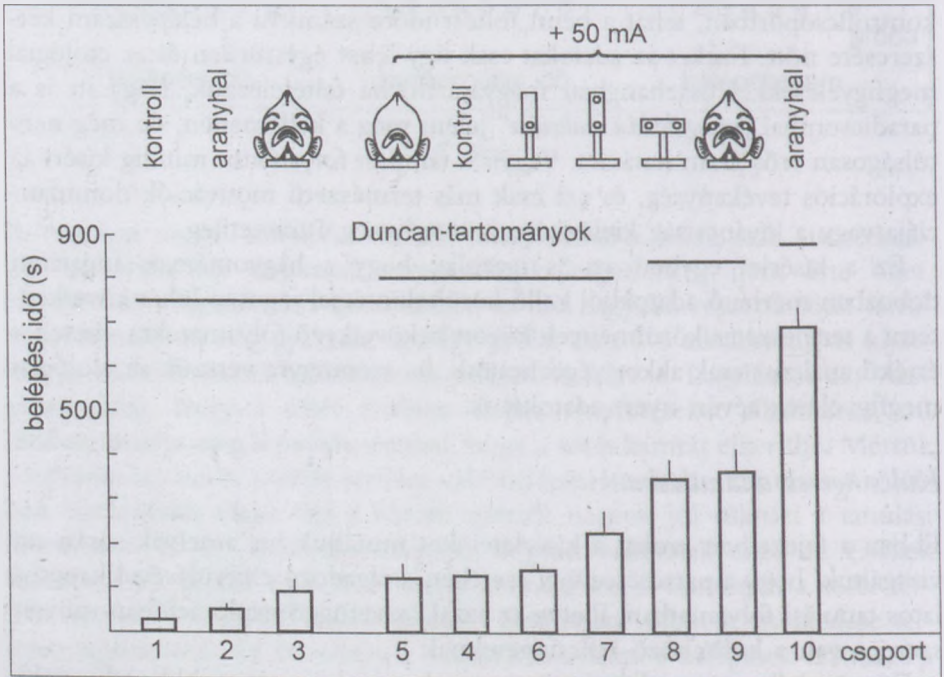
Ebben a fejezetben azokat a kísérleteinket mutatjuk be, amelyek során azt vizsgáltuk, hogy a paradicsomhal esetében a ragadozó elkerülésével kapcsolatos tanulási folyamatban, illetve az azzal összefüggő explorációban milyen szerepe van a különböző kulcsingereknek.

Egy modellsorozatot készítettünk, amelynek tagjai egyre jobban hasonlítottak egy igazi halra (16. ábra). A modelleket a kisebb méretű ingajárati



16. ábra

dobozban próbáltuk ki. Kondicionálási kísérletet végeztünk, azzal a módosítással, hogy a szoktatási idő (6 próba) után valamelyik modellt is elhelyeztük a sötét térfélen. A kísérleti csoportok egy részét a modell elhelyezése mellett a szokásos módon az enyhe áramütésekkel (50 mA) büntet-



17. ábra

tük (Csányi, 1986). Ez az áramerősség önmagában még nem volt elegendő a sikeres kondicionáláshoz. A kísérletben szerepeltek még olyan csoportok is, amelyek modell helyett egy élő aranyhalat találtak a készülék sötét térfelén, és kondicionálás esetén ennek jelenlétében kapták a kellemetlen 50 mA-es áramütéseket. A 17. ábrán a bonyolult kísérlet eredményei közül a legjellemzőbbet, a belépési latencia változását mutatjuk be az egyes csoportoknál. Önmagukban sem a modellek, sem az élő aranyhal jelenléte, sem az áramütés nem okozott jelentős változást a belépési latenciában. Nem emelkedett meg a belépési latencia akkor sem, amikor az „egylámpás” vagy a „szem nélküli” halfejet áramütéssel együttesen használtuk. Jelentősen megnőtt viszont a belépési latencia, ha a büntetést a többi modell jelenlétében alkalmaztuk. A legnagyobb latencianövekedést az élő aranyhal jelenlétében kondicionált csoport esetében kaptuk, ennél kevésbé, de szintén jelentősen megemelkedett a belépési latencia azokban a csoportokban, amelyek két egymás melletti lámpát, két „szemet” hordozó modellt találtak a sötét térfelén. Ennél kisebb mértékű volt a belépési latencia növekedése a két egymás alatt elhelyezett lámpát viselő modell jelenlétében.

Az automatikus adatrögzítésen kívül az állatok viselkedésének megfigyelése is igen érdekes volt. Azok, amelyek az aranyhal vagy a két szemmel ellátott modell jelenlétében kapták az elektromos áramot, gyorsan elhagyták a sötét térfelet, de rendszerint azonnal visszafordultak, visszaúsztak a kapuhoz, és figyelmesen nézegettek be a sötét térfélre. Hasonló viselkedést a többi csoport tagjainál nem tapasztaltunk.

További kísérletekben vizsgáltuk a szemek nélküli, mozdulatlan, hal formájú testtömeg, négyzetben elhelyezett üvegszemek, valamint vékony dróton lógó üvegszemek és bizonyos kombinációik hatását a feszítési reakció (PÓZ) kiváltására (Csányi, 1993). Önmagukban a vízbe lógatott szemek nem váltottak ki semmilyen reakciót. Az exploráció enyhébb formáját, a KÖZ reakciót, minden hal formájú tárgy kiváltotta. Erőteljesebb, sok uszonyfeszítéssel (PÓZ) járó reakciót a szemekkel ellátott, hal formájú test váltotta ki, a leghatékonyabb a két vízszintesen elhelyezkedő szemű makett volt.

A modellkísérletek eredményei alapján elég nagy biztonsággal állítható, hogy a paradicsomhal számára egy testformán elhelyezkedő szemek vagy ahhoz hasonló, egymás melletti két folt kiváltja a feszítés elemét. A nagy szemű csuka vagy a kulcsingert tartalmazó modellek jelenlétében jelentékeny elkerülési tanulás mutatható ki, és abban az esetben, ha a „modell” mozog is, mint az aranyhal, gyakorlatilag egyetlen próba elegendő ahhoz, hogy kellemetlen ingerforrás tartós elkerülése alakuljon ki. Ennek alapján

valószínű, hogy a mozgás maga is kulcsinger. Mint említettük, a szaglásnak is szerepe van az idegen halak felismerésében, tehát igen valószínű, hogy az élő aranyhállal kapott rendkívül gyors kondicionálásban a szagkulcsok is szerepet játszottak.

Bizonyos, hogy amennyiben a kulcsinger jelenlétében fájdalom éri az állatot, elkerülési tanulás történik, de vajon mit tanul meg a paradicsomhal? Azt, hogy elkerülje a veszedelmes helyet, vagy azt, hogy elkerülje a kulcsinger forrását? Ezt a kérdést a következő kísérlet segítségével válaszoltuk meg (Csányi–Lovász, 1987). Két különbözőképpen berendezett ingajáratú akváriumba helyeztük a paradicsomhalakat, véletlen kiválasztással. Az egyik akvárium biztonságos volt, ott sokkot sohasem kaptak, a másik akváriumban egyes csoportok erős sokkot, mások az erős sokkal együtt halfejet utánozó modellt kaptak. Az eredmények azt mutatták, hogy a sokk önmagában és a sokkal kombinált modell is nagyon eredményesen készítette a paradicsomhalakat a sötét térfél elkerülésére. Lényeges különbség volt azonban abban, hogy a csak sokkot kapott csoportok egyedei az elkerülési viselkedésüket nagymértékben kiterjesztették a biztonságos akváriumra is, ahol pedig büntetést sohasem kaptak. A modellel együtt büntetett csoport tagjai ilyen elkerülést nem mutattak, a biztonságos akvárium mindkét kompartmentjében egyformán mozogtak. Ha a sokkot és modellt kapott csoport menetrendjébe olyan próbákat iktattunk, amikor a büntetést megszüntettük, és a modellt eltávolítottuk, a paradicsomhalak azonnal felkeresték a korábban elkerült sötét térfelet. Az elkerülés tehát nem a helynek, hanem a kulcsinger hordozójának szólt!

Az elkerülési kondicionálás genetikai háttere

Az elkerülési kondicionálás néven ismert jelenség – akár a laboratóriumban tanulmányozott eseteit, akár természetes körülmények közötti előfordulását tanulmányozzuk – roppant összetett. Felfoghatjuk sajátos viselkedési jelenségnek is, az állatok különféle akciókat hajtnak végre, amelyeket mi bizonyos körülmények között aktív vagy passzív elkerülési kondicionálásnak nevezünk. A folyamat kétségtelenül kapcsolatban van a memóriával, hiszen a tanulás ezen akciók külső hatásra történő módosulásával jellemezhető, és nyilvánvaló a kapcsolata a percepcióval is, mert az állatban a környezet különböző tényezőinek észlelése bizonyos akciókat aktiválhat vagy gátolhat. Különböző genotípusú, beltenyésztett törzsek felhasználása jelentős segítséget adhat ahhoz, hogy e komplex jelenséget megkíséreljük egyszerűbben értelmezhető részekre bontani.

Négy paradicsomhaltörzs (U, P, S, V) egyedeivel végeztünk passzív elkerülési kondicionálási kísérleteket, vagy sokkot, vagy pedig halmodellt és sokkot együtt alkalmazva büntetésként (Csányi–Gervai, 1985, 1986). A törzsek között jelentős különbségeket találtunk mind a habituációs tréning, mind pedig a kondicionálás során. A különbségek részben a sokk iránti érzékenységből, részben pedig az alkalmazott modell kulcsingereire történő reakció mértékéből adódtak. A habituációs periódus végén a belépési latencia az U törzsnél valamivel alacsonyabb volt, mint a többinél. Enyhe elektromos sokk már önmagában is szignifikánsan emelte a belépési latenciát valamennyi törzsnél, kivéve az U törzset. A modell jelenléte a sokk mellett viszont szignifikánsan emelte az U törzs egyedeinek belépési latenciáját, míg gyakorlatilag változatlanul hagyta a többiét.

A sötétben tartózkodás a habituációs periódusban valamennyi törzsből egyformán magas volt, az áram hatására ez az érték csökkent, de az egyes törzsek között nagyon különböző mértékben. A V törzsből majdnem egytizedére esett vissza a sötétben tartózkodási idő, jelentősen csökkent az S törzsnél, valamivel kevésbé a P törzsnél, és a legkevésbé az U törzs esetében. A modell jelenlétében viszont a sötétben tartózkodás két nagyságrenddel esett az U törzsnél, egytizedére a V törzsnél, míg szinte változatlan maradt a P és S törzseknél. A vizsgált törzsekben tehát igen nagy mértékű a variabilitás a büntetésként használt sokk iránti érzékenységben vagy toleranciában.

Ugyancsak nagy a törzsek között mért különbség az explorációs aktivitásban, amit a legjobban az átlépésszám jellemez. Ez az érték a legmagasabb az U törzsnél, és alig változik az áram hatására, míg igen alacsony a P és V törzseknél, közepes az S törzsnél. A modell jelenléte nagymértékben csökkentette az U törzs explorációs tevékenységét, míg a többiét gyakorlatilag változatlanul hagyta.

Ezekből az eredményekből kétségtelen, hogy a kondicionálás során megfigyelhető viselkedési jelenségeket különböző idegéletteni mechanizmusok szabályozzák. Egyes törzsek között nem találtunk különbségeket a végrehajtott akciók mozgásmintázatában, de nagyok a különbségek a fájdalmas ingerre, valamint a jelként szerepelő kulcsingerre adott válaszokban, amelyek a percepció és az ingerfeldolgozás szintjén jelentkező genetikai különbségekre utalnak (Csányi–Gervai, 1986).

Összegzés és következtetések

Ha egy kutatócsoport aránylag hosszú időt szentel egy állat viselkedésének részletes tanulmányozására, mint ezt a mi laboratóriumunk tette, a megfi-

gyelések, kísérletek értékelése során kialakulnak olyan koncepciók is, amelyek a megfigyelt jelenségek általánosítására szolgálnak. Az ilyen koncepciók egyes részei könnyen vitathatók, de az egész, mint egyfajta „gestalt” nagyon sok részeredményen alapszik, az önmagukban bizonytalan részek egymást kölcsönösen erősítik, és mindenképpen alkalmasak arra, hogy vitára és további kutatómunkára serkentsenek.

Két ilyen koncepciót mutatunk be: a ragadozók elkerülésével és a passzív elkerülési kondicionálással kapcsolatban kidolgozott „interaktív tanulás” hipotézisét, valamint egy általánosabb elméletet, amelyben a paradicsomhal és a környezet funkcionális kölcsönhatását igyekeztünk megragadni.

A tanulás interaktív elmélete

Az averzív kondicionálás komolyabb értékű, etológiai szemléletű modelljét Bolles dolgozta ki (Bolles, 1970; Bolles–Fanselow, 1980).

Az elmélet alaptételei a következők:

1. Bármilyen inger, ami félelmet vagy fájdalmat kelt az állatban, fajspecifikus (feltétlen) védekezési reakciókat (FVSR) indukál az állatban.
2. Ha a feltétlen inger együtt jár valamilyen neutrális ingerrel, akkor néhány ismétlés után a feltételes inger egyedül is képes kiváltani a FSVR-t.
3. Elkerülési kondicionálás csak akkor alakítható ki gyorsan, ha a megkövetelt válasz az FSVR-ek valamelyike.

Paradicsomhalakkal végzett kísérleteink Bolles tanuláselméletének továbbfejlesztését teszik lehetővé (Csányi, 1986). E kísérletek egyik leglényegesebb, többféleképpen is alátámasztott következtetése az, hogy a paradicsomhal veleszületetten kíváncsi. Új környezet vagy az ismerős környezetben valamiféle nem túlságosan kellemetlen inger (gondoljunk a gyenge áramütésekkel kezelt halak viselkedésére) aktiválja a vizsgálódó magatartást (explorációt), amit egyébként nem szoktak az FSVR részének tekinteni. Különösen nagy a paradicsomhal érdeklődése a környezetében előforduló élőlények iránt. A „vizsgálódó reakció” alkalmas arra, hogy az állatnak tapaszlatokat, ismereteket szerezzen a környezet új tárgyairól, és ezeket a tapaszlatokat a tanulási folyamat során elraktározza.

Bizonyos, hogy a paradicsomhal számára a környezet legfontosabb élőlényei a táplálékállatokon és a fajtársakon kívül a ragadozók. A felismerést és a további külső jegek rögzítését, megtanulását kulcsingerek segítik. Ilyen kulcsingerek a testen elhelyezkedő szemek, a mozgás és valószínűleg a szagok. Egy kulcsingereket hordozó tárgy a paradicsomhal érdeklődését azonnal felkelti. Vizsgálódás közben feltehetően különféle tanulási mechaniz-

musok aktiválódhatnak. Ha vizsgálódás során a paradicsomhalat semmiféle kellemetlen inger vagy fájdalom nem éri, akkor habituálódik, vagyis megszokja a kulcsinger hordozójának jelenlétét, és többé nem törődik vele. Ha azonban a kulcsinger hordozója megtámadja, vagy jelenlétében valamiféle fájdalom éri, akkor a kulcsingerhordozót a továbbiakban lehetőleg elkerüli. Kísérleteink során elkerülési reakcióhoz vezetett a ragadozó támadása mellett a békés aranyhal vagy modell jelenlétében alkalmazott elektromos sokk okozta fájdalom is.

A fentiek alapján elkészíthető az elkerülési tanulás interaktív modellje, amelyben a fajspecifikus magatartáselemeken és a feltétlen vagy feltételes ingereken kívül a kulcsingerek és az állat vizsgálódó reakciója is szerepet kapnak.

Az interaktív tanulás hipotézise több fontos következtetésre is lehetőséget kínál. Az interaktív tanulási mechanizmusból következik, hogy az állat a környezetét állandóan szemmel tartja, ha „gyanús” tárgyakkal, élőlényekkel kerül szembe, vizsgálódik, és tapasztalataitól függően cselekszik. A ragadozót reprezentáló emléknyomok a hatékony menekülési válaszreakciókkal, a békés halak reprezentációi pedig közömbös viselkedésformákkal kapcsolódnak szorosan össze. Az interaktív tanulás folyamatosan felfrissíti, ha szükséges, átrendezi az emléknyomok és válaszreakciók e kapcsolatrendszerét, dinamikus kölcsönhatást biztosít a környezettel.

A környezet modelljei a paradicsomhal agyában

Az interaktív tanulási mechanizmus folyamatos működésének következménye, hogy a paradicsomhal élete során az agyában fokozatosan kiépül, tökéletesedik a környezet egyfajta reprezentációja, dinamikus modellje, amelynek segítségével képes a környezet viselkedését, eseményeit megjósolni (Csányi, 1988, 1987, 1989). A fejlődő paradicsomhal-ivadék először az apróbb ragadozók prédája, és egy-egy támadás a csoportban nevelkedő több tíz vagy száz egyedben aktiválja a tanulási mechanizmust. A rosszul tanuló egyedek lassanként elfogynak, s a létért való küzdelemben azok a legsikeresebbek, amelyek tapasztalataik révén a legmegfelelőbb környezeti modellt építették fel agyukban.

A belső reprezentációk szerepére az állati viselkedésben legelőször Craik (1943) mutatott rá, és MacKay (1951–52) dolgozta ki a belső reprezentációnak mint dinamikus modellnek a funkcionális szerkezetét. Egyes esetekben konkrét idegfiziológiai bizonyítékokkal rendelkezünk az állati agy bizonyos területei és a környezet meghatározott paraméterei közötti szoros fizikai

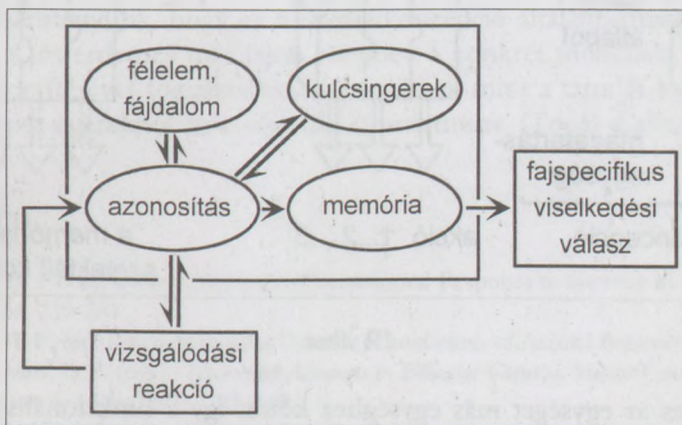
megfelelésről (Collett, 1983). Ma már az agy modellkészítő funkciója elfogadottnak tűnő koncepciója a magatartás-tudományoknak (Gallistel, 1980). A paradicsomhal esetében csak viselkedési adatokkal rendelkezünk, ezért megkíséreljük, hogy a környezetmodell-koncepciót a paradicsomhal viselkedéséről szerzett ismereteink birtokában funkcionálisan értelmezzük.

A bemutatott megfigyelések, kísérletek eredményeit általában a magatartás két szerveződési szintjén értelmezhetjük. Az alsóbb szerveződési szint elemzésekor arra igyekeztünk magyarázatot adni, hogy a szigorú formai meghatározás alapján megfigyelt viselkedési elemek megjelenése milyen külső vagy belső tényezők következménye, a másik, ennél magasabb szinten arra voltunk kíváncsiak, hogy az állat az egyes elemekből a viselkedés milyen magasabb organizációját képes létrehozni, valamilyen komplex környezeti helyzetben, egy komplex „feladat” megoldása során. Így amikor beszámoltunk arról, hogy az egyes viselkedési elemeket – a MEN, UGR, DER stb. – a környezet milyen fizikai tényezői befolyásolják, az alsóbb értelmezési szinten mozogtunk, míg a ragadozófelismeréssel, -elkerüléssel kapcsolatos megfigyelések értelmezésében a felsőbb szerveződési szintjén. Nyilvánvaló, hogy a két szint eseményei szorosan összefüggenek, hiszen egy bonyolult feladat megoldásához a paradicsomhalnak meghatározott magatartáselemek sorozatát kell valamiképpen előhívnia. Miközben éppen valamilyen magatartáselem figyelhető meg, ennek a konkrét elemnek az előhívásában egyes környezeti tényezők is bizonyosan szerepelnek, de legalább ilyen fontos lehet a magasabb szerveződési szinten működő organizátor, amely az egyes elemekből választva valamilyen célszerű viselkedésmintázatot hoz létre. Menekülés kellemetlen környezetből egy cél, amely elérhetőnek látszik egyszerű elúszással, ha a közvetlen környezet vizuálisan átjárható, ha nem, akkor viszont a kiugrás a megfelelő válasz (Tóth–Csányi, 1989).

A diallélanalízis során különböző környezetekbe helyezett különböző genotípusú állatokkal végzett kísérletek egyértelműen mutatták, hogy ugyanazon környezet más és más elemek csoportját hívja elő a különböző genotípusokból (Gerlai–Csányi, 1989b), tehát a genetikai különbségek éppen a magatartásegységek magasabb szerveződési szintjén alakultak ki.

Ugyanezt lehet látni az egyes elemekkel végzett kondicionálási kísérleteknél, ahol kiderült, hogy az egyes magatartási elemek szintjén a kondicionálás során erős korlátok érvenyesülnek, de ha a „feladat” többféleképpen is megoldható, mint pl. a bal vagy jobb oldali térfél elkerülése, akkor a nagyobb szabadsági fokkal rendelkező, felsőbb szerveződési szinten nem érvenyesülnek ilyen korlátok.

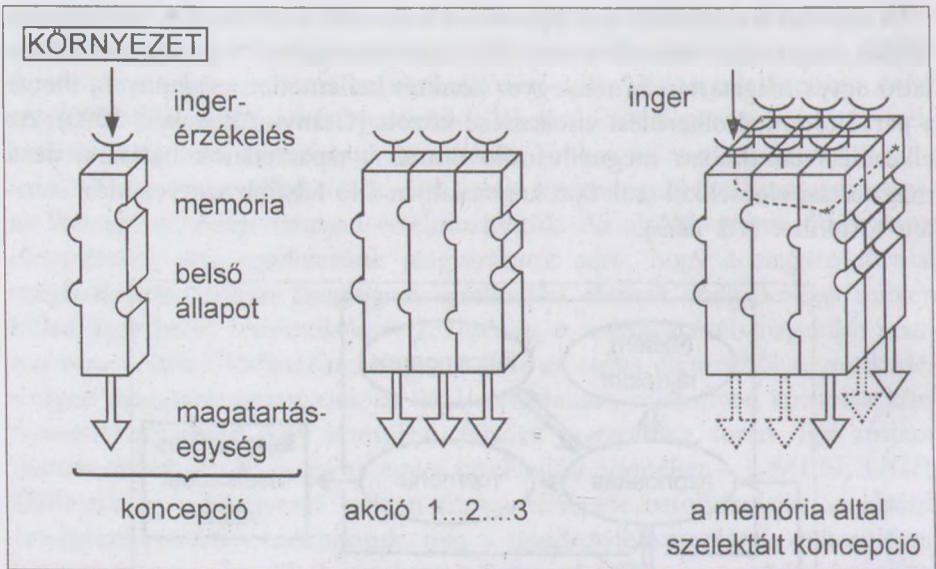
A tanulási folyamatok szabályozása is e felsőbb szerveződési szinten történhet, mert nem sikerült semmiféle közvetlen merev összefüggést kimutatni egyes magatartáselemek, egyes konkrét kellemetlen események, illetve a paradicsomhal elkerülési viselkedése között (Csányi–Altbäcker, 1990). Az elkerülési tanulásban megnyilvánuló döntés a tapasztalatok hatására, de a magatartási elemekkel csak laza kapcsolatban álló felsőbb szerveződési szinten történhet (18. ábra).



18. ábra

A fenti megfontolások alapján úgy véljük, hogy megszerkeszthető a viselkedésszabályozás kétszintű modellje, amely tükrözi a percepció, az ingerek szerepét, az egyes magatartáselemek kiválasztásában, de tükrözi azt a magasabb szerveződési szintet is, amely a magatartáselemek felett érvényesül, és amelynek a legtöbb köze van a célorientált adaptív értékű viselkedés kialakításához.

Korábbi elméleti megfontolásaink (Csányi, 1988, 1989) alapján szerkesztettünk egy organizációs sémát (19. ábra) amelynek központi koncepciója a magatartás szabályozásának legkisebb, még értelmezhető, funkcionális egységének az értelmezése. Tekintsük a magatartásszabályozás legkisebb funkcionális egységének azt az idegrendszeri konstrukciót, amely kapcsolatot teremt a percepció, az állat által végrehajtható magatartási instrukciók (akciók), valamint a memória és a belső állapot között. Ilyen funkcionális egységek léte adhat arra magyarázatot, hogyan indukálják egyes környezeti tényezők bizonyos elemek megjelenését. A funkcionális egységben szereplő belső állapot és különösen a memória egyfajta kapcsoló feladatot tölt be,



19. ábra

amely képes az egységet más egységhez kötni, így a funkcionális egységek bonyolultabb, magasabb szintű organizációi jöhetnek létre. Az ilyen magasabb szintű organizáció lehetővé teszi, hogy a közvetlen percepció hatását a tapasztalat, a memória módosítsa, és olyan akciók induljanak be, amelyek az eredeti funkcionális egységekből nem értelmezhetők. Az állati agy működése során, amikor az állatban valamilyen adott környezeti helyzetben eldől, hogy ezt a helyzetet miként értelmezi, és milyen viselkedésmintázattal igyekszik az adott feladatot megoldani, úgy értelmezhetjük, mint egy döntési mechanizmusnak a funkcionális egységekből kialakult magasabb struktúra felületén végzett „sétáját”, amelynek eredménye azután a kiválasztott konceptió, illetve ennek aktiválása révén a megfelelő akció. Külön nem hangsúlyoztuk, de fontosnak tartjuk annak megemlítését, hogy ezt a „sétát” erős genetikai korlátok is befolyásolják (Csányi, 1993).

A fejlettebb, tapasztaltabb állatok agyában életük során sokszáz vagy sokezer ilyen, esetleg egymással is lazán összefüggő magasabb struktúra jöhet létre, amely egy-egy konkrét percepció mintázat beérkezése esetén pontos viselkedési utasításokat szolgáltat. Világos az is, hogy ezek a magasabb funkcionális struktúrák felfoghatók az agy környezeti modelljeinek, amelyek választási lehetőségeket adnak, pontosan megjósolják a környezet várható viselkedését, és egyben megadják az állat követendő viselkedésmin-

tázát is, tehát egy dinamikus modell minden kritériumának megfelelnek. Az interaktív tanulási hipotézisünk is arról szól, hogy mi módon épül fel egy ilyen konkrét funkcionális modell az agyban. A felnőtt paradicsomhal élőhelyén valószínűleg nem több, mint néhány tucat ragadozó és békés halfajjal találkozhat élete során. E találkozások eseményei környezeti modelleket hoznak létre, amelyek a rákövetkező találkozásokban a követendő magatartás pontos utasításait, bizonyos értelemben a bekövetkező események jóslatait tartalmazzák a paradicsomhal számára.

Az a véleményünk, hogy ez a modellkoncepció általánosítható fejlettebb állatokra is, és érdemes más fajok esetében a konkrét modellek tulajdonságainak felderítésével foglalkozni. A szemeknek mint a tanulás kulcsingereinek szerepét egereknél már sikerült kimutatnunk (Topál–Csányi, 1994).

Irodalom

- Abeelen, J. H. F. van: Genetic Analysis of Behavioural Responses to Novelty in Mice. *Nature*, 1975, 254, 239–241.
- Abeelen, J. H. F. van: Ethology and the Genetic Foundations of Animal Behavior. In Royce, J. R. and Mos, L. P. (eds.): *Theoretical Advances in Behavior Genetics*. Sijthoff and Noordhoff, Alphen aan den Rijn, 1979, 101–119.
- Altbäcker, V.: How to avoid predators? Paradise fish provide some answers. In Schröder, H., Bauer, J. and Schartl, M. (eds.): *Trends in Ichthyology*. Blackwell, London, 1993, 315–322.
- Altbäcker V., Csányi V.: Élő ragadozó az ingajáratú akváriumban. *Pszichológia*, 1987, 2, 211–219.
- Altbäcker, V. and Csányi, V.: The role of eye-spots in predator recognition and antipredatory behavior of the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Ethology*, 1990, 85, 51–57.
- Archer, J.: The Organization of Aggression and fear in Vertebrates. In Bateson P. P. G., Klopfer, P. H. (eds.): *Perspectives in Ethology*. Vol. 2. Plenum, 1976, 231–298.
- Archer, J.: Behavioural Aspects of Fear. In Sluckin, W. (ed.): *Fear in Animals and Man*. Van Nostrand Reinhold, 1979, 56–85.
- Bailey, D. W.: Recombinant–inbred strains: An aid to finding identity, linkage and function of histocompatibility and other genes. *Transplantation*, 1971, 11, 325–327.
- Baerends, G. P.: The ethological analysis of fish behavior. In Brown, M. E. (ed.): *The Physiology of Fishes*, Vol. II. Academic press, New York, 1957, 21–57.
- Bolles, R. C.: Species-specific defense reaction and avoidance learning. *Psychol. Review*, 1970, 77, 32–48.
- Bolles, R. C. and Fanselow, M. S.: A perceptual–defensive–recuperative model of fear and pain. *Behav. Brain Sci.*, 1980, 3, 291–323.
- Breland, K. and Breland, M.: The misbehavior of organisms. *Amer. Psychol.*, 1961, 16, 661–664.
- Brett, J. R., and Sutherland, D. B.: Respiratory metabolism of the pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*). *J. Fish Res. Bd. Can.*, 1965, 22, 405–409.
- Broadhurst, P. L.: Determinants of emotionality in the rat: 1. Situational factors. *Brit. J. Psychol.*, 1957, 48, 1–12.

- Broadhurst, P. L.: Experiments in psychogenetics: Application of biometrical genetics to the inheritance of behavior. In Eysenck, J. H. (ed.): *Experiments in Personality*. Vol. 1. Routledge and Kegan Paul, 1960, 1–102.
- Brookshire, K. H. and Hognander, O. C.: Conditioned fear in the fish. *Psychol. Repts.*, 1968, 22, 78–81.
- Chase, J. and Suthers, R. A.: Visual obstacle avoidance by echolocating bats. *Anim. Behav.*, 1969, 17, 201–207.
- Collett, T. S.: Sensory Guidance of Motor Behaviour. In Halliday, T. R. and Slater, P. J. B. (eds.): „*Causes and Effects*” *Animal Behaviour*. Vol. 1. Blackwell, Oxford, London, 1983.
- Craik, K. J. W.: The nature of explanation. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1943.
- Csányi, V.: Neurogenetics. *Int. Rev. Neurobiol.*, 1984, 25, 360–389.
- Csányi, V., 1985a: Ethological Analysis of Predator Avoidance by the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*). I. Recognition and Learning of Predators. *Behaviour*, 1985, 92, 227–240.
- Csányi, V., 1985b: Ethological Analysis of Predator Avoidance by the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*). II. Key Stimuli in Avoidance Learning. *Anim. Learn. Behav.*, 1985, 14, 101–109.
- Csányi, V.: How is the Brain Modelling the Environment? A Case Study by the Paradise Fish. In G. Montalenti and G. Tecce (eds.): *Variability and Behavioral Evolution*. Proceedings, Accademia Nazionale dei Lincei, Roma, 1986, Quaderno No. 259, 142–157.
- Csányi, V.: The Replicative Evolutionary Model of Animal and Human Minds World Future. *J. Gen. Evol.*, 1987, 24 (3), 174–214.
- Csányi V.: Contribution of the Genetical and Neural Memory to Animal Intelligence. In H. Jerison and Irene Jerison (eds.): *Intelligence and Evolutionary Biology*. Springer-Verlag, Berlin, 1988, 299–318.
- Csányi, V.: Evolutionary Systems and Society: a general theory. Duke University Press, Durham, 1989, 304.
- Csányi, V.: How genetics and learning make a fish an individual: a case study on the paradise fish. In P. P. G. Bateson, P. H. Klopfer and N. S. Thompson (eds.): *Perspectives in Ethology*. Vol. 10. Behaviour and Evolution. Plenum Press, New York, 1993, 1–52.
- Csányi, V. and Altbäcker, V.: Variable learning performance: the levels of behaviour organization. *Acta Biol. Hung.*, 1990, 41 (4), 321–332.
- Csányi, V. and Gerlai, R.: Open-Field Behavior and the Behavior-Genetic Analysis of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*). *J. Comp. Psych.*, 1988, 102, 226–236.
- Csányi, V. and Gervai, Judit: Genotype-environment Interaction in Passive Avoidance Learning of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*). *Acta Biol. Hung.*, 1985, 36, 259–267.
- Csányi, V. and Gervai, Judit: Behavior-genetic Analysis of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*). II. Passive Avoidance Conditioning of Inbred Strains. *Behav. Genet.*, 1986, 16, 553–557.
- Csányi, V. and Lovász, F.: Key stimuli and the recognition of the physical environment by the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Anim. Learn. Behav.*, 1987, 15 (4), 379–381.
- Csányi, V. and Tóth, P. 1985: Ethological Analysis of Social and Environmental Effects on the Behavior of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*). *Acta Biol. Hung.*, 1985, 36, 245–259.
- Csányi, V. and Tóth, P. Unpublished, 1986.
- Csányi, V. and Tóth, P.: Conditions for recognition of a physical space as two compartments by the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Acta Biol. Hung.*, 1989, 42 (4), 407–415.

- Csányi, V., Dóka, A., Castellano, C. and Oliverio, A. 1984a: An Etho-pharmacological Analysis of Morphine Effects in Fish (*Macropodus opercularis*). *Behav. Proc.*, 1984, 9, 315–321.
- Csányi, V., Tóth, P., Altbacker, V., Dóka, A. and Gervai, Judit 1984b: Behavior Elements of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*) I. Regularities of Defensive Behavior. *Acta Biol. Hung.*, 1984, 36, 93–114.
- Csányi, V., Tóth, P., Altbacker, V., Dóka, A. and Gervai, Judit 1984c: Behavior Elements of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*) II. A Functional Analysis. *Acta Biol. Hung.*, 1984, 36, 115–130.
- Csányi, V., Csizmadia, G. and Miklósi, Á.: Long-term memory and recognition of another species in the paradise fish. *Anim. Behav.*, 1989, 37, 908–911.
- Curio, E.: The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Anim. Behav.*, 1975, 23, 1–45.
- Curio, E., Ernst, K. and Vieth, W.: The adaptive significance of avian mobbing II. *Cultural transmission of enemy constraints Z. Tierpsychol.*, 1978, 48, 184–202.
- Davis, R. E., Kassel, J.: The ontogeny of agonistic behaviour and the onset of sexual maturation in the paradise fish *Macropodus opercularis* (Linnaeus). *Behav. Biol.*, 1975, 14, 31–39.
- Dóka, A., Csányi, V., Castellano, C. and Oliverio, A.: Effects of Morphine in Different strains of Paradise Fish: An Ethopharmacological Analysis. *Behav. Proc.*, 1985, 11, 171–180.
- Domján, M. and Galef, B. G. Jr.: Biological Constraints on Instrumental and Classical conditioning: Retrospect and Prospect. *Anim. Learn. Behav.*, 1983, 11, 151–162.
- Drummond, H.: The nature and description of behavior patterns. In Bateson, P. P. G., Klopfer, F. H. (eds.): *Perspectives in Ethology*, Vol. 4. Plenum Press, New York, 1984, 1–34.
- Ebeling, W. A.: Retarded growth of the paradise fish (*Macropodus opercularis*) in low environmental oxygen. *Copeia*, 1966, 3, 606–610.
- Eleftheriou, B. E., Bailey, D. W., Denenberg, V. H.: Genetic analysis of fighting behavior in mice. *Physiol. Behav.*, 1974, 13, 773–777.
- Forselius, S. 1957a: Studies of Anabantoid Fishes I. A quantitative description of the reproductive behaviour. *Zool. Bidr.*, 1957, 33, 93–302.
- Forselius, S. 1957b: Studies of Anabantoid Fishes II. Anatomy and histology of some endocrine organs. Quantitative description of growth and nest building activity. *Zool. Bidr.*, 1957, 32, 305–379.
- Freed, C. R. and Yamamoto, B. K.: Regional Brain Dopamine Metabolism: A Marker for the Speed, Direction and Posture of Moving Animals. *Science*, 1985, 229, 62–65.
- Gallistel, C. R.: *The Organization of Action: A New Synthesis*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, N. J. 1980.
- Gallup, G. G. and Suarez, S. D.: An ethological analysis of open-field behavior in chickens. *Anim. Behav.*, 1980, 28, 386–378.
- Gerlai, R. and Csányi, V.: The Behaviour of the paradise fish (*Macropodus opercularis*) in two different open-fields. A correlation study. *Acta Biol. Hung.*, 1987, 38(2), 225–234.
- Gerlai, R. and Csányi, V. 1989a: Diallel Genetic Analysis of the Elements of Paradise Fish's (*Macropodus opercularis*) Behaviour in Familiar and Novel Situations. *Acta Biol. Hung.*, 1989, 40, 67–106.
- Gerlai, R. and Csányi, V. 1989b: Genotype-environment interaction and the correlation structure of behavior elements in the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Physiology & Behavior*, 1989, 47, 343–356.

- Gerlai, R., Crusio, W. E. and Csányi, V.: What behavior could be advantageous in novel and familiar environments? A diallel genetic analysis of the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Behav. Genet.*, 1989, 20, 487-498.
- Gervai, Judit: New serum esterase variants and their inheritance in the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Acta Biol. Hung.*, 1986, 37 (3-4), 291-293.
- Gervai, J. and Csányi, V.: The effects of Protein Synthesis Inhibitors on Imprinting. *Brain Res.*, 1973, 53, 151-160.
- Gervai, J. and Csányi, V. 1984: Artificial Gynogenesis and Mapping of gene-centromere Distances in the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*). *Theor. Appl. Genet.*, 1984, 68, 481-485.
- Gervai, J. and Csányi, V.: Behavior-genetic Analysis of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*). I. Characterization of the Behavioral Responses of Inbred Strains in Novel Environment. A Factor Analysis. *Behav. Genet.*, 1985, 15, 503-519.
- Gervai, J. and Csányi, V. 1986a: Derivation of recombinant inbred lines of paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Acta Biol. Hung.*, 1986, 37 (3-4), 287-290.
- Gervai, J. and Csányi, V. 1986b: Exploration and Fear Behaviour in the *Macropodus opercularis* subspecies *M. o. opercularis* and *M. o. concolor*. *Acta Biol. Hung.*, 1986, 37 (3-4), 277-285.
- Gervai, J. and Csányi, V. 1989a: Behavior-Genetic Analysis of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*) III. Genetic Analysis of the Response to Novelty Using Recombinant Inbred Strains. *Acta Biol. Hung.*, 1989, 40, 43-56.
- Gervai, J. and Csányi, V. 1989b: Behavior Genetic Analysis of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*) IV. Behavioral Unit Analysis of the Response to Novelty Using Recombinant Inbred Strains. *Acta Biol. Hung.*, 1989, 40, 57-66.
- Hall, C. S.: Emotional behavior in the rat: I. defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *J. Comp. Psychol.*, 1934, 18, 385-403.
- Henderson, N.: Predicting Relationships Between Psychological Constructs and Genetic Characters: An Analysis of Changing Genetic Influences on Activity of Mice. *Behav. Genet.*, 1986, 16, 201-220.
- Hinde, R. A.: *Animal Behavior: a Synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. 2nd ed. New York, McGraw-Hill, 1970.
- Hirsch, S. M. and Bolles, R. C.: On the ability of prey to recognize predators. *Z. Tierpsychol.*, 1980, 54, 71-84.
- Hoogland, R., Morris, D. and Tinbergen, N.: The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as a means of defence against predators (*Perch* and *Esox*). *Behaviour*, 1957, 10, 207-236.
- Johnston, T. D.: Contrasting Approaches to a Theory of Learning. *Behav. Brain. Sci.*, 1981, 4, 125-173.
- Jones, R. B.: Activities of chicks in their home-cages and in open field. *Brit. Poult. Sci.*, 1977, 19, 725-730.
- Kabai, P. and Csányi, V.: Genetic Analysis of Tonic Immobility in Two Subspecies of *Macropodus opercularis*. *Acta Biol. Hung. Acad. Sci.*, 1978, 29, 295-298.
- Krechevsky, I.: Hypothesis in Rats. *Psychol. Review*, 1932, 39, 516-532.
- Kruuk, H.: The biological function of gull's attraction towards predators. *Anim. Behav.*, 1976, 24, 146-153.
- Lorenz, K.: *The Foundations of Ethology*. Springer-Verlag, New York, Wien, 1981, 380.

- MacKay, D. M.: Mindlike Behaviour of Artifacts. *Brit. J. Phil. Sci.*, 1951–52, 2, 105–121.
- Mather, K. and Jinks, J. L.: *Biometrical genetics: The study of continuous variation*. (2nd ed.) London, Chapman and Hall, 1971.
- Miklósi, Á. and Csányi, V.: The influence of olfaction on exploratory behaviour in the Paradise fish (*Macropodus opercularis* L.). *Acta Biol. Hung.*, 1989, 40 (3), 195–202.
- Miklósi, Á., Topál, J. and Csányi, V.: Development of Open Field and Social Behavior of the Paradise Fish (*Macropodus opercularis* L.). *Develop. Psychol.*, 1992, 25 (5), 335–344.
- Monostory, Zs., Nagy, A., Gervai, J. and Csányi V.: Poly-morphism and Inheritance of Serum Esterases and β -globulins in the Paradise Fish. *Anim. Blood Groups and Biochem. Genet.*, 1984, 15, 1–11.
- Munro, A. D.: The effects of morphine, d-amphetamine and chlorpromazine on the aggressiveness of isolated *Aequidens pulcher* (Teleostei, Chihlidae). *Psychopharmacol.*, 1986, 88, 124–128.
- Nagy, A. and Csányi, V.: Changes of Genetic Parameters of Successive Gynogenetic Generations and Some Calculations for Carp Gynogenesis. *Theor. Appl. Genet.*, 1982, 63, 105–110.
- Nagy, A. and Csányi, V.: A New Breeding System Using Gynogenesis and Sex-transformations. *Theor. Appl. Genet.*, 1984, 67, 485–490.
- Nagy, A., Monostory, Zs. and Csányi, V.: Rapid Development of the Clonal State in Successive Gynogenetic Generation of Carp (*Cyprinus carpio*). *Copeia*, 1983 (3), 745–749.
- Nagy, A., Dóka, A. and Csányi, V. 1985: A Microcomputer Method for Recording and Analysing Behavioral Elements. *Acta Biol. Hung.*, 1985, 36, 239–245.
- Oliverio, A., Castellano, C., Messeri, P. 1972: Genetic Analysis of Avoidance. Maze and wheel-running behaviours in the mouse. *Physiol. Behav.*, 1972, 16, 557–581.
- Oliverio, A., Eleftheriou, B. E., Bailey, D. W.: A gene influencing activeavoidance performance in mice. *Physiol. Behav.*, 1973, 11, 497–501.
- Owings, D. H. and Cross, R. G.: Snake mobbing by California ground squirrels: Adaptive variation and ontogeny. *Behaviour*, 1977, 62, 50–69.
- Owings, D. H. and Owings, S. C.: Snake directed behaviour by blacktailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Z. Tierpsychol.*, 1979, 49, 35–54.
- Parker, F. R.: Reduced metabolic rates in fishes as a result of induced schooling. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1973, 102, 125–131.
- Randrup A. and Munkvad, I.: Pharmacology and Physiology of Stereotyped Behaviour. *J. Psychiatr. Res.*, 1974, 11, 1–10.
- Royce, J. R. and Mos, L. P. (eds.): *Theoretical Advances in Behavior Genetics*. Sijthoff, Noordhoff, 1979.
- Rothenhuhler, W. C.: Behavior Genetics of Nest Cleaning in Honey Bees. IV. Responses of F₁ and backcross Generation to Disease-killed Brood. *Am. Zool.*, 1964, 4, 111–123.
- See, J. H.: Respiratory patterns and antipredatory responses in the central mudminnow *Umbra limi*, a continuous facultative air-breathing fish. *Can. J. Zool.*, 1980, 58, 819–827.
- Seligman, M. E. P.: On the generality of the laws of learning. *Psychol. Rev.* 1970, 77, 406–418.
- Shettleworth, S.: Reinforcement and the Organisation of Behavior in Golden Hampsters. *Learn. Motiv.*, 1978, 9, 99–123.
- Schleidt, W. M. and Crawley, J. M.: Patterns in the behavior of organisms. *J. Soc. Biol. Struct.*, 1980, 3, 1–15.

- Suarez, S. D. and Gallup, G. G.: An ethological analysis of open-field behaviour in rats and mice. *Learn. Motiv.*, 1981, 12, 342–363.
- Székely, S., Havas, I. and Csányi, V.: How Paradise Fish (*Macropodus opercularis*) Explores a Chessboard? *Acta Biol. Hung. Acad. Sci.*, 1978, 29, 401–406.
- Tóth, P. and Csányi, V.: Effect of the components of the physical environment on escape behavior of the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Acta Biol. Hung.*, 1989, 40, 203–219.
- Topál, J. and Csányi, V.: The effect of eye-like schema on shuttling activity of wild house mice (*Mus musculus domesticus*). Context dependent threatening aspects of the eyespot patterns. *Animal Learning and Behavior*, 1994, 22, 96–102.
- Vadász, Cs., Kiss, B., Csányi, V., 1978a: Defensive Behavior and its Inheritance in the Anabantoid Fish *Macropodus opercularis* and *Macropodus opercularis concolor*. *Behav. Proc.*, 1978, 3, 107–124.
- Vadász, Cs., Kabai, P., Sas, M. and Csányi, V. 1978b: Correlation of Sexual Behavior and Ovarian Processes in the Paradise Fish, *Macropodus opercularis*. *Acta Biol. Hung. Acad. Sci.*, 1978, 30, 151–160.
- Vadász, Cs., Kóbor, Gy. and Lajtha, Á.: Genetic Dissection of a Mammalian Behaviour Pattern. *Anim. Behav.*, 1983, 31, 1029–1037.
- Wickler, W.: Ursprung und biologische Deutung de Genitalpräsentierens männlicher Primaten. *Z. Tierpsychol.*, 1966, 23, 422–437.
- Wilson, R. C., Vacek, T., Lanier, D. L. and Dewsborg, D. A.: Open field behaviour in murid rodents. *Behav. Biol.*, 1976, 17, 495–506.
- Wyman, R. L. and Ward, J. A.: The development of behavior in the cichlid fish *Etoplus maculatus*. *Z. Tierpsychol.*, 1973, 33, 461–491.

SZÉKFOGLALÓK

A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA 1995–1998 I–II. KÖTET

- Bartók Mihály: Térkémi tényezők szerepe a fémkatalízisben
- Bárdossy György: A radioaktív hulladék hazai elhelyezésének földtudományi alapjai
- Farkas Tibor: Membránfoszfolipidek molekuláris összetétele és a testhőmérséklet
- Ferge Zsuzsa: A civilizációs folyamat fenyegetettsége
- Freund Tamás: Agykérgi neuronhálózatok szerkezete és működése
- Görög Sándor: A gyógyszeranalitika szépségei
- Hanák Péter: Modernizáció és antikapitalizmus Magyarországon
- Horváth József: Növényvírusok in vivo
- Ihász Mihály: A pepticus fekélyek korszerű sebészi kezelése
- Kákossy László: Théba a Ptolemaiosz- és a római korban
- Kálmán Alajos: Barangolások kristályrácsokban
- Kulcsár Szabó Ernő: Költészet és dialógus
- Künös György: Opio-melanokortin peptidek szerepe a vérkeringés agyi szabályozásában
- Lipták András: Fehérje-szénhidrát kölcsönhatások
- Makkai Mihály: A kategóriaelmélet szerepe a matematika megalapozásában
- Marosi Sándor: A földrajzi táj kutatások összetettsége és alkalmazhatósága
- Meskö Attila: Környezettudomány, környezeti geofizika
- Méhes Károly: Régi és új módszerek az orvosi genetikában
- Palánkai Tibor: Az integráció mérésének néhány elméleti-stratégiai kérdése
- Pálinkás Gábor: Molekuláris oldatkémia
- Palkovits Miklós: Agypályák – idegi hálózatok
- Reményi Károly: Paradoxonok a tüzeléstechnikában
- Rezler Gyula: Az arbitrállás szociológiája
- Róna-Tas András: Honfoglalás és népalakulás a középkori Eurázsiaiban
- Sajó András: A jogosultságok lehetősége
- Sárközy András: Hibrid problémák a számelméletben
- Solymos Rezső: Az erdészeti, fatermesési és erdőnevelési kutatások eredményei és alkalmazásuk az erdőgazdasági gyakorlatban (1958–1998)
- Somfai László: Kottakép és műalkotás
- Szabadvány Ferenc: Magyar tudománytörténeti tabló, előtérben a kémia
- Szakály Ferenc: Török kori történelmünk kritikus kérdései
- Teplán István: Antitumor aktivitású peptidek
- Teplán Zénó: A gépszerkezettanról
- Tóke László: Szupramolekuláris kémia; koronaéterek
- Uenetianer Pál: A génszabózási műszerei: a restrikciós-modifikációs enzimek
- Uekás Lajos: A szerződési szabadság alkotmányos korlátai
- Uicsek Tamás: A természet geometriája
- Zimányi József: A maganyagtól a kvarkanyagig a nehézion-fizikában

SZÉKFOGLALÓK 1995–1998, III–V. kötet

- Árkai Péter: A regionális metamorfózis és jelentősége a Kárpát-medence kéregfejlődésében
- Bauer Győző: Az oxidatív stressz és az antioxidánsok hatása a simaizomszövetekre
- Bérces Tibor: A gyökreakciók sokszínű világa: a reakciók kinetikája és termokémiaja
- Brassai Zoltán: Uegtagkeringési zavarok új kezelési lehetőségei
- Csányi Vilmos: Viselkedés, környezet, genek – etológiai tanulmányok
- Dohy János: Biotechnológia és állatnemesítés – új eredmények, kihívások, kilátások
- Fonyó Zsolt: Integrált vegyipari rendszerek folyamatszintézise
- Friedrich Péter: Fehérjék, enzimek, emlékezet
- Gáspár Zsolt: A számítógépek hatása a tartószerkezetek mechanikájára
- Géczy Barnabás: Kontinuitás, krízis, katasztrófa az ammoniteszek törzsefejlődésében
- Grätzer György: Kálóelméleti függetlenségi tételek
- Harmathy Attila: A magyar polgári jogról 1999-ben
- Kaszpra Áttó: Néhány hidraulikai probléma a vízépítésben
- Katvani László: Differenciálegyenletek megoldásainak stabilitási tulajdonságai
- Keszky László: Mirofogenezis haploid és szomatikus sejtekből in vitro
- Hollósi Miklós: Kiroptikai spektroszkópia: változatok egy témára
- Konti László: Az uráli/finnugor „ősnyelv”ről
- Horváth János: Disztribúciók és topológikus vektorterek
- Kiss Lajos: Az új európai vízügykutató
- Kosa László: A magyar népraajz 1945 után
- Kristó Gyula: Előd
- Lámfalussy Sándor: Szerkezeti változások az európai pénzpiacra
- Lörincz Lajos: Összehasonlítás a közigazgatás kutatásában
- Major György: Napsugárzás a légkörben és a felszínen
- Nagy Béla: A háziállatok enterális colibacillosisai
- Nagy Elemér: A klasszikus fizikától az anyagtudományig
- Nagy István: Változó strukturájú nemlineáris rendszerek
- Nagy Tóth Ferenc: Fenyhatásvizsgálat egysejtű zöldmoszatokon
- Náray-Szabó Gábor: Elektrosztatikus katalízis
- Németh Judit: A nehézion fizika és asztrofizikai alkalmazásai
- Orbán Miklós: Kémiai periodicitás időben és térben
- Papay József: Föld alatti gáztárolás porózus kőzetekben
- Papp László: A legyek ritkaságáról
- Péter Mihály: Néhány gomba- és baktériumfaj viselkedése a létfeltételek alsó határán
- Petrányi Győző: A szuppresszív immunreguláció alkalmazása a transzplantáció és a reprodukció immunológia klinikai gyakorlatában
- Pleh Csaba: A relativizmus kérdései és a mai pszicholingvisztika
- Salamon Miklós: Kőzetmechanika fejlődése – egyéni szemszögből
- Sitkei György: A talaj-kerek kapcsolat néhány elméleti kérdése
- Spát András: A kalcium jel és a mitokondrium működése
- Szabad György: A parlamentáris kormányzati rendszer megteremtése, védelmezése és kockáztatása Magyarországon (1848–1867)
- Szabó András: Alkotmány és büntetőjog
- Szabó Miklós: Tumultus Gallicus
- Szegedy-Maszák Mihály: A Nyugat és a világirodalom
- Szentes Tamás: Fejlődés, rendszerváltás és versenyképesség a globalizálódás korában
- Tóth Klára: Szelektív erzekelek jelentősége a kémiai analízisben
- Uray Zoltán: Sugársérülések mérseklése kémiai és biológiai anyagokkal
- Várallyay György: Talajfolyamatok szabályozásának tudományos megalapozása
- Varga János: Földeskü
- Vaskovics László: Társadalmi modernizáció és a szülői szerepváltozás összefüggései
- Vörtes Attila: Fullerénvegyületek Mössbauer-spektroszkópiája
- Vízkelety András: A Leuveni Kódex magyar scriptorai
- Zalai Ernő, Neumann János: klasszikus vagy neoklasszikus?