

# A LÉTRA ALJÁN: A VISELKEDÉS ÉS SZABÁLYOZÁSÁNAK HIERARCHIÁJA

Kabai Péter

tudományos főmunkatárs, SZIE ÁOTK, Ökológiai Tanszék – pkabai@univet.hu

Az agy működéséről szóló ismeretterjesztő művek olvasóinak könnyen támadhat olyan benyomásuk, hogy az idegrendszer alapvetően négy dolgot csinál: 1. gyors reflexpályákon lehetővé teszi az azonnali reakciókat káros vagy kellemes ingerekre; 2. bonyolult idegpályákon keresztül feldolgozza az érzékszervekhez beérkező ingereket; 3. információt tárol; 4. a pillanatnyi külső helyzet és a tárolt információ alapján döntéseket hoz a megfelelő válaszokról.

Mivel az agyműködést minden korban az éppen legfejlettebb technikai vívmánnyal érzékeltetik, manapság az idegrendszer működését egy számítógépes vezérlőközponthoz szokás hasonlítani. Vannak olyan egyszerű válaszok, mint például a pupillareflex vagy patellareflex, amikről egy alsó szintű szabályozó saját hatáskörében hoz döntést. A bonyolultabb információk a vezérlőközpontba külön csatornákon futnak be, és külön „monitorokon” jelennek meg a képek, hangok, szagok és egyéb ingerek feldolgozott jelei, valamint a tárolt információk. A monitorokat egy „kicsi ember” nézi, aki némi gondolkodás után kiadja a parancsot a válaszra... Ettől az elképzeléstől, miszerint a magasabbrendű döntéseket egy, az agyunkban figyelő okos kis törpe (akinek agyában nyilván egy még kisebb törpe ül) hozza meg, nehéz elszakadni.

Mindez azért is meglepő, mert az egyszerű reflex-komplex viselkedés dichotómiát az etológusok már több mint negyven évvel

ezelőtt gazdagították a viselkedés hierarchikus szerveződésének gondolatával.

A bonyolult viselkedésszekvenciák elemei könnyen csoportosíthatóak abból a szempontból, hogy milyen valószínűséggel fordulnak elő egymás közelében. A korai etológusok szerint a viselkedés-elemek közötti kapcsolatok egy többszintes hierarchiában írhatók le. A hierarchia legalján az elemi reakciók, csúcán az adott helyzetet a memóriatárral összetevő döntéshozó „központok” állnak. E két végpont között az etológusok a viselkedés szerveződésében kimutattak, illetve a viselkedés idegi szabályozásában feltételeztek számos köztes réteget.

A következőkben néhány példával szeretném bemutatni, hogy az idegrendszer a régebbi elképzelésekkel szemben meglepően finom felismeréseket végez, és sok döntést hoz az alsóbb és köztes szinteken.

## 1. *Bevésődés*

A fészekahagyó madarak, például a csirkék vagy kislibák röviddel kelésük után megközelítenek és követnek szinte bármilyen mozgó tárgyat, ami természetes körülmények között az anya, laboratóriumban pedig valamilyen mesterséges stimulus lehet. Néhány órás együttlét, illetve követés során a kismadár megtanulja a tárgy jellegzetességeit, amelyeket egy választásos helyzetben ellenőrizhetünk. A tanult kiscsirke az ismert tárgyhöz odafut, és eközben kapcsolattartó hangot hallat. Egy ismeretlen tárgy ugyanak-

kor menekülési reakciót és stressz-vokalizációt válthat ki. E tanulási folyamatot a kérdést tudományos szempontból elsőként tanulmányozó Konrad Lorenz nevezte el bevésődésnek (imprinting).

A tárgy memorizálásában szerepet játszó agyterületeket, sőt a memória rögzülése során lezajló biokémiai és morfológiai változásokat elég jól ismerjük Horn és munkatársainak munkája nyomán (Horn, 1998). Az emléknym rögzítésében kritikus feladata van a nagyagy egy meghatározott területének, az IMHV-nak (*intermedialis hiperstriatum ventrale*). Az IMHV anatómiai kapcsolatai és működése alapján valódi asszociációs területnek tekinthető (Csillag, 1999). E terület lézióját követően a csirke nem képes imprintálódni, miközben más tanulási képességei nem károsodnak. Az IMHV tehát az emléknymok és az aktuális információk összevetése alapján úgy tűnik, döntést hoz: Fuss hozzá vagy menekülj!

A tanulási folyamat szükséges feltétele a követési reakció, amire a csirkék minden tréning nélkül képesek. Sokáig azt hitték, hogy a követési reakciót bármilyen stimulus azonos valószínűséggel váltja ki, tehát nincs semmiféle öröklött preferencia. Joseph Kovach azonban bizonyította, hogy a frissen kelt naiv japán fűrj egyedek eltérő valószínűséggel közelítik meg például a villogó kék fényt a pirossal szemben, illetve a függőleges vonalmintázatot a vízszintessel szemben. E kis egyedi különbségeket sikerült genetikai szelekcióval jelentősen felerősítenie. A szelekcióval előállított „Kék” vonal 20. generációs egyedei közel egy valószínűséggel választották a kék fényt a pirossal szemben, és a „Piros” vonal hasonlóan erős, de ellentétes nem tanult preferenciát mutatott. A mintázatra történő szelekció kevésbé volt hatásos, de a „Függőleges” és a „Vízszintes” vonal egyedei a véletlent szignifikánsan meghaladó arányban választották genetikailag szelektált stimulusukat (Kovach, 1980).

Időközben Horn munkacsoportja is ki derítette, hogy a csirkék minden tanulás nélkül hajlamosabbak egy kitömött anyamadár modellt megközelíteni, mint egy forgó dobozt vagy hengert (Horn, 1986). Ezt az amúgy nem túl erős nem tanult preferenciát predispozíciónak nevezték el. Horn és munkatársai feltételezték, hogy a predispozíció és a tanult preferencia idegi szabályozását külön rendszerek végzik. A leginkább elfogadott elképzelés az volt, hogy a nem tanult követési válasz, valamint a nem tanult preferencia a mozgásindításban alapvetően fontos bazális ganglionokhoz köthető.

A nem tanult predispozíció idegi szabályozásának vizsgálatához jó modellt jelentettek a szelektált vonalak, mert ezekben a predispozíciót rendkívüli mértékben felerősítette a genetikai szelekció. Az első kísérletek arra utaltak, hogy a piros illetve kék preferenciára szelektált vonalak egyedeiben a preferált, illetve a nem preferált fény észlelésekor más látópálya aktiválódik, és ez a különbség már a nagyagy alatti (szubtelencefalikus) szerveződési szinten kimutatható (Kabai et al., 1992). A előagy alatti jelentőségét bizonyította, hogy a követési válasz, sőt a nem tanult színre és formára való preferencia is gyakorlatilag sértetlen marad a teljes nagyagy eltávolítás után is (Kabai – Kovách, 1993a; 1993b). A decerebrált madarak nem képesek imprintálódni, követési választuk új tárgyak bemutatásakor is fennmarad, és nem vált ki menekülési reakciót.

Ezek és más vizsgálatok arra utalnak, hogy a bonyolult imprinting tanulás funkcionálisan és anatómiailag is élesen szétválasztható legalább két alrendszerre: (1) a követésre alkalmas stimulus felismerése és a követés motoros szabályozása teljes egészében a gyors reagálásra képes szubtelencefalikus régiók irányítása alatt van, (2) a memórianyomok képzése, a pillanatnyi helyzet értékelése és adott esetben a követési válasz gátlása telencefalikus szabályozás alatt áll.

## 2. Ízelkerüléssel tanulás

A tyúk jellegzetességeinek megtanulása mellett a fészekhagyó kismadarak másik fontos feladata az, hogy meg tudják különböztetni az ehetőt a közömbös, illetve rossz ízű tárgyaktól. A lecke megtanulására mindössze három napjuk van, eddig tart ki ugyanis a szikzacskóban magukkal hozott tartalék tápanyag. Természetes körülmények között a kiscsirkék szinte bármilyen apró és feltűnő tárgyra rácsippenenek, és próba-szerencse alapján tanulják meg, mi ehető és mi nem. A rossz ízű, valószínűleg mérgező dolgok megtanulása különösen fontos, mert ebben nem szabad sokszor hibáznia. Az ehető-mérgező diszkriminációs tanulás vizsgálatára egyszerű módszert sikerült kifejleszteni. A csirkének pálcákra ragasztott gyöngyöt mutatnak, amire a csirke azonnal rácsíp. Ugyanannak a gyöngynek ismételt prezentációja csökkenő intenzitású csipegetést vált ki, a csirke megtanulja, hogy a tárgy közömbös. Egy új forma vagy szín láttán a csipegetés gyakorisága felugrik, majd a sorozatos bemutatások hatására csökken. Amennyiben azonban a gyöngy megerősítő jellegű, például a szomjas csirke vízhez jut a gyöngyből, a csipegetés frekvenciája növekszik (Sakai et al., 2000).

Ha a gyöngyöt kellemetlen ízű anyaggal itatják át, a csirke a rácsípést követően azonnal undorreakciót mutat, hátrál, fejét rázza, csőrét az aljathoz dörzsöli, és ezt követően legalább egy napig nem csíp rá hasonló tárgyra (Rose, 2000). Mivel a hosszú távú emlékezetet kiváltó élmény, a csipentés időben pontosan meghatározható, a jelenség különösen alkalmas a memóriaképződés időbeli folyamatának vizsgálatára. Rose és munkatársai több évtizedes munka során tisztázták, hogy az ízelkerüléssel tanulásban kritikus szerepe van egy nagyagyú (telenkefalikus) területnek, az LPO-nak (*lobus parolfactorius*). Egyetlen találkozás a rossz ízzel mélyreható változásokat indít be az LPO-ban,

amely folyamat végén a neuronok és kapcsolataik morfológiai változása, sőt új idegsejtek megjelenése detektálható.

Az LPO, sőt a teljes telenkefalon sem szükséges azonban az alapreakció, a csipegetés szabályozásához. Decerebrált csirkék bármilyen alkalmas méretű tárgyra rácsipnek, és a csipegetést addig folytatják, míg az a látóterükben van. Ez és egyéb vizsgálatok arra utalnak, hogy a csipegetést kiváltó inger felismerése és a reakció motoros szabályozása a nagyagy alatti területek feladata.

A decerebrált állatokon végzett egyszerű vizsgálatok tanulságaként újra kell gondolnunk a viselkedés és tanulás idegi szabályozását. Úgy tűnik, igazolódik az a feltevés, amire a korai etológusok pusztán a viselkedés elemzése alapján jutottak. Az elemibb viselkedésreakciók végrehajtásához szükséges információkat és a reakció megvalósítását alsóbb szintű rendszerek szabályozzák, amelyek alapállapotban automatikusan beindítják a reakciót. A felsőbb szintű szabályozó területek a finomabb információ feldolgozásához, tárolásához, a döntéshez és adott esetben az alsóbb szintek gátlásához szükségesek. Ha ez a gátlás megszűnik, a reakció teljes egészében végbemegy.

Valószínű, hogy ez a szerveződési elv nemcsak a madarakra jellemző. Halakban és kétélűtűekben már régen kimutatták a szub-telenkefalikus szabályozás jelentőségét, emlősökben még kevés az ilyen vizsgálat. A szabályozás egy aspektusa, az érzékelés szub-telenkefalikus kapacitásáról azonban már van annyi ismeret, hogy megjelenhetett erről egy áttekintés. (Sewards – Sewards, 2002)

### A létrel evolúciója

Az elmúlt pár évben élénk vita bontakozott ki az agy evolúciójának alapvető szabályairól. Egyrészt tudjuk, hogy az agyban nincs egyetlen elszigetelt idegsejt sem, a neuronok és az agyterületek szoros kapcsolatban állnak egymással, így nem meglepő, hogy az egyes agy-

területekben lévő neuronok száma és végső soron a területek mérete nem független egymástól. Egy emlősfaj kisagynak méretéből például egyszerű számítással következtethetünk nagyagynak térfogatára. Ez alapján várható, hogy az evolúció során egyetlen agyrész mérete sem változhat meg önmagában, csak a többi agyterülettel összhangban (koordinált evolúció). Az érem másik oldala az, hogy a különböző fajok számára más és más funkció lehet fontos, ami viszont elvileg a speciális funkciót ellátó agyterület önálló növekedését eredményezheti. Sokak véleménye szerint például az emberi agykéreg, vagy a visszhang alapján tájékozódó denevérek kisagya az evolúció során mintegy önállósította magát, és a többi területtől függetlenül növekedett meg hatalmas mértékben (mozaikos evolúció). A kérdés nem zárult le megnyugtatóan, mert ugyanannak az emlősfaj-adatbázisnak az elemzésével egyes szerzők a koordinált (Finlay et al., 2001), mások a mozaikos evolúciós modellre találtak bizonyítékot (Barton – Harvey, 2000).

Saját munkánkban egy független adatbázis alapján huszonhárom madárfaj agyterületeit elemezzük. Az agyterületek közötti korrelációk vizsgálata nem egyszerű, mert a fajok nem függetlenek egymástól, madaraink egyazon törzsfaj ágain ülnek. Mivel a fajok közötti hasonlóságot a vizsgált változók közötti funkcionális kapcsolatokon kívül a közös leszármazás is okozhatja, a leszármazás hatását el kell távolítani az elemzést megelőzően. Ennek érdekében a vizsgált fajokra törzsfát készítünk mitochondriális DNS szekvenciák alapján (Schrott, 2002). Ezek után változónként kiszámítottuk a törzsfaj egymás melletti ágain, illetve elágazásain lévő párok különbségeit. Az így nyert ún. evolúciósan független kontrasztok már valóban függetlenek a leszármazástól, és ezért bármilyen statisztikai elemzés végezhető rajtuk.

Előzetes eredményeink arra utalnak, hogy a koordinált és mozaikos evolúciós

modellek összebékíthetők egymással a szerveződés két alapvető sajátossága: a párhuzamos feldolgozás és a hierarchikus szerveződés elve alapján. A párhuzamos processzálsból adódó függetlenség nyilvánvaló. A párhuzamos pályák közül az adott faj számára fontosabb processzáls hatékonyságára ható szelekció megnövelheti a pálya elemeit a többi alrendszer rovására. Érdekesebb kérdés, hogy egy adott pálya elemei függetlenezhetnek-e egymástól az evolúció során. Amennyiben egy pályát, például valamelyik látópályát úgy képzelünk el, hogy az alsóbb szintű területek csak a felsőbb területek felé küldenek rostokat, akkor szoros összefüggést, koordinált evolúciót várhatunk az egyes területek mérete között. Egy pályán fölfelé haladva tehát az egyes területek mérete között szoros evolúciós korrelációt, tehát az  $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow E$  területek között „vas-tag” nyilatkat várunk.

Még nem publikált eredményeink azonban arra utalnak, hogy a látópálya bizonyos területei között szoros, más területek között gyenge az evolúciós összefüggés. Alulról fölfelé vizsgálva az összefüggéseket szoros kapcsolatot találtunk  $A \rightarrow B$ , (A: tectum opticum, B: nucleus rotundus), valamint  $B \rightarrow C$  (C: ectostriatum) között. A  $C \rightarrow D$  kapcsolat már gyengébb volt (D: neostriatum). Továbbhaladva, a két telenkefalikus integráló terület,  $D \rightarrow E$  (E: hiperstriatum ventrale) között ismét szoros a kapcsolat. Az evolúciós kapcsolat szorossága ( $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow E$ ) minden bizonnyal a területek közötti kapcsolatok jellegét tükrözi. Míg például B terület szinte kizárólag az A-tól kap beidegzést, és szinte kizárólag a C területbe vetít, a C területnek több agyterülettel van gazdag kapcsolata. A két asszociáló terület (D és E) természetesen sok helyről kap beidegzést, de kapcsolatrendszerükben az egymáshoz fűződő viszonyuk a meghatározó. Ennek alapján a szinte kizárólagosan kapcsolódó területek korreláltan evolválódnak, míg a velük

lazább kapcsolatban álló területek ebben a viszonylatban függetlenül változhatnak. Attól függően tehát, hogy milyen egységek között keresünk evolúciós kapcsolatokat, vagy a koordinált, vagy a mozaikos evolúciós modell látszik igazolódni.

Mi várható az agy egésze, tehát a teljes rendszer vizsgálatától? A teljes agyat tekintve minden terület minden területtel közvetlenül vagy közvetve kapcsolatban áll, és ez alapján többen feltételezik, hogy az egyes agyterületek mérete az összes többi által determinált, tehát az agy egészére a koordinált evolúció kényszerfeltételei hatnak.

Ez akkor lenne igaz, ha az agynak, mint a válaszokat szabályozó rendszernek csak egyetlen szintről lenne kimenete. Az utóbbi időben azonban egyre több a bizonyíték arra, hogy a hierarchikus szerveződés nemcsak az információ-feldolgozás hierarchiáját, hanem a döntéshozás hierarchiáját is jelenti. Egy funkcionális pályának nemcsak a „csúcán”, hanem több rétegben van kimenete. Az egyes kimenetek funkcionális fontosságának megfelelően az adott agyterület mérete akár szintenként, önállóan evolválódhat. Az ízelkerüléses tanulási modell alapján például elképzelhető, hogy egy táplálékspecialista faj számára az egyszerű információk gyors kiértékelése és a gyors válasz a fontos, míg egy generalista esetében nagyobb jelentősége van a tanulásnak, a pillanatnyi kép és a memóriában tárolt információ összevetésének. A gyors választ szabályozó szubtelencefalikus régiók és az emléknymokat tároló és kiértékelő nagyagyi területek jelentősége és mérete így az evolúció során elszakadhat egymástól.

### *Tervek*

Érdekes feladat lesz a madár- és emlősagy evolúciós összehasonlítása. Tudjuk, hogy a madarak több, számunkra mentális kihívást jelentő feladatot alsóbb szinten, automatikusan oldanak meg. Abban a feladatban például, amelyben egy bonyolult mintázatról el

kell döntenie, hogy tükrözéssel vagy forgatással jött létre, a galambok az emberhez hasonló teljesítményt nyújtanak. Míg azonban az ember a feladatot „mentális forgatással” oldja meg a kéregben, a madarak ugyanezt feltehetően szubtelencefalikus szinten, a tectum opticumban teljesítik. Egy most folyó vizsgálatunkban Schrott Anikóval (SzIE doktori program) arra a kérdésre keressük a választ, hogy a madár- és emlősagy evolúciós változásában valóban kimutatható-e eltérés a szintek közötti munkamegosztásban.

A szintek közötti munkamegosztás feltétele a szintek közötti hatékony kommunikáció. Érdekes, hogy a munkamemóriában, szabályfelismerésben, előrejelzésben központi szerepet játszó emlős agyterület, a prefrontális kéreg erőteljes dopamin beidegézést kap alsóbb szintekről, és kimutatták, hogy a dopaminerg sejteknek specifikus szerepük van a szabálytanulásban. Saját vizsgálatainkban igazoltuk, hogy a dopamin D1 receptor rendszernek kritikus szerepe van a madarak tanulásában is (Stewart et al., 1996). Bár a madarak nagygya nem rendelkezik kéreggel, a madár-telencefalon egy régiója az emlős prefrontális kéreg analógjának tekinthető, éppen erős dopaminerg beidegzése miatt. Dr. Csillag Andrással (Semmelweis Egyetem) és Zachar Gergellyel (ELTE doktori program) jelenleg egy közvetlen mérési módszerrel (mikrodialízis) azt vizsgáljuk, hogy a madár prefrontális kéregben milyen szerepe van a dopamin-rendszernek, amely úgy tűnik, az alsó és felsőbb szintű döntési pontok egyik fontos összehangolója.

A szerveződés mechanizmusának és evolúciójának vizsgálata közelebb vihet minket annak megértéséhez, hogy egy szervezet miként képes egyazon pillanatban tucatnyi szabályozást összehangoltan megoldani, és milyen szelekciós erők hatnak e szabályozási funkciók összehangolt elkülönülésére. Tudatunk, az a bizonyos mindent látó „kicsi törpe”, valójában nagyon keveset észlel

ezebből folyamatokból. Azt azonban, hogy „ki is ő” és honnan „tudja”, mikor, miben kell átvenni az irányítást, egyelőre csak sejtjük.

#### IRODALOM

- Barton, Robert A. – Harvey, Paul H. (2000). Mosaic Evolution of Brain Structure in Mammals. *Nature*. **405**, 1055-8.
- Csillag András (1999): Striato-Telencephalic and Striato-Tegmental Circuits: Relevance to Learning in Domestic Chicks. *Behavioural Brain Research*. **98**, 227-36.
- Csillag András – Kabai Péter – Kovach, Joseph K. (1995): The Effects of Localized Mesencephalic and Diencephalic Lesions on Unconditional Color Preferences in Selected Lines of the Japanese Quail. *Physiology and Behavior*. **58**, 659-667.
- Davies, D. C. – Csillag A. – Szekely A. – Kabai P. (1997): The Efferent Connections of the Domestic Chick Archistriatum. A Phaseolus Lectin Anterograde Tracing Study. *Journal of Comparative Neurology*. **389**, 679-693.
- Finlay, Barbara L. – Darlington, Richard B. – Nicastro, Nicholas (2001): Developmental Structure in Brain Evolution. *Behavioral and Brain Sciences*. **24**, 263-78.
- Horn, Gabriel (1998): Visual Imprinting and the Neural Mechanisms of Recognition Memory. *Trends in Neurosciences*. **21**, **7**, 300-305.
- Kabai Péter – Kovach, Joseph K. (1993a): Persistence of Approach Response after Decerebration in Newly Hatched Quail Chicks. *Physiology & Behavior*. **53**, 699-707.

Kulcsszavak: *bevésődés, ízelkerülés, hierarchikus viselkedésszerveződés, agyevelődési, relatív agyméret, madarak*

- Kabai Péter – Kovach, Joseph K. (1993b): Subtelencephalic Visual Discrimination in Selected Lines of Japanese Quail. *NeuroReport*. **4**, 255-258.
- Kabai Péter – Kovach, Joseph K. – Vadász Csaba (1992): Neural Correlates of Genetically Determined and Acquired Color Preferences in Quail Chicks. *Brain Research*. **573**, **2**, 260-266.
- Kovach, Joseph K. – Kabai Péter (1993): Effects of Bilateral Hemispherectomy On Genetically Variable Stimulus Preferences and Imprinting in Quail Chicks. *Brain Research*. **629**, 181-188.
- Rose, Steven P. (2000): God's Organism? The Chick as a Model System for Memory Studies. *Learning & Memory*. **7**, 1-17.
- Sakai, Sayaka – Yanagihara, S. – Kabai P. – Koga, K. – Matsushima, T. (2000): Predisposed Visual Memory of Shapes in Quail Chicks. *Zoological Science*. **17**, 1045-1051.
- Schrott Anikó (2002): *A madáragy moduláris evolúciója*. Szakdolgozat
- Sewards, Terence V. – Sewards, Mark A. (2002): Innate Visual Object Recognition in Vertebrates: Some Proposed Pathways and Mechanisms. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. Molecular and Integrative Physiology*. **132**, **4**, 861-91.
- Stewart, Michael G. – Kabai P. – Harrison, E. – Steele, R. J. – Kossut M. – Csillag A. (1996): The Involvement of Dopamine in the Striatum in Passive Avoidance Training in the Chick. *Neuroscience*. **70**, 7-14.

