

Csányi Vilmos

ETOLÓGIA c. könyvének

Jegyzete

A jegyzet csak a könyv használata mellett hatásos

Az etológia története

I. Görögöknél:

Arisztotelész tíz kötetet írt: pl. kakukktojásról I
krokodilusmadárról I
kephaloniai kecskékről H

II. Rómaiaknál:

Pliniusnál naiv, antropomorf leírás: pl. az elefántról

III. Evolúcióelmélet: ETOLÓGIA

- Darwin (D-Am., Csendes-óceán szigetvilága -a Beagle fedélzetén) és Wallace (Maláj-szgtk) kb. egy időben jöttek rá
- **Az elmélet:** \sum fajnak hatalmas reprodukív kapacitása van \leftrightarrow különböző fajok egyedszáma hosszabb időn át állandó \Rightarrow a fajok egyedei állandóan versengenek \rightarrow mindenfajban létrejönnek természetes variánsok \rightarrow természetes szelekció \Leftarrow a variánsok egy része alkalmasabb.

IV. Első etológiai könyvek:

- Darwin: Az érzelmek kifejeződése az állatokban és az emberben (1872) – megfigyelései pontosak, magatartásjegyekre is érvényesnek mondja az evolúciós kontinuitást, kimutatja az alapvető emberi érzelmek eredetét.
- Romanes: Darwin barátja, aki az állatok intelligenciájáról kutat. Ez egy anekdota gyűjt., hitelességét a „magas állású személyek” szavahihetősége biztosítja. Erősen antropomorfizál \Rightarrow botrány könyv \rightarrow az állatok tudományos igényű vizsgálata.
- Lloyd Morgan: a megfigyelés fontosságát hangsúlyozta.
Parszimonia törvénye (Morgan kánonja): nem szabad egy akciót magasabb rendű pszichikai kapacitással magyarázni, ha az megmagyarázható egy alsóbbrendűvel is. \rightarrow sorra rácsáfoltak Romanes gondolataira, kimutatták, hogy az állatok magatartását véletlen próbálgatások, egyszerű reflexek, elemi tanulási folyamatok vezérik.
- Thorndike: „problémadobozok”. Ez rendszerint egy ketrec, ami amit egyszerűen nyitható belülről, az állat csak akkor jöhet ki, ha kinyitja.
Próba szerencse tanulás: az állatok össze-vissza ugrálnak, csapkodnak, ha véletlenül sikerül kinyitni, akkor legközelebb már ügyesebbek.
 \rightarrow kialakult egy labori viselkedéstudomány, a vizsgálatokat nem támasztották alá biológiai alapokkal.
- Watson: megalapítja a behaviorizmust. \rightarrow az állat Ψ a befolyása alá került. Minden állati viselkedés válasz a környezet ingereire, az állat viselkedését korábbi tapasztalatai határozzák meg.
- Skinner: követi Watsonit, igyekeztek minél objektívebb kísérleti és leírás módszereket alkalmazni. Legfontosabb: a megfigyelehető viselkedés.
- Sherrington és Pavlov: kísérleteik \rightarrow reflextan: az állatok viselkedése a veleszületett reflexekkel, a tanult v. feltételes reflexekkel és ezek komplexeivel magyarázható.

- Whitman és Heinroth: öröklött viselkedésformákról beszéltek. (galambok-gerlék, kacsák-ludak).
- Craig: megkülönböztette a merev szerkezetű, sztereotip *konzummációs aktust* az változékonyabb, tanulással könnyen módosítható *appetitiv* viselkedéstől.
- Vexküll: az állat és körny. kapcsolatát elemezte. Az állat csak kis részét fogja fel környezetének, és még kisebb hányad szolgál arra, hogy életében jelentős funkciót hordozzon. Ezek a környezeti kulcsok.
- Konrad Lorenz: a modern etológia alapítója, Heinroth tanítványa. Evolúciós alapokon álló elméletet dolgozott ki. Megfigyelt ↔ a kor nem engedte az egyéni, dokumentálatlan megfigyelések használatát. De megfigyelései pontosak voltak, következtetései, noha merészek, megalapozottak, logikusak. A viselkedés megfigyelhető elemeit egységekre bontotta: megkülönbözteti a fajspec. öröklött viselkedési formákat a tanult magatartástól.
- Tinbergen: a viselkedés tanulmányozásának négy alapvető szempontja: funkció, mechanizmus, egyedfejlődés, evolúció.
- Frisch: a méhek táncának megfejtése. Lorenzel és Tinbergennel 1973-ban közös Nobel-díj.
- : az aktivitás maximuma a nappali periódusra esik

A korai etológia

- az állati magatartás magatartáselemekre bomlik
- elemekből állnak össze a magatartásegységek, azaz a fajra jellemző meghatározott *öröklött mozgásmintázatok* (ÖMM)
- az állat egyes akciói különböző mozgásmintázatokból, ezek szabályos ismétlődéséből, kombinációiból állnak
- az ÖMM-eket a környezet egy v. néhány tényezője váltja ki, ezek a *kulcsingerek*
pl. a tuskéspikó támadó akciója (ÖMM)
a vetélytárs hasán lévő vörös folt (kulcsinger)

bundermajmok kölykei menekülnek a dühös hímek láttán

- *heterogén szummáció tv-e*: amikor több kulcsinger ua.-t a reakciót váltja ki, feltételezik, hogy a ingerhatások additívak.
Pl. énekesmadarak fiókái tátogási reakciója \leq szülő hangja, látványa, fészek ringatása
- *öröklött kiváltó mechanizmus* (ÖKM): a specifikus mechanizmus, amely a kp.-i idegrendszerben az egyes ingereket vagy ingerkombinációkat felfogni képes és aktiválja a megfelelő motoros választ.
- *Késztetés (drive)*: egy belső tényező, amely egy azonos funkciót ellátó ÖMM-csoport megjelenését szabályozza.
Pl. tuskéspikó csak párzási időszakban támad a vörös hasú ellenfélre
- *akcióspecifikus energia*: a késztetési mechanizmusok halmozzák fel, és ennek aktuális szintje dönti el, hogy az állat milyen valószínűséggel hajtja végre az adott ÖMM-t. Több kulcsinger együttes jelenlétekor az állat azt az ÖMM-t hajtja végre, amelyiknek legmagasabb ez a szintje.

Modellek:

A modell mindig egy egyszerűbb rendszer, amelyek egyes komponensei és a komponensek egymás közötti kölcsönhatásai izomorfak a modellezendő bonyolult rendszer ezen elemeivel.

1. *leíró modellek*: kicsi hasonlóság esetén.
2. *magyarázó modellek*: nagyobb hasonlóság esetén a modell magyarázza a bonyolult rendszer működését, feltétele, hogy a modell a rendszer által mutatott múltbeli jelenségek logikai összefüggéseit egyértelműen tartalmazza.
3. *prediktív modell*: képes a rendszer jövőbeni viselkedését megjósolni.

Kritériumok: gyakorlat és a szerveződési szintek figyelembevétele.

A modell nem cáfolható meg, mert nem bizonyít semmit.

Lorenz pszichohidraulikus modellje (18.o.)

Tinbergen hierarchikus modellje (20.o.)

- *vákuumaktivitás* : amikor már annyi akcióspecifikus E halmozódik fel, hogy nem kell a kulcsinger az ÖMM megjelenéséhez.
- *helyettesítő tevékenység*: amikor az E „átugrik” egy másik kp.-ba. (Mondjuk a agresszivitásából az udvarlásiba).

Az ÖMM-ek megjelenése az egyedfejlődés során:

- ÖMM-k öröklődnek, megjelenésük az állat megfelelő életperiódusában nem igényel környezeti hatásokat.
- Az állatok a fajra jellemző MM-eket hajtják végre → minél közelebb áll egymáshoz két faj, MM-ük annál hasonlóbb.
- Egyes MM-k adaptív értékűek (elősegítik a fennmaradást, szaporodást).
- ÖMM már első megjelenéskor teljes kifejllettségben mutatkozik (tanulás és gyakorlás lehetősége nélkül)
- *Bevésődés* (imprinting): spec. Tanulási mechanizmus, amelyben az ÖMM megjelenése külső hatás alatt áll. –Lorenz
- *ösztönmozgás koncepciója*: az akcióspecifikus energiák a megfelelő szűrőmechanizmusok közreműködésével az ÖMM-k megjelenésének egy egész csoportját szabályozzák, az egyes sztereotip elemek speciális környezeti kulcsingerek hatására aktiválódnak. A motivációs rendszer, a szűrők, az ÖMM-k öröklött tényezők hatására jelentek meg, de az akció irányultságát a körny. bef.
- *Pózolás*: viselkedésforma, melynek tanulmányozás a ritualizációhoz vezetett.

Pl.: kakas úgy udvarol, mintha ételt kapirgálna, a fácán már nem kapirgál, csak hajlong, a páva meg már csak csapkod.

Udvarló magatartás← a táplálkozás és nemi készítés közötti motivációs konfliktus miatt megjelent helyettesítő aktivitás evolúciója. Ez a folyamat a *ritualizáció*: az eredeti helyettesítő aktivitás olyan evolúciós, genetikai változáson megy keresztül, melynek során leegyszerűsödik, s az egész viselkedés a nemi készítés motivációja alá kerül.

A modern etológia

- *Fiziológiai etológia:* a szervezet hormonális és idegi szabályozórendszereinek hatását vizsgálja a magatartásra.
- *Neuroetológia:* modern élettani módszerekkel keresi az egyes viselkedésmechanizmusok konkrét idegéletti alapjait.
- *Kognitív etológia:* azt kutatja, hogy az állat agyában milyen mentális mechanizmusok működnek, gondolkodik-e mielőtt akcióba kezd, hogyan emlékszik vissza korábbi tapasztalataira, tervez-e, etc.
- *Etogenetika v. magatartás-genetika:* egyes megfigyelhető magatartásformák és a mögöttük lévő idegi mechanizmusok genetikai hátterét kutatja.
- *Összehasonlító etológia:* az egyén szintjén fogalmazza meg kérdéseit.
- *Szociobiológia:* a társas viselkedést tanulmányozza.
- *Viselkedésökológia:* azt kutatja, hogy az állatok milyen szerepet töltenek be a különböző ökoszisztémák működésében.
- *Alkalmazott etológia:* az ember által tenyésztett állatok viselkedésével foglalkozik. Igen intenzív kutatás folyik ezen a területen.
- *Humánetológia:* az emberi magatartás biológiai alapjainak vizsgálata. Általában gyerekek megfigyelésén alapul <= aránylag kisebb mértékben hatott rájuk a kultúra.
- *Antropológia, paleobiológia, kultúraantropológia, néprajz, szociobiológia, pszichológia, klasszikus etológia:* megkísérik az emberi magatartás evolúciójának rekonstrukcióját.

Az állati viselkedés szerepe a biológiai evolúcióban

A bioszféra

A bioszféra egy rendszer, melynek élő komponensei között sajátos kapcsolatokat alakít ki a minden élő jellemző anyag- és energiaéhség.

A körforgás

- A szükséges anyagok a Föld felszínén, E a Napból
- Az algák és magasabb rendű növények E felvevők, a hasznosítható E maximumát igyekeznek kinyerni a napfényből
- Növényben készülő anyagok: fehérjék, szénhidrátok, zsírok \leftarrow CO₂, NapE, ásványisók, víz
- A növények az élővilág elsődleges termelői \rightarrow a többi élőlény (fogyasztók és lebontók) számára annyi áll rendelkezésre, amit ezek megtermelnek
- A bioszféra rendszer energiaáramban álló nyílt rendszer
- Gondolat KIS.: csak növények vannak (25.o.) \rightarrow káosz. Megold.: olyan növények kialakulása \approx Eugléna
- Az élővilág komponensei folyamatosan pusztulnak, bomlanak és folyamatosan újrakeletkeznek a rendszeren áthatoló E felhasználásával.
 1. *lebontók*: az elpusztult szervezet lebontásával nyeri el anyag- és Eszükségleteit, s ezek juttatják vissza a bioszférát felépítő anyagot kis molekulák, CO₂, ammónia formájában a vízbe, talajba, légkörbe. (baktériumok, gombák)
 2. *növényevők*: vegetáriánusok (nyuszi, elefánt, sok rovar)
 3. *ragadozók*: húsevők, aki növényevőket, esetenként egymást fogyasztják. Minden olyan állat, amely más állatot fogyaszt. (kékbálna, sok hal, szitakötő)
 4. *mindenevők*: eyaránt fogyasztanak növényi és állati táplálékot is. (ember, maci, majmok egy része, vaddisznó)
 5. *dögevők*: nagyrészt (ha nincs vadásznak is pl. a hiénák, keselyűk, sakálok) más állati és növényi fajok példányait fogyasztják (sok rovar, bogár)

Tápláléklánc – energifolyam

- *tápláléklánc*: szemei az egyes fajok, a láncon pedig áramlik az E az növények → állatok. Minden láncszemnél a felhalmozott E jó része elvész => rövid.
- *táplálékpiramis*: az alsó szint, vagyis a növények szintje a legnépesebb.
 1. *elsődleges termelők*: növények
 2. *elsődleges fogyasztók*: vegetáriánus állatok
 3. *másodlagos fogyasztók*: ragadozók
 4. *csúcsragadozók*: azok a ragadozók, amelyek felnőtt korukban már nem esnek mások áldozatául. Az E folyam itt sem áll meg, hiszen ivadékuk áldozat lehet, tetemüket pedig elfogyasztják v. lebontják → a bennük felhalmozott anyag és E visszajut a körforgásba.
- *táplálékhalózat*: a tápláléklánccok összekapcsolódása. Az egyes állatok összekötnek több láncot (pl. róka, nyuszi).
- Az állat viselkedése befolyásolja életben maradási és szaporodás lehetőségeit
- A viselkedés célszerűsége mindig a közvetlen környezet függvénye (pl.: erdőben megdermedés, nyílt mezőn futás)

Ökológiai fogalmak:

- *ökológia*: az élővilág tömegviszonyainak (abundanciájának) térbeli és időbeli változásait igyekszik megmagyarázni.
- *adaptáció (alkalmazkodás)*: az evolúció során ezt teszik az állatok egy meghatározott környezethez
- *habitiat (élőhely)*: a környezet, amelyhez az állatok adaptálódnak. Környezet fizikai és kémiai jellegzetességei alapján írhatjuk le. (→ milyen növény → milyen állat)
- *ökoszisztéma*: az élőlények mint komponensek, valamint a környezet fizikai és kémiai jellegzetességei alkotják.
- biom: ökoszisztéma típus. 10 féle. Szárazföldi, tengeri és édesvízi van.
Szárazföldiek (31.o.):
 1. *szavanna*: füves mezők, facsoportok, esős és száraz évszakok váltakozása jellemzi. (D-Am -pálmák, Afr. –akáciák –gazellafélék, antilopok, Ausztrália - eukalaiptuszok:;)
 2. *trópusi esőerdő*: ahol az esőmennyisége nő, ott ezzé alakul a szavanna.
 3. *sivatagi*: ahol az eső mennyisége csökken,
 4. *tundra*
 5. *tajga*
 6. *mérsékel övi lomberdők*
 7. *sztyepp*
 8. *mediterrán és monszun*
- *ökológiai fülke (niche)*: az egyes biomokon belüli életlehetőségek, fizikai és biológiai feltételek összessége. Egy fülke lehet egy meghatározott faj által elfoglalt, de lehet üres is. A biom különböző helyein ua. fülke lakója lehet más és más faj is, de igényeik nagyon hasonlóak (Nyuszik – aguti és pampanyúl (capibara)-D-Am.)
- *üres fülke*: az adott lehetőségek alapján élhetne ott egy meghatározott tulajdonságú faj, de valamilyen oknál fogva nem él.

Vadászó viselkedés:

1. fontos szerepet játszik a növényevő fajok populációinak állandóságában (az újratermelődés során a növényi és állati komponensek nagyjából azonos mennyiségben keletkeznek, mint az azt megelőző másolódási ciklusban).
 2. a ragadozó hozzájárulnak a növényevők egészséges életéhez. \leq azt a prédát üldözi, amelyik betegség miatt nem menekül elég gyorsan. \rightarrow eltávolítják a betegségek hordozóit \rightarrow megakadályozzák a nagyobb járványok kialakulását. (Ritka az a betegség, amely növényevőt és ragadozót egyformán sújt).
 3. optimális élettartamra korlátozza a növényevők életét (\leq az öregeket gyorsabban megfogja) \rightarrow a faj fenntartásában már nem résztvevő egyedek nem foglalnak életteret
 4. genetikai javító funkció \leq azok az álatok, amelyek rossz tulajdonságaikkal lerontanák a genetikai állományt nem érik meg a szaporodási kort
- *természetes szelekció*: ha az üzött állat valamiféle gyengeséget árul el, bármi is legyen ennek az oka, a ragadozó áldozatául esik.

Viselkedési utasítások:

- minden állatnak van olyan viselkedésformája, amely a táplálékszerzést lehetővé teszi. Ez lehet nagyon egyszerű és bonyolultabb.
- Az állat tevékenységet az idegrendszer szabályozza: az **egyszerűbb gerinctelen állatok** idegrendszere kevésbé programozható, keveset tanulnak. Táplálékszerző technikájukat a genetikai memória tárolja.
- A legegyszerűbb *viselkedési utasítások* (algoritmusok) tehát a gerincteleneknél a *genetikai memóriában* tárolódik, amikor kell, automatikusan működésbe lép.
- A természetes szelekció gondoskodik arról, hogy a viselkedési algoritmusok tökéletesek legyenek (ha pl. egy pók nem tud hálót szőni, meghal mielőtt továbbörökíthetné rossz génjeit) – ezen alapul a viselkedés evolúciója
- A természetes szelekció következménye az is, hogy az állati viselkedés pontosan olyan, amilyennel az adott ökológiai fülkében meg lehet élni
- A **magasabb rendű gerincesek** nemcsak genetikai memóriájukra támaszkodnak, hanem a *neurális memóriájukra* is (tanulás során alakul ki) \rightarrow finomabb alkalmazkodásra képes
- Az emlősök sokáig szülői felügyelet alatt állnak \rightarrow még több esélyük van a legmegfelelőbb viselkedési algoritmusok elsajátítására
- A két féle memória finoman összehangolódik (pl.: ragadozóknál genetikai memóriai utasítás, hogy üldözz minden mozgót, a neurális memóriája ezt az általános utasítást pontosítja)
- Tanulási képesség \rightarrow új, egyéni fogások \rightarrow lehetetlen pontosan leírni egyes magasabb rendű fajok viselkedését
- Kihasztnalatlan erőforrás \rightarrow egy állat igyekszik kihasználni \rightarrow testi adottságai, viselkedése fokozatosan ráhangolódik az erőforrásra \rightarrow versengés \rightarrow nagyfokú specializáció \rightarrow az állatok felosztják egymás között a világot
- *versengő kizárás elve*: egy ökológiai fülkében nem élhet egyidejűleg két olyan faj, amelynek igényei egymással teljesen megegyeznek. Ha mégis: versengés indul, amely mindig az egyik győzelmével végződik.

Példa a specializálódásra: madarak csőre és viselkedése

A kék cinke és a szén cinke példája

- *generalisták*: amelyek könnyen váltanak egyik erőforrásról a másikra, s mindig a legjobban tudják kihasználni az adott lehetőségeket. Versengés esetén is könnyen találnak új lehetőséget.

A genetika elemei

A fajok és a génraktár

- *faj*: Mayr szerint a faj olyan egyedek csoportja, amelynek tagjai hasonló tulajdonságúak mind testi jegyeiket, mind pedig viselkedésüket illetően, és egymással, de csakis egymással, termékeny utódok létrehozására képesek.
 - Dinamikus, történeti entitások, az idők során változnak, változási lehetőségüket történetük meghatározza
 - A szisztematikus osztályozás legkisebb egysége (de vannak alfajok, fajták is)
 - További leszármazási kapcsolatok, amelyek a fajok közötti rokonságot tükrözik
 - A további osztályozás látható, mérhető, megfigyelhető tulajdonságok alapján történik
 - Feltevés: leszármazási kapcsolatokat tükröz – ezt csak az evolúciós genetikai bizonyítékaival elfogadható
 - faj → nem → család → rend → osztály → törzs → ország
 - *kladista irányzat*: a fajok biztos megkülönböztető jegyeit tartja fontosnak, a leszármazási kapcsolatokkal nem törődik.
 - *Genetikai elmélet*: az élőlények minden megfigyelhető tulajdonsága ← szervezetükben zajló kémiai reakciók ← a sejtekben működő biokatalizátorokra (*enzimek*) ← fehérjék v. fehérjetermészetű szerkezeti és szabályozó anyagok ← az azt felépítő aminosavak sorrendje ← DNS-ekre ← az ezt felépítő nukleotidok sorrendje.
 - *DNS*: az élő szervezetek öröklési anyaga, az egyes generációk között ez közvetíti a genetikai infót. A DNS egyes szakaszai a fehérjék aminosavsorrendjét meghatározzák, esetenként a fehérjék működését szabályozzák.
 - *gének*: az öröklődés egységei, melyek minden fajban meghatározott számban fordulnak elő, felelősek az egyed megfigyelhető tulajdonságaiért. A sejtekben található kromoszómákban foglalnak helyet. A fehérje aminosavsorrendjét meghatározó, valamint a szabályozó funkcióval rendelkező DNS-szakaszok a gének. Vannak olyan DNS-szakaszok, gének, amelyeknek nem feleltethető meg fehérje.
 - *genotípus*: egy szervezet teljes génkészlete v. egy v. néhány gén jelölése.
 - *fenotípus*: a gének működése következtében kialakuló aktuális, megfigyelhető fizikai, élettani vagy viselkedései tulajdonságok az egyedben. Vagy a tulajdonságok egy kisebb csoportja, vagy az összes tulajdonság.
 - *genom*: a genotípus fizikai megtestesülése, azaz a gének összességének megfelelő genetikai anyag (DNS).
 - *génraktár*: azonos fajba tartozó valamennyi egyed genomja.
- Feltételezzük, hogy az élőlények osztályozása genetikai kapcsolatot tükröz.
- *kariotípus*: a sejtmagban található kromoszómák számának, formájának és méreteinek reprezentációja.
 - *diploidok*: legtöbb élőlény testi sejtjei ilyenek, azaz két azonos formájú, párokba rendezhető kromoszómasorozatot tartalmaznak. E kromoszómák a megtermékenyítéskor keletkező zigótában a két szülői ivarsejttől származó kromoszómákészlet másolatai.
 - *haploidok*: az ivarsejtek, amelyekben csak egy sorozat kromoszóma van.
 - *lokusz*: a gén meghatározott helye a kromoszómán.
 - *allélok*: egy adott gén különböző változatai. (természetes populációban 1-20)
 - *genetikai variabilitás*: a gének óriási változatossága <= az allélok száma 1-20, egy gerinces génjeinek száma 10-50ezer. =>

- *fenotípusos variabilitás*: az egyedek tulajdonságaiban megfigyelhető individualitás. Ennek másik oka a környezeti hatások (adaptáció).
- *kodominancia*: ha adott lokuszban elhelyezkedő génpár esetében az allélok különbözőek, és mindkettő befolyásolja a fenotípus tulajdonságát.
- *dominancia*: ha csak egyik allél fejt ki hatását.
- *recesszív allél*: a fenotípus kifejeződésére közömbös allél.
- *homozigóta*: egy állat egy lokuszra nézve, ha a lokuszhoz tartozó mindkét allél azonos.
- *heterozigócia*: ha az allélok különbözőek.
- *genetikailag homogén populáció*: a legtöbb lokuszban homozigóta allélok. A laboratóriumi állattörzsek pl.
- *genetikailag heterogén populációk*: az allélok nagy változatossága miatt a heterozigócia valószínűsége igen nagy (70-90%). Ilyenek a természetes populációk.
- *izogén populáció*: ha egy populáció minden egyedének azonos a genomja. Pl.: mesterségesen előállított, és a gynogenezissel szaporodó állatfajok (ezüstkárász) egy anyától származó utódai.

Az evolúciós folyamat

- *szintetikus elmélet*: a legelfogadottabb evolúciós teória, a szaporodási siker elvét kombinálja a genetikai ismeretekkel. Egy szervezet szaporodási aktivitása felfogható a génekészletek következő generációnak való átadásaként. Egy populációban azok az egyedek a legsikeresebbek, amelyek a legnagyobb példányszámban képesek génjeiket a következő generációkba juttatni.

Az elmélet ma már nem kielégítő \leq nem ad magyarázatot pl. a komplexitás folyamatos növekedésére, a mutációk közötti közvetlen kapcsolatra, a fajok keletkezésére, etc. \leq sok mindent elhanyagol (élővilág rendszerjellegét, egyes szerveződési szinteket, etc.)

- *fitness (genetikai rátermettség)*: az elmélet kp-i fogalma. Azt a valószínűséget fejezi ki, amellyel egy adott genotípus a következő generációban szerepelni fog. W 0-1 közti szám. Ha a szülői populációban található allélgyakoriságot megszorozzuk a rátermettségiértékkel, megkapjuk az adott allél várható előfordulási gyakoriságát az utódgenerációban.

Ha $W=0 \rightarrow$ adott allélt egyetlen egyed sem fogja hordozni (pl. letális allélok).

Ha $W=1 \rightarrow$ az adott allél ugyanolyan gyakorisággal lesz jelen a mint a szülőkből.

feltételek: nagy pop, nincs ki- és bevándorlás, teljesen véletlenszerű párosodás, etc.

rátermettség: használják az egyedi állat jellemzésére is, minek rátermettségét nemcsak egy gén, hanem gének ezrei határozzák meg.

az egyed egyedi rátermettsége nem feltétlenül öröklődik.

A fogalom másik jelölése: túlélési érték, szaporodási érték.

Két egyed közül az a rátermettebb, amelynek az adott popban több szaporodókort megérő utódja lesz.

A darwini evolúcióelmélet

- A biológiai evolúció mechanizmusa a természetes szelekció, melynek során a gének előfordulási gyakorisága, vagyis a pop génraktára az egyik generációról a másikra megváltozik. a generációnként bekövetkezett változások a hosszú idő alatt összegződnek.
- Az evolúciós változás két formája:
 1. *adaptáció*: egy-egy faj apró genetikai változásai révén a környezethez való alkalmazkodás.
 2. *fajkeletkezés*: hosszabb távom érvényesülő változások következménye, új formák fellépéséhez vezet.
- A biológiai evolúció legfontosabb tényezői: (Malthus → Darwin → Mayr)
 1. Minden fajnak óriási a szaporodási kapacitása és képes túlszaporodásra.
 2. A különböző fajok populációinak létszáma hosszabb idő alatt vizsgálva többé-kevésbé állandó. (születések száma ≈ halálozásoké és a legtöbb változás átmeneti v. ciklikus)
 3. Az erőforrások korlátozottak.

1., 2., 3., => **I. következtetés:** Az egyedek között vetélkedés folyik az erőforrásokért. Ez már nem volt új, de ő hangsúlyozta először, hogy a kompetíció sokkal inkább a hasonlóak között (faj, pop egyed) folyik, hiszen ezek teljesen azonos erőforrásokat követelnek.

A különböző fajok szakosodnak különböző erőforrásokra → a fajok közötti versengés nem olyan kifejezett.

4. Az egyed különlegessége. (Ezen alapul az állatnemesítés)
5. Az egyedi különbségek nagy része öröklődik.

II. következtetés: A nagy szaporodási kapacitás, és az egyedek közötti különbségek képezik az evolúciós folyamat alapját. Egyedi variabilitás → olyan egyedek, amelyek szaporodási teljesítményben a többi felülmúlják → ezeknek a következő generációkban több utódjuk lesz.

III. következtetés: A generációváltásban jelentkező változások sok generáción keresztül összegződnek, s ez az evolúció.

Populációgenetika

Az evolúció két alapvető kérdésével foglalkozik:

1. Melyek a variabilitás alapegységei a kromoszómák és a gének szintjén?
2. Milyen tényezők hozzák létre ezen alapegységek előfordulási gyakoriságának megváltozását a populációban?

Mutáció és rekombináció

A genetikai variabilitás két fő forrása:

1. *mutáció*: a kromoszómák vagy gének öröklődő változása. Általában véletlenszerűek \leq a legtöbb a DNS-molekula másolásának hibái.
 - *pontmutáció*: A genetikai anyag lehető legkisebb megváltozása. Egy gén több ezer nukleotidpárt tartalmaz \leftrightarrow a gén hatásának megváltoztatása legtöbbször már egyetlen nukleotidpár másikkal való helyettesítése is elegendő afeotípusban megfigyelhető változáshoz.
 - *kromoszómaszerkezet öröklődő változása*: kromoszóma egy darabjának elvesztése, egy szakasz megfordulása, vagy eltérő kromoszómába való beépülése.
2. *rekombináció*: a szexuálisan szaporodó szervezetekben az ivarsejtek keletkezése során jön létre.
 - az ivarsejtek számfelező osztódása \rightarrow az egyes ivarsejtekbe az apai és anyai eredetű kromoszómák véletlenszerűen kerülnek (a 2×23 kromoszómából 2^{23} fajta ivarsejt jöhet létre).
 - átkereszteződési folyamat (az osztódás előtt) \rightarrow a homológ kromoszómák egymáshoz simulnak \rightarrow a megkettőződés közben az apai és anyai kromoszóma egyes darabjai átcserélődnek.

mutáció	\leftrightarrow	rekombináció
a genetikai anyag elemi megváltozása		génvariánsok keveredése, egyedi kombinálódása
öröklődik		\rightarrow az individuumot hozza létre. egyszeri és megismételhetetlen

A Hardy – Weinberg –modell

Kérdés: A gének rekombinációja létrehoz-e vmiféle evolúciós változást, vagy megváltozik-e az adott allél gyakorisága az adott populációban.

Válasz: ha A allél gyakorisága p, a-é q → $p+q=1$

Kiszámítjuk a következő generációban megjelenő AA aa Aa genotípusok arányát → felírjuk: $p^2 + 2pq + q^2=1$ Hardy – Wienberg –egyenlet.

Feltétel: pop nagy, nincs szelekció, mutáció, vándorlás, véletlenszerű párválasztás.

Az F2 generációban már három genotípussal kell számolnunk → 9 variáció, de a $p^2 + 2pq + q^2=1$ képlettel leírható → tehát a válasz: nem.

pánmiktikus populáció: a feltételek megvalósulása mellett a pop genetikai egyensúlyban van, sem az allélgyakoriságok, sem az egyes genotípusok előfordulási gyakorisága nem változik egyik generációról a másikra.

Akkor mely hatások változtatják meg az allélgyakoriságot?

1. *mutációs nyomás:* ha az A allél a alléllá alakul spontán, s ez a mutáció egyirányú → a allél gyakorisága megnőhet a populációban. Ez csak generációk ezrei alatt lesz érzékelhető ≤ mert a mutációs gyakoriság igen alacsony 10^{-5} - 10^{-6} génenként v kevesebb
2. *génáramlás:* gyorsabb változást okoz. Ki- és bevándorlások, s ha a vándorló populáció allélgyakoriságai különböznek a másiktól → megváltozik a pop allélgy.-a
3. *genetikai sodródás:* ha a populáció létszáma alacsony → az ivarsejtek találkozása nem teljesen véletlenszerű → előfordulhat, h a ritkább gének kivesznek ($p=0$) az adott popban, mások véglegesen fixálódnak ($p=1$).
spec: *alapítóhatás:* ha a populációt csak néhány egyed alapítja. (Nem hordozza az egyes allélokat az eredeti populáció arányban, az ő populációjukban más lesz.)
4. *természetes szelekció:* legfontosabb. A genotípusok gyakoriságában bekövetkezett változás, amely az adott genotípusokhoz tartozó fenotípusok szaporodási értékének különbözősége miatt jön létre.

Természetes szelekció

1. *Stabilizáló szelekció*: ha az átlagos fenotípusnak van szelekciós előnye, vagyis az adott fenotípus átlagértékeit mutató egyedek szaporodási sikere > szélsőséges érték mutatóké. pl.: a környezet fennmaradás szempontjából fontos feltételei hosszú időn át változatlanok.
Ez sem egyetlen genotípusnak kedvez, az átlagfenotípust többféle génkombináció is kialakíthatja.
2. *Irányító szelekció*: a populáció valamilyen, a fennmaradása, szaporodása szempontjából lényeges tulajdonságában egy meghatározott irányú eltolódás következik be. pl.: új környezetbe érkezés, vagy környezetváltozás (pintyek)
3. *diszruptív szelekció*: vagy szétválasztó szelekció akkor jelenik meg, ha egy eredetileg homogén környezetben élő faj populációját olyan hatások érik, amelyek a földrajzi helytől függően különböző életfeltételeket teremtettek. A különböző helyi életkörülmények különböző genotípusú egyedeknek kedveznek => lokális populációk geno- és fenotípusa meghatározott irányokban különbözővé válik. (morfológiai mimikri)

Adaptáció

Több értelmében:

- *élettani*: az állat szervezete belső szabályozó folyamatai révén alkalmazkodik.
- *evolúciós*: olyan folyamat, amely mindig valamilyen genetikai változás eredménye. (csőr v. magatartás)
Kis változások → egyre inkább alkalmazkodik a környezethez. (gyorsulhat, lassulhat)
- *maladaptív tulajdonság*: amely az állat fennmaradását nem szolgálja ←előző környezetváltozás, vagy evolúciós zsákutca.

Az adaptáció két fő területe:

1. *környezeti adaptáció*: olyan tulajdonságok, melynek révén az állat élőhelyének éghajlati viszonyaihoz vagy más ökológiai feltételekhez alkalmazkodik.
2. *versengési adaptáció*: ha két azonos igényű faj két olyan ökológiai fülkét foglal el, melyek átfedik egymást → versengés → kiszorul az egyik faj v. mindkét faj adaptációs változáson megy keresztül.
v. *jellegátrendeződés*: ha a két azonos fülkéért versengő faj csak részben átfedő területet foglal el → a két faj átfedési zónában található populációk különbsége > mint nem átfedő területeken találhatók.
3. ragadozó-préda kapcs., betegségek, parazitizmus, mutualizmus, fajtársak jelenléte

ok-okozat gyakran megfordítható → ki kell deríteni a történetet

Fajkeletkezés

- *fajkeletkezés*: új formájú vagy viselkedésű állatok kialakulása és egy élettérben való tartós fennmaradása.

Két külön fajjá fejlődés feltételei:

1. *földrajzi izoláció*: a populációk közötti szabad génáramlás megszűnjék, vagyis valami a populációkat evolúciós mértékben tartósan elválassza egymástól.
3 fokozat (54.old. példa)
2. *szaporodási izolációs mechanizmus*: az elválasztás periódusában alakuljon ki → ha az elválasztás megszűnik → a kialakult különbségek az újbóli közös szaporodás révén ne tűnjenek el megint.
3. *szinpatrikus mechanizmus*: nem általánosan elfogadott. Két új forma egyetlen azonos földrajzi helyet elfoglaló fajból fejlődik fajokká. (új gazdanövény)

Hogyan fejlődik ki a 2.? Kétféle fajizoláló mechanizmus.

1. *prezigotikus mechanizmus*: vagyis megtermékenyítés előtti.
 - *élőhely-izoláció*: egyes fajok tagjai egymással nem párosodnak, mer különböző helyen élnek.
 - *a párosodási tevékenység szezonális v. időbeli izolációja*: egyik faj más évszakban, vagy napszakban párosodik.
 - *viselkedési izoláció*: ha a szaporodásra kész párok aktívan választják ki egymást. A fajtárs morfológiai jegyeinek felismerése v. bonyolult udvarlási szertartás.
 - *mechanikai izoláció*: az ivarszervek morfológiai különbsége.
 - *biokémiai izolációs mechanizmusok*: olyan kisebb változások, amelyek szinte kizárólag a megtermékenyítés lefolyásában játszanak szerepet.
2. *posztzigotikus izoláció*: megtermékenyítés utáni. Sokféle lehet, a hibridek genetikai diszharmóniájában fejlődnek ki. Pl.: hibridek sterilitása, életképtelensége, gyengesége, hibrid változat utód nélkül kihal <= udvarlási szertartás más, mint a szülőfajoké → magatartási izoláció.

Rokonság és a szelekció egysége

A természetes szelekció hatékonyan vonja ki azokat az allélokat a populációból, amely az állat életképességét vagy szaporodását hátrányosan befolyásolja. → genetikai homogenitás ? Nem. <=fehérjék strukturális génjeinek nagy a heterogenitása. (elektroforetikus vizsgálat szerint egy a fehérjék 30%-a kettő v. több változatban fordul elő → ez a vizsgálat a valódi heterogenitás 1/3-át mutatja → a természetes populációban igen nagy a *genetikai polimorfizmus*.

A genetikai polimorfizmus fenntartása: nincs még egységesen elfogadott magyarázat.

1. *heterozigóták nagyobb életképessége:* a heterozigóták alkalmazkodóképessége bármely allélra nézve > homozigóta egyedeké (sarlósejtes vérszegénység)
2. *gyakoriságfüggő szelekció:* a viselkedés játsza döntő szerepe. A madarak keresőképének működése lehetővé teszi a kétféle színváltozat tartós fennmaradását <= mindig a ritkábban előforduló változat élvez szelekciós előnyt.
3. *neutrális mutációk:* a rátermettséget egyáltalán nem befolyásolják, a genetikai sodródás mechanizmusával terjednek el. Nehéz elfogadni <= nem lehet bizonyítani, hogy egy tulajdonság sem előnnyel sem hátránnyal nem jár <= bioszféra bonyolult kölcsönhatásai

Mi a szelekció egysége?

- Darwin: egyed
- modern: gén, amelynek az egyedek csupán átmeneti hordozói, de ezek szaporodnak valóban, s halhatatlanok
- egyed feletti szerveződési szintek: csop., pop., faj. közvetlen kísérleti alátámasztásuk bizonytalan.

genetikai rokonság: a legtöbb csoportban élő állatfaj egy csoportban élő egyedei rokonságban vannak egymással.

→ a beltenyészés csökkenti a genetikai variabilitást → adaptációs képesség csökk. vagy káros hatású recesszív allélok fokozatos felhalmozódása.

→ minél szorosabb a rokonság → szorosabbak a csoport szociális kötelékei → nagyobb fokú együttműködés.

- *rokonsági együttható:* a rokonság egy mérőszáma, jele: r , 0-1 lehet. kifejezi, hogy két egyed génjeinek hányad része azonos, mert egy ősötől származnak. szülő-ivadék: 0,5
testvérek: 0,5
(családfán megnézni a kapcsolat számát a közös ősig → ennyiedik hatványra emelik a 0,5-t. Ha egynél több közös ős van, a kapcsolatszámot külön-külön meghatározni, majd a hatványozás után a két értéket összeadni.)

- *altruista viselkedés:* amikor az egyed csökkenti saját, és növeli más egyed rátermettségét. Család legyen az egysége (Darwin).

Hamilton modellje: *összesített rátermettség* = *közvetlen rátermettség* (egyed saját utódainak szaporodási sikeréből) + *közvetett rátermettség* (figyelembe vesszük rokonai szaporodási sikerét)

Evolúciós stratégiák

-új matematikai modellek a az evolúcióelméleti problémák megoldására
-egy ilyen alkalmazza a

1. optimalizációs elméletet:

feltevés: ha az egyedek vmilyen tevékenysége a lehető legtökéletesebb → előny a természetes szelekció során → viselkedésük alapját tovább adják a következő generációnak

- *stratégiák:* azok a célszerű összetett viselkedésformák, amelyek segítségével egy-egy állat megoldja a táplálékszerzés, szaporodás különböző problémáit.
- a stratégia akkor a leghatékonyabb, ha különböző tevékenységi formák közötti összhang megvan
- *optimális stratégia:* akkor beszélünk erről, ha az egyik magatartás nincs egy másik rovására (táplálékszerző –védekező)
befolyásolja: ökoszisztémák kölcsönhatásai (pl. fajtársakkal való kapcsolat) →
→ kialakul a játékelmélet matekjét alkalmazó modellek, amelyek keresik az
- **2. evolúciósan stabil stratégiákat (ESS):** olyan stratégia, amely a rátermettség további növelése céljából nem váltható fel semmiféle alternatív stratégiával, ha a populáció nagy része már az ESS-t alkalmazza.

Az evolúció replikatív modellje

előzmény: a pogenetikára támaszkodó evolúcióelmélet a biológia alapja → később válságba kerül <= szerveződési szintek kialakulásának kérdése

különösen éles vita: a szociobiológia körül <= leegyszerűsíti az adaptáció fogalmát a társas viselkedéssel kapcsolatban. Feltevés: minden fenotípus ← adaptáció. → az egyes viselkedési formák kialakulásánál automatikusan feltételezik, hogy az adott fenotípus hasznos az állatnak → kialakul. → körkörös magyarázat, tautológia.

Az adaptációt bizonyítani kell, nem elég feltételezni, hiszen vannak maladaptív tulajdonságok is.

megoldás: nem az evolúciós elmélet elvetése, hanem továbbfejlesztése. → *általános evolúciós elmélet*

Komponensrendszerek

Az evolúció replikatív modelljének alapja:

1. a biológiai létezők összefüggő egészet, rendszert alkotnak
 2. az egyes komponensek keletkezése másolófolyamat, replikáció eredménye → közreműködik a rendszerfennmaradásában, további evolúciójában, kimutatható a rendszer keletkezésében.
- *komponens*: a modell alapvető koncepciója, minden biológiai létező komponensekből áll. A komponensek folyamatosan keletkeznek, lebomlanak (← rendszeren áthatoló E) → folyamatosan megújulnak a létezők. (pl. sejt molekuláit megújítja). *zárt anyagcsere-hálózatot* alkotnak, amelynek működése során megújul az összes komponens.
 - *replikáció*: önmásolás. A sejtek saját komponenseiket állítják elő, az ehhez szükséges információ magukban a komponensekben van, pontosabban a komponensek zárt hálózatában.
 - *komponensrendszerek*: komponenseikkel, folyamataikkal, sajátos szerveződésükkel jellemezhetők.

Replikatív szerveződések:

- *állat*: szervezetében folyamatosan sejtek keletkeznek és pusztulnak ← felvett anyag és E; a sejtek keletkezésének módja replikáció <= osztódással szaporodnak → leánysejtek az anyasejt másolatai.
- *ökoszisztéma*: állatok, növények, egyéb szervezetek alkotják, amelyek folyamatosan keletkeznek és pusztulnak. A másolás itt is érvényes (nyuszik helyére nyuszik).

Szaporodás:

- lényegében és alapjában ez is replikáción, azaz a komponensek másolásán alapszik
- a sejt szaporodása során ugyanazok a molekulák keletkeznek mint az önfenntartásnál
- ivaros szaporodásnál is sejtek keletkeznek, egyesülnek, majd másolódnak
- új tér meghódítása- komponensek elszaporítása
- térbeli replikáció
- a komponensek mennyisége megnövekszik

Önfenntartás:

- replikáció időbeli
- komponensek mennyisége és aránya változatlan

Replikatív szerveződés tulajdonságai:

- egy replikatív rendszer komponenshálózata a szerveződés, vagyis a replikáció szempontjából teljesen zárt
- fennmaradásához külső infót nem, csak E-t igényel (energetikailag nyílt). A szerveződés zártága nem mindig valósul meg, infóáramlás szempontjából teljesen zárt csak a bioszféra
- komponensrendszerek hierarchikus elrendeződésűek

Autogenezis, a komponensrendszer kialakulása

- *autogenezis*: a rendszer spontán önszerveződés → szerveződési szintek megjelenése. Akkor indul meg, ha az elemi építőegységeket tartalmazó fizikai térben megjelenik a
- *rendszerprekurzor*: rendszercsíra. Néhány komponensből áll, zárt körfolyamatot alakítanak ki ← E. Véletlenszerű hatások → könnyen kibővül → az új komponens is része lesz a körfolyamatnak. A reakcióláncot a komponensek közötti kölcsönhatások dinamikája tartja fenn.
- *zárt komponeshálózat*: ← egyszerű körfolyamatból. Kialakulnak a korlátok. Megjelennek olyan komponensek, amelyek függetlenítik a hálózat fennmaradását a spontán dinamikától, úgy hogy meghatározott *szabályozó korlátokat* képeznek.
- komponensekből korlátok rendszere → egyszerű reprodukív hálózattól stabilis replikatív hálózat. Létre jön a szerveződés felsőbb szintje. (sejtek felett az organizmikus szint).
- *kompartmentalizáció*: az együtt replikálódó komponensek összehangolt csoportjainak elkülönülése. A teljes rendszerben sok, egymáshoz hasonló kompartment alakul ki, amelyekben a komponensek összehangolt újratermelése, replikációja folyik. (pl. sejt)
- *szuperreplikációs ciklusok*: egyes sejtek között kapcsolat, pl. serkentetik egymás replikációját.

Szelekciós mechanizmusok a replikatív modellben

- *replikatív szelekció*: (↔a - hatású, variáns csökkentő *versengő szelekció*) megengedő jellegű, kreatív mechanizmus. A replikatív hálózat minden olyan változását megengedi, amely nem akadályozza a replikációt. → elegendő alap a formagazdagság magyarázatára. (↔versengő szelekció: élettér korlátozott, nagy szaporodási kapacitás → adott körülmények között csak a legeredményesebb változatok maradnak fenn).

→ élőlény környezet viszonya: a replikációs képesség egy élőlény vonatkozásában

1. saját komponenseinek és belső organizációjának
 2. annak a replikációs hálózatnak, amelyhez maga mint komponens tartozik függvénye.
- ⇒ ha valamilyen komponens megváltozik, fennmaradása attól is függ, hogy az őt előállító replikatív hálózat képes-e így is előállítani.

A bioszféra hierarchikus rendszere

1. *molekuláris szint*: legalsó szerveződési szint.
2. *sejtszint*: korlátai szabályozzák a különböző biomolekulák kémiai dinamikáját → tökéletes replikációért.
3. *szervezet szintje*: sejt-kompartmentek alkotják komponenseit, és az egyes egyedi szervezetek mint kompartmentek hozzák létre a sejtek szaporodását szabályozó korlátokat.
4. *ökoszisztémák szintje*: egyedi organizmusok a komponensei (egysejtűek is). Az egyes komponensek kölcsönhatásai → korlátok ↔ ökológiai szint rendszereinek replikációja pontatlan.
5. *teljes bioszféra*: komponensei az ökoszisztémák, és az egyes ökoszisztémák kölcsönhatásai → szabályok. Ez a legfelső szerveződési szint, ebből csak egy van. Saját szerveződési szintjén egyidejűleg komponens is, de csak egyetlen példányban. => szerveződési korlátai nincsenek, csupán létfeltételei: fizikai környezet hozza létre. Korlátok hiánya → bioszféra változásainak a legnagyobb a szabadsági foka. (molekuláknak a legkisebb pl. genetikai kód megváltoztathatatlan).

Evolúcióról:

- a bioszféra története, amelynek során az egyes szerveződési szintek kialakulnak, az egész rendszer az egyre tökéletesebb replikáció irányába halad.
- replikatív információ konvergenciája : az egész evolúción végigvonuló folyamat.,
- végső állapot: a bioszféra evolúciós egyensúlya, változatlan komponensekkel tökéletes replikációt folytatna ↔ külső katasztrófák megakadályozzák.

- a szintetikus evolúció elmélet: csak a gént ismeri el replikatív komponensként, nem foglalkozik a szerveződési szintekkel, kölcsönhatásokkal.
- általános elmélet: rendszerelmélet, egész bioszférát egy fejlődő rendszernek tekinti, világos értelmet nyer a komponensek funkciója, kölcsönhatásaik.

Az állati viselkedés replikációs modellje

Az állati viselkedés szabályozásában kétfajta információs rendszer összehangolt működése mutatható ki.

1. genetikai memória

- genetikai rendszer
- olyan magatartási folyamatokkal látja el az állatot, amelyekkel illeszkedhet a biológiai rendszer replikatív hálózatába
- sokféle magatartás egyértelműen genetikai infón alapszik (yuccamoly)
- a viselkedés teljes infóját a genom tárolja
- kialakítás, megváltoztatása lassú (generációk százai)
- veleszületett infókat tartalmaz
- replikatív rendszer

2. neutrális memória

- idegrendszerben szervezett
- a környezetben zajló gyors folyamatokról tárol infót, amelyet az állat saját egyedi életében használ
- a fejlettebb állatokban összehangoltan működik az 1-essel (ez is a külső környezet belső reprezentációja)
- az állat egyéni tapasztalatai alapján alakul ki, ráépül a veleszületett infóra
- ez is replikatív szerveződésű

belső reprezentáció ≈ modell

- az állat környezetének fennmaradása szempontjából fontos vonásait tükrözi
- az állat környezete felfogható egy összefüggő, bizonyos szabályokkal működő rendszernek → az események megjósolhatók
- leglényegesebb információkat tartalmazza
- az állatban kiépülő modell dinamikus szerkezet, az állat tapasztalataiból építi fel, arra használja, hogy megjósolja, mi fog következni
- a modell építése összetett <= résztvevő két alapmechanizmus különbözősége
- a környezet azon vonásait, melyik evolúciós értelemben hosszabb időn át fennállnak (nappalok-éjszakák váltakozása) a genetikai memóriában kapnak reprezentációt
- a gyorsan változó tényezők a neutrális memóriába kerülnek
- minél fejlettebb az állat annál pontosabb (egy majmokban a modellező is megjelenik, vagyis az éntudat)

viselkedési utasítások

- minikét memória tartalmaz ilyet
- adott esetben az állat cselekvését automatikusan megszabják
-

A koncepciók evolúciója

- az állat egyik legfontosabb biológiai funkciója a külső környezet aktív, dinamikus modelljének elkészítése –genetikai memória is közreműködik
- a viselkedés közvetlen irányításában részt vesznek olyan neurális szerkezetek, melynek építőkövei a neuronok
- *koncepciók*: neuronok feletti struktúrák (Milner), a különbözőmotivációs rendszerek közreműködésével keletkeznek
- ha az agyban kiépülő teljes reprezentáció a környezet modellje → koncepciók e modellrendszer komponensei
- az agyban kialakuló modell tehát egy komponensrendszer
- ebben a rendszerben is keletkeznek és bomlanak a komponensek, vagyis a koncepciók
- a keletkezés másolódáson alapszik
- az agyban kialakult modell egy aktív replikációt folytató komponensrendszer, amely az autogenezisre képes evolúciósrendszer minden kritériumát kielégíti
- a veleszületett viselkedésformák az állatnak olyan kész koncepciókat adnak, amelyek autogenetikus rendszerprekuzorként szolgálnak
- ezek bővítésével az állat kiépítheti saját viselkedésformáját
- korlát : itt a viselkedés szintje
- a magatartás egyrészt az agy outputja, másrészt interface az agy és külső környezet között
- viselkedésén keresztül szabályozzák a külső tényezők a koncepciók replikációját, kialakítják a korlátok rendszerét
- koncepciók és viselkedés között kétoldalú aktív kölcsönhatás
 1. Az állati viselkedés ciklikus:
 - az életfenntartás, a szaporodás valamennyi lényeges folyamatában meghatározott ismétlődés mutatható ki, egyfajta hierarchikus szerveződésben. (74.o.)
 - ez az alapja a viselkedési elemeket létrehozó koncepciók ciklikus aktiválódásának, ciklikus replikációjának.
 - azon koncepciók, amelyek alkalmatlanok a ciklikus aktivitásra, a negatív szelekció áldozatául esnek
 - a koncepciók replikatív szelekcióját is ez az organizáció biztosítja
 - vetélkedő szelekció is van a variánsok között
 2. A viselkedés variábilis:
 - két formája: genetikai, ontogenetikai
 - a magatartás is a genetikai rendszer működésére vezethető vissza
 - az egyes egyedek genetikai anyag különbözik
 - nem maga a genom, amely a magatartást közvetlenül létrehozza
 - a kifejlett szervezet, a genom ontogenetikai megvalósulása az, ami viselkedik
 - az ontogenetikai fejlődés, az epigenezis minden fenotípus esetén genetikai és külső környezeti hatások szoros kölcsönhatásában valósul meg
 - tanulás: a viselkedés finomhangolását szolgálja

- tanulási mechanizmus → viselkedési variánsok → versengő szelekció
→ magatartás végső adaptív formája

Az állati és emberi kultúrák mint evolúciós rendszerek

- a primitívebb állatok pusztulásával az agyában keletkezett koncepciók is elpusztulnak
- a koncepciók nem másolhatók át → minden egyednek minden tapasztalatot, ismeret újra meg kell szereznie
- fejlettebb gerincesek: tanulási mechanizmusok → kifejlesztett és hasznos koncepciók fenn maradnak
- *imitáció*: az állat valamely fajtárásának, eredményes, hasznot hozó magatartását utánozza. Egyfajta durva replikációs mechanizmus.
 - ez még nem teszi lehetővé a koncepcióstruktúrák pontos, közvetlen másolását
 - csak olyan koncepció másolható, amely motoros tevékenységet hoz létre
- **ember**: nyelv → tökéletesedik a modellépítő mechanizmus → ez a modell átadható <= kommunikáció
- *supermodell*: nem csak egy egyed tapasztalatain alapszik, hanem egymással kommunikációban lévő egyedek csoportjának terméke. →
→ új generációk készen kapják a modellt
- *ideák*: kommunikálható koncepciók, amelyek az emberi kultúrákban nem tűnnek el alkotójukkal, hanem független létre tesznek szert, fennmaradásuk saját replikatív infójuk függvénye.
- *tárgyak*: ideák objektívációi

Magatartás-vizsgáló módszerek

- a biológiai és pszichológia legkülönbözőbb területein használják
- sokféle módszert ismerünk
- állati magatartás ← gének-ökoszisztémák => az etológiai problémák is a legkülönbözőbb szerveződési szintekhez tartoznak
- módszerek: laboratóriumi-természetben végzett
- megfigyelés egysége: genomok, hormonok, neuronhálózat, izmok, egyed, egyedek közötti kölcsönhatás (pl. kettős v. diadikus kapcsolat), csoportok, populációk, ökológiai vonatkozások (79.o.)
- kérdések:
 1. miért? nagy ökológiai és evolúciós összefüggések után kutatnak
 2. hogyan? élettan, anatómia, magatartás-genetika kérdései
- Niko Tinbergen felosztása:
 1. *funkció*? a magatartás közvetlen hatásai, másrészt a távoli funkciók a magatartás adaptív értékét vizsgálják
 2. *mechanizmus*? genetika, élettan területe
 3. *egyedfejlődés*? genetika, élettan területe
 4. *evolúció*? miért kérdések
- Természettudományos módszerek: a természettudományos kutatás prediktív tudományos modellek és a modelleket igazoló vagy cáfoló megfigyelések, kísérletek állandó kölcsönhatása.
 1. előfeltevés
 2. előzetes kérdés
 3. hipotézis (feltételes válasz)
 4. prediktív modell
 5. megfigyelések, kísérletek -ellenőrzés
 6. adatgyűjtés
 7. v. beillesztjük a hipotézisünket az elméletbe v. új hipotézis kell
 8. új előfeltevés...

Etológiai és állatpszichológiai módszerek

1. Etológia:

- **szabadban végzett megfigyelések** (főleg kezdetben) ←evolúciós háttér
 - a. lehető legkisebb emberi beavatkozás +
 - b. legminimálisabb előfeltevések alapján végezhető +
 - c. állatok viselkedésének variabilitása a természetben +
 - d. ökológiai összefüggések észlelése +
 - e. olyan megfigyelési, amire nem számítunk +
 - f. nem lehet szabályozni a környezetet (kis mértékben: makettek, módosítások) -
 - g. nem ismerjük az állat előéletét –
 - h. egyed feletti szerveződési szintek vizsgálatánál elengedhetetlen
 - i. eszközök: szem, fül, jegyzetfüzet, kép- és hangrögzítő eszközök
 - j. kb. 2000h/faj

2. Összehasonlító pszichológia: különböző állatfajok, időnként ember viselkedését. Leggyakrabban: tanulás.

- **ellenőrzött laboratóriumi körülmények**
 - a. kísérletek megismételhetők →statisztikák +
 - b. szigorú szabályok -
 - c. sok funkcionálisan jelentős eseményt nem észlel <= nincs jelen minden viselkedést kiváltó inger -
 - d. csökken az észlelhető magatartás variabilitása -

Cél: két módszertan egyesítése

A magatartás leírása

- *magatartás*: az állati test folyamatos működésének eredménye, amelyet a testhelyzetek, mozdulatok megszakíthatatlan folyamatként észlelünk. → jelentős következmények az állatra, környezetre
- a magatartás leírása:
 - a. **formája alapján:**
 - Lorenz és Tinbergen: a lúd tojásgörgető viselkedése
 - az akció összetevői
 - b. **funkciója alapján:**
 - tömör és egyszerű jelölés bonyolult aktivitásra
 - objektív –de tévedhet →csak megfelelően bizonyított
 - esetben alkalmazzuk

egyidejűleg: „bemutató bólogatás”

A viselkedés mint folyamatos esemény

- legeggyértelműbb viselkedés leírás: **izom-összehúzódások** folyamatos leírása (85.o.)
 - miogram alapján
 - pontos adatok +
 - mozgásban akadályoz a műszer –
 - nagy és sokszor felesleges munka –
 - neuronhálózat vizsgálatokor ideális
- **„táncírás”** – a gerincesek mozgásának folyamatos mérésére Golani dolgozta ki ← Eshkol- Washman rendszerű táncírás
 - pontos
 - test: merev rudak + fogópontok ezek között → gömb felszínén mozog
 - filmfelvételek analízisével
 - munkaigényes

Elkülönülő magatartásegységek

- magatartás diszkrét egységekre bontható
- az állat valamennyi akciója, magatartás-mintázata ezen egyszerű, korlátozott számú elemek sorozatos vagy párhuzamos kombinációja
- magatartáselemek → magatartás egységek –ezek sorozatait feljegyezzük
- magatartásegységek koncepciója (Lorenz és Tinbergen) lényegkiemelés
- az emberi percepció, az emberi agy jól old meg olyan feladatokat, amelyek mozgásmintázatok felismerésével kapcsolatosak
- most már vannak alakfelismerő számítógépes programok is

Magatartáselemek együttes előfordulása: a magatartási egység

Davies: A flamingó magatartási egységei.

Feltevései:

- Mért pozitúrák vmennyi kombinációja rendszeresen előfordul → semmiféle kapcsolatot a pozitúrák között feltételezni nem lehet
- Csak bizonyos meghatározott kombinációk fordulnak elő → ezek a mintázatok a magatartás természetes egységei.

Számítások: 100 fénykép, mindig a két leghasonlóbbat átlagaikkal helyettesítik. Mekkora az infócsökkenés?

Eredmény: 4-3-ra csökkentéskor nagy információveszteség → a pozitúrák négy csoportot alkotnak.

A magatartási egységek sorrendje

Időadatok:

1. Az adott egység lezajlásának *időtartama*
 - Nem minden aktusak van
 - *pontesemény*: ha a magatartási aktus igen rövid, nem mérjük az időtartamát.
2. Két egység megjelenése között eltelt *közi idő*
 - Vagy két azonos magatartásegység között eltelt idő
 - Vagy két bármilyen egység között eltelt idő
3. Latenciaszakasz (késleltetés): az inger jelentkezése és a magatartásegység megindulása között eltelt idő

Menetek: magatartásegységek előfordulási csoportja. Egy-egy menet 2-több tíz ismétlés, szünet, újabb menet. (csirkék csipegetése)

A menetbe tartozó egységek száma - Machlis .

Egyes csipegetések közötti időtartamok gyakorisága nagyjából exponenciális görbét mutat (logaritmikus túlélési görbe ← halálozások száma az életkor függvényében hasonló lefutású),

Vagyis bizonyos gyakorisággal szinte minden időtartam előfordul két csipegetés között.

A görbe három összetevőre bontható (a meneten belüli, a menetek közötti és a menetek nagyobb csoportosulásai közti időtartamok). 92.o.

Problémák:

- Egyes egysége időtartama nagyon különböző
- Intenzitás mérése

Magatartásegységek előfordulási valószínűsége

determinisztikus sorrend: ha A elemet 100%-os valószínűséggel követi B elem. Ez nagyon ritka.

valószínűségi sorozat: B csak bizonyos valószínűséggel követi A-t.

- Egy magatartásegység-sorozatban az egyes egységek egymásután következése nem feltétlen jelent élettani kapcsolatot
- Ha két független elem előfordulása elég gyakori \rightarrow nagy valószínűséggel időnként egymás után következnek
- Véletlen előfordulásától eltérő sorozatok felismerése:

Markov-láncok elméletére épülő modellek

Az elemek egymástól való függését az jellemzi, hogy adott tagszámú sorozat ismeretében milyen biztonsággal jósolható meg a következő magatartásegység.

1. *Zérusrendű Markov-lánc:* ha az egyes egységek előfordulásai egymástól függetlenek.
2. *Elsőrendű Markov-lánc:* ha az adott elem előfordulása az öt megelőző elem függvénye
3. *Másodrendű markov-lánc:* ha az adott elem megjelenését a két megelőző elem határozza meg. Etc.

Vizsgálatuk.

- Általában feltételezik, hogy az egyes elemek előfordulási valószínűsége az időben nem változik, vagyis a Markov-lánc homogén. Ha ez nem teljesül \rightarrow a magatartássorozatot több részre kell bontani.
- Átmeneti mátrix készítésével kezdjük analizálni \rightarrow megállapítható: a magatartássorozat eltér-e a véletlenszerű előfordulástól (93.o.)
- Várható előfordulás = sorösszeg \times oszlopösszeg / sorösszeg \times oszlopösszeg \rightarrow
- \rightarrow melyik pár esetében van szignifikáns eltérés?

Információanalízis

- egy adott magatartáselemet már ismerve mi a valószínűsége annak, hogy vmilyen másik fog következni.
- Shannon-képlet: $H(y) = - \sum_k p(k) \log_2 p(k)$, $p(k)$ k esemény előfordulási valószínűsége.
- Két eseményre: ha x bekövetkezett, y bizonytalansága $H_x(y) = - \sum_{j,k} p(j,k) \log_2 p_j(k)$, ahol $p_j(k)$ annak a valószínűsége, hogy $y=k$, amikor $x=j$
- Cél: hány elemet tartalmazó szakaszok fordulnak elő elfogadható mértékű alacsony bizonytalansággal ($H < 0,001$)
- Pl. Altmann a bundermajmok vizsgálatánál: az állatok viselkedése \approx teljesen meghatározható 3 megelőző magatartásegység ismeretében.

Szociometrikus mátrix

- Két egyed viselkedésének vizsgálatára
- \approx az egyed viselkedésénél

Problémák:

- a számított korrelációk semmiképpen sem bizonyítanak ok-okozati összefüggéseket, csak bizonyos valószínűségű egymás utáni előfordulások

- a legtöbb állat viselkedésszekvenciájában nagy a bizonytalanság
- \leq belső állapota gyorsan változhat
- \leq külső ingerek viselkedése más és más viselkedéscsoportokat indukál
- az információanalízis inkább rövidebb, öröklött viselkedésformáknál alkalmazható (udvarlás, agresszió)
- keresendő: az az algoritmus, amely a különböző egységek előfordulási valószínűségeit többé-kevésbé pontosan írja le
- Vowles: galambok udvarlása
- Dawkins: hierarchikusan szervezett döntési modell. Alapja: bizonyos helyzetekben az állat maga is dönt, hogy az adott helyzetbe illő magatartás-egységek közül melyiket válassza. A számítás alapja: két elem átmeneti valószínűségeiből alkotott vektorok korrelációja, ami akkor magas, ha két elem könnyen helyettesíthető egymással.
- Clusteranalízis \rightarrow dendrogram, ami a feltételezett döntési rendszert reprezentálja.
-

Faktoranalízis

- az egyes elemek egymás utáni előfordulásainak korrelációját számítjuk ki
- majd az egyes elemek csoportjait hipotetikus faktorokkal helyettesítik úgy, hogy a faktor és a faktoron kívüli elemek korrelációja lehetőleg maximálisan megegyezzen az eredeti elemek korrelációjával
- Wiepkema: a szivárványos ökle szexuális magatartása(96.o.)
- a faktorok mesterséges matematikai konstrukciók

Magatartásegységek meghatározásának egyéb eszközei

- a magatartásegységek megfigyelésére és leírására nem kell feltétlenül ismerni a **szabályozó mechanizmusait**
- ha mégis: \rightarrow támogatja az egységek pontos meghatározását (Willowsék és a Tritonia)
- **genetikai módszerrel bizonyíték a magatartásegységek szerveződéséről** (Davies – hibrid gerlék)
- **magatartásegységek variabilitása**
- korai etológusok: az állatok sokféle öröklött mozgásmintázattal bírnak, s ezek formája szigorúan állandó
- 1. I, 2. H \leftarrow ÖMM-ek variabilitása \leq genetikai különbségek, állat belső állapota vált.
- (Daneék és a kerkerécék udvarlása)

Magatartásegységek meghatározás a forma és funkció együttes vizsgálata alapján

- az állat szoros kapcsolatban van környezetével és annak egyes komponenseivel → funkció vizsgálata is fontos
- **A paradicsomhal**
 - DK-Ázsia, kis tavakban, patakokban él
 - természetes környezete könnyen utánozható
 - nappali állat → jól megfigyelhető
 - viselkedési egységei három kritérium alapján:
 1. pozitúra
 2. térbeli helyzet
 3. orientáció
 4. aktív v. passzív magatartásegység (99.o.)

Megfigyelések:

1. különböző kísérleti helyzetek, különböző környezet
2. 8 féle környezet (5min) → időszázalékok: teljes megfigyelési idő hány %-a?
3. clusteranalízis: tetszőleges mérték alapján kiszámított hasonlóságot tükröz. a különböző, kevésbé vagy nagyon kellemetlen környezetben melyek azok a magatartásegysége, amelyek az időszázalék (általunk választott mérték) alapján a legnagyobb valószínűséggel fordulnak elő.
4. eredmény: dendogramon (hasonlósági fa), különböző clusterek, amelybe funkcionálisan összetartozó egységek vannak

Magatartási komplexei: lazán, környezettel kapcsolatos funkció alapján szerveződő magatartásegységek

1. *territoriális komplex:* békés, saját lakóhelyén élő állat, szaporodási cikluson kívül mutatja
2. *emocionális:* izgatott állat. \leq több ok \rightarrow több másik komplex elemei
3. *aktív védelmi komplex:* veszélyforrástól eltávolító magatartások
4. *passzív védelmi komplex:* környezet akadályai \rightarrow nem tud menekülni
5. *táplálkozási komplex:* kevés elem, egy része más komplexekhez tartozik
6. *szociális interakció komplexe:* több komplex elemet egyesíti

Az etogram

- *katalógus*: az állat vagy az állatok megfigyelése során összegyűjtött magatartási egységek csoportja.
- *etogram*: egy állat valamennyi magatartási egységének teljes leltára.
 1. teljes meghatározása nem könnyű \leq sok idő; nehéz az adatokat megszerezni, mert a bűvőhelyen nem megfigyelhetők az állatok; vagy éppen hiányoznak azon ingerek, melyek a ritkább magatartásegységek megjelenését kiváltják.
 2. több módszer
 3. szabály: a megfigyelt összes magatartásegység számának logaritmusával egyenesen arányos a magatartásegységek fajtáinak száma.
 4. telítési görbe: az egyes magatartási kategóriák számát a megfigyelési órák függvényében való ábrázolása. A megfigyelés elején gyorsan, később már nagyon lassan emelkedik.

Mintavételi technikák:

1. *teljes megfigyelés*: a megfigyelési idő alatt az etológus folyamatosan rögzíti minden egyes viselkedésforma előfordulását.
2. *sorrendi minta*: olyan mintavételi technika, ahol a megfigyelő az egyes magatartási egységeket nemcsak fajtára és darabszámra, hanem az előfordulás sorrendjében is rögzíti.
3. *kiemelt állat*: csoportosan élő állatok esetében, a megfigyelő egyetlen egyedet vizsgál és igyekszik annak minden reakcióját feljegyezni.
4. *időminta*: a megfigyelő meghatározott időnként vizsgálja meg, hogy az állat éppen mit csinál.
5. *egy-nulla*: a megfigyelő meghatározott időközökben megfigyeli, hogy egy adott magatartásforma éppen előfordul-e vagy sem.

Etológiai adatok ábrázolása:

1. táblázat -nehezen áttekinthető ha sok magatartásegység van
2. szóródási diagram
3. vonalas és oszlopos ábrák
4. átmeneti gyakoriságok grafikái
5. kinematikus gráfok: egy magatartási akció egymás után következő fázisait mutatják be. (108.o.)

Megfigyelések terepen

1. Megfelelő élőhely és fajismeret megszerzése

- éveket vesz igénybe
- lessátrazás (ne hasonlítson ragadozóra → ne féljen az állat)
- hozzászoktatni a megfigyelőhöz
- mely környezeti tényezők befolyásolják?
- milyen napszakos, éves ritmus? → kiválasztani a megfelelő megfigyelési időszakot és módszert

2. Adatgyűjtés

- szakaszos mintavétel ajánlott
- jelrögzítők használata: videokamerák, laptopok, légifotós a növényzeti térkép
- populációsintú jelenségek becslése (állománysűrűség, koreloszlás, ivararány)
- egyed felismerése (jellegzetesség, jelölés - befogás)
- befogás (élvefogó csapda, érzéstelenítés, hálóbaugrasztás, szexcsapdák, altatópuska- max. 50m)
- éjszakai állatok esete: infrakamera, rádiotelemetria → biotelemetria

(**rádiotelemetria**: kisméretű –testsúly max. 5%-a- adóberendezés a vizsgált állaton. 100MHz/sec. rádióhullámokat bocsát ki, amit adóantenna (lehet maga a nyakörv is) erősít fel. Vevőantenna (többeleemes Yagi vagy H antenna) fogja fel több km távolságból akár. Rádióvevő hanggá és elektromos jellé változtatja. a jelek erőssége max, ha az antenna síkjának iránya= a bejövő rádióhullámokéval, és minimális, ha merőleges rájuk Bef: domborzat, növényzet. E-forrás: az adásidő szakaszos felhasználása- előre beprogramozható v. napelemes újratölthető Ni-Cd akkumulátorral) Haszn telemetria: 1972- MacDonald és Amlaner óta. a modernebbek már az állat aktivitásáról is tájékoztatnak. Ragadózó-zsákmány kapcs. –Rogers. Biotelemetria(mérhető biológiai változó regisztrálása): 1981-Dominique)

Magatartás-genetika

Előzménye: pszichológián belüli vita '20s évek: öröklött és szerzett tulajdonságok fontossága
pszi teológiai eredete → lelki jelenségek a biológiai természettől függetlenek
genetika kifejlődése → pszichológiában is változás : emberi és állati
magatartásoknak genetikai alapjuk van. a pszichológiában lassan nyert teret <= a
mellette lévő pszichológusok nem volt elég járatosak a biológiában, genetikában.
→ metodikai hibák → lejáratták az elméleteket.

De: '20s évektől megindul a pszichológiai indíttatású magatartás-genetika kutatás.

Gén – viselkedés

A genetika általános paradigmája: az élő szervezet minden tulajdonsága, a forma, a belső
szerkezet, a kémiai felépítés, a viselkedés, vagyis bármiféle fenotípus visszavezethető a gének
működésére.

A genetikai anyag működésének szerveződési szintjei:

1. *idegsejt*: kifejlődése hosszú differenciálódási folyamat eredménye. → különböző
életkorú egyedek viselkedése nagyon különböző lehet.
2. *idegrendszer*: neuronokból épül fel, egész szervezetet behálózza. Működését
módosítják: nemcsak genetikai, de környezeti hatások is. Parányi változás a gének
szintjén → jelentős változás ezen a szinten. Az idegrendszer kapcsolatban áll más
szabályozórendszerekkel (pl. hormonok) → ezek a magatartási fenotípust
befolyásolják.
3. *viselkedés*: a viselkedés maga is visszahat a viselkedésre.

A magatartási fenotípus megfeleltetése:

- egy fő (maior) gén hatásának –kivételes esetben
- apró (minor) – gének általában → a magatartási fenotípusok általában *poligénesek*.
- egy gén *pleiotrop* hatású, ha nemcsak egy fenotípusra fejt ki hatását.
- a gének más-más hatást fejtenek ki az adott fenotípusra, attól függően, hogy milyen
adott genotípus komponense <= a gének egymás hatását is képesek befolyásolni
dominancia és *episztázis* révén.

Génfajtás –hatás szerint:

- *struktúrgén*: egy fehérje szerkezetének kialakítását irányítja.
- *szabályozógének*: serkenti vagy gátolja a strukturális gének működését.
- *processzáló gének*: egy adott fehérjét módosít.
- *temporális gén*: egy strukturális gén aktivitásának időbeli megjelenését befolyásolja.

Természetes és kísérleti populációk

A genetikai homogenitás jellemzői (egyedek):

- természetes pop.: egy gén, több változat → diploid szerkezetű genom lokuszainak jó része heterozigóta.
 - jellemző tehát: a vizsgált gén homozigóta v. heterozigóta ill. teljes genom homogenitása : ált. genom génjeinek 70-90%-a heterozigóta ≤ kiegyenlített reakciókészség → a term. pop. egyedei ált. erősebbek, ellenállóbbak, kevésbé hajlamosak szélsőséges reakciókra.
 - egyes egyedi esetekben nem tudjuk megállapítani a homogenitás mértékét → következtetünk a mesterséges pop.-ból
1. *beltenyésztési koefficiens*: jele F, a teljes genom homogenitásának statisztikai mérőszáma, megmutatja, hogy a populáció egy tetszőleges egyedében milyen valószínűséggel találhatunk tetszőleges génben homozigóta állapotot.
Értéke: 0-1. Ismeretlen eredetű pop. egyedénél 0-nak vesszük, ellenőrzöttnél a tenyésztési típustól függően számoljuk.
 2. *genotípusos egyezés*: jele I, a genomok közötti homogenitás mértéke, megadja, hogy egy pop. tetszőleges két egyedének tetszőleges génjeiben milyen valószínűséggel fordul elő megegyező genotípus.
Értéke: 0-1.
 - Term. pop.: gyakorlatilag 0.
 - Genetikailag homogén egyedek v. homogén szülőktől származó F₁ hibridek: ≈1.
izogén populáció: megegyező genotípusok a t tartalmazó pop. (F lehet nagyon kicsi).

Populációk osztályozása: eredet alapján, polimorfia, homogenitás, genotípusos egyezés.

- *polilineáris*: azon pop.-k, amelyek polimorfia mutatnak, és egy-egy génből kettőnél több változat is mutatható ki bennük.
Pl.: term. pop., véletlen tenyésztésű és kültenyésztett pop.
- *quadrilineáris*: genetikai homogenizálás → homogén törzsek, legfeljebb négy különböző genom kombinációi.
Pl.: Beltenyésztett törzsek.
- *bilineáris*: két genom kombinációból.
Pl.: rekombináns és gynogenetikus eredetű állattörzsek.
- *unilineáris*: beltenyésztett törzsből → egy vagy néhány génben különböző törzsek.
(127.o.)

Genomon belüli homogenitás:

- individuális genomok homogenitása v. genomok közti homogenitás
- **kültenyésztett pop.**: mindkettő alacsony ← egyedi genomok nagy arányban tartalmazhatnak heterozigóta lokuszokat, egyes egyedek egymástól különböznek.
- **beltenyésztett pop.**: genetikai homogenitás max. Az egyedi genomok homogének, és minden egyed genetikailag azonos. Két nem rokon beltenyésztett törzs × → F₁ hibrid csop.-ban egyedek individuális homogenitása alacsony, heterozigóta lokuszok aránya nagy, de a genetikai identitás max., minden egyed genotípusa azonos.

Gének, öröklődésmenetek kimutatása

Cél: a genotípus megállapítás a fenotípus variánsainak birtokában.

1. Egy génlokuszban: egyszerű

- ivarsejtek egy allélt tartalmaznak az adott génből → zigóta kettőt
- *homozigóta*: ha két azonos allélt tartalmaz
- *heterozigóta*: ha két különbözőt.
- *recesszív allélok*: csak homozigóta állapotban hozzák létre a rájuk jellemző fenotípust.
- *domináns allélok*: hatásuk akkor is érvényesül a fenotípuson, ha heterozigóta állapotban van.
- *kodomináns allélok*: a heterozigóta állapot fenotípusa különbözik mindkét homozigótáétól (estike virág színe)
- vannak gének, amelyek egész sor különböző polimorf változatban jelennek meg → a fenotípust a zigótába kerülő allélok egymáshoz való viszonya szabja meg. Dominanciahierarchia (pl. nyuszibunda)
- tehát a fenotípusból nem mindig lehet egyértelműen a genotípusra következtetni → keresztezni kell
- 6 féle kombináció (131.o.) : ált. F₁ generációt 3. típusúval (bb×BB), s ekkor F₂ a 6.-kal (Bb×Bb)
- ismeretlen genotípus: homozigóta domináns v. heterozigóta? → *tesztkeresztesz* recesszív homozigótával (szülő) → ha 1. → nem lesz recesszívra jellemző fenotípus, ha 2. → az utódok 50%-a recesszív fenotípus.
- *visszakeresztesz*: a recesszív és a domináns homozigóta szülővel

2. Két génlokusz:

- Punnett gamétatáblájával
- F₂ generációban már 9 genotípus (kétszeres homo- és heterozigóta szülők ×)
- két lokusz esetében nagy a lehetséges genotípusok száma, és ezek közül néhány csak egészen kis gyakorisággal fordul elő (1:1:2:2:4:2:2:1:1:)
- a fenotípusok száma jóval kisebb a lehetséges genotípusok számától, s ezek között is vannak egészen ritkák (9:3:3:1)
- ha még több a lokuszok száma → nő a lehetséges geno-, és fenotípusok száma, és egyre kisebb lesz az adott fajta gyakorisága.
- ha n egymástól független lokuszban 2-2 allélt veszünk figyelembe → genotípus: 3ⁿ; ha mindegyiknél van domináns allél, akkor a fenotípus: 2ⁿ
- nagyobb számú lokuszoknál statisztikai módszereket alkalmaznak

3. Episztázis: két független génlokusz egymásra hatása.

- *domináns episztázis*: egyik lokusz domináns allélja elnyomja a másik lokusz valamelyik, vagy mindkét alléljának hatását
- recesszív episztázis egyik lokusz recesszív alléljai homozigóta állapotban elnyomják a másik lokusz alléljainak hatását.
- → lehetséges fenotípusok száma csökken, megváltoznak az arányok : 9:3:3:1 → d.e. esetében 12:3:1; r.e. esetében 9:3:1

4. Pleiotrópia: egyetlen gén hatására sokféle fenotípusbeli eltérés (sarlósejtes anémia)

Viselkedési fenotípusok egyszerű genetikai vizsgálata

- Manning és társai: az ecetmuslicák vizsgálata → a sárga testért felelős gén pontmutációja megváltoztatja az udvarló hím szárnyrezgetését → szaporodási sikerük alacsonyabb (pleiotrópia)
- Rothenbuhler: házi méhek tanulmányozásával alátámasztja, hogy a magatartási egységek, vagy azok komponensei a magatartáselemek olyan fenotípusok, amelyek egyszerű egy gén- magatartási elem kapcsolatot mutatnak.
 - a fertőző lárvarothadás kiküszöbölése a higiénikus magatartással
 - higiénikus viselkedés: viaszfedő kinyitása + beteg báb eltávolítása
 - higiénikus × nem higiénikus törzsek → F₁ generáció nem mutatja a higiénikus viselkedést → recesszív gének okozzák
 - méhek haplo-diploidok, azaz a hímek haplodiploidok, vagyis a meiózis nem megy végbe az ivarsejtek keletkezésekor
 - F₁ generáció néhány tíz hímje vissza× néhány recesszív diploid nőtényeivel → 4 csoport: higiénikus, nem higiénikus, kinyitja a bábok fedőit, de nem távolítja el, és fordítva. (138.o.)
más kísérleteknél már nincs ekkora siker <= ritka, nehéz egy gén. magatartáselem kimutatása, mert a viselkedés bonyolultabb.
- Franck: két kardfarkú halfaj laboratóriumi keresztezése
 - három mozdulatban különbözik az udvarló magatartásuk
 - a hibridekben kialakul mindkét szülői magatartásforma elemeinek megjelenítéséhez szükséges neurális info
 - átlagos helyzetben mindkettőből aktiválódnak bizonyos elemek
 - különleges inger → egyik v. másik elemsorozat egészében aktiválódik
 - az egyes elemek egymástól függetlenül öröklődnek
- Lade és Thorpe: különböző galambfajok hibridjeinek udvarló magatartása
 - az egyes magatartásegységek egymástól függetlenül öröklődnek
 - egy- egy magatartásegység több gén hatására lakul ki
- Dilger és Buckley: az afrikai törpepapagáj-fajok hibridjeinek fészekrakása
 - Fischer törpepapagája × rózsás törpepapagáj
 - kevert magatartás → eredménytelen → tanulás → eredményes
 - lesz olyan magatartáselem is, ami a szülőfajokra nem, de korábbi ősökre jellemző (hím is segít)
 - új elemek (terméketlen tojásokat elfedi)
 - helyettesítő cselekvések: a fejét vakarja, vagy a tollait tisztogatja <= konfliktushelyzet (két különböző magatartási elem aktiválódik az állatban: tollak közé dugdosás és a csőrben tartott anyaggal való előrehaladás)

Variábilis fenotípusok genetikai vizsgálata

- a fenotípus kialakulása ← gének és környezet (pl. a nyuszi bundájának színe: a fekete színt létrehozó melanin képződéséhez tirozináz enzim hőmérséklet-érzékeny)
- sokszor a környezeti hatás mechanizmusa még nem ismert (polidactylia)
- *génpenetrancia*: százalékban kifejezve megmutatja azt az arányt, amelyben az illető génre jellemző fenotípus a gén hordozói között előfordul (70-80% a polidactylianál) → bizonytalaná teszi a genetikai analízist
- *génexpresszivitás*: egy-egy gén fenotípusra kifejtett hatásának több fokozata lehet
- *kvantitatív fenotípusok*: mérhető jellemzők
- *skála*: az egyedek genotípusának méréséhez kell
- *eloszlási függvény*: az adatok szemléltetésére van. A legtöbb statisztikai eljárás akkor használható, ha az eloszlás normális. Az ettől eltérőket transzformáljuk.
- *variációs koefficiens*: σ/μ
- a variancia az variabilitást létrehozó hatások alapján additív komponensekre bontható → az egyes hatások relatív nagyságrendje meghatározható
- *genetikavariancia-analízis*: a kvantitatív genetikában egyik legfontosabb eljárása, a variancia komponensekre bontása.
- $V_f = V_g + V_k$ (fenotípusos variancia = genetikai + környezeti variancia)
- *interakciós komponens*: olyan speciális genotípus, amelyek egy-egy környezeti tényező esetén különösen nagy értékkel térnek el az átlagértéktől ($V_f = V_g + V_k + V_{gk}$)
- *örökölhetőségi koefficiens*: megmutatja, hogy az általunk vizsgált tulajdonságban megmutatkozó variabilitás hány százaléka vezethető vissza genetikai különbségekre. $h_c = V_g / V_f$. Az örökölhetőség 0-1-ig terjed.

Egygénis öröklődésmentek kimutatása keresztezésekkel variábilis magatartás-genetikai fenotípusok esetében

- *mendeli populációk*: F_1 , F_2 , és a szülői visszakeresztezésekkel létrehozott B_1 , B_2
 - 1-2 génre vonatkozóan megállapítható a genetikai hipotézis helyessége
 - ← kategóriák megoszlása
 - két v. több gén esetén csak akkor működik, ha nagy létszámú csoportokat tudunk létrehozni
 - feltétel: a fenotípus egyértelmű, a változatok megkülönböztethetők
 - probléma: ez a magatartási genotípusnál ritka, és nehéz nagy létszámú populációhoz jutni
 - pl.: paradicsomhalak dermedési reakciója -Kabai, Csányi. egy génre vezethető vissza, domináns-recesszív kapcsolat (149.o.)
 - pl.: Fuller -az egerek szacharinpreferenciája
 - pl.: Scott és Fuller -kiskutyák ugatási készsége (basenji - spániel) -egygénis
 - pl.: Abelleen -egérkíváncsiság (154.o.) -kodominancia

Poligénes rendszerek

- fellép a genetikai variabilitás is
- a genomban lévő bármelyik gén befolyásolhatja vizsgált fenotípust

Vad típus pop. és genetikailag homogén törzs különbsége

- kilépésteszt
 - vad típusú törzs vizsgálata
 - közönséges ezüstkárász és triploid ezüstkárász (csak nőstények)
 - a triploid gynogenezissel szaporodik, a petesejt fejlődését csak elindítja a hímvarsejt → az ivadékok populációjának izogenezise nagy ($I=1$), az egyes egyedek genetikai homogenitása minimális ($F=0$) -ideális vad pop-t képvisel
 - a kilépési látencia a diploidoknál nagy variációt mutat, a triploidoknál szűk határok között mozog
 - a diploid kárászoknál környezeti és genetikai variancia is van, a triploidoknál csak környezeti
 - a genetikai variancia 5×-e a környezetinek
 - a triploid kárászokat bonyolult keresztezni → a genetikai analízist nehéz elvégezni
- ★ búzaszem színének öröklődése
 - ★ F_1 generáció a szülői fenotípus átmenetét mutatják, F_2 viszont többféle színárnyalatot
 - ★ Nilsson-Ehle készített modellt
 - ★ F_2 -ben sokkal több fenotípus, de egy fenotípust többféle genotípus is létrehozhat
 - ★ a szülői fenotípus aránya kicsi: : lokusz esetén $(\frac{1}{4})^n$
 - ★ *átlagos génhozzájárulás*: kell hozzá a közreműködő gének száma és a dominancia hatása a fenotípusos értékre
 - ★ genetikailag homogén szülői törzsek → a szülői pop. és az F_1 varianciája csak környezeti komponens mutat
 - ★ → ha mindhárom azonos környezetben nevelik → $V_{FP1} = V_{FP2} = V_{FF1}$
 - ★ F_2 - pop. genetikailag heterogén → teljes varianciája környezeti és genetikai komponensre bontható (környezeti egyenlő a többiével, ha ugyanúgy nevelték)
 - ★ $V_{gF2} = \sigma N_c / 2$; σ - az egyes allélok hozzájárulása a fenotípusos értékhez, N_c közreműködő génpárok száma
 - ★ $\sigma^2 = D/2N$; D - két pop- átlagos fenotípusos értékeinek különbsége
 - ★ *overdominancia* → a heterozigótia a domináns homozigótiát is felülmúlja
 - ★ a génhatások felbonthatók additív és dominancia komponensekre
 - ★ $V_{gF2} = 2a_c + 2d_c / 4N$; $V_{gB1} = (a+d) / 4N$; $V_{gB2} = (a-d) / 4N$ →
 1. $d=0$ → $1/2 V_{gF2} = V_{gB1} = V_{gB2}$
 2. recesszív szülővel való visszakeresztezéskor V_{gB1} annál nagyobb, minél nagyobb d
 3. $V_{genetikai} = V_{additív} + V_{domináns} + V_{episztatikus}$
- *diállél keresztezés*: több beltenyésztett törzs valamennyi lehetséges kombinációban való keresztezése
 - varianciaanalízis → genetikai architektúra
 - pl.: Fulker - az ecetmuslicák párosodási sebessége. → a gyorsabban párosodás domináns túl. <= evolúciós előny
 - Bentley: a tücsök fajhibrid hímek párshalogató ciripelése → a környezet nincs hatással rá, a ciripelést csak genetikai tényezők befolyásolják. a vizsgálttul.-oka poligénes

rendszer szabályozza, a trillák közti időtartam hosszúságát x kromoszómához tartozó gén szabályozza. a tücsök genomjában kiismutathatók olyan géncsoportok, amelyeknek funkciója egyelre, a magatartásban is megnyilvánuló neuron tevékenységének szabályozása.

- ◆ *szelekciós technika*: akkor használatos, ha szülők viselkedésében nem található meg az a különbség, amely genetikai hátterét érdemes vizsgálni
- ◆ genetikailag variábilis kiindulási pop. → kiválasztják a magas és alacsony teljesítményű egyedeket
- ◆ → az egyes vonalak egyedeit egymás között tenyésztik....
- ◆ előny: a genetikai architektúrára már a szelekció előrehaladásából is lehet következtetni és a szelekció végén (5-40 gen.) a rendelkezésre áll majd kettő, a kívánt tulajdonságban eltérő beltenyésztett törzs
- ◆ pl.: Hirsch és Boudreau - az ecetmuslicák fototaxisa → a fénykedvelésnek van genetikai háttere, noha az örökölhetőség nem túl nagy

Különleges genetikai technikák a magatartás vizsgálatában

- újabb módszerek → gyorsabb, pontosabb adatszerzés a fenotípusok genetikai architektúrájáról

1. Rekombináns törzsek - Bailey

- két, egymástól sok genotípusban különböző, tenyésztési történetük alapján rokonságban nem álló törzsek (egértörzsek)
- elkészítette F_1 , F_2 generációt → 39 generáción át beltenyésztés → ismét homogén törzsek
- ez a 7 törzs a szülői törzsek génkészletének véletlen kombinációit hordozzák
- minden egyes egyed egy törzs képvisel, nincsenek heterozigóták
- → növekszik a genetikai analízis felbontóképessége → olyan fenotípusos érték is mérhető, amely csak nagyszámú egyed átlagával mérhető megbízhatóan
- mérés már egyszerű: fenotípus-kategóriák arányainak elemzése
- ha az egyes alléloknak megfelelő szülői fenotípusok egyenlő valószínűséggel jelennek meg a rekombináns törzsek között → egyénes öröklődés
- ha a fenotípus kategóriák száma kettőnél több, de nincs öt → szülői fenotípusos különbség két génre vezethető vissza
- a lehetséges fenotípusok maximális száma: $P=2^L$, ahol L a közreműködő lokuszok száma
- Elefthreiu: az egerek agresszivitása -kodomináns öröklődés, citoplazmatikus faktor hatása
- hosszú idő, sok munka

????Gynogenetikus szaporítás -ELTE

- már néhány generáció alatt is nagymértékben homogén törzsek állíthatók elő
- mesterséges gynogenezis: a petesejt laboratóriumi megtermékenyítése röntgensugárral inaktivált spermiumokkal
- → zömmel haploid, anyai genomot tartalmaz embriók, kikelés után elpusztulnak
- de megoldható, hogy életképes diploidok is keletkezzenek (zigóta hőkezelése → a második poláros test nem záródik ki)
- a diploid nem lesz tökéletesen homozigóta \leq a meiotikus rekombinációk miatt a poláros test és a női pronukleusz kromoszómái különböző allélokat hordozhatnak
- egyetlen nőtényből néhány generáció alatt kívánság szerint állíthatók elő az eredeti anyai génsorozatok rekombinációit hordozó gynogenetikus rekombináns törzsek
- a kiértékeléshez használt genetikai modell = rekombináns törzseknél
- megkönnyíti a *szuperkombinációs populációk* előállítását → genetikai analízis felbontóképessége tovább nő. Minden olyan genetikai különbség felderítésére alkalmas, ahol az alléváltozatoknak megfelelő fenotípusosztályok megkülönböztethetők
- pl.: Gervai-Csányi: a paradicsommal nyílt tér bejárása -plogénes modell

Etogenetika

- a természetes magatartásegységek genetikai hátterével foglalkozik
- a magatartás elkülöníthető kisebb egységekre, elemekre, ezek genetikai szerveződése is elkülönül
- *magatartási strukturális gén* (Manning): magát mozdulatot létrehozó külön gén
- *magatartás-szabályozó gén*: az egyes viselkedési elemek intenzitását szabályozzák, s az egyes elemek sorrendjét.
- kisszámú, 2-10 génes mechanizmusok
- a poligénes magatartás elemek több generáción keresztül is együtt jelennek meg <= génje egy-egy elem esetében szorosan egymásmellett helyezkednek el a kromoszómán
- a magatartásegységek előfordulási gyakorisága, intenzitása genetikailag szigorúan meghatározott
- h^2 értékek egészen magasak 0,8-0,95
- Ramsey: a kacskák fajhibridejének magatartás-analízise → a magatartásformákban az egységek sorrendje is genetikailag szabályozott. Tökés réce, kontyos réce, karmos réce, nyílfarkú réce és hibridjeinek udvarló magatartása 10 jól megkülönböztethető (Lorenz) elem vizsgálatával.
- Sevenster és 'T Hart: a tuskéspikó fészeképítő tevékenysége: egyszer és kétszer fűrő törzsek. A kétszerfűrőst előidéző allél recesszív, egylokuszus génhatású.
- Jakway: tengeri malacok szexuális magatartása. Az egyes elemek intenzitása eltér. Az öröklés menet poligénes, egymástól függetlenül öröklődnek az egyes elemek.
- A magatartás szerveződési szintjétől a neuron-hálózaton át a génexpressziót kísérő biokémiai reakcióig sikerült teljes ok-okozati összefüggést kideríteni a tengeri nyúl esetében. Kandel.
 - ★ idegrendszerében összesen 20ezer neuron van, 4pár feji és egy hasi idegdúcban elosztva
 - ★ az *Aplysia* etogramja nem túl bő
 - ★ a peterakó mozdulatsort a hasi idegdúc hormonjai aktiválják
 - ★ a peterakást a zacskósejtekből kivont fehérje egy bomlásterméke, egy 36aminosavból álló peptid, a PRH idézi elő, aktív transzmitterként is működik
 - ★ kiderült, több ilyen transzmitter anyag is szerepet játszik
 - ★ Scheller és Axel: megkeresték és izolálták azt a gént, amely a PRH kódolója
 - ★ kell az mRNS is
 - ★ a PRH 36 aminosavnyi fehérje az anyafehérje végén található 1-1 pár lizin-argininnel határolva
 - ★ kiderült: a PRH csak egy a 10 közül
 - ★ 3 azonosítva (béta-peptid szintén neurotranszmitter, az alfa-peptid gátló, a a harmadik egy savanyú peptid)
 - ★ anyafehérje: poliprotein

A legmagasabb rendű agyműködés

- legkorszerűbb agyelmélet: Edelman és Szentágothai

Edelman:

- az agyban néhány száz-néhány ezer neuront tartalmazó csoportok
- ezek meghatározott jelmintázatok felismerésére képesek
- a jelmintázatok szelektálják a csoportok által alkotott repertoárt
- jelmintázatok szempontjából a csoportok degeneráltak → egyazon jelminta felismerésére -belső állapottól függően -több neuroncsoport is képes
- *primer csoportok*: az embriogenezis során fejlődnek ki, belső összetétele genetikailag meghatározott
- az asszociatív felismerés alapja a degeneráció és az átfedések
- a jelmintázatok az első csoportszelekció után újból és újból belépnek a kéregbe → újabb válogatást végeznek a primer csoportok között
- degeneráció → bizonyos csoportok újabb minta beléptekor másokkal cserélődnek, más csoportok ismét ingerületbe kerülnek
- sokszor ingerelt csoportok → másodlagos repertoár = memória

Szentágothai:

- az agykéreg komplex neuronhálózatában függőleges elhelyezkedésű henger struktúrák vannak (kapcsolatban egymással, és a kéreg alatti egyéb szerkezetekkel)
- egy oszlop több ezer neuront is tartalmazhat, belső kapcsolatrendszere szigorúan meghatározott
- szomszédos oszlopok között szinaptikus kapcsolat
- oszlop = modulegység (~ Edelman neuroncsoportjai)
- véletlenszerű modellkapcsolat ~ hálózatos idegrendszer elemei
- a hálózatos idegrendszer előnye: a neurális üzenet bárhonnán bárhova el tud terjedni → a modulhálózat ezt valósítja meg fejlettebb elemekből

Milner:

- asszociatív, sejtek közötti kapcsolatokról álló struktúrák, melyek megfeleltethető ingereknek, emócióknak, válaszreakcióknak, azok eredményeinek
- asszociatív struktúrák = *konceptiók*
- konceptiók összekapcsolódása → magasabb rendű neuroncsoportok → az állat viselkedése
- a kérgi területek és a motoros tevékenységek közt a kapcsolat nem túl szoros
- a kéregben lejátszódó tevékenységek inkább a motoros tevékenység céljaival és következményeivel van kapcsolatban

Watanabe:

- olyan neuroncsoport a macska agykéregében, amelyek az inger kontextusával kapcsolatos tevékenységet végez (az inger fizikai paramétereivel semmi kapcsolatuk nincs)

- *Az agykéreg*: sajátos, a külső világgal kapcsolatot tartó, de önszervező rendszer, amely a környezet modellezésére való.

Érzékelés és viselkedés

- az állat viselkedését az érzékszervek információi befolyásolják legnagyobb mértékben
- a legegyszerűbb esetekben az érzékszervek csupán az állatot éro valamilyen speciális energiái intenzitásáról adnak kb-i adatot
 - Planáriák páros szemfoltjai azt érzékeli, honnan jő a fény → pozitív v. negatív fototaxis
 - csőféreg visszahúzóási reflexe
 - a legegyszerűbb állatoknál egyértelmű, következetes kapcsolat az ingó és az akciók között
- bonyolultabb idegrendszer → az érzékszervek receptorai több infót szállítanak
- sokkal több infó, mint szükséges → szelektálni kell
- az ingó hatása az állat akcióira sok mindentől függ
 - vörösbegy megtámad idegen vörös madarakat, de nem, ha az a párja
 - a sáska fejállását stabilizálja, de csak repülés közben
 - a receptorra ható ugyanazon inger az egyik esetben meghatározott akciót vált ki, a másik esetben hatástalan
 - lehet hogy felfog egy ingert, de az akció csak később következik be (erdei pinty születési évében tanul meg énekelni, de csak a következőévben énekel; az maretikai indigó pinty jóval vándorútja előtt megjegyzi, hol a Sark-csillag)
- az állat akciói következtében radikálisan megváltozhat a receptorokat éro ingermintázat a szituáció megváltozása nélkül is (a retinára eső kép megváltozik <=pl. fejmozgatás) → az idegrendszer feladata konstanciák kielemezése
- az állatmagatartását szabályozó ingerek jó része az állat saját tevékenységéből fakad
- Uexküll:
 1. *egyszerű reflex tevékenység*: amikor az állat válaszol a környezet ingerei (A)
 2. visszacsatoláskörrel jellemezhető, amelyben a szervezet tevékenysége folytán a környezetből származó ingók is folyamatosan változnak, folyamatos reakcióra készítve ezzel az állatot
- az állatérzékelése aktív folyamat (pl. denevérek ultrahangokat bocsátanak ki)
- Az érzékelési folyamatok csoportjai:
 3. *Enteroreceptív*: a szervezet belső állapotának paramétereit való folyamatos érzékelés (oxigén, ionok, vércukor koncentrációja)
 4. *Proprioreceptív*: az egyes testrészek egymáshoz való viszonyának érzékelése, vagy a szervezet mint egész, saját maga által keltett mozgásainak mérése (a belső fül ívjárataiban lévő receptorok)
 5. *Exteroreceptív*: a szervezeten kívüli események követése (látás, hallás, tapintás, ízlelés, szaglás, ultrahang érzékelés)
- *érzékelési modalitás*: azon speciális módok, ahogy az érzékelés egy-egy fajtája történik
- Látás:
 - a legpontosabb infót adja
 - a retinára kétdimenziós kép esik
 - az agy feldolgozza → különböző agyberendezésű állatok különféle képen látnak (pl. farkaspókok oldalsó szemei csak a tárgyak mozgását érzékelik, előrenéző szemei megkülönböztetik a fajtásat az idegen póktól)
 - a fénynek iránya, intenzitása, hullámhossza és polarizációs síkja van

- ember: 400nm (ibolya)-800-ig(mélyvörös)lát, de a méhek 320nm-ig, kígyók pedig az infravörös tartomány is érzékelik (érzékelőgödröcskéekkel)
 - a fény szóródása megváltoztatja a polarizáció síkját
 - a fénynek mintázata is van
 - fontos mozgásmintázatok felismerése
 - a háromdimenziós érzékelésben valószínűleg a mozgásmintázatok feldolgozásának van a legnagyobb szerepe (minél közelebb vagyunk egy tárgyhoz, annál gyorsabban mozog a retinán a képe)
- a lényeg a receptorok szolgáltatja infó idegrendszeri fe

Központi ingerszűrők

1. Kulcsinger:

- pl. vörösbegy területvédő viselkedését a vörös tollak látványa váltja ki
- változhat az állat belső állapota szerint (ha az ezüstsirály fogyasztásra tojást lop→ formája alapján ismeri fel, ha a fészkből kigurul sajátja → a mérete és a színe lesz a kulcsinger, de ha ráül → a forma a kulcsinger) → *felfogott inger*: a receptorokra ható és azokban aktivitást keltő. *hatékony inger*: jellegzetes aktivitást kiváltó inger.
- a genetikai és neurális memória adott esetben helyettesíthetik egymást: pl. a pulykák a csipogásról ismerik fel csibéiket → ha nem hallja, hogy csipognak, megöli őket. De ha már hallotta őket csipogni, és megsüketítik, elfogadja őket. A hang tanulás révén helyettesíthető vizuális ingerekkel.
- *veszélyferomon*: veszélyben váltják ki a sérült társak, s erre meneküléssel válaszol a többi (fürges cselle)
- három fokozatú kulcsinger (pl hangyákra a kis koncentrációjú veszélyferomon vonzó hatással van, a közepes agresszív viselkedésre, a nagy menekülésre sarkallja)
- minden kulcsingerhez tartozik egy **öröklött kiváltó mechanizmus**
- **ÖKM**: az idegrendszer olyan része, ahol a kulcsinger felismerése megtörténik, majd a megfelelő akció elvégzésének parancsa megjelenik
- ha nincs kiváltó (kulcsinger) → ÖKM gátolja az akció lezajlását)
- *konfigurációs ingerek*: a kulcsinger összetett és a komponensek valamiféle viszonya az igazi kiváltó (feketerigó anya feje)
- *heterogén szummáció tv-e*: ha ugyanaz a magatartás több különböző kulcsinger hatására jelenik meg, és az egyes kulcsingerek hatása összeadódik (tűskéspikó: fejenállás + vörös toll)
- *jelzőingerek*: a kulcsinger egy meghatározott formából és egy mozgásmintázatból áll össze (farkaspók és integető rák hímjeinek végtagalakja és annak mozgása)
- veleszületett módon beépülne a kulcsingerek, amiket megfelelő életkorban képes felismerni az állat (pl. bundermajmok félnek a fenyegető hím képétől kb. 2 hónapos koruktól, de tanulással változtatható)
- felismerő neuronok (egyes majmok agyának oldalsó lebenyében többféle. Ált. dominanciaviszonyok kialakításában van szerepe- pl. akkor aktiválódik ha szemébe néz egy másik egyed, a fenyegető helyzet felismerésével kapcsolatosak)
- *szupernormális ingerek*: a normálisnál nagyobb mértékű reakciót váltanak ki. (nyári lúdnak inkább kell a nagyobb tojás, mint az övé, de ha egy meghatározott értéknél nagyobb, mégse kell). Ezt a paraziták kihasználják. (pl.. nagyobb tojások. A kakukkfőoka nagyobb, és jobban tátog → a gazdamadár szívesebben eteti)

2. Keresőkép:

- a neurális memórián alapszik
- a memóriából felidézett emlékkép, ami a tárgy keresése közben az agy tevékenységét vezérli
 - Tinbergen: a cinkék rovargyűjtése (amiből több van, arra állak rá)

- *szelektív figyelem*: ha egy jellegzetesség nem jól észlelhető, másik jellegzetességre koncentrálnak az állatok.
- *megkülönböztető tanulás*: az állat megtanulja, hogy az összetett ingerforrás melyik jege releváns számára.
 - rovaroknál is van

Kognitív térkép, környezeti modell

- a memóriával kapcsolatos idegrendszeri struktúra, amelyet az állat közvetlen környezetében való tájékozódására használ
 - még a rovarok is használják, pedig magatartásukat többnyire a genetikai memóriában rögzített viselkedési szabályok irányítják
 - amikor egy rovar visszatér ugyanarra a helyre, akkor tájékozódását a neurális memória irányítja
 - ◆ a méhfarkas a költőkamra elhagyása előtt tájékozódó repülést végez
 - ◆ ezalatt elraktározza a környék jellegzetességeit
 - ◆ egyidejűleg több tájékozódási kulcsot is használ
 - ◆ vizuális mintázatot rögzít, és rögzíti a fészkek helyzetét a mintázathoz viszonyítva
 - ◆ a mintázat elemeit a genetikai memória határozza meg (a kiemelkedőbb elem fontosabb)
 - ◆ ez a környezeti reprezentáció passzív
 - ◆ a rovar csak az egyszer már elvégzett feladatot képes végrehajtani
 - a legtöbb állat aktívan használja, ha haza akar jutni → az utat is meg kell tanulni
 - ha az állat ismeri a terepet → felfedezhet táplálékhelyeket, készíthet raktárakat
 - a memóriában készített egyszerűbb-bonyolultabb “térkép” a környezetről a kognitív térkép
 - fajspecifikus: az állat számára a túlélés szempontjából releváns tárgyakat tartalmazza
 - a vizsgálatok labirintustanulási kísérletekkel kezdődtek
 - éhes állatokat a labirintus indítódobozába helyeztek, a céldobozban pedig jutalomfalat várta őket
 - patkányokat használtak <= természetes környezete hasonló
 - számolták a hibát
 - pár út után megtanulták az utat
 - Tolman: *latens tanulás* KIS (itt haszn. először a fogalmat)
 - a célrekeszben nem volt ennivaló
 - a patkányok elkezdtek felfedezni a labirintust
 - ha a célba eleség került → rögtön odataláltak (előtte nem mutatta semmi, hogy megtanulta)
 - felismeri a rövidebb út lehetőségét
 - más fajok el sem indulnak (madár <= term, környezetében nincs ilyen)
 - a hangyák megtanulják, de a fordított labirintust ők újnak érzik
 - a méhek is képesek kognitív térkép alapján döntéseket hozni: ha a felderítő táncukkal azt üzenik, hogy a tó fölé menjenek → többiek el sem indulnak
- majmok a környezet dinamikus modelljét készítik el

Öröklött instrukciók a kognitív térképen

- *viselkedési instrukciók*: a genetikai memória szablya meg, a kognitív térkép felhasználását korlátozza
 - ◆ cukormadarak egy nap sosem térnek vissza ugyanarra a virágra
 - ◆ a már kiszívott virágokat nem lehet kívülről felismerni, tehát a virágok helyét tartalmazó kognitív térkép segíti
 - ◆ a cukormadarat megtanítani sem lehet, hogy ugyanahhoz a virághoz visszamenjen (logikus \leq természetes körny.-ben célszerűtlen \leq nem telítődik egy napon belül nektárral a virág)
 - ◆ a *ha nyersz, válts* típus stratégia ez
 - patkányokat nyolc karsugaras labirintusba tettek (végeken kaja)
 - a karok végigjárását valamilyen szabály alapján végrehajtja (kisebb viselkedési instrukciók)
 - de ha várákoztatják, akkor is tudja tovább folytatni, csak véletlenszerűen (a neurális memória használata)
 - ő is a *ha nyersz, válts* típus stratégiát alkalmazza (\leq generalista \rightarrow jó, mert sokféle tápláléka van, rossz, mert mérgező is lehet egy új, de ha keveset eszik akkor nincs baj -márpedig keveset eszik)
 - ❖ az amerikai a poszáta a *ha nyertél, maradj* stratégiát alkalmazza \leq a táplálékát képező nyüvek mindig csoportosan fordulnak elő
 - ★ sziámi harcoshal hasonló alakú akváriumban, karok végén tubixféreg
 - ★ a viselkedési instrukciók főbb szerepe: mindig a szembelevő kar a következő
 - ★ ha 5 percig várákoztatják \rightarrow elfelejt mindent \rightarrow össze-vissza megy tovább
- érzékelni tárgyak közötti távolságot (*konstanciaproblémák*)
- sok állat mutat méret-, és sokkal kevesebb távolságkonstanciát
- minél pontosabb a külső világ reprezentációja az állatban \rightarrow bonyolultabb tervek készítése
- az emberek egészen pontosat készítenek akkor is, ha csak egy pillant van rá, s azt 7 sec-ig tárolja a rövid életidejű memória
- nem látással készült térkép. denevér, vakok
- a környezeti térkép még nem tudni pontosan, hogy rögzül az idegrendszerben: valószínű, hogy a tárolt képek irányítják mozgásunkat \rightarrow mozgásaimat elvárások szabályozzák (odanyúllak, ahol tudom, hogy van vmi)
- a faj ökológiai viszonyai tükröződnek a kognitív térkép készítésben
 - kismacska mélységkerülése
 - szárföldi békák mélységkerülők \leftrightarrow tengeri teknőcök
 - a csüllősirály tengerparti sziklán fészkel \rightarrow veszélyben a fiókák lelapulnak \leftrightarrow többi sirály
 - a kacsafiókák kiugranak a fészekből \rightarrow vízbe pottyannak
 - a paradicsomhal csak kívülről festett 4mm-s üveget átúszhatónak tartja
 - az ugrópók a legcélravezetőbb utat választja
- az idegfiziológia vizsgálatait:

- ★ mikroelektródák segítségével feltérképezhető, hogy az egyes ingerekre az agy érzékelőterületein melyik neuronok válaszolnak
- ★ emlősök hallókérgében sok specifikus neuron, amelyek valamelyike csak akkor tüzel, ha egy rendkívül szűk frekvenciatartományban szólal meg a hang
- ★ a látókéregben a retina receptorainak topográfiai reprezentációja van meg
- ★ az agyban a környezet teljes modellje készül elhallókérge a legnagyobb
- ★ a bagoly középagyában egy régió a hangok irányának térbeli reprezentációja jelenik meg
- ★ a denevérnek a

Az érzékeléstől az akcióig

- az érzékelés nyomán feldolgozott ingerek hogyan változnak át akcióvá, hogyan adja ki az állati agy a parancsot a motoros szerveknek?
 - ◆ a barna varangy zsákmány és ragadozófelismerő viselkedése
 - ◆ kisebb lényeket zsákmányolnak, nagyobb állatok zsákmányai lehetnek
 - ◆ lehetőleg a legnagyobb táplálékot kell bekapnia, de a lehető legkisebb ráleselkedő állatot fel kell ismernie
 - ◆ bizonyos mérettartományon belül odafordulással reagál → de összehúzódik, ha a méret egy bizonyos nagyságot felülmúl
 - ◆ méret megállapítása: látószög alapján, tárgy távolságát kell megbecsülni (néhány szárazföldi hét után képes rá)
 - ◆ a mozgás iránya is fontos
 - ◆ kukacmozgás (hossztengelye irányában) → próbálja bekapni <= látókéreg retinavetületének neuronját ingerlik
 - ◆ antikukac → védekező reakció (felfújja magát) <= a talamusz retinavetületének ingerlése
 - édesvízi rák menekülési reakciója
 - előlről éri vizuális v. tapintási inger → hátrálás <= a reakció a hasi idegfonatokat aktiválja
 - hátulról jövő inger → bukfenc <= az oldal idegtörzsei tüzelnek
- az állat egyik legfontosabb biológiai funkciója a környezet valamiféle belső reprezentációja

Hormonok és viselkedés

- *hormonok*: olyan szabályozó funkciójú vegyületek, amelyeket belső elválasztású mirigyek vagy neuroszekrécións sejtek termelnek az idegrendszerben.
- a mirigyek által termelt hormonokat a keringés szállítja, míg a neuroszekrécións sejtek által termelt axonokon is eljuthatnak a célszervekhez
- szabályozzák: növekedést, anyagcserét, vízháztartást, szaporodást és számos viselkedésforma megjelenését

A rovarok hormonrendszere

1. Az idegrendszer és a hormonrendszer

- mindkettő a szervezet és környezet kapcsolatát szabályozza
 - ez a mechanizmus visszacsatolás elvén működik
 - az idegrendszer a gyors válasz folyamatokban játszik szerepet
 - a hormonális rendszer lassúbb
 - általánosabb hatású
 - az idegrendszer specializált válaszokat ad
 - az állat és a környezet finom összehangolását végzi
 - a hormonális rendszer előkészíti az állatot a környezettel való találkozásra
- különböző gerinctelen állatok –különböző hormonrendszer
 - hormontermelők különböző helyeken (243.o. –szöcske)
 - a hormontermelő sejtek vagy neuroszekrécións sejtek, vagy szorosan kapcsolódnak az idegrendszerhez és egymáshoz
 - a mirigyek a keringési rendszeren keresztül össze vannak kapcsolva
 - *trofikus(sereknő) hormonok*: olyan hormon, amelynek célszerve egy másik hormontermelő mirigy
 - a hím imádkozó sáska elfogyasztása nőstény által nem maladaptív viselkedés (244.o.)

A gerincesek hormonrendszere

- a hormonokat előállító sejtek, szövetek két nagy csoportra váltak szét
 1. Hipofízisben
 - a hipotalamuszhoz kapcsolódik
 - összeköttetésben van az agy számos kp-jával
 - szorosan együttműködnek
 - fontos átkapcsolók az idegrendszer és hormonrendszer között
 - a) a hátsó hipofízis lebenyében olyan axonok vannak, melynek sejtteste a hipotalamuszban van, ezek a neuroszekrécións sejtek, a hipofízisbe ürítik a hormonokat
 - b) az első lebenyt a hipotalamusz szabályozza egy sajátos keringési rendszeren keresztül

- közvetlenül ható és serkentő mirigyeket is termel
- hormonjai a peptidek
- az elülső lebenyben: növekedési, pajzsmirigy- és mellékvese-serkentő (TSH, ACTH) hormon, és a tejelválasztást és ivadék gondozási magatartást szabályozó *prolaktin* (a gerincesekben mindig ua. hatást fejt ki), tüsző- és sárgatest-serkentők (FSH, LH)
- középső lebeny: melanoforákat serkentő hormon (MSH) – színváltozás
- hátsó lebeny: oxitocin és vazopresszin (ionháztartás, méh és tejmirigyek simaizomzatának összehúzása)

2. Belső elválasztású mirigyekben

- pajzsmirigy
 - mellékvese
 - hasnyálmirigy
 - petefészek: a hipofízis trophormonja serkeni
 - here: a hipofízis trophormonja serkeni
 - placenta
 - mellékvese: szteroidok- a test vízháztartása, elektrolit-egyensúlya, anyagcsere; adrenalin, noradrenalin –stressz-és vészreakciók
 - tobozmirigy: aminok, fehérjék, peptidok. Pl.: melatonin (szaporodási ciklus és aktivitás napszakos ritmusa)
 - egyszerűbb szerves, ált. szteroidok
- *kémiai receptorok*: a célszervekben vannak, specifikusan reagálnak adott hormonokra.
 - a különböző hormontermelők legtöbbjén feed-back mechanizmusokkal csatolódnak egymáshoz. hipotalamuszban releasing faktorok → hipofízis FSH, LH → herében tesztoszteron → befolyásolja a hipotalamuszt is

A hormonok és viselkedés közvetlen kapcsolata

- *aktiválás*: a hormon jelenléte aktiválja az adott viselkedést, amikor egy hormon kibocsátása vagy annak gátlása gyors viselkedési válaszhoz vezet.
- *organizációs hatás*: lassan, egyedfejlődési folyamatokon keresztül érvényesül (nemi differenciálódás v. növekedés)
- *feromonok*: olyan kémiai ingerlőanyag, amelyet egy állat kibocsát a környezetébe, és azok valamelyik fajtársának viselkedését v. más élettani működését befolyásolják. (pl. selyemlepke és svábbogár hívogató illatanyaga)
- *eklóziós hormon*: az imágó kikelésének időzítésére szolgál
- *melanoforaszkentő*: szint okoz. a melatonin hatására (ősszel) csökken a termelése. (pl. hermelin ezért fehér télen)
- *hormonális imprinting*: amikor egy korai hormonhatás érzékenyíti neuronokat a későbbi, felnőttkorban, egy kritikus periódusban, esetleg jelentkező hormonokra.

- A hormonhatások, élettani változások, viselkedés, külső környezeti tényezők szerveződésére a kölcsönhatás jellemző (251.o.).

Motiváció és belső állapot

Homeosztázis és viselkedés

- élettani stabilitás koncepciója –Claude Bernard
- az állat képes saját belső környezetét szabályozni, környezetet változásainak kivédésre →nagy adaptív érték
- **homeosztázis**: a szenzoros folyamatok állandóan mérik a szervezet meghatározott paramétereit, és valahányszor ezek egy előre meghatározott, fajspecifikus értéktől eltérnek, azonnal kompenzáló akciók kezdődnek. – Cannon
- negatív és pozitív visszacsatolású szabályozó körök
- *nyitott szabályozófolyamat*: a szabályozófolyamat eredménye magát a szabályozási folyamatot nem befolyásolja. Ált. alsóbbrendű állatok pl. orientáció és lokomóció során.
- *zárt szabályozó ciklus*: ha a tevékenység eredménye és a kitűzött cél különbsége visszacsatolódik a tevékenység szabályozására és módosítja azt. Fejlettebb állatok.
- *negatív visszacsatolás*: ha a tevékenység eredménye vmely módon csökkenti a tevékenység további folytatására irányuló aktivitást.
- *pozitív visszacsatolás*: amikor a rendszer működésének eredménye fokozza a további működést (zárt körökben). Ha a működés nem áll le →megszaladás → összeomlás.
- van más szabályozó folyamat is pl.: *feed-forward szabályozó folyamatok*: amelybe az előrelátás (anticipáció) a meghatározó.pl.: hőm. csökk. → rögtön ivás.
- homeosztetikus folyamatok csoportjai:
 1. hőmérséklettel
 2. víz- és ionháztartással
 3. táplálkozással kapcsolatos
- folyamat lehet élettani reakció v. viselkedés

A viselkedés fázisai

- fő szakaszok:
 1. *appetenciás tevékenység*: kereső szakasz. Nagyon könnyen reagál a kulcsingerre, de csak keresése tárgyára. Rugalmas, tanulás folytán változik. Kevés örökölt tényező.
 2. *konzummációs szakasz*: végrehajtás. Egyszerű, jól körülírható, kevésbé rugalmas viselkedés. A MM a fajra jellemző.
 3. *szatiáció*. kielégülés
- *kéztetés (drive)*: motiváltság az adott tevékenység elvégzésére a belső állapot alapján.
 - *primer kéztetés*: testi szükséglet
 - *szekunder kéztetés*: tanult
- *motivációs tényező*: a speciális magatartást serkentő belső állapotok megjelenésének oka.
- *pl.*: vízkeresés
 - hipotalamusz ozmoreceptor-neuronok állapota
- *tűrőhatár*: az állati aktivitás szakaszosságát teszik lehetővé.
- egyszerűbb állatok → egyszerű mechanizmus
 - pl. légy nyomásreceptora
- emlősök → bonyolult mechanizmusok
 - patkány: hipotalamusz cukorreceptorai, gyomor teltsége, rágás mennyisége, táplálék minősége
 - csecsemő: tej mennyisége és szopás ideje

Motivációs modellek

- szabályozásemélet alapján
 - boks-diagramok
1. Toates: táplálékfelvétel
 - vérben az E biz. szint alatt → evés → biz. szint elérése → nemevés
 2. Baerends: ezüstsírály költése
 - hierarchikus modell
 - 27aktivitás, 6 csop.
 - négy belső faktor + külső ingerek
 - van magatartási egység, amit két kp. irányít
 - vannak amik gátolják egymást
 - elvárás
 - jóslásokat ad
 - etológiai szempontok figyelembevétele
 - de: determinisztikus
 3. Dawkins:
 - hierarchikus
 - az akció sorozatos választási események eredménye
 4. Archer: agresszív viselkedés
 - 3 mechanizmus együtt: visszacsatolási szabályozó kör, elvárás, döntés
 - 273.o.
 5. Állapottér-modell
 - számítógépes
 - bonyolult
 - feltételezés: sok egymást kizáró magatartáselem
 - többdimenziós fiziológiai állapotter: origója az összes állapotváltozó optimálja → eltérés → élettani és viselkedési mechanizmusok
 - áltér: a viselkedés révén reálisan befolyásolható változók –motivációs tér
 - kulcstér: a környezet ingerei mint a viselkedés befolyásolója
 - okozati tényezők: külső és belső tényezők kölcsönhatása
 - az okozati tényezők terében egy meghatározott pont mindig ua. viselkedésnek felel meg
 - de ua. viselkedés az ingererősség és motivációs tényezők különböző kombinációjaként is létrejöhet, ezeket a pontokat a motivációs izoklinek kötik össze.
 - pályázati tér: az a mód, ahogy az állat fontossági sorrendbe helyez tennivalóit
 - optimális pozícióba való visszatérés különböző utakon lehet, ezek különböző ráfoeditással járnak
 - van egy optimális út, trajektória is –evolúciós tényező

A mozgásmintázatok szerveződése

Az öröklött mozgásmintázatok

- *ÖMM*: olyan viselkedésformák, amelyeket az állatok megszületésük után azonnal, gyakorlás és tanulás nélkül képesek elvégezni.
- van ami, nem rögtön jelentkezik, megjelenésükhöz maturáció szükségeltetik
- némiképp módosulhat tapasztalat, v. környezeti tényezők révén
- fajra jellemző
- \leq genetikai meghatározottság \rightarrow
- \rightarrow genetikai variabilitás lehetséges
- formaállandóság
- megszakíthatatlanság
- semmiféle visszacsatolás (magasabb rendűeknél tanulás révén lehet)
- pl.: pók szövési, róka táplálékása
- ember: legkisebb az ÖMM-ek részaránya, de.: evés közben körülnéz
- lokalizálható aktivitási kp. (alacsonyabb rendűekben találtak főleg, magasabbrendű: eger arcmosdása)
- kulcsinger kell a megjelenéséhez –ha sokszor jelentkezik egymásután \rightarrow válasz egyre kisebb mértékű, majd elmarad. Ez a *kifáradás*.
- *üresjárat* *tevékenység* v. *vákuumaktivitás*: ha az állat belső állapota maximálisan kedvező egy adott ÖMM megjelenéséhez, de hiányzik a kiváltó kulcsinger, akkor néha megjelenik anélkül is (esetleg hasonló inger hatására). (Pl.: madár fészket épít anyag nélkül).
- *deprivációs kísérletek* v. *Kaspar Hauser-kísérletek*: amikor az állatokat természetes környezetüktől elkülönítve nevelik, s egyszer csak adják a kulcsingert \rightarrow ÖMM. \Rightarrow tanulási lehetőség kizárva. (baj.: izomsorvadáshoz és különböző degenerációkhoz vezet)

Reflexek

- ezeket tekintették a viselkedés legfontosabb egységeinek \leq legfeltűnőbb reakció
- lehet egy ideg-ill., izomcsoport tevékenysége (patella reflex), de az egész állat mozgása is (menekülési reflex)
- lehet feltétlen és feltételes
- *latencia*: az a jelenség, hogy az inger jelentkezése után még eltelik vmennyi idő, míg a tevékenység elindul.
- *bemelegedés*: a tevékenység lassan, bizonytalanul indul, majd elér egy max. intenzitást
- *utánlövés*: a reflextevékenység nem szűnik azonnal meg a kiváltó inger eltávolításával, hanem jó ideig anélkül is folyik
- a kiváltó ingerek egyes komponenseinek hatás a reakciót illetően összegződik \approx ÖMM-nél (légy lába cukros oldatban)
- a kifáradás jelensége nem jellemző

- nincs kp.-i automatizmus, csak akkor jön a válasz, ha van inger (↔ÖMM)

Taxisok

- *taxis*: orientációs reakciók, olyan válaszreakció, amely végrehajtása során az állat cselekvését az inger folyamatosan vezérli
- *kinézis*: a térbeli orientáció legegyszerűbb formája, amelyben az állat válasza arányos az adott inger erősségével, de még független annak térbeli tulajdonságaitól. különböző formái még nem taxisok.
- *klinotaxis*: a legegyszerűbb olyan mozgás, melyben a térbeli orientáció hatása is kimutatható. (egyetlen intenzitást érzékelő (fény)érezkelővel rendelkező állatkák)
- *tropotaxis*: olyan orientációs mozgás, melyben az állat páros receptorokat használ, és egyidejűleg hasonlítja össze a két receptorszervet érő inger intenzitását. egyenlőtlen ingerlés →mozgás→egyensúly helyreáll.. Ha az erősebben ingerelt oldal felé fordul +, ha a gyengébben ingerelt felé, akkor – a taxis. (Ha egyik érzékelőt eltávolítjuk → körkörös mozgás)
- *teleotaxis*: egy receptor segítségével az adott tárgyhoz való eljutás. (pl.: szem)
 - *menotaxis*: az állat orientációja az ingerforrás irányával meghatározott szöveget zár be. A tájékozódásba a memória és a belső biológiai óra is szerepet játszik (pl. hangyák tájékozódása a Nap segítségével)
- *mnemotaxis*: az állat a memóriájában tárolt infó segítségével jut el vmely, korábban már látogatott helyre.

Összetett mozgásmintázatok

Példák

1. Reflex + taxis: a vízibolhák ha van CO₂ a vízben → fény felé orientálódnak
2. ÖMM + taxis: nyári lúd tojásgörgetése (taxis + ÖMM + taxis)
béka táplálékszerzése (taxis + ÖMM)

Variábilis mozgásmintázatok

- azonos cél és végeredmény mellett a faj különböző egyedei, vagy ua. az egyed időnként teljesen különböző mozgást végez.
- *averzió*: olyan belső állapot, amely addig tart, míg az azt kiváltó inger jelen van. Az állat tevékenysége az averzív inger megszüntetésére irányul. (pl.: hím gerlék féltékenysége →menekülés v. agresszió)
- *preferencia*: a kívánatos cél eléréséhez különböző módon jut el. A pref. tárgyat meg is keresi (pl. kan kutyák és szukák)

Formaállandó mozgásmintázatok tanult elemekből

- *sztereotípiák*: különböző magatartási egységekből álló mozdulatsor ismételt elvégzése, ha az célravezető.
- adaptív értéke: ha bevált, nem kell próbálgatni tovább
- nem kell, hogy minden egyes eleme a legcélszerűbb legyen, de az egésznek vmiképp hasznosnak kell lenni
- gyakori ismétlés → az állat agyában kialakul a motoros mintázat belső reprezentációja mint egy templát → ez irányítja a lezajlást. Biz.: váratlan dolog → visszacsat. → korrigálás (alma a kézben, gépírók)

Viselkedésmintázat belső referenciakép alapján: a 4M mechanizmus

- az állat folyamatosan korrigálja viselkedését a külső helyzetnek, valamint a belső referenciaképnek megfelelően. (mér-működik-mér-megáll)
- a tevékenység akkor fejeződik be, ha az agyban elképzelt cél megvalósult
- *célreprezentáció* irányítja a tevékenységet
 - nem feltétlen tudatos elképzelés
 - lehet genetikai memóriai által tárolt is (a darázs csatornája, a baja fészke)
 - magasabb rendűekben tanult, sőt elképzelt elemeket is tartalmazhat

Mozgásmintázatok kölcsönhatásai

- az egyes aktivitások a fennmaradás szempontjából célszerűen követik egymást
- összefüggésben vannak a környezeti tényezőkkel és egymással is
- *Tud az állat egy dolognál többet csinálni egyszerre?* Voltaképpen nem. (max. ha az egyik önszervezővé válik –pl. egér mosakodása új helyen)
- *Melyik az az egy?* hierarchikus szerveződés: pl.: menekülés –peterakás- táplálkozás. A csúcson lévő gátolja a többit.
- az egymásrahatás fontos
- *sztochasztikus-küszöbérték-modell*:
 - pl. *ecetmuslica* udvarlási tevékenysége (a legmagasabb küszöb felet vmennyi MM megjelnek)
 - *intenciós mozgások*: egy mozgás bevezető elemei, de nem meghatározott sorrendű, és nem biztos, hogy lesz belőle mozgás (pl. felrepülés)
- *főkomponens-analízis*:
 - egymás után előforduló MM-ek közötti korrelációból következtet a mintázatok kölcsönhatásaira

- *helyettesítő aktivitások v. pótcselekvések*: ha egy bonyolultabb aktivitást végez az állat, néha olyan MM-t csinál, ami nem tartozik az adott aktivitáshoz. Akkor figyelhető meg, ha az állat nagyon motivált vmire, de azt nem tudja végrehajtani. <=1. két erősen aktivált ellentétes motiváció (agresszió ↔ menekülés → csipegetés); 2. erős motiváció esetén a kiváltóinger hiánya.

Tanulási mechanizmusok

A tanulás etológiai és evolúciós tényezői

- *tanulás*: olyan folyamat, melynek során az állat viselkedése tartósan vagy átmenetileg megváltozik vmilyen környezeti esemény v. hatás következtében.
 1. a tanulás hétköznapi értelemben
 2. az evolúció, melynek során létrejövő genetikai változások is módosíthatják egy állatfaj viselkedését.
 - a kettő kiegészíti egymást
 - a genetikai információ ismereteket tartalmaz a környezetről → testfelépítés, öröklött viselkedésformák
 - az állat életidejéhez képest rendkívül hosszú evolúciós folyamat során kerülnek be biz. infók
 - a környezet vmely állandó jelenségeire vonatkoznak az infók
 - durva becslések, predikciók
 - a neurális tanulás során az állat szintén környezetre vonatkozó információkat szerez
 - rövid ideig tartó, átmeneti bizonytalan jelenségekre vonatkoznak
 - finomabb részletek
 - a gólyáknál az útvonal a genomba, a nyári lúd tanulja
- A biológiai rendszereket befolyásoló hatások természete:
 1. egyszeri jelenségek: ált. katasztrófák. Nem info az élőlények genetikai anyaga számára.
 2. hosszabb időtartam alatt nagyjából állandóak és egyirányúak. Visszatükröződnek a genomban, az élővilág ezekhez képes alkalmazkodni. Csak a genom, hiszen az egyedi élettartam rövid ehhez.
 3. ciklikus változások:
 - a) szabályosak: a popok genetikailag alkalmazkodnak. (évszakok, sötét-világos)
 - b) szabálytalan: a genom csak olyan infót szerezhet, hogy lesz vmikor, de azt tanulnia kell, hogy mikor (pl.: préda)
- Az egyedfejlődés:
 - a genetikai infó folyamatosan működik
 - folyamata visszafordíthatatlan
 - *epigenezis*: amikor az egyedfejlődés során nemcsak genetikai, hanem környezeti tényezők is hatnak.
 - kritikus periódusok jellemzik az állatok életét <=genetikai infó kibontakozása is visszafordíthatatlan
 - *bevésődés*: a fészekhagyó madarak születésük után mindössze néhány órán át érzékenyek bizonyos ingerekre, amelyek a fajtársfelismerésben játszanak szerepet.
 - a tanulási folyamat viszont megfordítható
 - a specialista állatok inkább a genetikai infóra támaszkodnak, mert mindig ua.-t eszik-
 - a generalista állatok inkább idegrendszeri infóra támaszkodnak, meg kell tanulni mi jó neki.

Általános tanulási mechanizmusok

- a tanult magatartás lényege: két, időben távoli viselkedési esemény közötti kapcsolat felismerése, az a következtetés, hogy az állat viselkedése tapasztalat hatására változott meg. – ezt nehéz alátámasztani.
- a motivációs állapotok jelentősen befolyásolják következtetéseinket
- problémát okoz a maturáció is (a galamb pl. nem, tanul repülni, hanem egy biz korban elkezd tudni. A szülei pedig nem vezetik, hanem megpróbálják lerázni).
- azt könnyű biz., hogy nem tanult vmit, de azt, h igen, nehéz.
- természetben és laborban is kell vizsgálatokat végezni
- a tanulás az organizáció mely szintjén zajlik?
- biokémiai szinten lehet, hogy minden tanulás azonos módon zajlik?
- 3 általános tanulási forma, amely minden állatfajban kimutatható, nem köthető spec. életkorhoz v. jellegzetes tevékenységhez.

Megszokás

- *habituáció*: néhányszori ismétlés után az inger, amely először heves reakciókat váltott ki, teljesen hatástalan lesz.
 - \leq (?) kifárad az állat . Ez nem lehet \leq *diszhabituáció*: ingerlés máshol, majd újra ott \rightarrow újra heves reakció. +sejt-elektrofiziológiai módszerek
 - \leq tanulás
- jelentősége: ha nem jön semmi az inger után, valószínűleg figyelmen kívül hagyható.

Érzékenyítés

- *szenzitizáció*: ugyanannak az ingernek az ismételt jelentkezése az állat egyre gyorsabb és nagyobb mértékű válaszreakciókat ad.
- \rightarrow tonhal kapkod a szardíniák \rightarrow bekapja az üres horgot is
- a habituációval ellentétes választípus
- deált. együtt jelenik meg a kettő: előbb ez, aztán az
- fontos inger szenzitizációhoz vezet \leftrightarrow gyenge inger habituációhoz
- a társításos tanulás előképe

Társítás

- csak az alacsonyabb rendűeknél nincs, ahol helyette szenzitizáció van
- *kondicionálás*: két állatra ható esemény elhelyezése úgy, hogy azok meghatározott időbeli viszonyba kerüljenek egymással.
 - Pavlov –*klasszikus kondicionálás*: közömbös inger + motiváló inger (feltételes + feltétlen inger) \rightarrow a feltételes inger is kiváltja a feltétlen inger reakcióját. Ez

a feltételes v. kondicionált válasz. Ezt a választ a később jövő feltétlen inger megerősítette.

- Thorndike, Skinner –*operáns kondicionálás*: a motiváló esemény az állat vmelyik spontán saját reakcióját követi. Az asszociáció itt az állat saját viselkedése és a megerősítés között jön létre. Létrehozása *formálással* lehetséges –állandóan szigorodó követelmény.. (cirkuszi mutatványok)

Tanulás érzékeny periódusokban

- *fészeklakók*: olyan állatok, amelyek megszületésükkor teljesen magatehetetlenek.
- *fészekhagyó*: születésük után egy darabig még védelemre szorulnak, de táplálékukat nagyon hamar önállóan keresi, és képesek anyjuk és a család követésére. (tengerimalac, gnú, antilop). Perceken, órákon belül meg kell tanulnia, kihez tartozik, pontosan melyik faj, melyik egyedéhez.
- a fajtársfelismerésnek genetikai komponense is van (kakukokban csak ez)

Bevésődés

- fészekhagyó madarak követik anyjukat
- megtanulják felismerni a többi mozgó élőlényt, amitől félni fognak
- *szülői imprinting*: a fészekhagyó kicsik kikelés után pár órával mozgó v. mozgásillúziót keltő tárgyak jelenlétében követési reakciót mutatnak, igyekeznek a lehető legközelebb jutni. A követési reakció kiváltásának hatékonysága az életkorral összefügg.
- *kritikus periódus*: egy rövid időszak, amikor a követési reflex könnyen kiváltható. Csibéknél ez a 20.-40.h. Hossza függ attól, hogy a csibéket együtt v. elkülönítve tartjuk Ez utóbbi esetben a hossza nő. Előtte semmit nem hajlandók követni, ha alatta elkezdenek vmit követni, azt továbbra is követik, és más mozgó tárgyaktól félnek (meg lehet szüntetni összezárással).
- a követési reakcióhoz tanulás folyamat is társul, ezt a tkp.-i bevésődés, megtanulják a követett tárgy jellegzetességeit
- minden objektum és hang csak oly mértékben vált ki követési reakciót, amilyen mértékben hasonlít az anyjára <=fajra jellemző veleszületett preferenciák
- *bevésődés*: fajfelismerést szolgáló, genetikailag csak tágran megszabott kulcsinger beszűkítése tanulás révén (↔ korábbi nézet)
- Gottlieb: a normális bevésődéshez a tojásban lévő embrió is igényel a környezetből ingereket
 - tojásban jellegzetes hang kiadása
 - hallják egymást, az anyát és magukat
 - az elnémított és izolált embriók később véletlenszerűen preferálnak hangingereket (nem feltétlen a saját fajra jellemzőt)
- fontos, hogy a kacsnek a vonalérzékelő neuronjai, ha egy kritikus periódusban biz. látási ingerek érik (anatómiai és viselkedési megfigy-gyel biz.)
- bevésődés <= jellegzetes kulcsinger -2-3perc is elég atartós memórianyom kialakulásához
- imprinting és/vagy kondicionálás (először azt hitték van gyors és lassú imprinting) biz.: puromicin-injekció, mely gátolja a kondicionáláshoz elengedhetetlen fehérjeszintézist
- a szülőkből (is) lehet imprinting
 - bölcsőszájú halnál csak ez, az első költés alkalmával történik
 - ausztráliai törpepapagáj
 - emlősökben ez is, az is van (pl. bárány)
 - az anyában a gyorsabb
 - vezetőinger a szag
 - a szag motiváló hatása is a gondozás szempontjából

- a kritikus periódus 1napra is megnyújtható
- bevésődés ellésenként
- kondicionálás rásegít
- apánál is

Szexuális bevésődés

- a bevésődés későbbi hatása
- szexuálisan tévesen bevésődött az a madár, amely udvarlását nem saját, hanem más (nevelő) nőtény felé irányítja
 - hím zebra-pintyét bronzpintyek nevelik → később az ilyen nőtényt választja, akkor is, ha a fajtársa felkínálkozik, a másik meg ellenáll
 - hatása tartós → többszöri megerősítéssel (párosítás a nőtényével) sem lehet hatását megváltoztatni
 - emlősöknél képlékenyebb
- szülői ↔ szexuális imprinting:
 - kritikus periódus mindkét esetben
 - a szülői bevésődése előbb (kiv.: csóka)
 - a szülőinél már a bevésődés alatt is mutatja a választ, a szexuálisnál csak az ivarézés során
 - a szülői egy meghatározott egyedre irányul, a szexuális az adott faj másik nemére
 - szülőinél mindkét nem imprintálódik, a szexuálisnál nem mindig
 - ált. a hím → a hím díszesebb (tőkés réce) → a nőtény ezekre a kulcsingerekre reagál
 - ha nem díszesebb, akkor mindkettő
 - bevésődésben szerepe van a hím nemi hormonnak (a tesztoszteron, pészmarécék által nevelt tőkés récék a pészmarécéknek udvarolnak)
 - az mindegy, ha az egyik szülő más faj, akkor a rendesre imprintálódik
- kulcsinger lehet: szín, fejmintázat (hattyú – hasonló nem a hasonlóval, mert rokonok)

A madarak énektanulása

- kb. 9000 madárfaj
- majdnem mind hallat hangot
- több ezer faj énekel is
- ált. hímek énekelnek → agresszió v. a nőtények vonzódása (ováriumának serkentése)
- sok fajnál megjelenése kizárólag genetikai tényezőn alapszik (házityúk és balkáni gerle), másoknál itt is szerepet kap a tanulás (énekes madarak, papagájok, kolibrik 4000faja)
- átmenet: elég ha magától tanulja (amerikai énekes veréb)
- fajok egy része szociális kötődés alapján tanulja:
 - zebra-pinty a nevelő apától (persze nem bármit),
 - süvöltő még az emberi fütyöt is),
 - sámarigók páralakításkor egymástól
 - vöröshasú gábosok duettet énekelnek
 - indiai mejnóknál a hím- és nőténypopulációnak külön énekrepertoárja van (fogságban az emberi beszédet és telefoncsörgést is tanulják)
- amikor az imitáció véletlenszerű
 - amerikai gezerigó sok faj énekét tudja, mégis jellemző módon rendezi
 - csak fogságban imitál idegen hangokat: különböző papagájok, seregély, mátyásmadár
- kritikus periódusban
 - erdei pinty, koronás veréb
 - évekig hallatja, még ha megsüketült is
- nyitott tanulók
 - kanári
 - évről évre tud újat tanulni, a régit módosítani, elfelejteni
 - megsüketítve fokozatosan elveszítik énekkészletüket
- a madarének hasonlít az emberi beszédhez → kutatják intenzíven
 - hangok, szótagok, frázisok (mondatok), énekek (néhány sec. és 40-50hang <= időtartama 10-100milisec., 4× gyorsabban követik egymást)
 - ált. biz. hangok, szótagok többször ford. elő, biz., fajra jell. szintaxis szerint
 - fajra jell. repertoár 1-100, meghatározott sorrendben éneklük (akár 10percig)
- izoláltan nevelt madarak
 - bizonyos elemekben hasonlít
 - lassabb, kevesebb hang, szokatlan elrendezésben
 - <= nem hallotta mások hangját (←magnóról megtanulják sajátjukat, biz. madarak másokét nem -verébsármány)
- memorizációs és motoros fázis
 - több hónap választja el a kettőt
 - Marler sémája (346.o.):
 1. nyers minta: kp.-i szűrőként működik, megakadályozza, hogy a madár teljesen alkalmatlan éneket tanuljon
 2. kristályosodás: (visszacsatoló szab., vagyis figyelni saját hangját és hasonlítja, igazítja a tökéleteshez) –vége: tesztorszteron megf. konc.
 -

- Sleter: nem minden fajnál történik ugyanígy
 - eredei pinyt: tovább tart a memorizáló fázis
 - mocsári ökörszem: az is számít, hogy a megelőző évben mennyit tanult
 - ált. a territóriumszerzés előtt történik, de: az indigópinyt a szomszédától tanul felnőttként (csak olyantól, akit lát is) → jóban lesznek
 - tanulás szabályok eltérnek (<=nem tudják tanulni egymás énekét)
 - a mocsári veréb csak saját szótagokat tud megtanulni, de akkor is, ha a szintaktikai szabályok az énekes verésé
 - az énekes verébnél viszont a mondatszerkesztés fontosabb
 - a mocsári ökörszem vándorútján mindenfélét megtanul (ált. 76, de lehet 212) – nincs korlátozó szabály az idegrendszerben, az egyetlen korlát a hangadószerv
 - nagyfokú egyéni variabilitás még a szabályosan másolóknál is <= másolási hibák v. improvizációk → ezt más hűségesen kopírozza → különböző pop.-ok repertoárja más-más –tanult dialektusok

- madárének funkciója:
 1. nőstények csalogatása
 2. vetélytársak elriasztása
 - hol egyik, hol másik fontosabb
 - ha a szexuális partner szerzése fontos → énekek száma és változatossága a fontos (<=szelekciós nyomás) → többet másolnak v. improvizálnak → nem alakul ki kritikus periódus
 - ha a fajtárs hímekek elrettentése a cél → rövid, egyszerű dalok kellene (világos jelezés) → van kritikus periódus, a másolásnak pontosnak kell lenni, sikeres fajtárstól (apa) származzon a dal, fiatalon kell megtanulni, különben nem lesz területe
 - szelekciós feltétel megváltozhat

- az énektanulás mint az emberi nyelvtanulás modellje
 - kristályosodás
 - szelekció
 - egy pop. több dalt énekel → releváns agyi képletek nagyobbak (mocsári ökörszem: 40%-kal)
 - kanári agyában négy (hangadó szerveket szab.) agyi mag: hallókp., HVC, RA, XII. agyideg magva (ember: Broca-mezők)
 - HVC akkor nagy (más területekről is vándorolnak ide még differenciálatlan sejtek + szinapszisok kialakulása <= tesztoszteron), amikor van tanulás, kisebb, amikor

nincs (sőt minden tanulóval kapcs. neuronok pusztulna,
keletkeznek→felejt)

- a kritikus periódusban tanuló koronás verébnél nincs
ilyen

Élelemszerzés és tanulás

Rávezető kulcsingerek és a tanulás szerepe a táplálék felismerésében

- veleszületett táplálékfelismerő mechanizmusok
 - varangyok odaforduló reakcióra (de ők is képesesek habituációra, szenzitizációra, sőt asszociációra is –pl. a szűrős darázs elkerülését megtanulja)
- az öröklött kiváltómechanizmusok bevésődéssel való pontosítása
 - az alligátor-teknősbéka kedvenc étele az lesz, amit először fogyasztott
 - a madaraknál is ez jellemző, a csirkéknél a 4. nap a kritikus periódus közepe
 - a görény szagra imprintálódik, ált. azt eszi majd, amit a szülők kezdetben hoznak nekik
- szociális tanulás
 - a generalista növényevők problémái (nyuszik táplálékpreferenciái szociális tanulás révén átadódnak, ami a kezdeti kiválasztásban segít, később egyedi tapasztalat is elengedhetetlen)
 - a galamb egy ideig begytejjel eteti fiókait, később odavezetik a fejét a szemekhez, megtanítják az önálló evésre
- saját magán hordozza a kulcsingert
 - a pipi a lábán → elkezd csipkedni → áttér a magok csipkedésére –ez is egyfajta bevésődés

Jeltanulás

- a táplálékot meg is kell keresni, felismerni azokat a jeleket, amelyek a táplálékhoz vezetnek
- ezt segíti az első típusú kondicionálás
- az állat a jeltől várja a táplálékot → nem lehet arra megtanítani, hogy ne a jel mellett keresse, hanem ellenkező irányban (<= a kutya sokszor kap táplálékot társától, a macska is ott találja az egeret, ahonnan a cincogást hallja)
- a kondicionálással történő tanulás is szelektív, kulcsingerek segítik
- az öröklött és tanult viselkedésformák között kapcsolat
 - a méhek sem véletlenszerűen keresgélnek, öröklött kulcsingerek segítik őket
 - UV tartományban sötét kp-ú, világos szélű tárgyak vonzzák
 - a kedvenc szín a lila
 - az illat is vonzza őket
 - szintanulás
 - a jutalom előtt tanulja
 - lilát a leggyorsabban
 - 3-5 tanulási lehetőség kell, ezután max. 95%-ban választják azt, hátha egy másikban még több nektár van
 - illatok:
 - gyorsabb tanulás
 - egy alkalom
 - nektár megkóstolása előtt
 - forma: nem túl pontosan

- időpont:
 - pontos belső óra
 - a virágokat egy nap csak egy meghatározott rövid periódusban érdemes látogatni
 - 20perces pontosság
 - akár 40-50időpont
 - kis előjegyzési naptárunk van
- térbeli elhelyezkedés
 - az eltávozás során (↔kondicionálásos tanulás)
- értékelési sorrend: illat, szín, forma
- gyűjtési technika
 - sok öröklött ellem
 - de sok egyedi technika is
 - a teljesítmény fokozatosan javul
- különböző tájak méheinek preferenciája különbözik (genetikai tényező <= hely adottságai)
- róka: egérsivalkodásra nem lehet habituációt elérni, ha már egyszer kóstolta az egeret, ám ha más hang után kap enni, s után darabig a hangot nem követi kaja, a válaszreakció kioltódik.

A csalétek elkerülése

- patkány sótlan ételt kap →hiány → sósat keres
- B-vitamin hiány → vitaminost keres
- mérgezett étel → nem eszi többé
- <= nem eszik új ételeket, ha mégis, először csak kicsit, ha utána beteg → nem eszik többet.(Mindig az új ízhez kötik a betegséget, pontosabban a legújabbhoz) Ha hiánybetegek → szívesen esznek vmi újat, hátha meggyógyulnak
- a gyomorrontás természetesen a táplálékkal asszociálódik
- a madarak(jápánfürjek) a táplálék színéhez kötik a mérgezési tüneteket (<= ők nappal esznek és nem rágják meg ↔ patkány)
- a galamb a fényingert az étellel, az áramütést a hangingerrel tudja összekapcsolni (<=hang=vészkiáltás, áramütés=ragadozó)
- az amerikai kékszajkó nem eszik danaiszlepkét <= digitáliszármazékot tartalmaz <= tejelőkórót eszik hernyóként → nem minden danaiszlepke mérgező => aki mérgezővel találkozik, az szokik le róla

Táplálékszerző technikák tanulása

- a legtöbb alacsonyrendű állatnak a genetikai pontos instrukcióval szolgál erről ((darazsak)
- gerinces halaknál is kulcsingerek váltják ki (csuka)
- de vannak állatok, akik hosszan tanulják
 - csigafogó: kalapácsoló (szárazföld) v. késelő techn. –csak egyiket használják, de kicsiként bármelyiket megtanulhatják
 - fakókeselyű: vonzódik a tojásokhoz, ha tojást lát, akkor a kövekhez is → dobálni kezdi véletlenszerűen → később már direkt a tojásra dobja, ha már egyszer sikerült összetörni vele – a kődobálás fokozatos kondicionálás eredménye
 - galapagosi harkálypinty: a kis harkály vonzódik a pálcikákhoz → bedugdossa a lyukakba → véletlen kipiszkál vmi kaját → megtanulja az összefüggést
 - a mókus mogyorótörő technikája: a genetikai memóriája tartalmazza a mogyoróhoz való vonzódást → rágcsálják → kialakít egy saját technikát
 - görények prédaölése: játszik az állattal → a patkány védekezik → nyakszirtnél fogja meg → meghal → többet is így öli meg(tyúkkal is- de az hagyja).
Veleszületett tanító mechanizmus (-Lorenz): az állat genetikai memóriája tartalmazza azoknak a reakcióknak az elemi információit, amelyeket az állat a külső ingerforrás, a prédaállat aktivitására ad válaszként.
 - A kismacska elemi mozdulatokat használ → rendeződnek. Bár nem az anyától tanulják, de az anya jelenlétében célratörőbben viselkednek (görények is).

Tanulás a fizikai térről

Képi információ a memóriában

- keresőképtől eltérő képi memória
- KIS: táplálékot mutatnak állatoknak, de nem engedik oda rögtön, megnézik, mennyi ideig emlékeznek még, hogy hova kell menniük (hal 10mp, béka több perc, galamb 2-3perc), ha fogyaszthattak is belőle pár falatot, ez az idő megnőtt (kutyáknál 18nap, páviánnál 6hét)
- hozzávetőleges adatok
- ez a memóriában tárolt kép hatását a keletkezése után több idővel is kifejti (↔keresőkép)
- Az inger belső reprezentációja az, ami az állatot bef., és ez hatását a külső körny.-től függetlenül is hosszú ideig megőrzi, és különböző időpontokban keletkezett képi memóriák egymást bef.

Helytanulás

- a legtöbb állat kötődik vmi környezethez, ezt fel kell ismernie
- közvetlen környezetét is jól kell ismerni → élelemkeresés, menekülés
- sokféle hely- és környezettanuló mechanizmus(<= sokféle életmód)

Helytanulás a környezet emlékképe alapján

- a kognitív térkép nemcsak tájékozódásra alkalmas, hanem hogy megjegyezze saját tevékenységének eredményeit
- barátcinege táplálékelrejtő viselkedése
 - emlékszik, hova rejti (a kutatóét csak véletlenül találja meg)
 - az elrejtés sorrendjében szedi össze
 - mindkét szemével lefényképezi → kettős memórianyom (<= madaraknál a két félteke között kevés a komm.)
- a fenyőszajkó
 - nyelv alatt a bőrzacsokban összegyűjti a táplálékot
 - táplálékraktárokat készít –több ezret
 - 6-7hónap múlva keresi fel → febr kezdi a szaporodást
 - tudja, hova tette <= vmi feltűnő tárgy mellé helyezi

Helytanulás belső ingermintázatok emlékképe alapján

- a méhek, hangyák a testük egy adott viszonyítási ponthoz, a Naphoz viszonyított helyzetét folyamatosan rögzítik
- az állat egy belülről generált változóra emlékszik
- a fiatal hangyákat zavarja, de a nagyok már megtanulták, a nap az égbolton változtatja helyzetét (belső óra segítségével)
- az aranyhórcsög az elindulás utáni útvonal szögeltéréseit összegzi és memóriájában tartja, mindenféle külső referenciaforrás nélkül

A környezet új elemeinek felismerése tanulással

- a legtöbb állat kíváncsi
- jól kell ismerjék környezetüket
- el tudja dönteni, hogy vmi új v. sem
- a paradicsomhalak mindig az új fülkébe igyekeznek

Tanulás a védekezésben

- előbb-utóbb minden állat maga is táplálék lesz → védekezési viselkedési mechanizmusok
- fel kell ismernie a ragadozót
- *tanulási korlát*: nem lehet mindegyik feltételes ingerrel összepárosítani mindenfajta feltétlen választ (a kakas nem tud udvarlómozdulattal enni kérni). Az egyes feltételes ingerekhez csak a válaszreakciók bizonyos, fajra jellemző csoportjai társíthatók.
- *fajspecifikus védekezési reakció*: menekülési mozgásformák családja
- *ingajárati akvárium*: állatpszichológia által használt mesterséges, kétkamrás akvárium
 - a paradicsomhal első esete más halfaj egyedével
 - vizsgálja, agresszívkodik mintha fajtársa lenne → mindkét viselkedés csökken többszori találkozásnál. Ha az idegen hal ragadozó (még ha az nem is bántja) lassabban barátkozik meg vele. Három hónapig is emlékszik rá. (fajtárssal való összecsapásra csak 5-6napig)
 - a paradicsomhalak esete az éhes csukával
 - a megkergetett hal később inkább menekül, mint vizsgálódik
 - az paradicsomhal esete a békéstermészetű aranyhállal és az áramütéssel
 - legközelebb kevesebbet vizsgálódnak
 - kizárólag idegen fajok alakíthatók elkerülendő objektummá
 - paradicsomhal az ingajárati akváriumban áramütéssel
 - a nagyobb áramütéssel büntetett hal belépési latenciája megnő, megtanulják elkerülni a térfelet
 - a kis áramütést kapottak belépési latenciája csak kicsit nő meg, a sötéttérfelet töltött idő felére csökken, de ugyanannyiszor lép be, mert annyira nem rossz az áramütés, hogy megszűnjön a kíváncsiskodás
 - a paradicsomhal az ingajárati akváriummal támadó és jóllakott támadó csukával
 - a jóllakott nem nagyon zavarja őket
 - a támadó csukához nem szívesen járnak be, inkább kint úszkálnak, vizsgálja, és feszegeti az uszonyát
 - nem nagyon menekülnek, hiszen biztonságba tudnak vonulni
 - az elkülönítetten nevelt paradicsomhalak esete az aranyhállal és a jóllakott csukával
 - nagyon kíváncsiak
 - a kulcsinger: a két szem és a mozgás
 - a veszedelmes helyet v. a kulcsingert kerüli?
 - az elkerülés a kulcsinger hordozójának szól

A szociális tanulás Tanulás a társakról

- ha csak rövid időre is, az állatnak élete egy rövid periódusában dolga akad egy v. több fajtársával
- sokféle társas kapcsolat → előny
- családtagjaikat nem csak bevésődéssel, hanem asszociációs módon is tanulják felismerni
- ez a tanulás is támaszkodik a genetikai memóriára (a soha nem látott rokont preferálják az idegennel szemben)
 - ált. a szag alapján válik lehetségessé a megkülönböztetés
 - az egyedfelismerő tanulást segíti
- sirályok
 - a szülők hetek múlva sem ismerik fel fiókájukat
 - a fiókák viszont igen szüleiket → enni kérnek, ha látják
 - az idegen fiókák lelapulnak → innen tudják, hogy nem az övék → bántalmazzák
 - a sirályok adoptálnak is
- császárpingvin
 - itt a szülő ismeri fel fiókáját (hangjáról) → az idegen fióka hiába kér enni
- csérek
 - tojásukat is felismerik
 - ↔ sirály, aki a fészek elhelyezkedésére emlékszik
 - formája is befolyásolja valamelyest
 - a tapintásérzet fontos
- a sirályok párjukat felismerik, a következő költési időszakban is vele költenek
- szomszédaikat is megismerik → kevesebbet veszekednek velük, együtt üldözik az idegeneket
- a korábbi konfliktusokra is emlékeznek → agresszívebbek
- mások viselkedését minősítik → az öröklött védekezési reakció nem teljesen automatikus
- idegen közeledése → az idegebb állatok előbb kiáltanak, de ezt a többi nem veszi figyelembe, mert tudják, hogy milyen
- <= a *hosszú kiáltás* (vészkiáltás) elején az egyedre jellemző hangok (*személynév*) vannak, csak a többi ugyanaz
- a tanulás is képes egy öröklött reakció lefolyását jelentősen befolyásolni
- mexikói kardfarkú hal
 - szagból álló személynevek
- madarak
 - ált. hangok, kiv.: hattyú, lúd –arc (*optikai személynév*)
- zebra, zsiráf
 - mintázat
- személynevet aktívan használók
 - a duetténeklő madárnál a saját dal részlete hívóénekként szolgál
 - a hím vörösbegy veszekedőénekét gyakran vezeti be a szomszéd (akivel veszekedik) énekének részletéve
 - a cickányoknak is van egyedi hangmintázatuk, ezzel hívják őket
 - nem minden állatot lehet megtanítani nevére (patkány, egér)

Tanulás társaiktól

- *imitáció v. megfigyelésen alapuló tanulás*: az állatok ellesnek valamit társaiktól
- Addo-elefántpark
 - a narancsdézsmáló elefántok lemészárlása → áttértek az éjszakai életmódra, és agresszívebbek lettek.
 - az elefántpopuláció ma is így él ott
- csalétekelkerülés
 - a kispatkányok elkerülik azt az ételt, amit az anya
 - <= a kispatkányok szeretnek együtt enni a nagyokkal → megszokják azt a táplálékot
 - <= az ételek kedvelését az anyatejjel szívják magukba
 - <= a gyanús ételeket az állatok lepisilik → naiv patkányok is elkerülik
 - ebben a társas tanulásban még a genetikai memória játssza a fő szerepet
- a Pó menti patkányok egy populációja kagylót halászik és fogyaszt <= egymás között terjed, de pop.-ok között lassabban
- laborban is végeztek KIS-t: a fiatal patkányok eltanulják az anyától az úszást, az idősebbek a testvértől nem (fokozatosan szoktatva magától is megtanul a patkány)
- skinner-dobozban a vízszerezést is eltanulják
- a madarak is tanulnak egymástól
 - törpefűrj
 - a cinkék legfőképp saját fajtársaiktól szeretnek tanulni (a fiatalabbak más fajúaktól is tanulnak)
- Imo, a makákó új élelemszerzési technikája
 - nem tanulják el tőle a vízbedobást <= fiatal nőstény
 - később a szociális rangsorban alatta állók eltanulták → egész csoport eltanulta
 - a tanulás itt is genetikai irányítású
- a cinkék rájöttek, hogy lehet kinyitni a tejesüveget → a londoni cinkék körében körkörösen terjedt
- a galambok is megtudnak tanulni bonyolult táplálékszerzési módok pusztán megfigyeléssel, de csak akkor, ha minden fázisát, az elfogyasztást is megfigyelhetik
- *állati kultúra*: különböző mozgásminták utánzása, élelemszerző technikák továbbadása, generációról generációra szálló énekek, egyes táplálékfajták tanulás révén történő felismerése és más hasonló viselkedésformák összessége.
 - tanulás útján terjed
 - generációk között is másolódik
 - a különböző helyen élő populációk adott viselkedésformában változatosak
 - ≈ emberi kultúra

Epigenézis: genetikai és környezeti komponensek kölcsönhatása az egyed viselkedésének kialakulásában

- *ontogenezis*: a zigótából teljes értékű felnőtt egyed fejlődik ki (a szervek és a viselkedésmintázatok is így fejlődnek)
- a kölykök viselkedése eltér a felnőttekétől
- alacsonyabb rendű állatoknál általában a jellemző öröklött viselkedésformák „veleszületetten” jelennek meg
- magasabb rendűeknél ált. a hosszú szülői gondozás alatt tölük, és társaiktól sok mindent megtanul, s csak e tanulás révén lesz képes önálló életre
- két nézet: *innétisták*: az öröklött tényezők ↔ *behavioristák*: környezeti tényezők fontosabbak
- deprivációs KIS-k
 - Harlow-ék 1950s
 - bundermajmokon végezték
 - különböző felnevelési körülményeket alkalmaztak (a tökéletes elkülönítés, tökéletes póttanya (kétféle), kortárs csoport, anyával, term. szoc. körny.)
 - → csak a teljes szociális csoportban fejlődik ki a normális viselkedésű állat
 - fontos az anya-kölyök kapcsolat: fontos, hogy puha legyen rá tudjon csimpaszkodni, fontosabb, annál, hogy táplálni tudja
 - fontos a kortársakkal folytatott szociális kölcsönhatás, a játék
 - az elkülönítés fokozatától függ a deviáns viselkedés súlyossága is
 - teljesen elkülönített állatok nagyon agresszívek → a hímek párosodni sem tudnak, a nőstények pedig még saját kölykeiket is megölhetik
 - az elmebetegség tüneteit is mutatják
 - a környezeti hatások akkor a leghatásosabbak, amikor az állat a legfiatalabb (a környezeti tényezőkre érzékeny életszakaszt genetikai tényezők szabják meg)
- szociális rehabilitációs KIS
 - Harlow-ék, 1971
 - a terápiás majmok javítanak a félévig elkülönítetten nevelt kismajmok viselkedésén
 - → az elkülönítés hatása nem visszafordíthatatlan
 - ↔ de a legjobban rehabilitálódottaknál is marad némi viselkedésdeformáció
 - → nem teljes visszafordíthatóság
- deprivációs KIS
 - Fuller –kutyák
 - a teljesen izolált állatok pl. el sem indulnak nyílt térben
 - a kutyáknak nagyon meghatározott kritikus periódusaik vannak a szociális kapcsolatok szempontjából
 - az ember teljesen helyettesíteni tudja a fajtársat
 - <= stressz (← ha nyugtatót kapnak eredményük javul)
 - <= az egyed egy meghatározott szakaszában bizonyos külső infókat vár a szervezete, ha nincs → az egész neurális apparátus eltorzul
- *epigenézis*: a gének expressziója az adott környezet függvénye (egyesíti a két elméletet)

Az egyes magatartás-mintázatok megjelenése az egyedfejlődés során

Maturáció

- maturáció: az a folyamat, mely során a zigótából kifejlődő többsejtű állati szervezet eléri a felnőtt állapotot
- a viselkedésmintázatok szempontjából fontos a kellő maturációs szint elérése
- az egyes mozgásmintázatok és az azokat szabályozó külső v. belső ingerek felfogására alkalmas mechanizmusok nem feltétlenül egy időben jelennek meg
 - a csirke 3.-4. napon már mozog, de csak a 7.-en válaszol a külső tapintási ingerre
 - ford.: nyáli lúd fiókái már mutatják a szárnykönyökkel való verekedést mutatja, a kifejeletlen könyökökkel
 - újszülött egerek, patkányok vakarózása, anélkül, hogy bőrüket megérintenék
 - a szöcskelárvák lábukkal a hangadáshoz szükséges viselkedést mutatják
 - a tücsök csak a hangadószerve kifejlődése után több nappal kezdi el a hangadó viselkedést
- bizonyos mozgásmintázatokat korábban ki lehet váltani megfelelő hormonok adagolásával (hím kölyökkutyák + tesztoszteron= lábfelemelés pisilésnél)
- a viselkedés mintázatok maguk is érésen mennek keresztül
- az alacsonyabb rendűeknél szigorúbb a genetikai szabályozás (a lepkefaj akkor is „végrehajtja” adott időben a kibújást, ha előtte kiszedték a bábból)
- *szinkronizálódás*
 - fűrjembriók egyszerre bújnak ki, a ketyegéssel jelzik, hol tartanak
 - gyorsítási- lassítási mechanizmusok: betegség→ lemaradás→ annak behozása)
 - a kecskemama többet hagyja szopni a gyengébb gidáját

Kritikus periódusok

- kritikus periódus: az az életszakasz az egyed fejlődésében, amikor a az adott magatartás azonnali vagy későbbi megjelenését előidéző v. módosító külső ingerekre a szervezet érzékeny
- ált. tanulóképesség megjelenése
- de nem csak tanulási folyamatok
 - a bevésődéssel egy időben jelentkező követési reakció
 - a bevésődés akkor a legintenzívebb, amikor a félelmi reakció kicsi, de a mozgásképesség már elég a követéshez
- motoros bevésődés
 - madarak énektanulása
 - zebra-pinty agressziója (az apa agresszivitásának mértékétől függ)
- szociális ingerek is lehetnek a kritikus időszak döntő tényezői (am-i pintyek énektanulása)
- a periódusidő nem mindig szigorúan meghatározott
- specifikus ingertől a legáltalánosabb befolyásig

A felnőttre jellemző viselkedésmintázatok megjelenése

- a korai viselkedésformák is lehetnek adaptív értékűek, ami szintén az adott faj etogramjához kell, hogy tartozzon (pl. szopási reflex)
- vannak átmeneti viselkedések
- bölcsőszájú hal
 - kishalnál: dörgölözés és aprócsípés
 - ezekből leszarmaztatható: fenyegetés, lökdösődés, oldalsó pózolás, farokpaskolás; elülső pózolás, ingamozgás, szájharc

A játék

- fiatal őzikék: „enyém vár, a tied lekvár” játéka
 - szelíden folyik
- haszna?
 - energia levezetése?
 - edzés?
- nincs a játékra olyan meghatározás, amely minden fajnál helyt álló
- szociális játékok biológiai funkciója
 - megtanulja a kutya, hogy a fajtárs mekkora harapást visel el játékból. *Gátolt harapás technikája.*
 - a majmoknál a helyes nemi viselkedés megtanulása, társas rangsor kialakulása, alkalmazkodás megszokása
 - a fejlett szociális állatoknál a játék önálló, körülhatárolt tevékenység
 - játékra felhívó jelzés (oroszlány nyitja a száját)
- csak gerinceseknél?
- *daraboló és kombináló mechanizmus* : az egyes viselkedéselemekre nézve

Az agy környezeti modelljének funkcionális szerkezete

- az állati agy funkciója a külső környezet modellezése
- két (környezetről) infogyűjtő- és tároló rendszer: genom és idegrendszer - együttműködik
- **az állat mint kibernetikai gép** –MacKay
 - az állati szervezet egy visszacsatoló mechanizmusokkal rendelkező, saját belső paramétereit is változtatni képes kibernetikai rendszer.
 - az állat akkor tanúsít célszerű viselkedést, ha olyan mozgást végez, amely minimalizálni igyekszik a cél és a jelen helyzet közti különbséget.
 - függ attól, hogy milyen gyakori esetről van szó
 - a tyúk pl a kerülési feladatot képtelen megcsinálni (↔ mókus, mósómaci)
 - alapvető mechanizmusok –a modell elemei
 1. *felismerő alrendszer* (a jelen helyzet és a cél megkülönböztetése) **kulcs**
 - nem korlátozódik az érzékszervekre
 - a kp-i idegrendszer is tevékenykedik
 - kiváltók, kulcsingerek
 2. *képesség a belső állapot megváltoztatására*
 3. *belső reprezentáció referenciaszerkezet*
 - elektrofiziológiai biz.: egér képe megjelenik az éhes macska agyában
 - a környezet dinamikus 3tagú modellje → minél tökéletesebb alkalmazkodás
 - készletésekben, hormonhatásokban, testi struktúrákban, idegi szabályozásban, memóriában
 - a választ „tereli”
 4. *végrehajtó alrendszer magatartási instrukció*
 - ÖMM, reflexek, taxisok, 4M akciók, tanult motoros programok
 - példák
 - tengeri rózsza
 - kullancs
 - bevésődésre
 - paradicsomhal
 - patkányok eltemető viselkedése
 - bundermajmok
- a genetikai és neurális ingó együttműködése
 - **kulcs**: a kulcsingerek, szenzoros modalitások a genetika hatására alakultak ki, de az egyedfejlődés során a percepciót befolyásolják a tanulási, éresi (keresőkép, szelektív figyleme)mechanizmusok
 - **akció egységei**: veleszületett (feed-back, 4M, reflex, taxis, ÖMM, pref, averzió), és tanult válaszok (kognitív szerkezetek, sztereotípiák)
 - **referenciaszerkezet**: legképlékenyebb, de kialakulásában szerepe lehet a genetikai tényezőknek (testi felépítés, biológiai ritmusok, primer motivációs rendszer, tanulási korlátok), de az imprinting, memória, predispozíció aktívan alakítja)

A társas viselkedés

Az állatcsoportok szerkezete és funkciója

Miért alakulnak ki csoportok?

- a legtöbb állat legalább egy fajtársát felkeresi a szaporodási periódusban minimum
- a csoportok lehetnek átmenetiek és állandóak
- *aggregáció (gyülekezet)*: nem szociális vonzódáson alapuló csoportosulás
 - danaiszlepkék összeverődnek újtjuk során
 - a kaszaspókok a kaktuszokon (fejlettebb \leq szociális ferom kibocsátása)
 - madarak őszi-téli gyülekezése
 - hatékonyabb élelemszerzés
 - védekezés a ragadozók ellen \rightarrow centripetális mozgás \leq kollektív önzés
 - ha a csoport tagjainak száma több, mint amit a ragadozó megeszik \rightarrow az egyes egyedek életben maradásának valószínűsége nő
 - a nagy létszámú csapatok közötti táv nő a nagysággal arányosan \rightarrow a csapat megtalálási esélye csökken
- van, ahol a csoportnak meghatározott szerepe van, együtt működnek
 - \leftrightarrow ragadozó (pl. zebrák, antilopok, páviánok –a nőstények, kölykök belül, a hímek felveszik a harcot)
 - a ragadozók inkább a zsákmányszerzésük eredményességét próbálják fokozni (oroszlán, hiéna, hiénakutya –munkamegosztás)
 - a párok könnyebben egymásra találhatnak, közös ivadékvédelem
 - a kölyök tanulására is jó hatással van
 - erőforrások hatékony felhasználása
- hátrányok:
 - megnő a versengés az erőforrásokért a csoporton belül
 - a kórokozók, paraziták terjedése
 - utódnevelés zavarai (pl. a fiatal hímek megerősözkölnék az anyát)
 - beltenyésztés \rightarrow genetikai károsodás
 - a csoport gyors növekedése
- ez az egyedek felett egy új szerveződési szint
- a csoport korlátai: tekintettel lenni másra, speciális funkciók, relációk, kasztok \rightarrow csop. fennmaradása
- a korlátok jó része a genomba épül

A csoport mérete

- külső és belső tényezők bef.
- az energiafogyasztás határozza meg a felső határt → ha a csoport tovább nő, már ennélfelül, sőt
- a gyakorlatban általában az elméleti értéknél kisebb a létszám \leq a csop. létszám növekedés egyéb problémái (pl. nem elég egy nagytestű préda sem, ahhoz, hogy mindenki jól lakjon → növekvő számú összeesés)
- kialakul egy optimális csoportlétszám
 - a az a sebesség (egyed/időegység), amellyel az egyed csatlakozik a csop.-hoz, annak szociális vonzóereje miatt
 - b az az érték, amellyel a magányos egyed csatlakozik a csop.-hoz, mert mely tagja vonzza (rokonok) –nem független a csop. méretétől
 - d az a sebesség, amellyel az egyed elhagyja a csoportot
 - n_i létszámú csoport létszámváltozásának sebessége: 454.o.
 - ha $b=0$ → Poisson-eloszlás
 - ha $b \geq 0$ → a csop. mérete binominális eloszlású
 - a/d ; b/d fajspecifikus
 - a szociálisan magasabb rendűeknél a az egyedek vonzó hatása (b/d) csökken
 - általában a méret variábilis –gyorsan alkalmazkodik adott körülményekhez
 - a galléros páviánoknál a csoport alapegysége a hárem, a hárerek éjszakára gyűlnek össze
 - a táplálékmenyiségtől is nagyban függ

Csoporttípusok

1. szociális kötődés szerint

A. *anonim csoport*: ha az egyedek közötti egyedi kapcsolat nem alakul ki.

- a. *nyitott*: amennyiben az egyedek szabadon csatlakozhatnak és eltávoznak
- sok halraj (néha van feltétel: pl. ne legyen túl nagy, mert különben felhívja a ragadozók figyelmét a csoportra)
 - van, ahol már vannak alcsoportok, amikben már kapcsolat van az egyedek között (kolóniákban élő madarak) → a nagy csoport együttműködik pl. a védekezésben, de csak párjukat, szomszédjukat képesek felismerni, vele tudnak toleránsak lenni

- b. *zárt*: ennek tagjai sem tartanak egyéni kapcsolatokat, de a kolónia többi tagját valamely közös jellemző alapján felismerik → velük békésen viselkednek, az idegeneket pedig elűldözik
- pl egerek, patkányok a szagról ismerik fel a másikat

B. *individualizált csoport*: az egyedek egymást kölcsönösen felismerik.

- az egyedek különböző pozíciókat foglalnak el
- ←agresszió, együttműködés
- összes fejlett szociális gerinces fajok (majmok, kutya-félék, oroszlánok)

2. funkció

- A. *rokoni csoportok*: az egyedek leszármazási kapcsolatban vannak egymással.
- klonális csop.*: minden egyed genetikailag azonos felépítésű a másikkal (alsóbb rendű telepes fajok)
 - családi csoport*: egyik v. mindkét szülő és a legutolsó ivadékok (ludak)
 - nagycsalád*: + a családalapításra még nem alkalmas korábbi ivadékok (csimpánzok, vaddisznók)
- B. *párosodási csoportok*:
- monogám pár*: hím+ nőstény (gibbonok)
 - hárem*: a hím a nőstények együttműködés nélkül tartja össze. (galléros pávián, sarvas)
 - lek*: olyan csoport, amely a hímek egy párosodási hely iránti közös vonzalmából alakul ki (amerikai vadpulyka)
 - ikrázócsoport*: mindkét nem részt vesz benne, és csak az ikra lerakásának idejére alakul
- C. *kolónia*: a csoport fészkelő párokból tevődik össze (v kisebb háremekből), a fiatalokat rendszerint a fészekben gondozzák (sirályok, pingvinek)
- D. *együtt járó csoportok*: egyes egyedek egymáshoz való vonzódása alapján, a párosodási időszakon kívül általában nem rokonok között
- E. *gyülekezetek*
- belső szabályozó tényező:
 - szociális vonzódás
 - kommunikációs képesség
 - agresszió
 - szociális funkció –finomszerkezet kialakítása

Szociális vonzódás

- a legfontosabb környezeti tényező a csoport többi tagja
- a csoporttagok az agyban szerveződő modell komponensei lesznek
- *fajtársfelismerés*: amikor az egyed viselkedése a fajtárs jelenlétében specifikusan megváltozik
- egy csoport tagjai mint nemi partnerek is kapcsolatba kerülnek
- a modell komponense lehet maga modellező is

Fajtársfelismerés

- a faj normális szaporodásának egyik legfőbb biztosítéka
- leggyakoribb esetben külső jegyeken alapszik →
- izolációs mechanizmusok is → adott faj elkülönítése
- csak ott van szükség a pontos felismerésre, ahol nincs más fajta izoláció (akiknél van, laborban nem mindig ismerik fel pontosan ki a fajtársa → utódok lehet hogy élet-, sőt szaporodóképesek is)
- sokféle kulcs lehet
 - laposféreg: ferom
 - csiga: nyálkalenyomat
 - ízeltlábú: kémiai ingerek, hangok
 - békák: pár hívóhangja
 - gyík: test színezete
 - madaraknál: külső morfológiai jegyek, fajra jell. hangok, (dialektusok → új faj keletkezése) –fajtajelleg felismerése
 - emlősök: hangok, szagok, formák
 - halak: formák, szagok, hangok
 - ált. genetikai + tanult

A nemi partner, a csoport, a rokonok, valamint az egyedek felismerése

1. Partner

- nemi hovatartozást is fel kell ismerni
- ált. nem különül el a faji és nem és felismerés
- sokszor mindkettő bevésséssel rögzül
- de lehet a nemi partnerek veleszületett felismeréséről is szó
 - kiváltó (rendszerint a hím adja) +receptor (a nőstényben egy agyi yszűrőmechanizmus)
 - a kettő koordinációja <= gének(biz.: a nőstények a saját hibrid hímjeikhez vonzódnak a legjobban, máséhoz is, de kevésbé)

2. Csoportok

- szociális rovaroknál vizsg
 - haplodiploidáknál

- 75%-os hasonlóság a nőstények között (ha egy apától vannak és egy anyától)
- erős rokonszelekció
- stratégia: a nőivarú utódok egymást gondozzák, saját utód helyett (egy szintig)
- a házi méh szagkulcsokkal különbözteti meg a kolóniatársakat (genetikai komponense is van)
- a kolónia tagjai saját anyjukat is felismerik: az idegen anyákat megölik, az idegen dolgozókat nem <= ez utóbbi nem csökkenti a kolónia összesített alkalmasságát
- egy másik méhfajnál a bejáratot vigyázó örök a szag alapján döntenek el, ki mehet be (tanult és genetikailag meghatározott komponensek egyaránt)

3. Rokonok – más állatoknál

- két komponense van
- egér pl.
 - bevésődéssel megtanulja a testvér szagát
 - a genetikai komponens miatt nem a leghasonlóbbak kedvelik egymást (H-2 génkomplexben különbözzön)
 - a mérsékelten hasonlót választják
- a kölcsönös altruizmushoz szükséges a rokonság
- sokszor a magához hasonlóakat preferálja az egyed (önfelismerés primitív formája)

4. Éntudat

- a csimpánzok felismerik magukat a tükörben
- de az éntudatnak különböző fokozatai vannak (a nem emberszabásúaknál nem ilyen jó –bundermajmok)

Segítség, együttműködés, önzés a csoporton belül

- evolúcióelméleti magyarázatra szorul ez a viselkedés
- *altruizmus (önzetlen segítségnyújtás)*: amikor az állat olyat tesz, ami egy társának a szaporodási sikerét megnöveli, a sajátját viszont csökkenti.
- Darwin is foglalkozott vele
- az evolúciós elmélet szerint nem fejlődhetett volna ki
- ↔széles körben elterjedtek
- magyarázat:
 1. a rokonszelekciós elméleten és az összesített alkalmasságon alapszik
 - Hamilton-tv.: az altruista cselekedet kárt okoz hordozójának, de emellett annyi előnyt ad a közvetlen rokonoknak, hogy ha az egész rokonságot össze számoljuk, akkor a hatás mégis előnyös → a következő generációban a viselkedésért felelős gén gyakorisága megnő.
 - egy altruista cselekedet akkor marad meg egy pop génkészletében, ha az egyed reprodukciójában bekövetkező káros következményeket kompenzálja.
 - $\text{haszon/kár} = 1/r$, ahol r a rokonsági együttható
 - az önző magatartásnál is így kell számolni, csak r -nek a reciprokát kell venni
 - hártájszárnyúaknál:
 - steril munkáskasztok
 - nőstények
 - a steril nőstények és reproduktív nőstények érdeke eltér a szaporítását illetően; a steril nőstények és a hímek érdeke eltér a hímek táplálásának és gondozásának mértékét illetően
 - haplodiploida
 - $4 \Rightarrow 1,2,3$
 - a dolgozók és az anya versengenek a hímek produkciójáért
 - amerikai vadpulykákánál
 - a hím testvérek segítik egymást a párosodásban
 - a dominanciarend alapján
 - oroszlánoknál
 - a csapat magvát rokon nőstények képviselik
 - a hímek is rokonok egymással (nincs szexuális kompetíció \leq 1 megtermékenyülés jut 3000 párosodásra)
 - nőstények vadásznak – hímek jól laknak
 - a hímek nomádkodnak is, majd váltási periódusban akár meg is ölik a választott nősténycsoport mástól származó kölykeit
 - egy testvérszövetség uralma: 4-6 év
 2. kölcsönös altruizmus
 - olyan viselkedés forma, melyben az egyes egyedek a társaiktól kapott segítséget egy későbbi alkalommal viszonozzák
 - munkamegosztás (táplálékszerzés, építkezés, dominanciaharc)
 - nem csak fajtársak között (pl. tisztogató állatok, akik a parazitákat távolítják el)

3. gazda-szociális parazita

- pl. kakukk –de miért jó a gazdaállatnak?
- a nagy gulyajáró is parazita madár, de a fiókája a többi fiókat megvédi a bagócs légytől
- valószínű a kakukknak is volt ilyen haszna

- *önző viselkedés*: csak a saját érdekeit veszi figyelembe
 - minden állatfajban megtalálható
- *rosszindulatú viselkedés*: a recipiensnek okoz kárt anélkül, hogy nyilvánvaló előnnyel járna a cselekvőre nézve
 - vitatható, hogy van-e áttételesen haszna
 - az elefánt-főka nőstények megölik más kölykeit (<= azok tejet lopnak, és az nagy E veszteség)
 - kanadai vadjuhok bakjai (a kevésbé dominánsak kínozzák a beteg dominánsakat → megelőzik őket a rangsorban)

A kommunikáció

- a csoportos együttműködés megkívánja
- *kommunikáció*: az állat olyan viselkedési aktusa, ami megváltoztatja a másik állat magatartásának valószínűségi mintázatát oly módon hogy az a kommunikáló állat számára, nagyobb számú eset átlagában adaptív értékű
- leadó és vevő a min. két résztvevő
- a jelek a legkülönbözőbbek lehetnek
- *nem referenciális információ*: valamilyen dologról, rendszerről szerzett ismeret (abban a rendszerben, amelyről készült, működésképtelen)
- *referenciális információ*: valamiféle adott rendszerben megnyilvánuló funkció (csak egy adott rendszerben képes megfelelő funkciót ellátni, mint a rendszer saját komponense)
- a jeladó által kibocsátott jel a leadó agyi komponensének számít
- *korrespondancia*: ha a jeladó agyi modelljének komponense úgy lép be a vevő agyi modelljébe, hogy ott is ugyanazon funkciójú komponensként viselkedik, akkor a két modell között teljes a korrespondancia. Ha a jel csak mint külső esemény befolyásolja a modellt, akkor nincs korrespondancia. Van átmenet is. –korrespondancia mértéke
- *I. típusú kommunikáció*: 100% k. (pl. a hangyák által kibocsátott hormon), gyakori, főleg öröklött komponensek esetén, de itt is lehet tanulós változás (pl. a sirályok vészmadara)
- *II. típusú*: pl. ül a kutya!
- *üzenet*: az a funkció, amit az adott jel a leadó agyi modelljében betölt.
- *az üzenetnek van kontextusa* \leq ua. jel több mindent jelenthet

Hogyan hordozzák a jelek az információt?

- *digitális jelek*: „mindent v. semmit természetűek” természetűek, amikor a jel intenzitásának nincs semmi jelentésmódosító tartalma. (madarak rövid, vészjelző kiáltása, szentjánosbogár felvillanásai)
- *analóg jelek*: intenzitása maga is információt hordoz. pl. sok agressziót kif, póz.
- *egyszerű fizikai jel*: amikor csak egy üzenetet hordoz (vészkiáltás)
- *összetett jel*: a jel több részből s áll, több testrész mozgása, vagy maga az üzenet is összetett. Félelem és agresszió jele.
- *antitézis-elv*: ha az állat szándéka v. belső állapota ellenkezőjére fordul, akkor megfordulnak a szándékot v. belső állapotot kifejező jelek (pl. agressziós pozitúra → behódolás)
- a jelek specifikitása széles határok között mozog (selyemlepkék szexferomonja nagyon spec. → szexuális izoláció fenntartása, méhek stb. vészjelző feromonja nem, a kibocsátott mennyiség jelzi a baj nagyságát.)
- a territóriumfoglalással, udvarlással kapcsolatos jelek ált. sztereotípek fajspecifikusak, míg az agresszióval, veszéllyel kapcsolatosak kevésbé
- az állati kommunikációs rendszerek kiv. nélkül zártak
- → egy adott rendszerben véges számú üzenetet lehet csak továbbítani
- → növelni: több jel egy üzenetre való alk. (kontextusfüggés), metakommunikáció (összetett jelzések –pl. játékra való felhívás)

A kommunikáció vizsgálata

- legalább két egyed akcióit kell megfigyelni
- mely mozgásmintázatok azok, amelyeket egymás jelenlétében mutatnak?
- befolyásolja-e az egyik viselkedése a másikat? –stat elemzés., flow-diagram
- kommunikáció akkor jön létre, ha $p(Y2/X1) \neq p(Y2)$, vagyis Y2 előfordulásának feltételes valószínűsége az A egyed X1 akcióját követően nem egyenlő azzal a valószínűséggel, amivel B Y2-t X1 nélkül is végrehajtaná (484.o.)
- lehet, hogy a kommunikációs aktusokat meghatározott grammatika v. algoritmus hozza létre? –ezt használják az infotartalom mérésére
- a jeladó jeleinek észlelésével milyen mértékben csökken a vevő viselkedésének bizonytalansága?
- Shannon–Weaver képlet az infótartalomra: $H = -\sum p_i \log_2 p_i$, ahol H az infotartalom, p_i pedig az i jel előfordulási valószínűsége (minden jel diskkrét esemény, és csak egy üzenetet hordoz)
- az infó egysége 1bit
- mérhetjük az adónál és vevőnél is
- , a kettőből kell számolni az átvitt infómennyiséget, ami kevesebb
- \leq bizonytalanság, félreértés
- az infómennyiség I_t , fajállandó
- lehet, hogy inkább a vevő manipulálásáról van szó? pl. szárnytörés-imitáció (fészekvédő)

agresszió

A szexualitás előnyei és hátrányai, szexarány és a szexuális szelekció

- *a meiózis költsége*: szexuális szaporodáskor a genotípus széttöredezik, a gének egy másik egyed génjeivel keverednek a megtermékenyítés során, és a gének átviteli valószínűsége átl. 50%.
 - az ivaros szaporodó nősténynek legalább két utódot kell létrehoznia, hogy génjeiből a következő generációban uannyi legyen
 - ha a hím segít a gondozásban, a meiózis költsége csökken
 - ha egyforma energiát fektetnek az ivadék gondozásba, akkor a meiózis költsége zérus
 - nem kifejezhető költség, hogy a szülők génkombinációi nem öröklődnek
 - a hímek a költsége a spermatermelés és az udvarlás, territórium szerzés is
- miért elterjedtebb a szexuális szaporodás?
 - Fischer: a gének új kombinációi → gyorsabb evolúció
 - ez a darwini elmélet kereteibe nem illeszthető bele <=> nem magyarázható az individuális szelekciós modellel
 - a replikatív evolúciós modell feloldja az ellentmondást
- *genetikai szexarány*: az ivararány születéskor, ami átl. 1:1.
 - környezeti tényezők is meghatározhatják a nemek arányát (pl. néhány teknősfajban a nőstények nagyobb, a hímek kisebb hőmérsékleten jönnek világra)
 - több tengeri halfaj neme még felnőtt korban is változtatható
 - csak nőstény egyedek: *partheogenezis* – ritka
- *effektív szexarány*: az az arány, amellyel a nemek ténylegesen részt vesznek a szaporodásban.
 - monogám széncinkénél: 1:1
 - poligám paradicsomhalaknál: 1:100 – a nőstények javára
 - ahol az effektív szexarány különbözik 1:1-től, ott szexuális szelekció van

A szexuális szelekció formái

- Darwin: kedvező életkörülmények között a hím ivadékgyondozó tevékenysége nem szükséges → egyes hímek több nősténnyel is párosodhatnak → az effektív szexarány eltolódik a genetikaitól → a nőstények erőforrásként jelennek meg
- *intraszexuális szelekció*: ahol a helyzet fordított, vagyis a hímek gondozzák az ivadékat
- *interszexuális v. epigámikus szelekció*: a nőstények (v. hímek) válogatásából adódik
 - a nőstény érdekelt abban, hogy a vele párosodó hímeknek jó tulajdonságai legyenek → az utódok élet- és szaporodóképesek legyenek
 - *a szexuális dimorfizmus* (a versengő hímek morfológiailag eltérnek a nősténytől) a szexuális szelekció bizonyítéka
 - ha a hímeknek egymással kell megmérkőzniük → nagyobb, erősebb hím és kisebb, gyengébb nőstény
 - ha az epigámikus szelekció a fő tényező → színesebb tollazat (paradicsomhal), különös függelék v. díszítő viselkedés jellemzi a hímeket (lugasépítő ausztráliai selyemmadár). A hímek mintegy reklámozzák magukat.
 - lugasépítés → megszabadít a szexuális dimorfizmus negatív hatásaitól (ragadozóktól)
 - Fischer: a szexuális szelekció megszalad → a nőstényeket a legfeltűnőbb hímek kezdték érdekelni → egyre feltűnőbbek lettek → nőt a mortalitásuk is → a faj kipusztulása
 - Zahavi- *handicap-modell*: azok érik meg a szaporodási periódust, amelyek minden szempontból a legalkalmasabbak a túlélésre → a nőstények genetikai érdeke a legfeltűnőbb egyedekkel való szaporodás
 - a kétfajta szelekció nem mindig különíthető el: szarvasfélék és antilopalkatúak hímjei egymással versengenek a nőstényért. a nagy testméret, agancs vonzza a nőstényeket, ahogy az agresszív pozitúra is
 - a nőstények ingerelhetik is a hímeket a vetélkedésre. Pl. elefántfókáknál.
 - a csimpánzoknál lehet, hogy több hím párosodik egymás után a nősténnyel → csimpánzok heréi nagyobbak (<= az lesz legvalószínűbben az apa, aki a legnagyobb mennyiségű spermát juttatta a nősténybe

Párosodási rendszerek

- *anizogámia*: ivarsejtek méretbeli egyenlőtlensége. A nőstények petesejtje nagyobb, előállításához több ráfordítást igényel → a nőstények petesejtjeinek száma limitálja a faj szaporodási kapacitását. → a többszörös párosodásból csak a hímek húznak hasznot. → a hímek szaporodási sikerének variabilitása > nőstényeké.
 - sokszor azonban a környezeti tényezők limitálják (pontyok)
 - vagy a felnevelési kapacitás

Monogámia

- ha a szaporodás során csupán egy hím és egy nőstény között jön létre párosodási kapcsolat
- ritka az állatok körében, de madarak 90%-a monogám

1. Folyamatos monogámia:

- a párkapcsolat egy életre, legalábbis több évre alakul ki, s a pár tagjai között valamiféle kapcsolat a szaporodási időszakon kívül is megmarad
- pl.: hattyúk, ludak, csüllő, fehérkezű gibbon, kutyafélék
- a kapcsolat lassan alakul ki
- a pár tagjai megvédik egymást
- ha a pár vmelyik tagja elpusztul → a másik már nem tud tartós kapcsolatot kialakítani, futó kapcsolatokat létesít ált. nála fiatalabb egyedekkel

2. Szezonális monogámia:

- a pár egyetlen szaporodási szezon alatt alakul ki, a szaporodási időszak végén pedig elválnak
- pl.: kistermetű vándormadarak, sirályok
- a régi fészkekhez való hűség erős → visszatérően a fészkekhez felújítják a kapcsolatot → gyorsabban kezdenek a fészekrakáshoz és a költéshez

3. Szerális monogámiai:

- a hímnek több kizárólagos kapcsolata van egy szaporodási perióduson belül, de egy fészkealj felnevelésében mindig monogám.
- pl.: kormos légykapó

Poligámai

1. Poliginia:

- hímek egyidejűleg több nőstényhez juthatnak
 - a. erőforrás védelmű poliginia:
 - a hím olyan territóriumot véd, amely a szaporodáshoz nélkülözhetetlen táplálékot, fészkelőhelyet nyújt, s a nőstények párválasztását ennek minősége befolyásolja.
 - *poliginiás küszöbérték*: amely fölött a nőstény a már nősténnyel letelepedett nagy territóriumú hímet választja, a kis territóriumú egyedül lévő helyett.
 - a territoriális hímek 2-3 nősténnyel párosodnak, de lesz, aki eggyel sem
 - az idősebb, tapasztaltabb hímek jutnak territóriumhoz
 - pl.: egy pacsirta (a hím csak az egyikek segít a gondozásban)
 - fakultatív poligámok
 - b. nőstényeket védő poliginia:
 - a nőstények vmely párosodástól független okból hajlamosak csapatokba gyűlni → hímek kisajátítják
 - pl.: fókák

2. Domináns hím poligámia:

- ha a hímek nem gondoznak ivadékot, és nincs lehetőségük erőforrás birtoklására
- a szaporodási periódusban a hímek megérkeznek a lekre v. dürgőrétre, megkezdik az udvarló pozitúrák fitogtatását
- ezen belül kis territóriumokat alakítanak
- a párosodás a dominanciairend szerint történik, az idősebb, erősebb hímek foglalják el a kp-i helyeket
- pl.: vadpulyka, fajok, tűzok, dāmivad
- a nőstények aktív közreműködésén alapszik: ismerik, felkeresik leket, és ott a kp-i helyet elfoglaló hím udvarlását fogadják (epigámikus szelekció)

3. Poliandria:

- ritka
- egy nőstény több hímmel párosodik és nevel utódokat
- pl.: fekete jasszána: a hímek kis territóriumokat foglalnak, a nőstényeknek pedig 3-4 hímét magába foglaló szuperterritórium van. A nőstény minden fészekbe rak tojást, a hím pedig kotlik. A nőstények nagyobbak, dominánsak a hímek felett.

A pár kialakulása

A partner megkeresése

- feladat: ugyanolyan fajú, de ellenkező nemű partner keresése
- ált. nem különül el élesen a kétféle felismerés
- a veleszületett felismerés két tényezője: kiváltó (hím viseli) és a receptor (ált. nőtényben működő agyi szűrőmechanizmus)
- van, hogy a két félnek találkoznia se kell (édesvízi hidra és tengeri virágállatok a vízbe eresztik ivarsejtjeiket, egyes vízi rovarok pedig spermatoforákat raknak le)
- a hermafrodita kacsakagylónak hímveszője 40×ese testméretének
- a csoportokban élők és a megszokott helyeken szaporodóknak nem probléma a pártalálás. Tenyészhely: tengeri albatroszok, vészmadár
- ha erős a hímek közötti vetélkedés → a hímek keresik fel először egymást (pl. lekformáló madarak), a költőhelyre gyülekeznek → ennek közelében alakul ki a lek, ahol a hímek versengenek. →ez a feltűnő aktivitás odavonzza a vetélytársakat és a nőtényeket is (pl.: prérityúk)
- más figyelemfelhívó viselkedés: brekegés (a gyepi- és tavi béka csoportosan, hangosan brekeg, mert szükséges a párosodási hely hirdetése, hiszen nincs kialakult párosodási hely ↔varangy)
- elterjedt, hogy az egyik nem tagjai vmilyen erőforrás köré telepednek, és ott várják a nőtényeket (pl.: pollen- és nektárgyűjtők a virágok felett)

Szexuális kommunikáció

- célja: a potenciális nemi partner figyelmének felkeltése nagy távolságból
1. látható jelekkel
 - a világító szentjánosbogarak
 - a tűzok mint két lábon álló hógolyó
 - lugasépítők
 2. hangokkal
 - számos rovarfaj hímje
 - tücskök, szöcskék hangadószerve a lábukon (első, hátsó)
 - a kabócáknak a potrohán van hangadószervük, mellyel nagy frekvenciájú klick-hangot adnak ki → folyamatosnak tűnik
 - a lőtücsök hangját Y-alakú labirintussal erősíti fel
 - a bagolypapagáj is hangerősítő technikákat alkalmaz
 3. szagokkal
 - hatóanyagai a feromonok
 - rendszerint különleges mirigyek termelik
 - vannak, amelyek rövid távolságú kommunikációt szolgálnak \leq molekuláik nagyok és túl bomlékonyak
 - vannak, amelyeket a szél km-ekre elszállít (selyemlepke nőstényének bombykolja – csak a hím lepkék érzik, ragadozók nem)
 - de ált. a hímek választanak ki feromonokat → minél több nőstény rájuk találjon
 4. Ragadozók kicselezése:
 - é-ami-i tücskök kórusban énekelnek, de vannak amelyek hallgatnak → ezeket nem kapja el a parazita légy, viszont a nőstények összetalálkozhatnak velük is. A ciripelő v. hallgató jelleg öröklődik.
 - vannak gyorsan trillázó és lassan trillázó levelibéka hímek É-Am.-ban. A nőstények és kétfélek, van amelyik az egyiket, van amelyik a másikat kedvelik. → ez két külön faj. A nőstények pedig hőmérséklet-változás zavaró hatásait is képesek korrigálni.
 5. Hímek és nőstények
 - legtöbb esetben könnyű megkülönböztetni
 - egy lepkefaj hímjei UV-fényben sötétebbek, a nőstények világosabbak, de nem nagyon világosak. A fiatalabb nőstények sötétebbek, mint az idősebbek.
 - a barnavarangy nem tudja megkülönböztetni a hímektől a nőstény, a pocsolyában minden mozgó tárgyat megragad. Ha másik hímét kap el, az „engedj el” kiáltást hallat.

A partner kiválasztása

- az azonos fajú, ellenkező neműek közül is választani kell
- utódainak tulajdonságát, életképességét, rátermettségét az anya választása befolyásolja
- a partnerválasztással kapcsolatos tulajdonságok is öröklődnek
- van, amikor a nőstény aktív kereső: pl. egyes tücsköknél, ahol a hímek spermatoforáit a nőstények megtermékenyítés elfogyasztják, ami jelentős táplálék. A hímek is megválogatják, kinek adják oda.
- a nőstényeknek bonyolult számításokat kell végezniük. pl. a kölönte hí fontos, hogy nagy legyen, viszont akkor érdekesebb kisebbel ívni, ha az még ikrákat nem gondoz, mert az először lerakott ikrák mindig előnyben részesülnek.
- kétféle választás: fenotípus és genotípus alapján
- gerléknél: minél szenvedélyesebben udvarol a hím, annál valószínűbben a fészekrakást is nagy intenzitással fogja végezni (nemihormon-koncentráció függvénye)
- a cigánycsuk minél több dalt énekel időegység alatt, annál aktívabban fogja fiókait gondozni
- a szezonális monogámista csüllő aktívan keresi előző évi párját, de csak akkor, ha a költés sikeres volt
- pl. a skorpiólégy hímje nászajándékot ad a nősténynek, aki figyelembe veszi a zsákmány nagyságát, ami nem csak a nőstény táplálását segíti, hanem a hímek rátermettségét is jelzi (nagyobb zsákmány → több sperma)
- indikátorok: testméret, életkor, rangsorban elfoglalt hely
- *handicap-modell*: a nőstények hajlamosak olyan hímeket választani, amelyek vmilyen nyilvánvaló hátrányuk ellenére bizonyítják életrevalóságukat. (pl. a pávakakasokat a toll akadályozza a repülésben, de aki szép nagy tollakkal is túlél, az biztos nagyon rátermett). a baj, csak az, hogy nemcsak a rátermettséget öröklik, hanem a hátrányos tulajdonságot is.
- ha nagyon közeli rokonok párosodnak → romolhat a génállomány
- ha nagyon távoliak → összeférhetlenség léphet fel
- → rokonfelismerő mechanizmusok → közepes erősségű beltenyésztés

Versengés a partnerért

- hímek kétféleképpen versenyezhetnek:
 1. igyekeznek szebbek, kívánatosabbak lenni
 2. fizikai erejüket használják: vmilyen erőforrás birtoklásáért versengenek, de lehet a versengés tárgya maga a nőstény
 3. rászédés
- pl.:
 - az elefántfóka hímjei jó területekért versenyeznek(a jó terület birtokosának a szaporodási lehetősége többszázszorosa is lehet) → hímek kb. 3× nehezebbek a nősténynél
 - a galléros pávián hímjének testtömege is sokszorosa a nőstényének ↔monogám gibbon
 - a gímszarvas fegyvere: agancs (az általános fizikai erőnlét a döntő)
 - szarvasbogár fegyvere: a szarva (meghosszabbodott állkapocs), mellyel a másik hímet toránál v. potrohánál fogva megragadja, elcipeli a nősténytől, földhöz dörgöli
 - a barnavarangyok hímjei a nőstényt az ívásig fogva tartják, mialatt a többi hím próbálja megszerezni a nőstényt. A nagyobb hímnek mélyebb, a kisebbnek magasabb hangja van. Ez fontos tényezője a leváltás megkísérlésének. A harc 12-12h is lehet.
 - az agresszió ritualizációja a galléros páviánoknál eléggé különös: az a döntő, hogy ki lépett először kapcsolatban a nősténnyel <=a harc nélkül átengedő hím nem veszít sokat <= csoportosan élve sok alkalmuk van párosodni
 - az é-ami fogasponyt kétféle stratégiával keresi a párját: vannak, akik fekete nászruhát öltenek, és egy kis territóriumot foglalnak, s ott pózolnak, és vannak, akik barnák maradnak, és egyszerűen a nőstényhez rohannak, s megkísérlik a párosodást. A stratégiákat cserélgetik (a közepesek)
 - a pajzsos cankó hímjei nászruhát öltenek, és leket formálnak. De vannak olyan hímek, akik halványak maradnak, és nem foglalnak területet. A területfoglalók más nászruhásokkal szemben agresszívek, de elnézőek a szintelenekkel szemben. Ezek a territórium szélén próbálnak párosodni a nőstényekkel. Azokhoz a territóriumokhoz több nőstény látogat, ahol van ilyen halvány hím. Ez genetikai adottság.
 - a zöld levelibéka is hűbéres stratégiát alkalmaz. A hímek egyhetede nem brekeg, csak próbál párosodni a brekegők által odacsalogatott nőstényekkel. => a brekegők agresszívek velük szemben. A stratégiákat váltogatják, a csendesek „szabadnapot” tartanak.
 - az anubisz pávián hímjei az ivarzó nőstényeket hosszabbideig kísérgetik, sokszor gyengébb hím indít támadást ellene, de egy mási gyenge segítségével. Legközelebb pedig viszonzza a segítséget.
 - a párosodási stratégia az életkorral is változhat: a zöld iguana legöregebbjei (és egyben legnagyobbjai) kisebb territóriumot (csak párosodásra valót) védenek, a közepesek e területek szélén gyülekeznek, míg a kisebbek bemerészkednek a területre, mert velük kevésbé agresszívek az idősebbek.
 - a fiatal elefántfókák 2-3 évvel később válnak ivaréretté, mint a nőstények

- egy skorpiófátyolka faj hímje nőstény imitáló mozdulatokkal elcsalja a másik hímtől a nászajándékot, és ő kedveskedik majd ezzel
- a csaló szalamandra hímek befurakodnak a nőstény és a hím közé, hogy a nőstények az ő spermatoforájukat vegye fel (546.o.)

Versengés a párosodás után

- sok fajnál a nőstények nemcsak egy hímmel párosodnak a nászi időszakban → a hímek nem lehetnek biztosak, hogy ők termékenyítik meg az adott nőstényt
 - az antilop bakok párosodás után nyalogatják a nőstény nemi szerveit → oxytocin termelődik → méh gyakori összehúzódás → nagyobb a megtermékenyülés esélye
 - a rovaroknál az utolsó próbálkozáson van a legnagyobb esélye
 - egy am-i légyfaj ivartüskéjével először eltávolítja az idegen spermát a nőstény spermazsákjából, s csak utána juttatja be a sajátját
 - párosodási dugó (patkányok, tengerimalacok) → gyorsítja a hímivarsejteket, akadályozza a következő megtermékenyítést
 - a kígyóknál emellett még olyan anyagokat is tartalmaz, amelyek gátolják más hímek udvarló viselkedését
 - egy rovarnál a hím (akit a nőstény elfogyaszt) ivartüskéje benne marad a nőstényben → gátolja, hogy más megtermékenyítse
 - a házi légy spermája olyan anyagot tartalmaz, amely a nőstény fogadókészségét gátolja
 - a trágyalégy addig fogva tartja a nőstényét, amíg az le nem rakja petéit
 - egy ászkaféle hímje a nőstényt több nappal a párosodás előtt bírokba veszi
 - a hulmán kis, egy idős hímből, nőstényekből és kölykökből álló, csoportokban él. Ha egy másik hím megszerzi az uralmat → megöli a kölyköket → a nőstények ivarzóképes állapotba kerülnek <= megszakított ivadékgondozás (az oroszlanoknál és egereknél is így van)
 - a nőstények versenghetnek a fészkelőhely megszerzésért, illetve más monogám párok női tagjaival (sirályok) v. poliandria esetén (fekete jasszána)

A párzás viselkedésformái

- a párosodást bevezető pózolás előzheti meg, aminek hatására a partner szexuális motivációja fokozódik (ált. a hímek mutatják be)
 - a muslicáknál a hím a szárnyait rezgeti
 - a legtöbb madárnál vizuálisak és mozgalmassak
 - a csigafajok többsége hermafrodita, egymást kölcsönösen termékenyítik meg
 - a szalamandrák kémiai szereket használnak: a kétsíkos pataki szalamandra hímjének a szaporodási periódusban két új foga nő, amivel a nőstény véráramába juttatja az anyagot
 - a pettyes göte: hullám, korbács, legyező
 - ahol a nőstény az aktív, ott ez a nemi szerepek megfordulását jelzik: fakúszó
- a hímeknek arra is figyelni kell, nehogy felkeltsék a nőstények agresszióját → az udvarlás engesztelő pózzal indul (a dankasirály elfordítja a fején lévő barna foltot)
 - a félelem is gátolhatja a párosodást: az erdei pinty hímjében két készletés viaskodik (a nősténnyel szembeni agresszió és a szexuális készletés)
 - kannibalizmus is fenyegeti a hímeket: van, hogy a hím ritmikusan rezgeti a nőstény hálóját, hogy tudja, nem zsákmány került oda; más pókok a nőstényeket mintegy odaragasztják a talajhoz az ívás idejére; vannak olyanok is, amelyek engesztelő ajándékot adnak
- párzás viselkedésformái:
 - belső megtermékenyítés: legelterjedtebb. Lehet hímvesszővel, de ehhez együttműködés kell. Lehet spermatoróval -pöttyös göte(rovarok, puhatestűek, kételtűek).
 - külső megtermékenyítés: a vízben egyesülnek zigótává az ivarsejtek (halak, békák). Itt kell a legnagyobb szinkronizálás ≤ az ivarsejtek néhány sec-ig képesek a megtermékenyülésre. Pl. tuskéspikó inger-válasz reakciója (vigyázni kell a betolakodó hímekkel!)

Ivadékgondpoligám rendszerekbe a hím görbéje laposan emelkedikozás

- az állandó környezetben élő, kevés ivadékot nevelő, különösen hosszú életű fajok ivadékgondozók
- együtt jár a lassú maturációval, nagy testmérettel, különleges táplálékszerzési szokásokkal (pl. ragadozók)
- ezek a tényezők kölcsönhatásban hatnak egymásra
- ok-okozati kapcsolatokat nem lehet felderíteni
- Trivers- *szülői ráfordítás elmélete*: egy bármilyen fajú, szaporodásra képes egyed előállítására energiaekvivalensekben, legalábbis elvileg, mérhető.
 - ha egy faj összes hímjének és összes nőstényének a ráfordítását nézzük, akkor közel azonos értéket kell, hogy kapjunk
 - a nőstény már egy bizonyos szám felett nem tudja ivadékai ellátni => ráfordítási görbe meredeken emelkedik
 - a cinkéknél a hímek és nőstények görbéje egybe esik
 - a poligám hímek ráfordítási nyereséggörbéje jóval lassabban emelkedik
 - nőstények átlagos szaporodási sikere: 1,2-1,5
 - hímeknél:0-100
 - nőstény→nagy valószínűséggel hozza a kis átlagot; hím→nagy a kockázat, de ha bejön, a nyereség is nagy
 - a fekete jasszánáknál fordított a helyzet
 - magatartásbeli különbség hímek és nőstények között: a nőstények hűségesebbek, a hímeknél gyakran megfigyelhető az idegen nőstényekkel való párosodás, ugyanakkor agresszíven zavarják el az idegen hímeket
 - ha a nőstény egyedül is képes felnevelni az ivadékat →poligámia
 - ha a hím segítségére van szüksége → monogámiai

Szülő-ivadék konfliktus

- a szülő genetikai érdeke: minél több szaporodásra alkalmas ivadék felnevelése
- az utód érdeke: minél több szülői ráfordítás
- a két érdek konfliktusba kerül
- az ivadéknak addig éri meg a szülő ráfordítását kikényszeríteni, amíg a ráfordítás kétszerese nem lesz egy ivadék felnevelési költségének <=50%-os a rokonság
- a szülő genetikai érdeke: amint elérte az önállósághoz szükséges értéket, a gondozást megszakítja
- *alloparentális ivadékgondozás*: az előző ellésből való kölykök segítenek testvéreik felnevelésében (delfinek, majmok, énekesmadarak) v. az elpusztult anya helyett az idősebb lánytestvér veszi gondozásba az ivadékokat
 1. tapasztalatokra tesz szert
 2. megéri a testvérét gondozni, ha: valamivel több, mint kétszer annyi testvér felneveléséhez képesek hozzájárulni, mint amennyi ivadékok lennének, ha maguk nevelnék fel azt.

