

# Sebességkorrelációk kollektíven mozgó élő rendszerekben

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

Ákos Zsuzsa  
Biológiai Fizika Tanszék,  
Eötvös Loránd Tudományegyetem

Témavezető:  
Prof. Vicsek Tamás,  
MTA rendes tagja

Fizika Doktori Iskola  
Statisztikus Fizika, Biológiai Fizika és  
Kvantumrendszerek Fizikája Doktori Program

A doktori iskola vezetője: Prof. Palla László, MTA doktora  
Programezető: Prof. Kürti Jenő, MTA doktora



Budapest  
2013



# Tartalomjegyzék

1	Bevezetés .....	5
2	Irodalmi áttekintés .....	7
2.1	Kollektív mozgás .....	7
2.2	Csoportos döntéshozás állatcsoportokban, hierarchikus szerveződés .....	8
2.3	Pár szó a dominanciáról .....	12
2.4	Kísérleti módszerek a kollektív mozgás vizsgálatában .....	13
2.5	Kutyafalkán belüli lehetséges szociális kapcsolati formák, elméletek .....	15
2.6	Zebrahal egyedfejlődése megtermékenyítéstől a gasztruláció befejeztéig .....	17
2.6.1	A megtermékenyítéstől a gasztrulációig .....	18
2.6.2	Gasztruláció .....	21
2.6.3	Prekordális lemez sejtek migrációja .....	24
3	Alkalmazott kísérleti módszerek, elemzési technikák .....	26
3.1	GPS készülékek és rögzítésük .....	26
3.2	GPS pályaadatoktól követési hálózattig .....	30
3.3	Kísérleti módszerek in vivo csoportos sejtmozgás vizsgálatához .....	33
4	Kollektív mozgás és döntéshozás vizsgálata galambcsapaton .....	38
4.1	Vezetési hierarchia a galambcsapatban .....	39
4.1.1	Kísérlet .....	39
4.1.2	Eredmények .....	40
4.1.3	Összefoglalás .....	43
4.2	Vezetési hierarchia stabilitásának vizsgálata galambcsapatban .....	44
4.2.1	Kísérlet .....	44
4.2.2	Eredmények .....	45

4.2.3	Összefoglalás .....	50
5	Kutyacsapaton belüli interakciók vizsgálata.....	52
5.1	Kísérlet.....	52
5.2	Eredmények .....	54
5.2.1	Interakciók .....	54
5.2.2	Útvonalak jellemző paraméterei .....	59
5.2.3	Kérdőíves vizsgálatok.....	65
5.2.4	Kapcsolat a kutyák séta során mért interakciói, egyéni pályajellemzői, személyiség jegyei és a szociális rangja között.....	66
5.3	Összefoglalás .....	68
6	Gasztruláció során zajló in vivo kollektív sejtmozgások jellemzése.....	70
6.1	Prekordális lemez migrációjának jellemzése, a sejtszám csökkenés hatása a migrációra .....	70
6.2	Epiblast és prekordális lemez sejtrétegek közötti kölcsönhatás vizsgálata ....	74
6.3	Összefoglalás .....	81
	Köszönetnyilvánítás.....	83
	Irodalomjegyzék .....	85
	Összefoglalás .....	94
	Summary.....	96

# 1 Bevezetés

A kollektív viselkedést mutató rendszerek tanulmányozása segít megérteni, hogy különböző biológiai rendszerekben hogyan jön létre egy összetett tulajdonsággal rendelkező működési egység, az őt alkotó egyszerűbb alkotóelemek kölcsönhatásainak következtében. Példaként gondolhatunk a minket alkotó sejtekre, amelyek együttes működése révén jön létre a biológiai szövet vagy egy hangyabolyra, amely komplex feladatok ellátását is el tudja végezni anélkül, hogy az egyedei fejlett kognitív képességekkel rendelkeznenek. Ezen rendszerek fő jellemzője, hogy a kölcsönhatások meghatározó jelentőséggel bírnak és a csoport viselkedése lényegesen eltér attól, ahogy csoport alkotói külön-külön viselkednének. A kollektív viselkedés egyik speciális formája a kollektív mozgás, amikor a csoportot alkotó elemek saját energia raktárúknak köszönhetően folyamatosan mozgásban vannak. Tipikus példa erre, a természetben széleskörűen megfigyelhető viselkedésformára, a nagy állat csapatok, rajok mozgása vagy épp az embrionális vagy rákos sejtcsoportok migrációja.

Az alkotóelemek összetettségében, méretében igen különböző rendszerekben a makromolekuláktól, élő sejteken, madárcsapatokon, halrajokon át az emberekig, hasonló kollektív mozgás-mintázatok figyelhetőek meg, ami arra utal, hogy egyszerű általános szabályok húzódnak meg a jelenség mögött.

Egyszerű modellek, kizárólag egyedek közötti lokális kölcsönhatásokat feltételezve, képesek reprodukálni a rendeződés kialakulását és a természetben megfigyelhető kollektív mozgás-mintázatokot (lásd bővebben 2.1 fejezet). Látható tehát hogy az egyedek igen egyszerű szabályokat alkalmazva valóban képesek lehetnek a csoportos mozgás kialakítására. További kérdések maradnak azonban nyitva: Hogyan történik az információáramlás egy nagyobb csapatban? Van-e, lehet-e kitüntetett szerepük az egyes egyedeknek? A csapat mekkora részének kell a helyes információ birtokában lennie, hogy az egész csapat jól döntsön? Ha vannak vezetők, mi jelöli ki őket? Fizikai tulajdonságok? A belső állapot, például éhség vagy a korábban megszerzett tudás? Esetleg előre elrendezett dominancia viszonyok?

Ezen kérdések megválaszolásához, matematikai modellek pontosításához és teszteléséhez, új modellek felállításához a csapatban mozgó élőlények megfigyelése ideális terepet nyújt (lásd bővebben 2.4 fejezet).

Jelen dolgozat olyan kutatásokat ismertet, melyek különböző, kollektív mozgás-mintázatot mutató biológiai rendszerek működését, döntéshozási mechanizmusát, a csoportot alkotó egyedek útvonalának elemzésével igyekeznek feltárni. Az első rész arra keres választ, hogyan hoz döntést egy galambcsapat, feltárja a repülés során kialakuló vezető-követő viszonyokat. Egy külön kutatásban pedig azt a kérdést teszi fel, hogy vajon a nagyobb tudású galambok töltik-e be a vezető szerepet. A második rész egy kutyacsapat és a gazdájuk interakciójának vizsgálatával tárja fel a csapaton belüli követési viszonyokat és kapcsolatukat a kutyák dominancia rangjával, személyiségjegyeivel. A harmadik rész célja, hogy sejtek egyedi háromdimenziós útvonalának elemzésével általános jellemzést adjon a prekordális lemez sejtek gasztruláció során megfigyelhető *in vivo* migrációjáról és feltárja, hogy a sejtek számának csökkenése milyen hatással van a csoport mozgására.

## 2 Irodalmi áttekintés

### 2.1 Kollektív mozgás

A kollektív mozgás tudományterületének fejlődése olyan modellek megalkotásával vette kezdetét, amelyek egyszerű lokális interakciókkal képesek reprodukálni a természetben megfigyelhető csoportos mozgásformákat [1–4] ezzel lehetővé téve ezen univerzális, sok szerveződési szinten előforduló jelenség tudományos vizsgálatát, csak úgy, mint számítógépes szimulációkban például madárcsapatok megjelenítését.

Az ilyen egyszerű modellek közös jellemzője, hogy a csoportot alkotó egyedek lokális környezetükben rendeződésre törekszenek, és saját energia raktáruk felhasználásával vagy közel állandó sebességgel mozognak, vagy gyorsulni, lassulni képesek. A rendeződés megvalósulhat úgy, hogy az egyedek egy adott interakció sugáron belül lévő szomszédai és saját mozgás irányuk átlagát választják új mozgásiránynak a szimuláció következő időlépésében (SPP modell, Self Propelled Particle vagy Önhajtott Részecske Modell [1, 5]), vagy más esetben adott számú legközelebbi szomszédal hatnak kölcsön. Ezen felül a modellek tartalmazhatnak rendeződési, taszító és vonzó kölcsönhatási zónákat, így biztosítva azt, hogy a részecskék elkerüljék az ütközést és a csoport együtt tudjon maradni [2, 3]. Egyes modellek figyelembe veszik a modellezett élőlény látóterét is [4].

A legegyszerűbb általános modellek, mint az SPP modell előnye, hogy a statisztikus fizika eszköztárával vizsgálható a rendszer viselkedése és képes megragadni a különböző rendszerek legalapvetőbb közös jellemzőit. Az egyre összetettebb modellek pedig egyre speciálisabb esetek, egyre valósághibb rekonstrukcióját teszik lehetővé. Nemrég jelentek meg olyan munkák, ahol az egyedek közti interakciók pontos szabályait igyekeznek kikövetkeztetni mért adatok alapján [6, 7]. A valósághib modelleknek különös jelentősége lehet például abban az esetben, ha egy egymással kommunikáló repülő raj működését szeretnénk „irányítani” a beépített modell alapján.

A modellek kidolgozásával párhuzamosan növekedett a kísérletek száma is témában. Annak ellenére, hogy a csoportos mozgás vizsgálata a csoportok sokfélesége

miatt nem sztenderdizálható és gyakran új az adott kísérletre specializált módszereket, új megoldásokat, elemzési technikákat igényel, egyre több kísérleti adat gyűlt az elmúlt években (lásd bővebben 2.4 fejezet).

A csoportos mozgás kutatás mára izgalmas, növekvő tudományterületté nőtte ki magát. Nem csak az a cél fogalmazódott meg, hogy klasszifikálni tudjuk ezeket a rendszereket és megértsük, hogy miért mutatják az univerzális tulajdonságokat, megtaláljuk a valódi kölcsönhatásokat, de egyéb a csoportos döntéshozás mechanizmusára vonatkozó kérdések is új megvilágításba kerültek (lásd 2.2 fejezet).

## **2.2 Csoportos döntéshozás állatcsoportokban, hierarchikus szerveződés**

Általában a csoport egyedei nem egyeznek meg pillanatnyi iránypreferenciájukban. Ebben az esetben valamilyen módon döntést kell hozniuk a közös irányról annak érdekében, hogy a csoport együtt tudjon maradni. Példa erre, amikor egy állatcsoport táplálék lelőhelyet, éjszakai menedéket keres vagy a postagalambok hazanavigálása. A közös döntés várhatóan különböző mértékben lesz előnyös vagy hátrányos a csoport tagjai számára. Meglepő módon bizonyos esetekben a csoport minden tagja nyerhet. Kiderült például, hogy hat galamb együtt hatékonyabban navigál, mint bármelyikük külön-külön [8], vagy egyszerűen növelve a halak számát egy csapatban hatékonyabban kerülnek el a veszélyt [9].

Amikor a csoport döntési helyzetbe kerül, alapvetően két módon dönthet. Választhatnak irányt demokratikusan, úgy hogy minden egyed ugyan olyan súllyal vesz részt a döntéshozásban, az egyéni preferenciákat átlagolják. Ekkor a „many-wrong” elmélet alapján (Simons 2004), a hibás döntések várhatóan kiátlagolódnak. A döntés pontossága ebben az esetben a csoport mérettel növekszik [9, 11, 12]. Másik lehetőség hogy az egyedek nem egyenlő súllyal vesznek részt a döntésekben. Egy egyed vagy a csoport egy kisebb része döntően befolyásolja az irányválasztást [13–16]. Szélsőséges esete ennek a teljesen despotikus döntéshozás, amikor egy egyed vezeti a csoportot. Tipikus, természetben előforduló példája ennek a hegyi gorilla (*Gorilla berengei berengei*), ahol a domináns ezüsthátú hím határozza meg a csoport mozgását [17].



A fenti stratégiák megvalósulását segítette megérteni az a kísérletsorozat, amelyben galambpárok esetén vizsgálták a döntéshozás típusát. A postagalambokról tudjuk, hogy tereptárgyakhoz igazodva egyéni útvonalakat alakítanak ki amennyiben többször ugyanarról a helyről engedik haza őket [18]. Sokszor követnek hosszabb ideig folyókat, autópályákat [19, 20].

Kettesével útnak eresztve őket, iránypreferenciájuk különbözni fog, mivel a korábban egyénileg kialakított útvonalai is eltérnek. D. Biró és munkatársai azt találták, hogy amennyiben az egyedi iránypreferenciák különbsége nem túl nagy, akkor a két galamb kompromisszumot köt, és a két egyedi útvonal között elhelyezkedő útvonalon repül haza, azaz valamiféle átlagolást végeznek a madarak. Ha azonban az iránypreferenciák nagyon különbözőek, akkor a madarak vagy nem maradnak együtt, vagy egyikőjük vezetővé válik, és teljes mértékben az ő eredeti útvonalát követi mindkét galamb [21]. Párosával tréningezett galambok esetén, ha négyes csoportban engedik el a két pár galambot, akkor a madarak kompromisszumkészsége nő, nagyobb iránypreferencia különbség esetén is átlagos útvonalon repülnek haza [22, 23].

Modellezéssel megmutatták, hogy elegendő, ha a csoport egy kis része rendelkezik azonos „céllal”, iránypreferenciával, a csoport többi tagjának nem kell tudniuk kik az informált egyedek. Amennyiben a csoport minden tagja a kollektív mozgás egyszerű szabályait követi, a csoport együtt tud maradni és elég pontosan célba ér [24]. Minél nagyobb a csoport annál kisebb arányban szükségesek informált egyedek a sikeres irányításhoz. Halak esetén kísérletileg mutatták meg, hogy kevés informált egyed is képes az élelemhez vezetni egy halcsapatot [25].

Látjuk tehát hogy lehetséges a demokratikus döntéshozás egy mozgó csoportban, de vajon milyen hatással van a csoportos döntésre, ha a csoporton belül kialakul egy követési kapcsolati rendszer is?

A kapcsolati rendszer már önmagában is (tudás különbség nélkül) növeli egy csoport hatékonyságát azzal, hogy megkönnyíti a csoporton belüli információ áramlást. Modellezéssel mutatták meg, hogy nagyobb csoportban bármilyen kapcsolati rendszer amely a távolságfüggő kommunikációhoz képest hosszabb távú kapcsolatokat is tartalmaz pozitívan befolyásolja egy csapat célba érését [26]. Ennek az az elméleti

magyarázata, hogy a csoport tagjai között egyenlő tudást feltételezve, a hosszávú kapcsolatokat biztosító kommunikációs hálózat elősegíti, hogy a tagok a hibás döntéseiket átlagolva pontosabban navigáljanak csoport szinten („many-wrong” elmélete).

A csoport hatékonysága szempontjából még kedvezőbb a helyzet, ha a jobban informált egyedek töltik be a vezető szerepet. Szimulációk azt mutatják, hogy abban az esetben, ha az információ megszerzése energia befektetéssel jár, létezik a csoport hatékonysága szempontjából egy optimális eloszlása az információnak (az egyed tudásának) és követési hajlandóságnak a csoporton belül [27]. Ez az optimális tudás eloszlása hierarchikus, a nagyobb tudású egyedekből kevesebb van, és ezek követési hajlandósága alacsonyabb. Tehát a csoport hatékonysága szempontjából optimális esetben a tudás és a követési hajlandóság nem egyenletesen oszlik el a csoport tagjai között és a nagyobb tudású, kevésbé szociális (kisebb követési hajlandósággal) rendelkező egyedek töltik be a vezető szerepet. Egy korábbi kutatás arra is rámutatott, hogy az ilyen csoport felépítése, evolúciósan stabil [28].

Látható tehát, hogy bár a csoportot annak egy kisebb, informált része anélkül is képes elirányítani, hogy kijelölt szerepükről ők vagy a csoport többi tagja tudnának, ám hatékonyabban tudják irányítani a csoportot, ha az információáramlás a nagyobb tudású egyedek felől egy hierarchikus vezető-követő hálózaton keresztül áramlik a csoport kevesebb információval rendelkező tagjai felé.

Nem magától értetődő és nem is egységes a természetben, hogy mi jelöli ki a vezetőket. A korábban említett hegyi gorillák példájában egyértelmű, hogy a dominancia viszonyok határozzák meg a vezető szerepet. Hasonlóan a domináns egyedeké a meghatározó szerep a csoport irányításában a szarvasmarháknál is [29]. A dominancia viszonyok beágyazása a követési hálózatba, különösen akkor lehet előnyös, ha a domináns egyedek egyben nagyobb tudással is rendelkeznek az adott feladatot illetően. Ekkor tudásuk áramlását elősegíti, hogy központi domináns szerepük révén, több kapcsolattal is rendelkeznek, mint a periférián álló egyedek [14, 30, 31]. Ugyanakkor mivel a csoporton belüli kapcsolatrendszer önmagában is segíti a döntéshozást, így akkor is előnyös lehet, ha nem a legrátermettebb egyedek foglalják el a magasabb szintű,

több kapcsolattal rendelkező pozíciókat. Feltételezhetően a dominancia viszonyok időben lassan változnak (új dominancia harcok megvívása szükséges hozzá).

Nem szükségszerű azonban, hogy a követési viszonyok a dominancia viszonyokat tükrözzék. Sok esetben azt találták, hogy állatok fizikai állapota, motivációja, jelleme [32], kora [33] vagy tapasztalata [25] játszik szerepet abban, hogy vezetőként viselkednek-e. Itt meg kell jegyezni, hogy bár sok esetben feltételezhető hogy a mért jellemzők nem állnak összefüggésben a dominancia viszonyokkal [25] ezek a vizsgálatok nem mind zárják ki azt, hogy ezek az egyedi jellemzők a dominancia viszonyokkal is összefüggjenek, mivel a vizsgálatok általában nem terjedtek ki a dominancia viszonyokra.

Zebráknál azt figyelték meg, hogy a csordában azok a hárem csoportosulások veszik át a vezető szerepet, amelyekben szoptatós állatok vannak éppen [34]. Ez azzal magyarázható, hogy a szoptatós állatok vízigénye, így motivációja nagyobb. A szerzők azt a hipotézist is ismertetik miszerint az olyan csoportokban ahol nincs elég gyakori interakció a tagok között ahhoz, hogy stabil dominancia viszonyok alakuljanak ki (ilyen a zebra csorda, amelyben a tagokat az egyes hárerek képezik), inkább az egyéni motiváció alakítja a vezetőket, így a vezető szerepek gyakran változnak. Olyan csoporton belül ahol az interakciók elég gyakoriak a stabil szociális viszony kialakításához (mint az egyes hárerek) ott a vezető szerepeket nem az egyéni motiváció, hanem a szociális struktúra szabja meg és így azok igen stabilak.

Galambcsapaton végzett megfigyelések azt mutatják, hogy még ha elég gyakoriak is az interakciók, és kialakul stabil dominancia hierarchia egy csoporton belül, akkor is megtörténhet, hogy egy adott feladatra, például a hazarepülésre, egy külön, a dominancia hierarchiától eltérő vezető-követő kapcsolatrendszer alakul ki [35].

Összességében tehát elmondható, hogy a csoportos döntéshozás mechanizmusa a természetben a teljesen despotikus döntéshozástól a teljesen demokratikusig terjed. A természetben gyakran megtalálható hierarchikus kapcsolati rendszeren keresztül megvalósuló döntéshozatal elősegíti az információáramlást a csoporton belül. Amennyiben az információ megszerzése energiabefektetéssel jár, akkor ez a kapcsolati rendszer az optimális a csoport működése szempontjából. Az, hogy mi jelöli ki a

vezetőket és szerepük mennyire stabil a csoporton belül, nagy változatosságot mutat, feltehetően nem csak fajok között, de akár egy csoporton belül különböző feladatok esetén is.

### 2.3 Pár szó a dominanciáról

A dominancia/ domináns szavak értelmezése eltér az irodalomban [36]. Általánosan elfogadott azonban az az értelmezés, miszerint a dominancia nem egyéni jellemző, hanem egyedek közötti viszonyt határoz meg. C. Drews cikkében leírt, eredetileg Schjelderup-Ebbe nevéhez fűződő definíció szerint: „A dominancia olyan, két egyed közötti ismétlődő versengő viszonyt meghatározó tulajdonság, melynek jellemzője, hogy az egyik fél számára állandósul a versengés előnyös kimenetele, míg az ellenfél reakciója folyamatosan csökken ahelyett, hogy erősödne. A következetesen nyerő fél státusza domináns, a vesztes fél státusza alárendelt. A dominancia státusz, párok közötti viszonyt jelöl, a dominancia rang, magas vagy alacsony, a hierarchiában elfoglalt pozícióra jellemző, így a csoport összetétele határozza meg.”[36, 37].

A dominanciaviszonyok rendezése hosszútávon csökkenti az agressziót egy csoporton belül. A kezdeti harcok után, mivel minden egyed tisztában van a státuszával, már harc nélkül a dominanciaviszonyok figyelembevételével tudják eldönteni a vitás kérdéseket. Például idegen csirkéket összeeresztve egy csoportba, azok egymás között hamar lineáris rangsort alakítanak ki (pecking order), ami később megszabja többek között, hogy kié legyen az előnyösebb hely a dúcban, vagy hogy ki ehet először [38].

A dominanciaviszonyok elfogadásának jelzésére általában létezik egy egységes jelrendszer a csoportban, ami a harcok elkerülésére szolgál, így csökkentve annak veszélyét, hogy a csoport tagjai komoly sérülést okozzanak egymásnak. Szubmisszív viselkedést jelez például csimpánzoknál a félelem grimasz [39], farkasoknál, kutyáknál a görbült hát, behúzott farkok, hátra fordulás, domináns állat szájának nyalogatása. Ugyanígy megvan a domináns viselkedésnek is a jelrendszere (például kutyáknál felemelt fej, feszes állás, felemelt farkok [40]).

Nem magától értetődő, hogy hogyan lehet mérni a dominanciaviszonyokat. Mivel a dominanciaviszonyok kialakulásánál jelentős szerepe van az agresszióknak ezért

egyek kutatások erre alapoznak [41, 42]. Rowell és mások [42–44] rámutatattak, hogy a szubmisszív viselkedés, ami már a dominanciaviszony elfogadását jelzi, vélhetően jobb indikátor mint az agresszió [41]. Ennek az a magyarázata, hogy a már kialakult stabil szociális viszonyokkal rendelkező csoportban ritka az agresszió, hiszen a dominancia viszonyok megléte feltételezhetően pont az agresszió csökkentésére szolgál.

A dominanciaviszonyok mérésének sokfélesége is szerepet játszhat abban, hogy sok esetben ellentmondásosak a kutya-falkák csoportszerkezetét vizsgáló kutatások (lásd 2.5. fejezet).

## **2.4 Kísérleti módszerek a kollektív mozgás vizsgálatában**

A kollektív mozgás vizsgálatához tipikusan automatizált megfigyelési módszerek és / vagy modellezés szükséges. Hiába próbálunk lekövetni szemmel például egy csapat galambot, és megállapítani a csoport mozgását meghatározó viselkedési szabályokat. A csoport egyedei mivel sokan vannak, számunkra hasonlóak és gyorsan mozognak, hamar összekeverednek a szemünk előtt. Az alkalmazott mérési technikák általában kevés kivételtől eltekintve arra törekszenek, hogy minél pontosabban tudják rekonstruálni a csoporton belül az egyedek elhelyezkedését, mozgását. Ideális eset, ha a csoport minden tagjának útvonalát egyéni szinten képes rögzíteni egy módszer, relatívan nagy pontossággal.

Mivel a kollektív mozgás jelensége az élő és élettelen rendszerek sok szintjén előfordul a makromolekulák mérettartományától az elefántok mérettartományáig, így az alkalmazott kísérletes technikák is nagyban eltérnek. A következőkben a teljesség igénye nélkül felsorolom a leggyakrabban használt technikákat, hangsúlyozva azokat a módszereket ahol a teljes egyéni útvonal rögzítését tűzték ki célul. T. Vicsek és A. Zafeiris [13] munkájában részletes leírás található a különböző kollektív mozgás kutatásokról és az alkalmazott módszerekről.

A fényképezés adta az első lehetőséget állatcsoportok mozgásának kvantitatív elemzésére. Az első ilyen megfigyelés Sinclair nevéhez fűződik, aki légifelvételket készített kafferbivaly csordákról, a csoport szerkezetének kétdimenziós vizsgálatához [45]. A következő lépést a sztereó fényképezés jelentette, ezzel a módszerrel már

meghatározható az egyedek háromdimenziós pozíciója. Innen nagy pontossággal megkapható a szomszédok közötti távolság, a raj sűrűsége, alakja. Ezt a technikát először Major et al. alkalmazta seregély és havasi futó madárcsapatok struktúrájának meghatározására és összehasonlítására [46]. Potts, a madárcsapaton belüli információ terjedést tanulmányozta ezzel a módszerrel, szintén havasi futókon (Potts 1984, "chorus line" elmélet). Később nagy mennyiségű adatot gyűjtöttek hasonló technikával, több kamera felhasználásával, néhány ezer egyedből álló seregély csapatról [48]. A kutatás egyik fő eredményeként tudjuk, hogy a seregélyek nem metrikus távolság alapján rendeződnek, hanem az első 6-7 legközelebbi szomszédjuk irányába igyekeznek orientálódni. Így a csapat nagyobb sűrűsége esetén sem kell a madaraknak több szomszéd irányát átlagolniuk.

Két dimenzióban mozgó csoportok követéséhez elegendő lehet egy videokamera használata. Az egyik legelterjedtebb kísérleti összeállítás a halak sekély vízben való filmezése, mivel a halak többsége rajokba rendeződik, és laboratóriumi körülmények között aránylag egyszerűen vizsgálhatóak [6, 7, 49, 50]. Általános nehézség a videokamerás vizsgálatoknál, hogyha két állat útvonala egy ideig átfed, szétválásuk után nem lehet megállapítani, hogy egy átfedés előtti útvonal melyik átfedés utáni útvonalban folytatódik. Pillanatnyilag ebben az irányban a legfejlettebb módszert Gonzalo G. de Polavieja csoportja fejlesztette ki, ami azon alapszik, hogy a halak (zebrahal) fejének mintázata hasonlóan az ujjlenyomathoz teljesen egyedi. Ennek a mintázatnak az automatikus felismerésével képesek azonosítani és így külön jelölés nélkül rögzíteni az egyéni útvonalakat. Ez a módszer akkor is alkalmazható, ha két útvonal átfed, vagy a hal eltűnik egy időre a kamera elől, hiszen az egyedi mintázat alapján az útvonal folytatható.

Több, minimum két darab, kamera felhasználásával háromdimenziós útvonalak nyerhetőek. Rövid ideig az egyes útvonalak elkülöníthetőek, vagy az útvonalak összefűzésével igen részletes háromdimenziós pályák nyerhetőek [51, 52]. A videokamerás mérések előnye a nagy pontosság, hátrányuk hogy a csoport mozgása a kamera látóterébe kell hogy essen, ami térben behatárolja a vizsgálatokat.

A GPS technika fejlődésének köszönhetően egyre inkább alkalmazható ez a módszer is a kollektív mozgás kutatásokba [8, 21, 53–55]. Egyrészt mert a GPS

készülékek mérete rohamosan csökkent az elmúlt években. Így kisebb állatokra, például madarakra is felrakható [8, 18, 19, 53, 56, 57], másrészt azzal, hogy tömegcikké vált (mobiltelefonokba, fényképezőgépekbe is beépítik), alkatrészként könnyen elérhető egyedi fejlesztési célra az egyes kutatásokhoz.

A GPS készülékkel végzett csoportos mozgás kutatások nagy előnye, hogy a korábban említett probléma az útvonalak átfedését illetően, nem lép fel, az útvonalak egyértelműen elkülönülnek, továbbá hogy a csoportot nem csak egy behatárolt mérési területen lehet vizsgálni, az állatok szabad területen mozoghatnak. Hátránya hogy a GPS készülékkel végzett pozíciómérések pontossága korlátozott, abszolút pontossága horizontálisan jellemzően 2,5 m RMS (Root Mean Square, négyzetes középérték) vertikálisan 5m RMS [57, 58]. A GPS hibák egy részét olyan szisztematikus hibák adják, melyek közeli GPS vevőkre várhatóan egyformán érvényesek. Így közeli GPS vevők esetén, ha a relatív helyzet és irányváltoztatás meghatározása a cél, akkor az abszolút pozíció, illetve irány meghatározásoknál nagyobb pontosság érhető el [53, 59]. Bázisállomás elhelyezésével a pontosság tovább növelhető, utólagos korrekcióval DGPS (differenciális GPS) technikával 10-20 cm [54, 55], valós idejű korrekcióval RTK (Real Time Kinematic) technikával 1-4 cm érhető el [60].

## **2.5 Kutyafalkán belüli lehetséges szociális kapcsolati formák, elméletek**

Ezen dolgozat 5. fejezete egy szabadon mozgó kutya csapat és gazdájuk követési kapcsolati rendszerét tárja fel. Ezen felül vizsgálja a séta során megfigyelhető vezető-követő kapcsolatok viszonyát a csapaton belüli dominanciaviszonyokkal, személyiségjellemzőkkel és az egyéni útvonalakból nyert egyszerű trajektória változókkal.

A kutyacsapaton belüli dominanciahierarchia megléte jelenleg is vitatott, aktív kutatási téma. Korábbi elméletek a farkas-kutya párhuzam kapcsán, melynek alapja, hogy a kutyák a szürke farkastól (*Canis lupus*) származnak, azt feltételezték, hogy a kutyák is olyan erős hierarchikus dominancia rendszert alakítanak ki, mint a farkasok.

A farkasoknál a falkát jellemzően egy család alkotja, ahol az alfa pár az abszolút uralkodó [61, 62]. A kölykök egy-három éves kor között hagyják el a falkát és próbálnak más falkához csapódni vagy új családot alapítani. Több elmélet létezik a falkán belüli hierarchia viszonyokat illetően. Korábban úgy gondolták, hogy külön hierarchia vonatkozik a nőtényekre és a hímekre [63], amelyek vezetője az alfa nőstény illetve az alfa hím. Az alfa páron belül a hímé a domináns szerep. Jelenleg inkább az az elfogadott elmélet, miszerint nem létezik két külön hierarchia, de a szerepek megosztottak lehetnek. A domináns hím jellemzően a táplálékszerzés vadászat során vezeti a csapatot, a domináns nőstény feladata inkább a kölykök védelme, ellátása [64, 65]. Erősen monogámok. Általában csak egy alom születik egy falkában, a domináns páré, akik megpróbálják megakadályozni az ivarérett falkatagok szaporodását. Kellően sok táplálék, nagyobb falka esetén előfordulhat, hogy több alom is születik egy falkában. Kölyökgyilkosságok csak fogságban fordulnak elő [64, 65]. A falka jellemzően együtt vadászik, az ideális csoportméret a vadászathoz 4-6 farkas. Ennél nagyobb falka esetén vadászathoz szétválik a csapat. Az elejtett táplálék elosztása a domináns pár előjoga.

Korábban azt feltételezték, hogy ilyen erős hierarchikus dominanciaviszony jellemző az elvadult, kóbor (feral) kutya-falkákra is, illetve az egy háztartásban élő kutya-gazda viszonyokra.

Újabb kutatások azonban felhívják a figyelmet arra, hogy a domesztikáció hatása a kutya-falkán belüli viszonyokra nem elhanyagolható. A domesztikáció következtében a falka egyik fő feladata a közös táplálékszerzés, vadászat megszűnt, hiszen azt a gazda biztosítja a kutyák esetében. Illetve egy kutyákból álló csoport általában már nem egy család, nem az alfa pár leszármazottaiból áll [63].

Annak, hogy a kutya-falkák, illetve a háztartásban élő kutyák már nem egymás leszármazottai, fontos jelentősége lehet, ha megnézzük, hogy a dominancia viszonyok milyen módon alakulnak ki. Feltételezhetően a dominancia viszony asszociatív tanulással mélyül el [38, 66]. Nagy szerepe lehet az első dominancia harcnak, és annak, hogy akkor épp milyen állapotban van a két kutya. A második találkozásnál (ha még nem rendeztek a viszonyok) az első találkozás kimenetele már hatással van arra, hogy



ki kerül ki győztesként, domináns félként. Ha egy családot nézünk, akkor ott az új egyed kölyökként kerül be és elfogadja alárendelt szerepét.

Feltehetően a kutyacsoportok / falkák sokfélesége és a dominancia viszonyok mérésére alkalmazott eltérő módszerek együtt játszhatnak közre abban, hogy a kutyafalkák (csoportok) dominanciaviszonyait vizsgáló kutatások, a farkasfalkán végzett hasonló kutatásokkal ellentétben, sokszor egymásnak ellentmondóak.

Bár sokáig kétséges volt az is, hogy kóbor kutyafalkák stabil szociális kapcsolatot alakítanak-e ki [67], jelenleg elfogadottá vált, hogy a kutyák is képesek koherens szociális csoportot formálni [41, 68, 69]. A csoporton belül hosszútávú szociális kapcsolatokkal rendelkeznek, és közösen védelmezik a területüket más csoportokkal szemben.

Bár párok között általában egyértelműen meghatározható, hogy melyik fél a domináns, a teljes kutya csoportra kiterjedő hierarchiát nem minden esetben találtak. Egyes kóbor kutya csapaton végzett vizsgálatok szerint a dominancia viszonyok random oszlanak el a csoporton belül [41, 70].

Ezzel ellentétben, más kutatások stabil hosszútávú hierarchikus viszonyokat tártak fel [44, 68]. Azonban a farkasokkal ellentétben a dominancia és a szaporodási viselkedés között nem találtak összefüggést. A kóbor kutyák nem monogámok így nem beszélhetünk alfa párról [71]. Cafazzo et al. szerint a kor és a nem szerint alakulnak a dominancia viszonyok oly módon, hogy az idősebb kutya dominál, egy korcsoporton belül pedig a hímek dominánsak a nőstényekkel szemben [44]. Ehhez hasonló modellt javasolt korábban a farkasokra Zimen [72].

## **2.6 Zebrahal egyedfejlődése megtermékenyítéstől a gasztruláció befejeztéig**

A zebrahal (*danio rerio*, 1. ábra) ideális alanya az embriológiai kutatásoknak, mert embriója fejlődése korai szakaszában teljesen áttetsző, így mikroszkóp alatt könnyen vizsgálható, külső megtermékenyítésű, fejlődése gyors. Megtermékenyítéstől a kikelésig három nap telik el, ezalatt fő szervei kifejlődnek. Számos genetikai mutációja létezik amelyben például egy bizonyos típusú sejt teljesen hiányzik, nem jelenik meg,

vagy épp fluoreszcens fehérjéket termel, világít (lásd 3.3 fejezet). Ezeket már rutinszerűen használják kísérletek tervezéséhez, hipotézisek teszteléséhez.

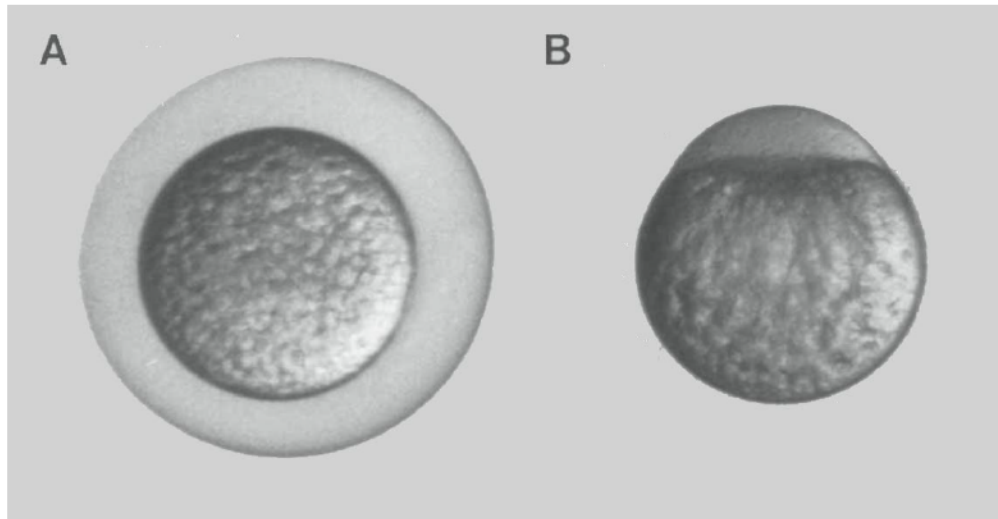


1. ábra: Zebrahal (*Danio rerio*). Trópusi eredetű édesvízi halfaj, hossza 3-4 cm, az embriológiai kutatások kedvelt példaállata. Forrás: [www.aquariopeixes.com.br](http://www.aquariopeixes.com.br)

A 6. fejezetben ismertetett munka a gasztruláció során kialakuló sejtmozgásokat vizsgálja, így ebben a fejezetben a zebrahal egyedfejlődéséből a gasztruláció ismert folyamatát és az azt megelőző fejlődési stádiumokat fogom röviden áttekinteni [73–75].

### 2.6.1 A megtermékenyítéstől a gasztrulációig

A zebrahalnak a csontoshalakra jellemzően poly-telolecithalis petesejtje van, azaz a szikanyag a vegetatív póluson koncentrálódik, gömb formájában, míg a sejtmagot tartalmazó citoplazma az animális póluson helyezkedik el (2. ábra).



2. ábra: Zebrahal zigóta. (A) Megtermékenyítés után közvetlenül. A képen látható a korionnak nevezett védőburok is. (B) Egy sejtés állapot, megtermékenyítés után 10 perccel (a korion el lett távolítva, nem látható). A szikanyag gömb formájában alul látható, a citoplazma felette helyezkedik el. A zigóta átmérője ~1mm. Forrás: [74].

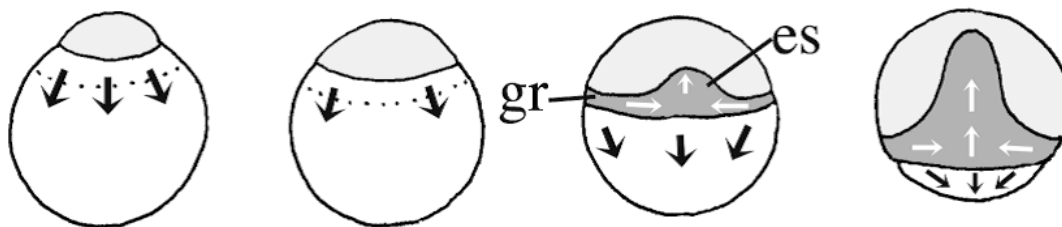
Az egész embriót egy védőburok (korion) veszi körül. Az embrionális fejlődés kezdeti szakaszát az 512 sejtés állapotig az anyától kapott RNS-ek irányítják, ezután veszik át az irányítást a zigóta (megtermékenyített petesejt) génjei. Az első osztódások során az embrió nem növekszik, csak sejtjeinek száma nő, így ezek az osztódások rendkívül gyorsan mennek végbe.

A petesejt átmérője körülbelül 1 mm, szabadszemmel is látható. A megtermékenyítést követően körülbelül 40 perccel történik az első sejtosztódás. A zigóta ezután meroblastikus barázdálódáson megy keresztül, azaz olyan osztódásokon, amelyek csak az animális, szikben szegény citoplazmát osztják fel, a szikanyag egyben marad. Az első hat osztódás, amelyet barázdálódásnak hívunk szimmetrikusan és szinkronizáltan zajlik, ezalatt az egy sejtől 64 sejt keletkezik (ezt 64 sejtés állapotnak hívják). A barázdálódás a megtermékenyítéstől számítva körülbelül 2,25 óra múlva fejeződik be. Ezen belül az első három osztódás során keletkező sejtek (blastomérák) citoplazma hidakon keresztül továbbra is kapcsolatban maradnak az egybefüggő szikanyaggal. A negyedik osztódás az első olyan alkalom, amikor a 16 sejtés állapot 4 centrális sejtje elveszíti kapcsolatát a szikanyaggal, ezeket a sejteket már teljes plazmamembrán

határolja. A barázdálódás utolsó osztódása a korábbi osztódásoktól eltérően nem vertikális hanem horizontális (azaz az embrió, mint gömb felszínével párhuzamos). Így két egymás fölött elhelyezkedő sejtréteg alakul ki.

A barázdálódást az úgynevezett blastula stádium követi, ami a megtermékenyítéstől számítva 2,25 órától -5,25 óráig tart. Ezalatt az osztódások síkja már nem meghatározott és nem szinkronizált. A tizedik osztódás során a marginális sejtek (amelyek citoplazma csatornán keresztül kapcsolatban állnak a szikanyaggal) sejtmagjukat és citoplazmájukat a szikanyagba juttatják, így egy sejtmagokban gazdag, szik syntytiális réteg keletkezik (yolk syntytial layer, YSL) a szikanyag csírákorong felőli részén. Ettől kezdve csak olyan sejtek maradnak a csírákorongban, amelyeket minden oldalról plazmamembrán határol. Kevéssel ezután a legkülső sejtréteg elkülönül és egy egyrétegű epithéliális típusú burkoló sejtréteget peridermát (enveloping cell layer, EVL) formál, amely körülveszi és védi a blasztoderma többi, mélyebben elhelyezkedő sejtjeit (deep cells, DEL).

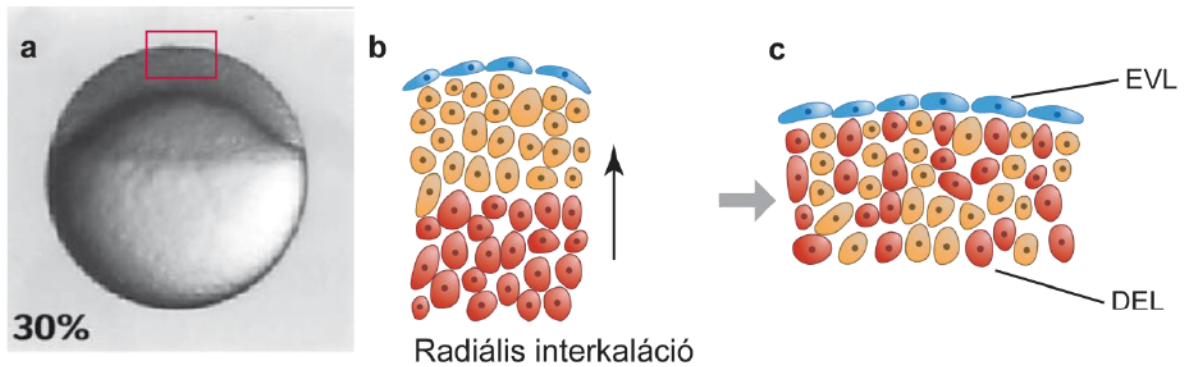
Ezután kezdődik az epibóliának nevezett folyamat (3. ábra) amely során a YSL, DEL, EVL körbeveszi a szikanyagot. Ez legegyszerűbben úgy képzelhető el mintha valaki úszósapkát húzna a saját fejére (a sapka a három sejtréteg, a fej a szikanyag).



3. ábra: Az epibólia folyamata. A fekete nyilak az epibólia irányát, a fehér nyilak a hypoblast réteg (sötétszürke jelölés) mozgásirányát mutatják. Az embriópajzs (es) területén ingresszálódó hypoblast réteg anterior irányba vándorol, míg a laterális hypoblast réteg dorzális irányba áramlik. Forrás: [76].

Az epibólia a DEL sejtek radiális interkalációjával kezdődik, amely során a mélyebben fekvő DEL sejtek felfelé nyomulnak a többi sejt közé (4. ábra). Ezzel a blasztoderma elvékonyodik, marginális része pedig távolodik a középponttól, és elkezd

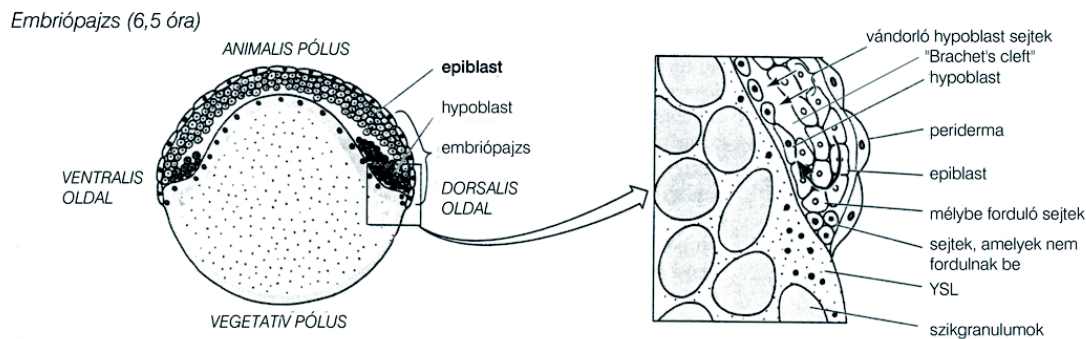
körbevenni a szikanyagot. Ezzel egy időben a szikanyag benyomul az interkalálódó DEL sejtek helyére (30 % epibólia, 4. ábra).



4. ábra: Az epibólia folyamata a blastoderma sejtek radiális interkalációjával indul meg. (a) az zebrahal embrió mikroszkópos képe 30 %-os epibóliánál. (b,c) A mélyebben fekvő DEL sejtek a radiális interkaláció során felfelé nyomulnak a felettük elhelyezkedő sejtek közé. Forrás: az ábra a [73] cikk 1. ábrájának módosítása.

### 2.6.2 Gasztruláció

A gasztruláció során alakul ki a három csíralemez: ektoderma, mezoderma, endoderma [73, 77, 78]. A zebrahalnál ez az 50% -os epibóliától, azaz amikor a csírákorong félig körbevette a szikanyagot a teljes 100% -os epibóliáig tartó fejlődési stádiumot jelenti. Erre a szakaszra a legjellemzőbbek a gyors, nagymértékű sejt vándorlások, hirtelen alakváltozások. A folyamat elején, amikor a csírákorong félig körbevette a szikanyagot, az epibólia megtorpan, a csírákorong szélén a sejtek felszaporodnak és egy megvastagodott gyűrűt képeznek, ezt hívják csíráövnek (germ ring). A csíráöv területén a DEL rétegből egyesével sejtek fordulnak befelé a szikanyag irányába, a befordulással együtt a sejtek típusa (génexpressziós mintázata) is megváltozik, ezeket a sejteket nevezik hypoblast sejteknek, melyekből később a mezoderma és az endoderma lesz (5. és 6. ábra).



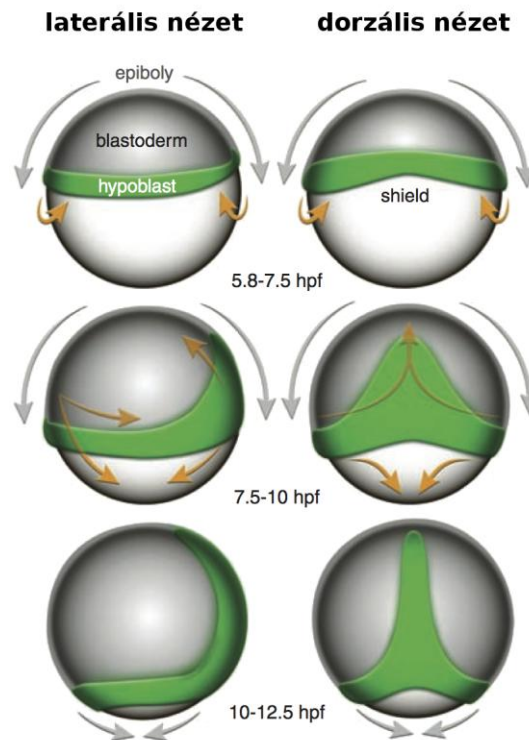
5. ábra: Sejtvándorlások a gasztruláció során (laterális nézetben 50% epibóliánál). Az embriópajzs területe nagyítva is látható. A csíraöv területén beforduló sejtek formálják a hypoblast sejtréteget, a nem beforduló sejtek alakítják ki az epiblast réteget. Forrás: [http://anatomia.elte.hu/Anatgyak/A-gyakorlatok/06\\_Halak/hal-fejlodes.pdf](http://anatomia.elte.hu/Anatgyak/A-gyakorlatok/06_Halak/hal-fejlodes.pdf)

A sejtek egyenként történő befordulását a hal, egér illetve csirke embrióban ingresszióknak (ingression) nevezik, ezzel elkülönítve a például béka embrió gasztrulációja során megfigyelhető involúciótól (involution), amikor egy teljes sejtlemez (cell sheet) egységesen fordul be úgy, hogy a sejtek együtt maradnak és megőrzik szomszédaikat. Az ingresszió kezdetével egy időben megindul a konvergens extenzióknak (CE) nevezett folyamat [73, 77–79], amelynek során az epiblast és hypoblast sejtek az embrió majdani dorzális oldala felé áramlanak, ennek első látható jele, hogy a csíraöv a dorzális oldalon egy ponton megvastagszik kialakítva az úgynevezett embriópajzst vagy embrionális organizátort (5. ábra). Az organizátor elnevezés arra utal, hogy az embrió ventrális oldalára egy másik embrióból átültetve képes indukálni egy teljes második embrionális tengely kialakulását (második fej és a gazda szervezetből származó idegrendszerrel együtt).

Az embriópajzs területén beforduló hypoblastot axiális hypoblastnak nevezik, mivel az embrió hossz tengelyének kialakításában vesz részt. Az axiális hypoblast először beforduló sejtcsoportját prekordális lemez (prechordal plate, PL) sejteknek hívják. A PL sejtek a befordulás után gyors csoportos migrációval haladnak az animális pólus felé (lásd 7. ábra, 2.6.3. és 6. fejezet).

A csíraöv embriópajzson kívüli területén beforduló sejtek a paraaxiális hypoblastot alkotják. A paraaxiális hypoblast sejtvándorlással (a korábban említett CE-

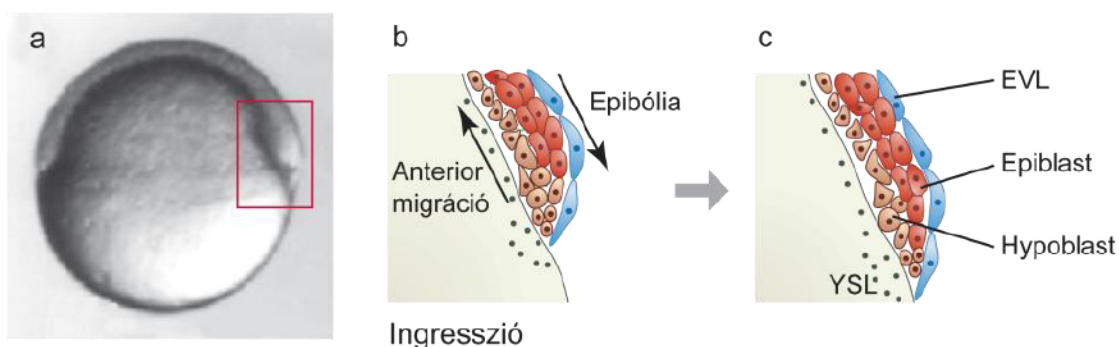
nak nevezett sejtátrendeződés során) dorzális irányba vándorol (6. ábra). A DEL réteg nem beforduló sejtjei alkotják az epiblast réteget, amiből később az ektoderma alakul ki. A konvergens extenzió során a dorzális oldal felé áramló sejtek medio-laterális interkalációja következtében (a sejtréteg „összecsúsása”) az embrionális tengely a laterális irányban vékonyodik, AP (antero-posterior) irányba pedig megnyúlik miközben az epibólia folyamata tovább halad egészen addig amíg a blastoderma teljesen körbeveszi a szikanyagot.



6. ábra: A teljes (axiális és paraaxiális) hypoblast sejtréteg áramlása a gasztruláció során. A szürke nyilak az epibólia mozgásirányát, a sárga nyilak a hypoblast mozgásirányát jelölik. A hypoblast sejtréteg az 50 %-os epibóliánál meginduló sejtingresszióval keletkezik. A dorzális oldalon az embriópajzs (shield) területén beforduló sejtek gyors migrációval alakítják az embrió axiális tengelyét. A laterális hypoblast a dorzális irányba halad a konvergens extenzió (CE) nevezett folyamat során. A teljes hypoblast körülbelül 1500 sejtől áll mire az ingresszió folyamata befejeződik [80].

### 2.6.3 Prekordális lemez sejtek migrációja

Az embriópajzs területén először beforduló hypoblast sejteket, amelyek a *gooseoid* gént expresszálják, nevezik prekordális lemez sejteknek (későbbiekben PL sejtek, lásd 2.6.2 fejezet). A PL sejtek mozgása, a csoportos sejtmozgás egy tipikus példája [81–83]. A PL sejtek az embriópajzs területén egyénileg ingresszálódnak [84], majd az szikanyag és az epiblast sejtréteg között gyors irányított mozgással vándorolnak az embrió animális pólusa felé (lásd 6. fejezet, 7. ábra, [1. video](#)<sup>1</sup>). A csoportot alkotó sejtek száma az ingresszió következtében folyamatosan nő, 50-70% epibólia között körülbelül 500 PL sejt keletkezik és indul meg az animális pólus (az embrió későbbi anterior iránya) felé (lásd később 6. fejezet).



7. ábra: (a) A zebrahal embrió mikroszkópos képe 50 %-os epibóliánál, a gasztruláció kezdete. Az embriópajzs területe nagyítva is látható (b,c). Az embriópajzs területén beforduló hypoblast sejtek gyors anterior irányú migrációval haladnak az animális pólus irányába a szikanyag (YSL) és az epiblast sejtréteg között. Az epiblast sejtréteget egyrétegű periderma (EVL) borítja. Az először beforduló körülbelül 500 sejt alkotja a prekordális lemez struktúráját. Forrás: az ábra, a [73] cikk ábrájának módosítása.

A vándorlás mechanizmusa nem ismert, eddigi kutatások nem találtak olyan jelzőanyagokat, amelyek kijelölhetnék a sejtek számára az útirányt [85]. Kísérletek azt mutatják, hogy a hypoblast sejtek (nem csak a csoport frontális részén de a csoport közepén elhelyezkedő sejtek is) aktinban gazdag citoplazma nyúlványokat képezve aktív migrációval vándorolnak [86]. Kiderült, hogy az E-cadherin (ami egy jól ismert sejt-sejt adhéziós molekula, melyet mind az epiblast mind a hypoblast sejtek termelnek)

<sup>1</sup> [http://hal.elte.hu/~zsuzsaakos/diss/gscGFP\\_H2ABFP.avi](http://hal.elte.hu/~zsuzsaakos/diss/gscGFP_H2ABFP.avi)



termelése fokozott a epiblast sejtekhez képest [87], lehetséges hogy ennek szerepe lehet abban hogy a hypoblast sejtek gyorsan tudjanak haladni előre miközben sejt-sejt kapcsolataikat (más hypoblast illetve epiblast sejtekkel) dinamikus lebontják és újraépítik. Kérdéses hogy mihez képest tudnak animális irányba elmozdulni a sejtek. Az epibólia 65%-áig nem detektálható fibronectin (amit jellemzően szubsztrátként használnak a sejtek az előrehaladáshoz) és csak az epibólia 80%-ától figyelhető meg számottevő mennyiség az epiblast-hypoblast határon illetve a szikanyag-hypoblast között [88, 89]. Egyes elképzelések szerint a hypoblast sejtek a felettük elhelyezkedő epiblast réteget használják szubsztrátnak a vándorláshoz migrációjuk kezdetén [73, 84], erre az is utal hogy a hypoblast és epiblast sejtek egymással érintkeznek és egymás felé nyúlványokat képeznek. Az epiblast a lazább hypoblast réteghez képest egy kompaktabb, egybefüggő sejtréteget alkot [84], amely a gasztruláció elején (50% epibólia) az epibólia mozgásnak megfelelően az animális irányba mozog [73, 80]. Későbbi mozgását az epibólia iránya és a konvergens extenzió folyamata együtt jellemzi, ennek következtében a dorzális oldalon rövid időre kialakul egy zóna amelytől anterior irányba (animális pólus felé) az epiblast sejtek anterior irányú, attól posterior irányba pedig posterior irányú mozgást végeznek [90]. Érdekes megjegyezni, hogy egy a szikanyag (YSL) mozgását vizsgáló kutatás szerint a paraaxiális hypoblast sejtek migrációja (CE mozgása) indítja be a YSL azonos irányú áramlását [91].

Transzplantációs kísérletek azt mutatják, hogy a csoport elé transzplantált sejtek önállóan nem képesek vándorolni, lassú random mozgást végeznek. Amint a csoport utoléri őket, a csoporthoz csatlakozva képesek a gyors irányított mozgásra [82].

### 3 Alkalmazott kísérleti módszerek, elemzési technikák

#### 3.1 GPS készülékek és rögzítésük

Az ELTE Biológiai Fizika tanszéke élen jár a GPS készüléket használó kutatási módszerek alkalmazásában és fejlesztésében. Először 2008-ban végeztünk olyan kutatásokat, ahol GPS készülékekkel rögzítettük madarak (vándorsólyom és fehér gólya) háromdimenziós repülési útvonalát [56, 92]. Később ezt a módszert alkalmaztuk a csoportos mozgás vizsgálatokban [53, 59]. A készülékek készen kapható modulokból (GPS vevő, GPS antenna, lítium-polimer akkumulátor, memória) fejlesztettük úgy, hogy optimálisak legyenek az adott méréshez. Az első generáció 1 Hz-es adatgyűjtésre volt képes [56]. A jelenlegi fejlesztés (8. ábra) 10 Hz-el működik, nem csak pozíció meghatározásra [59], de az állatok viselkedésének vizsgálatára is alkalmas a beépített háromirányú gyorsulásmérőnek, és giroszkópnak köszönhetően [93]. Így akár a galambok szárnycsapási illetve a kutyák légzési frekvenciáját is képes mérni. A GPS készülékek technikai megvalósítása saját munkán felül Csiszér Miklósnak és Dankó Tibornak köszönhető (korábbi vevők), a legújabb vevő pedig Vásárhelyi Gábor tervező munkájával valósult meg.

Ezen dolgozatban leírt kutatásokban két különböző GPS vevőt használtunk. A korábbi fejlesztésű GPS vevő, mely az U-blox, LEA-5H modulra épül, másodpercenként 5, összesen 30 000 adatpontot tud rögzíteni (későbbiekben 5 Hz-es GPS), tömege 16 g, 2,5 cm széles, 4,5 cm hosszú, magassága 1,5 cm. A későbbi fejlesztésű GPS vevő (10 Hz-es GPS-INS készülék), a kereskedelmi forgalomban kapható, Global Top által forgalmazott, Gmsu1LP modulra épül. 10 pozíció adatot képes rögzíteni másodpercenként, ezen felül a készülék egy 100 Hz-es adatrögzítési frekvenciára képes IMU egységgel (Inertial Measurement Unit) lett egybeépítve. Az IMU egység háromirányú gyorsulás mérőt, giroszkópot, és hőmérőt tartalmaz. Teljes tömege 13 gramm, amely tartalmazza a lítium-polimer akkumulátort is, mérete 2,5 x 4,5 x 1,2 cm (a készülék részletes specifikációja itt található: [GPS-INS logger datasheet](http://hal.elte.hu/~zsuzsaakos/diss/GPSINS.pdf)<sup>2</sup>). A 4.1. és a 5. fejezetben leírt kutatáshoz az 5 Hz-es GPS készüléket, a 4.2. fejezetben ismertetett

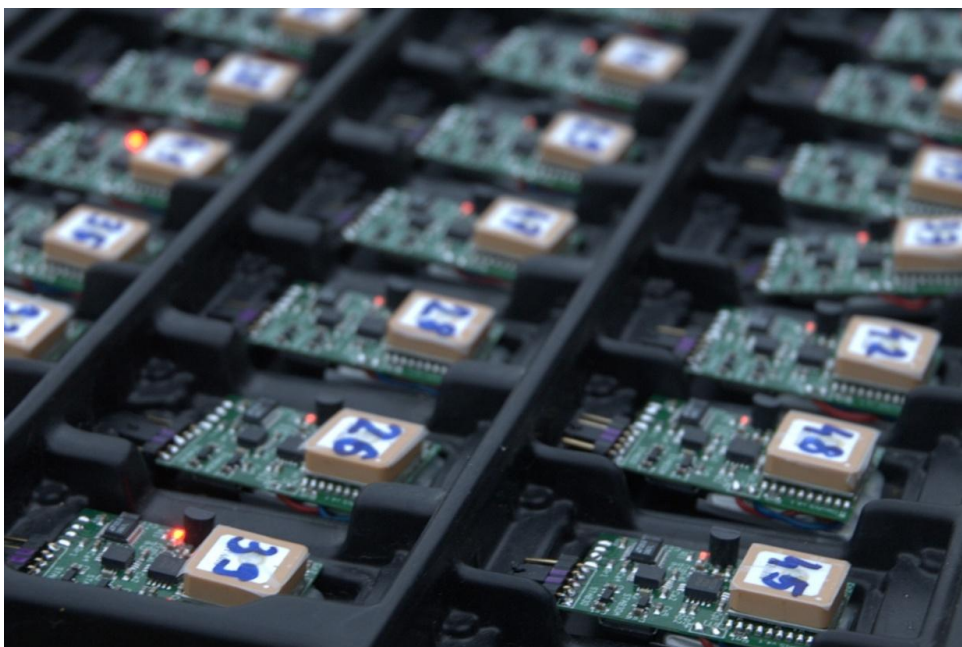
---

<sup>2</sup> <http://hal.elte.hu/~zsuzsaakos/diss/GPSINS.pdf>

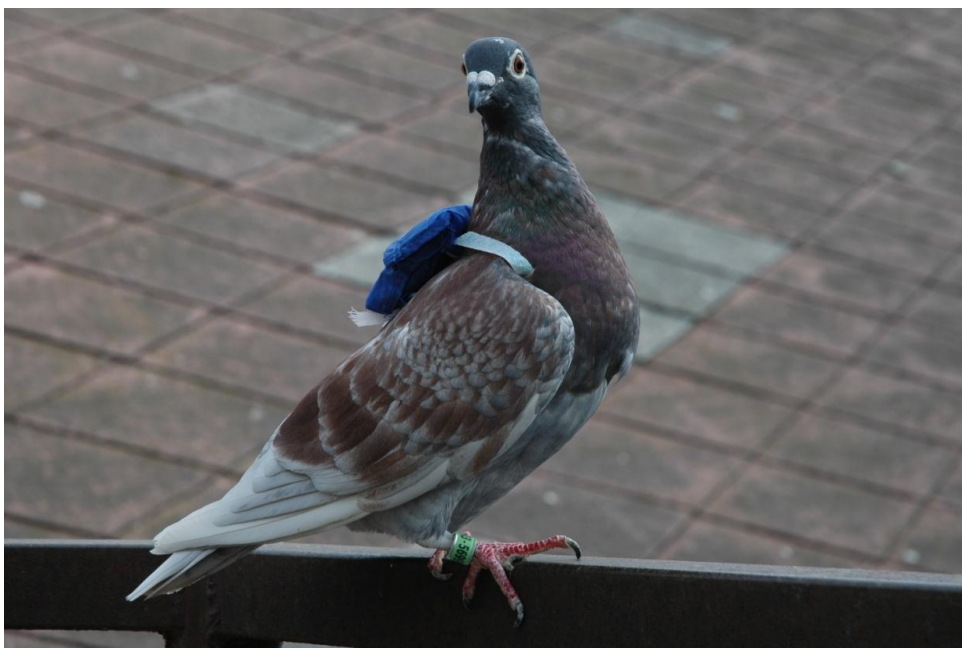
mérésekhez a 10 Hz-es GPS-INS készülékkal nyert pozíció adatokat használtuk fel. A GPS készülékek a saját memóriájukba rögzítették az adatokat a mérések során, amelyeket az egyes mérések között számítógépre töltöttünk le.

A GPS készülékeket a kutatások során galambokra (9. és 10. ábra), kutyákra (11. ábra) és gazdájukra rögzítettük. Galambok esetén a rögzítésre két féle különböző módszert alkalmaztunk. Egyik esetben a GPS készüléket saját fejlesztésű, hátizsák szerű hámmal raktuk fel a madarakra, melynek gumis pántja a madár begye előtt keresztveződött [53]. A hátizsák tervezésénél szempont volt, hogy minél könnyebb legyen, a lehető legkisebb mértékben zavarja a madarakat a repülésben, és egyszerűen, az állatok számára minél kevesebb stresszel lehessen felhelyezni. Annak érdekében, hogy a mérés idejére a madarak megszokják a hátizsákot és a plusz terhet, a GPS készülékkal azonos tömegű és nagyságú gyurma nehezékekkel tréningeztük a mérésben résztvevő galambokat, a mérést megelőző hetekben. A 4.2. fejezetben szereplő kísérlet során [59] egy másik GPS rögzítési módszert alkalmaztunk, amely hátizsák helyett, tépőzárat használ a GPS készülék rögzítésére. Ilyenkor a galambok hátáról a GPS készülék nagyságával azonos felületen rövidre (3-4mm) vágtuk a tollakat, és ehhez ragasztottuk a tépőzár egyik felét. A tépőzár másik felét a GPS készülékhez rögzítettük. Ez utóbbi módszer előnye a hátizsákkal történő rögzítéssel szemben, hogy feltehetően még kevésbé befolyásolja a madarak repülését, mivel a szárnyakhoz egyáltalán nem ér hozzá semmi. Hátránya, hogy minden évben a vedlési időszakban, mikor a galambok levedlik a tollaikat, levedlik a tépőzárat is. Így ebben az időszakban nem vehetnek részt a mérésekben. Mindkét módszerről elmondható hogy nem okoz károsodást a galamboknak.

A 5. fejezetben tárgyalt kutatások során kutyákra és gazdájukra rögzítettünk GPS készüléket. A kutyák szokványos kutyahámot viseltek, a GPS készülékeket ehhez a hámmhoz rögzítettük, ügyelve arra, hogy antennával felfelé helyezkedjenek el, és minél kevesebbet tudjanak elmozdulni a kutyához képest (11. ábra). A gazda a vállára rögzítve viselt ugyanolyan típusú GPS készüléket, mint a kutyák.



8. ábra: GPS-INS készülékek, amelyek egy 10 H-z-es GPS vevőből (Global Top, Gmsu1LP modul) és egy 100 Hz-es IMU egységből (háromirányú gyorsulás mérő, giroszkóp, hőmérő) állnak. Tömegük 13 gramm, méretük 2,5 x 4,5 x 1,2 cm ([GPS-INS logger datasheet](#)<sup>2</sup>). Fotó: Ákos Zsuzsa.



9. ábra: Galamb, hámmal rögzített GPS készülékkal a hátán. A GPS készülék az erre a célra tervezett, könnyű anyagból készült tépőzárral zárható hátizsákban helyezkedik el, és egy, a begy előtt keresztveződő gumis pánt rögzíti a madárhoz. Fotó: Ákos Zsuzsa



10. ábra: Galambok tépőzáras módszerrel rögzített GPS készülékkal a hátukon, elengedés közben. A GPS rögzítéséhez galambok hátáról a GPS készülék nagyságával azonos felületen rövidre vágják a tollakat, és tépőzárattal ragasztanak rá. A tépőzár másik fele a GPS készülékhez van rögzítve. Fotó: Ákos Zsuzsa



11. ábra: A hámphoz rögzített GPS készüléket viselő magyar vizsla. Fotó: Ákos Zsuzsa

### 3.2 GPS pályaadatoktól követési hálózattig

A 4. és 5. fejezetekben a csoporton belüli vezető-követő viszonyok feltárásához, a következő analízist végeztük el.

A GPS készülékből nyert 5 vagy 10 Hz-es (lásd korábban a két különböző készülék leírását) geodéziai koordinátákban lévő pozíció adatokat Local Flat Earth Approximation módszer használatával számoltuk át Descartes koordináta-rendszerbeli  $x$ ,  $y$  és  $z$  koordinátákká. A pozíció adatokat az 5 Hz-es GPS készülék esetén Gauss szűrővel simítottuk ( $\sigma = 0,4$  s) és B-spline illesztéssel folytonos útvonallá alakítottuk, a később használt 10 Hz-es készülék adatait simítás nélkül használtuk fel.

A csoporton belüli vezető-követő viszonyok meghatározásához a statisztikus fizika inspirálta korrelációs függvényeket használtunk. Arra voltunk kíváncsiak, hogy mely egyedek kezdeményezik az irányváltást, ennek meghatározásához a következő módon definiált időeltolt-iránykorrelációs függvényt alkalmaztuk:

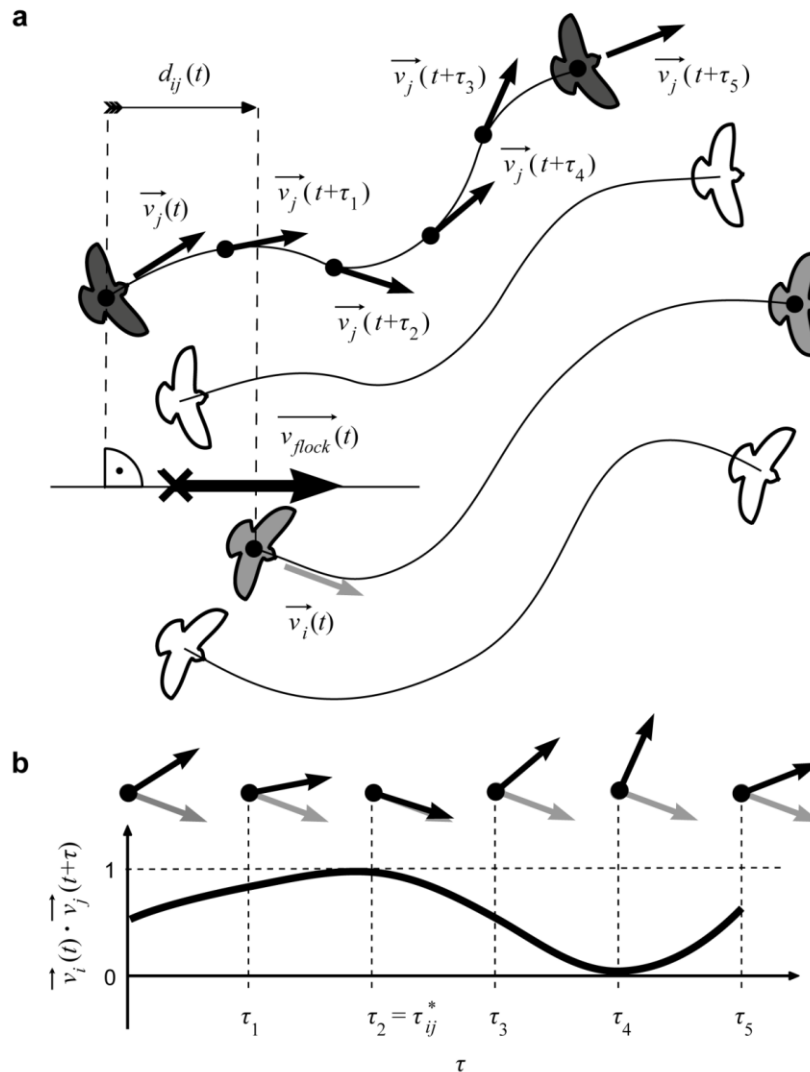
$$C_{ij}(\tau) = \langle \vec{v}_i(t) \cdot \vec{v}_j(t + \tau) \rangle_t \quad (3.2.1)$$

ahol  $i$  és  $j$  a csoporton belüli két egyed ( $i \neq j$ ),  $\vec{v}_i(t)$  az  $i$  egyed  $t$  időbeli normált sebességvektora,  $\vec{v}_j(t + \tau)$  a  $j$  egyed normált sebességvektora a  $t + \tau$  időpontban.  $C_{ij}(\tau)$  tehát megadja, hogy két pálya, különböző  $\tau$  idő eltolásokra, a teljes közös mozgási időre átlagolva mennyire korrelál. A definícióból adódóan  $C_{ij}(\tau) = C_{ji}(-\tau)$ . A korrelációs függvény  $C_{ij}(\tau)$  maximuma,  $C_{ij}(\tau_{ij}^*)$  jelöli ki azt a jellemző  $\tau_{ij}^*$  időeltolási értéket, amennyivel a  $j$  egyed irányváltásai követik az  $i$  egyed irányváltásait.  $\tau_{ij}^*$  pozitív értéke esetén ez úgy értelmezhető, hogy  $i$  vezet. Itt is igaz, hogy  $\tau_{ij}^* = -\tau_{ji}^*$  (ha  $i$  vezeti  $j$ -t akkor  $j$  követi  $i$ -t). Annak érdekében, hogy kiszűrjük a nem valódi kölcsönhatásokat, csak akkor számoltunk követési időt, ha két útvonal erősen korrelált,  $C_{ij}(\tau_{ij}^*)$  egy küszöbérték ( $C_{min}$ ) felett volt, (jellemzően  $C_{min} = 0,9$  küszöbértéket választottuk, vagy több különböző értékre adtuk meg az eredményeket). Az így meghatározott párok közötti  $\tau_{ij}^*$  követési időket használtuk fel arra, hogy a csoporton belüli követési viszonyokat

hálózatos formában megjelenítsük (17. ábra b panel), illetve vizsgáljuk a csoporton belüli vezető-követő viszonyok változását. A csoporton belüli lineáris rangsort is ennek segítségével definiáltuk úgy, hogy  $\tau_{ij}^*$  követési időket átlagoltuk  $i$  egyedre és a csoport összes többi tagjára, így kaptunk egy, nem párokra, hanem az egyes egyedekre jellemző értéket, amelyet  $\tau_i$ -vel jelöltünk.  $\tau_i$  megmutatja, hogy egy adott egyed irányválasztása a csapat átlagos mozgását mennyivel előzi meg vagy marad le tőle. Amennyiben csoporton belül a követési kapcsolatrendszer hierarchikus, és tranzitív, akkor ez a  $\tau_i$  érték jellemzi az egyednek a követési hierarchiában elfoglalt helyét.

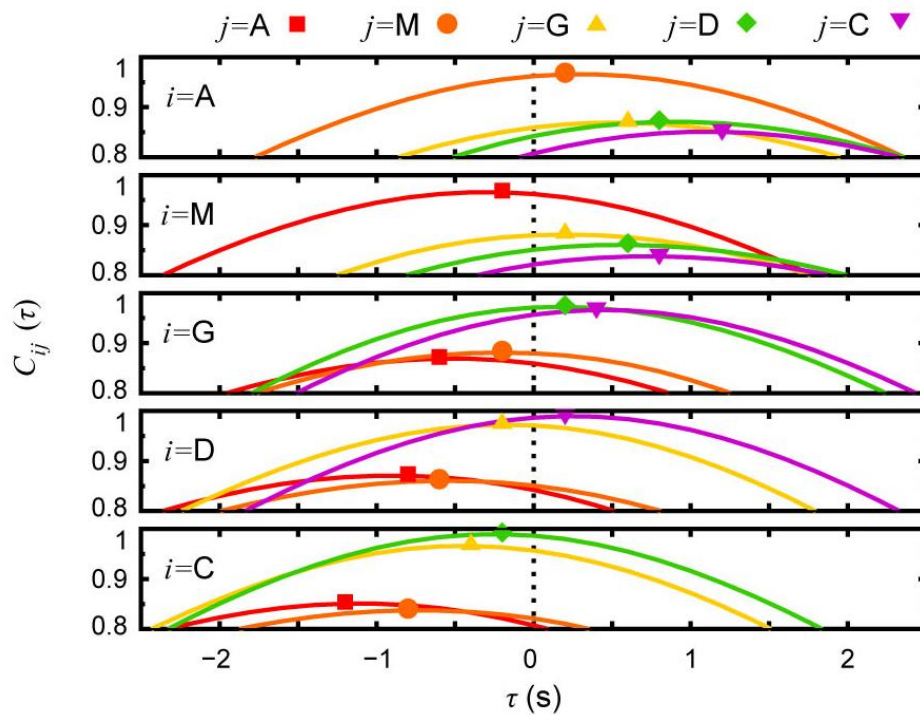
A 4.1 és a 4.2 fejezetekben a párokra jellemző követési időket  $\tau_{ij}^*$  és az egyedek csoporton belül elfoglalt rangjára jellemző  $\tau_i$  mennyiségeket fogom használni a csoporton belüli követési viszonyok vizsgálatához.

Az 5. fejezetben használt módszer ettől kismértékben eltér [94]. A különbség abból adódik, hogy ebben a kísérletben kutyák esetében szerettünk volna követési adatokat kinyerni. A kutyák mozgása azonban jelentősen különbözik a galambokétól. Míg a galambok mozgása általában a teljes mérés (egy repülés alatt) erősen korrelált, addig a kutyák pályája jellemzően nem mutat rendezettséget az idő nagy részében, csak rövid időszakokban futnak együtt. Mivel ezekben a rövid időszakokban akartuk mérni a pillanatnyi vezető-követő viszonyokat ezért a korábban írt 3.2.1 egyenletben definiált időeltolt korrelációs függvényt nem a teljes mérés időtartamára, hanem rövidebb (6 másodpercesnek választott) időablakra alkalmaztuk. Egyedek között egy adott pillanatban az interakció feltételének azt szabtuk, hogy a  $C_{ij}(\tau_{ij})$  értéke az időablakra elegendően magas legyen ( $> 0,95$ ). Ebben az esetben a korrelációs függvény maximumához tartozó párok közötti időeltolási érték nem egy teljes mérésre jellemző, hanem pillanatnyi vezető-követő viszonyt határoz meg. A csoporton belüli párok közti átlagos követési viszonyt jellemző  $\tau_{ij}^*$ -ot, ezen pillanatnyi értékek eloszlásának vizsgálatából nyertük (lásd 5.2.1 fejezet).



12. ábra: A párok közötti időeltolás szemléletes jelentése. a) a csoporton belül kiemelten látszik  $j$  madár hat időpontban vett, pálya menti normált sebességvektora (fekete nyilak), és  $i$  madár  $t = 0$  időben vett normált sebességvektora (szürke nyíl). b)  $i$  és  $j$  madár normált sebességvektorainak skalárszorzata különböző  $\tau$  időeltolások esetén. Az adott példán, az adott  $t = 0$  időpontban  $j$  madár  $2\tau$  időkéssel követi  $i$  madarat.





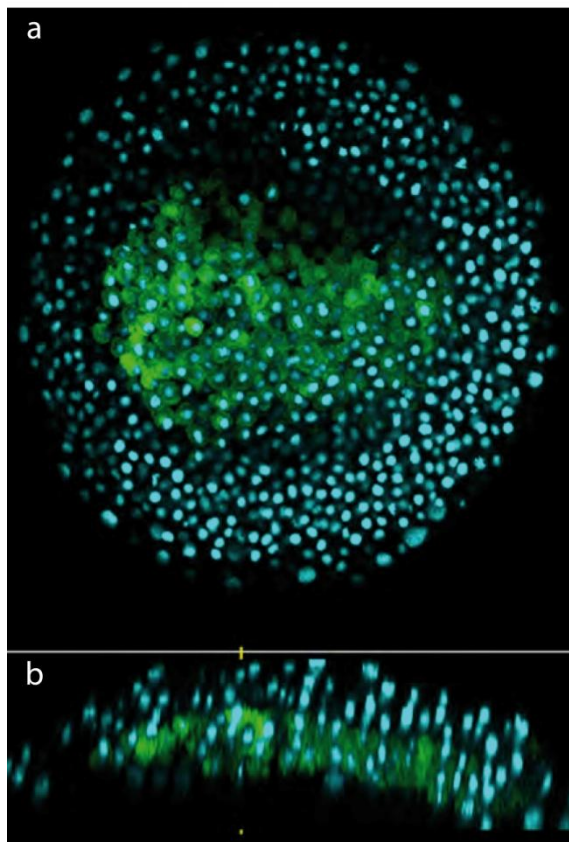
13. ábra: Párok közti  $\tau_{ij}^*$  időközés meghatározása. Az ábra 5 (A, M, G, D, C – vel jelölt) egyed között mutatja a  $C_{ij}(\tau) = \langle \vec{v}_i(t) \cdot \vec{v}_j(t + \tau) \rangle_t$  függvény értékének alakulását, egy teljes mérésre vett időátlagolást követően. A maximum értékeket,  $\tau_{ij}^*$ -t a szimbólumok jelölik. Az ábra a 4.1. fejezetben leírt mérésben szereplő galambcsapat egy repüléséből számolt értékeket mutatja.

### 3.3 Kísérleti módszerek *in vivo* csoportos sejtmozgás vizsgálatához

Az embriológia kutatások széles körben alkalmazzák az elérhető genetikai és sejtbiológia módszereket és a legújabb mikroszkópos technikát. Egyik oka, hogy a zebrahal széles körben elterjedt alanyává vált ezeknek a kutatásoknak, hogy számos genetikai mutációja létezik, melyek vizsgálatát kombinálva egyéb genetikai módszerekkel (például géncsendesítési eljárásokkal, fluoreszcens sejtjelölő technikával) számos hipotézis viszonylag gyorsan tesztelhető.

A 6. fejezetben a prekordális lemez vizsgálatához transzgenikus *gsc*:GFP zebrahal embriókat vizsgáltunk. Erre a genetikai mutációra jellemző, hogy a *gooseoid* gént (*gsc*) expresszáló sejtjei zöld fluoreszcens proteint is termelnek (GFP, 14. ábra, [1.](#)

[video](#)<sup>1</sup>, [83, 95]). Ezzel a PL sejtcsoport (melyre jellemző a *gsc* gén expressziója) elkülöníthetővé válik a többi sejtől (epiblast, EVL, YSL). A sejtek egyéni követésének érdekében az embriót egysejtes állapotban sejtmag hisztonfehérjéhez kötött kék fluoreszcens proteint kódoló RNS-el injektáltuk (H2A:BFP, 100 pg), így az embrió összes sejtmagjába tovább öröklődött a kék jelölés.

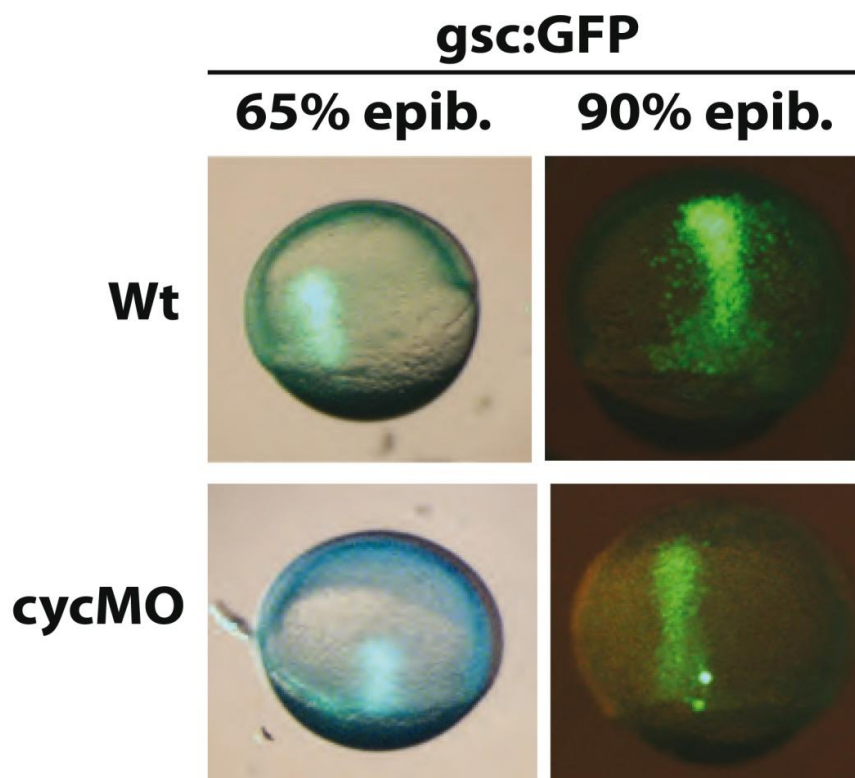


14. ábra: Prekordális lemez migrációjáról készült mikroszkópos felvétel egy képkockája. Az embrió (a) dorzális és (b) laterális nézetben látható. A PL sejtek a képen zöldek (*gsc*: GFP transzgenikus vonallal dolgoztunk, ahol a PL sejtek zölden fluoreszkálnak). A sejtmagok kékek (az embriót egysejtes állapotban H2A:BFP mRNS-el injektáltuk). A teljes mikroszkópos felvételen a PL sejtcsoport migrációja az első PL sejtek megjelenésétől ~2 óra időtartamban látható. A videó itt található: [1. video](#)<sup>1</sup>.

Az embrió 28,5 °C –on fejlődött. A gasztruláció megindulása előtt az embriók korionját kézzel távolítottuk el. Az embriópajzs megjelenését követően, a mikroszkópos felvétel készítéséhez E3 tápanyagot tartalmazó agaróz gélbe ágyasztuk úgy, hogy az embriópajzs felfelé helyezkedjen el (a mikroszkóp látószögébe essen). A felvételeket multifoton mikroszkóppal rögzítettük, körülbelül 2 óra időtartamot vettünk fel, ami az

50-60%-os epibóliától a 70-80%-os epibóliáig tartó embrionális fejlődési szakasznak felel meg. A felvételek 100 s / képkocka időbeli felbontással készültek, térbeli felbontásuk vízszintesen (xy-irányban) 0,98  $\mu\text{m}$  függőlegesen (z irányban) 4,8  $\mu\text{m}$ . A mikroszkópos felvételtől IMARIS elemző szoftver segítségével nyertük ki a sejtek háromdimenziós útvonalait.

A PL sejtek számának csökkentésére (6.1. fejezet) kétféle módszert alkalmaztunk. Egyik esetben az embriót egysejtes állapotában *cyclops* morpholino RNS-el (cyc MO, 1 ng) injektáltuk, hasonlóan a [96] cikkben alkalmazott módszerhez. A morpholino géncsendesítésre használt rövid RNS molekula (~25 bázispár hosszú), működési elve, hogy specifikusan hozzákötődik egy adott, a sejt által termelt mRNS molekulához (antiszenz párja a cél mRNS-nek) így meggátolja a transzlációt (mRNS-ről fehérje képződését). Így a morpholino típusától és mennyiségétől függően, különböző gének expressziója szabályozható módon csendesíthető. A *cyclops* gén egy növekedési faktort kódol (TGF  $\beta$ ), amely szükséges a PL sejtek kialakulásához, így a *cyclops* gén csendesítése a PL sejtek számának csökkenését idézi elő (15. ábra, lásd még 6.1. fejezet 29. ábra).



15. ábra: A PL sejtek számának csökkenése cyc MO hatására. Az ábra felső részén normál fejlődésű embrió látható (65 és 90 %-os epibóliánál). A PL sejtek zöld fluoreszcens fehérjét expresszálnak. Az kép alsó felén a cyc MO-val injektált embrió látható. Megfigyelhető, hogy a cyc MO-val kezelt embrióban kevesebb PL sejt alakult ki (lásd még 6.1. fejezet 29. ábra).

A sejtszám csökkenést egy másik módszerrel is előidéztek, amikor a sejtek osztódását gátoltuk (cell division inhibition, CDI) 30% epobóliától kezdve, 100 $\mu$ M amphidicolin és 20mM hydroxyurea alkalmazásával [97].

A kísérletek egy részében olyan Mzoep (maternal-zygotic One-Eyed Pinhead) transzgénikus vonallal dolgoztunk melyből teljesen hiányoznak PL sejtek (6.2 fejezet), az embrió csak ektodermális szövetből áll [98]. Ebben a mutációban hiányzik a membránhoz kötött One-Eyed Pinhead (Oep) receptor, ami szükséges ahhoz, hogy a sejtek érzékeln tudják a jelen lévő növekedési faktorokat (TGF $\beta$ , Nodal). Ez az oka annak, hogy nem képződnek mesendodermális sejtek, és az embrionális tengely nem fejlődik normálisan. Az Mzoep mutánsok vizsgálata egyrészt lehetővé tette, hogy az epiblast sejtek mozgását PL sejtek jelenléte nélkül vizsgáljuk, másrészt a kísérletek egy

részében PL sejteket transzplantáltunk Mzoep mutánsba így a PL sejtek mozgását olyan környezetben tudtuk vizsgálni, ahol új PL sejtek már nem képződnek ingresszióval.

## 4 Kollektív mozgás és döntéshozás vizsgálata galambcsapaton

Postagalambok ideális alanyai a csoportos mozgás vizsgálatát célzó GPS technológiát alkalmazó kísérleti kutatásoknak. Emberrel való kapcsolatuk régre nyúlik vissza. Szállítottak velük levelet, gyógyszert és kamerával szerelték fel őket, hogy segítségükkel légifelvételeket készítsenek. Az első világháborútól kezdve felderítőként és közvetítőként is alkalmazták őket (16. ábra). Jelenleg számos versenyt rendeznek, ahol a hazatalálási képességük alapján díjazták a madarakat. Csodálatra méltó navigációs képességüknek köszönhetően a navigációval foglalkozó kutatások kedvelt alanya lett (lásd 2.4. fejezet). Akár 1-2000 km-ről is képesek hazajutni és megtalálni saját dúcukat. Jól szelídíthetőek, könnyen hozzászoknak ahhoz, hogy kézbe vegyék őket, nem okoz számukra komolyabb stresszt a GPS készülék rögzítése. Szeretnek csapatban repülni, korábbi kutatásokból tudjuk, hogy együtt hatékonyabban navigálnak mint külön-külön [8].



16. ábra: Julius Neubronner 1907-ben szerelt fel először kamerát postagalambokra. Segítségükkel sikeresen készített légifelvételeket.

De vajon hogyan érik el ezt? Léteznek a csapatban kitüntetett vezető egyedek? Ha igen, mi jelöli ki őket? A vezetők jobb navigációs képességüknek köszönhető a

pontosabb navigáció? Vagy minden egyed ugyanolyan szerepet tölt be a csapatban és a navigációs hibák kiátlagolódnak?

Ezen kérdések megválaszolásához több kutatást végeztünk el. Az első kísérletet a Magyar Postagalamb Szövetséggel és Pató József galambással együttműködésben végeztük, Budapesten és környékén. Tapasztalt versenygalambokkal dolgoztunk. Ez a kutatás a csapaton belüli vezető-követő viszonyokat tárta fel (lásd 4.1. fejezet). A második kísérletben az Oxfordi egyetem Zoológia tanszékén működő OxNav csoporttal működtünk együtt. A kísérleteket az oxfordi csoport, Wytham-i kutatóállomásán erre a célra fenntartott galambdúcában élő madarakkal végeztük. Ezen kutatás az előző folytatásának tekinthető és arra irányult, hogy megtudjuk vajon a jobb navigációs képességű galambok vezetőkké válnak-e egy csapatban (lásd 4.2. fejezet).

## **4.1 Vezetési hierarchia a galambcsapatban**

### **4.1.1 Kísérlet**

A kísérleteket 13 (nyomatott nagybetűvel A-tól M-ig jelölt) egy és öt év közötti versenygalambon végeztük. Olyan galambokat választottunk, akik korábbi versenyeken már sikeresen teljesítették a 100 km fölötti távot. Repülési útvonalukat 5 Hz-es GPS készülékkel rögzítettük (a GPS készülék és rögzítésének leírását és a madarak tréningezését lásd bővebben 3. fejezet). A méréseket reggel vagy késő délután végeztük, annak érdekében, hogy a madarak ne melegben repüljenek. Mérésen kívül is szabadon repülhettek a madarak a reggeli, kora délelőtti és késő délutáni órákban. A kísérlet alatt és az azt megelőző két hétben végig viselték a GPS rögzítésére használt hámot, abban mérés esetén a GPS készüléket, mérések között pedig azzal megegyező tömegű nehezéket.

Három különböző típusú reptetésről gyűjtöttünk adatot: dúc körüli szabad repülésekről (11 reptetés, átlagosan 12 percesek, a csapat a dúc körülbelül 200 m-es körzetében maradt lásd 17. ábra), csoportos hazarepülésekről, amely során a galambokat a dúctól 13,7-14,8 km közötti távról engedték haza (4 reptetés) és mértük a madarak egyéni hazarepülését is (15,2 km-es távolságról). A legtöbb esetben a csapat 10 (8 reptetés) vagy 9 (5 reptetés) galambból állt. Két alkalommal 8-as csapatban engedték

el őket egyszer pedig 7-en vettek részt a mérésben. A méréseket 2008. augusztus 22. és szeptember 26. között végeztük. Ennek során összesen 32 órányi repülési útvonalat rögzítettünk.

#### 4.1.2 Eredmények

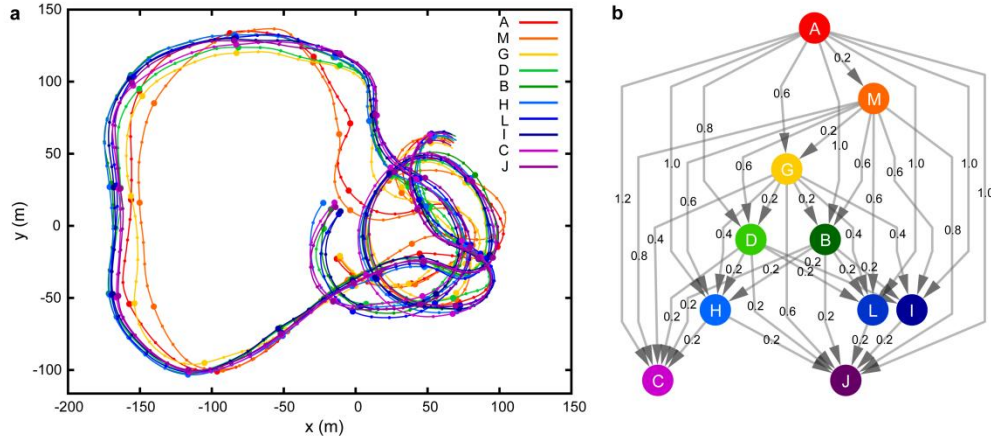
A csapat GPS készülékkel rögzített egyéni útvonalaiból, időeltolt-iránykorrelációs függvény használatával (a módszer részletes ismertetése a 3.2. fejezetben található) minden repülés minden párjára meghatároztuk a jellemző  $\tau_{ij}^*$  követési időket ( $i$  és  $j$  a csapaton belüli madarak  $i \neq j$ , pozitív  $\tau_{ij}^*$  esetén  $j$  követi  $i$ -t). Ezen felül kiszámítottuk a csapaton belüli lineáris követési rangsorban elfoglalt helyet meghatározó  $\tau_i$  időeltolást. Annak érdekében, hogy kiszűrjük a nem valódi kölcsönhatásokat, csak akkor számoltunk követési időt, ha két madár útvonala erősen korrelált ( $C_{ij}(\tau_{ij}^*) > C_{min}$ ).

A csapaton belüli párok 63 %-a esetén találtunk egyértelmű irányított kapcsolatot ( $C_{min} = 0,5$ ,  $\tau_{ij}^* \geq 0,2$ ). Az átlagos követési időkre,  $C_{min} = 0,5$  küszöbértékkel  $0,37$  s ( $\pm 0,27$  s.d),  $C_{min} = 0,9$ , esetén pedig  $0,32$  s ( $\pm 0,20$  s.d) adódtak. Tehát átlagosan ekkora időkéssel reagálnak a madarak egymás mozgására. Ez az idő hosszabb, mint a madarak reakció ideje, feltehetően inkább egy kognitív döntési folyamathoz köthető.

A párokra meghatározott  $\tau_{ij}^*$  időeltolási értékeket hálózatos formába rendeztük (17. ábra b panel), oly módon hogy a csúcsok reprezentálják a madarakat, az élek pedig a vezetőtől a követő felé mutatnak.

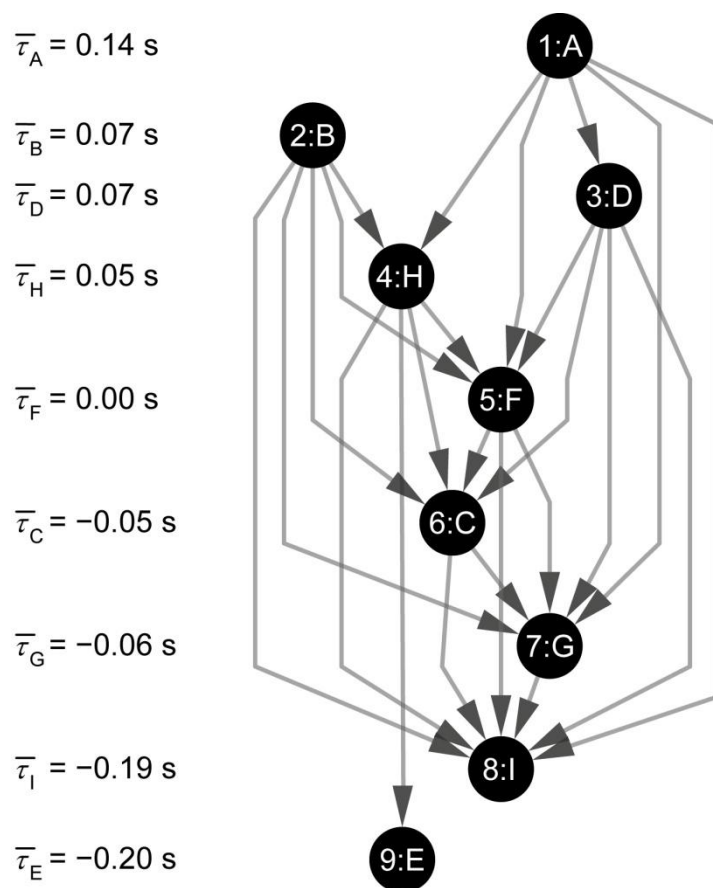
A legtöbb repülés egyértelműen hierarchikus elrendeződést mutatott, azaz csak tranzitív vezető követő viszonyokat tartalmazott (ha  $A \rightarrow B$  és  $B \rightarrow C$ , akkor  $A \rightarrow C$ ). A 15 repülésből csak 3 esetén találtunk irányított hurkot ( $A \rightarrow B$ ,  $B \rightarrow C$  és  $C \rightarrow A$  elrendezést). Az összes repülésre nézve a hierarchia irányába mutató élek aránya  $0,99$  volt. Annak megállapítására, hogy mekkora az esély, hogy véletlenszerű adatokból ennyire hierarchikus hálózatot kapjunk, randomizációs tesztet végeztünk. Erdős-Rényi modellel generált random hálózat esetén a valószínűség igen csekély ( $p < 0,001$ ) ami azt mutatja, hogy egy repülésen belül a vezető követő kapcsolatrendszer erősen hierarchikus elrendeződést mutat.





17. ábra: Egy repülés során a GPS készülékkel rögzített egyedi útvonalak részlete és a teljes repülésből számolt hierarchikus vezető-követő kapcsolati hálózat. (a) Tíz galamb, dúc körüli repüléséből származó egyedi útvonalak 2 perces részlete. A körök a madarak másodpercenkénti pozícióját jelölik. (b) a teljes repülésre számolt hierarchikus vezető-követő kapcsolatrendszer. A nyilak a vezetőtől mutatnak a követő felé. A nyilakon feltüntetett számok a párok közötti  $\tau_{ij}^*$  időeltolási értékeket jelzik, másodpercben megadva ( $C_{min} = 0,5$  és  $\tau_{ij}^* \geq 0,2$  esetén).

Az összes repülés alapján kialakult rangsort az egyes repülésekből kapott  $\tau_i$  értékek összes repülésre vett átlaga  $\bar{\tau}_i$  alapján határoztuk meg (18. ábra). Ezen felül azon párokból, amelyek minimum kétszer repültek együtt és útvonaluk erősen korrelált ( $C_{min} = 0,99$ ), felrajzoltunk egy átlagos követési hálózatot. Az így nyert követési kapcsolatok a  $\bar{\tau}_i$  értékekből nyert lineáris rangsorral jól egyeznek (lásd 18. ábra).



18. ábra: Az összes, 15 repülésből számolt hierarchikus vezető-követő hálózat (jobb oldalt) és az egyedekre jellemző lineáris rangsor (bal oldalt). A lineáris rangsort az összes repülésből számolt  $\bar{\tau}_i$  értékek adják, amely mérőszám megmutatja, hogy egy madár átlagosan mennyivel előzi meg vagy mekkora időkéssel követi a csoport átlagos mozgását. Az összes repülésből összeállított vezetői hálózatban azon párok szerepelnek, akik minimum két alkalommal szorosan együtt repültek ( $C_{min} = 0,99$ ).  $\bar{\tau}_i$  értékekből adódó sorrend a hierarchikus hálózati elrendezéshez igen hasonló eredményt mutat.

Felmerül a kérdés, hogy a párok közötti vezető-követő viszony változik-e a különböző típusú repülések során. Ennek vizsgálatához, a követési sorrendet meghatározó  $\bar{\tau}_i$  értékeket külön-külön kiszámoltuk a hazarepülési és dúc körüli repülésre. A különböző típusú repülések esetén mért  $\bar{\tau}_i$  értékek korreláltak (Pearson's  $r = 0,797$ ,  $n = 8$ ,  $P = 0,018$ ). Ami arra utal, hogy a vezető pozíció nem függ a repülés típusától.

A postagalambok 340 fokban látnak így nem magától értetődő, hogy a vezetők hol foglalnak helyet a csapatban. Általában az a feltételezés hogy a vezetők előlről

irányítják a csapatot. Ennek vizsgálatához meghatároztuk minden egyes madár átlagos távolságát a csapat tömegközéppontjától a menetirányra vetítve ( $\bar{d}_i$ ). Az összes repülés figyelembevételével számolt lineáris rangsor  $\bar{\tau}_i$  és  $\bar{d}_i$  értéke erősen korrelált ( $r = 0,863$ ,  $n = 9$ ,  $P = 0,003$ ), ami azt mutatja, hogy a vezetők a menetiránynak megfelelően a csapat elején foglalnak helyet.

Annak vizsgálatára, hogy vajon a jobban navigáló galambok töltik e be a vezető szerepet, az egyes galambokra jellemző hatékonyságot határoztunk meg, az egyéni hazarepülésekből. A hatékonyságot a navigációs kutatások során megszokott módon számoltuk, a következőképpen: elengedési hely és a dúc távolsága légvonalban osztva a madár által megtett út hosszával. Az egyik madár (H) lényegesen nagyobb távot tett meg, mint az összes többi madár ( $>$  átlag + 5 szórás). Az összes madár figyelembevételével az egyéni hatékonyság és a vezetési rangsor között a korreláció nem volt szignifikáns (Pearson's  $r = -0,29$ ,  $n = 8$ ,  $P = 0,1$ ). A H jelű madarat kihagyva, a korreláció erősebb, de továbbra sem szignifikáns (Pearson's  $r = -0,71$ ,  $n = 7$ ,  $P = 0,074$ ). Mivel a kockázat miatt (egyedül repülő galambok könnyebben esnek áldozatul ragadozó madaraknak, vagy tévednek el) csak egy hazarepülést végeztünk, ezért egyértelmű következtetést nem tudunk levonni azzal kapcsolatban, hogy van-e összefüggés az egyéni hatékonyság és a vezetési rangsorban elfoglalt pozíció között. Ez későbbi kutatás tárgyát képezte (lásd 4.2. fejezet).

### 4.1.3 Összefoglalás

Kisebb, 7-10 fős galambcsapaton belüli vezetési viszonyokat vizsgáltuk repülésük során, GPS készülék segítségével. Az adatokat újszerű módon, időeltolt-iránykorrelációs függvény használatával elemeztük.

Eredményeink azt mutatják, hogy a galambcsapaton belül létezik egy hurkoktól mentes vezetési hierarchia a repülések során, tehát az egyes egyedek eltérő súllyal vesznek részt a döntéshozási mechanizmusban. Ez a hierarchia repülések között változhat, több repülést vizsgálva azonban állandó. A vezetési rangsor különböző repülési típusok esetén (dúc körüli, és hazatérő) is megegyezik. A vezetési rangsorban elől elhelyezkedő madarak a csapaton belül térben is elől helyezkednek el. A navigációs

képesség és a vezetési rangsorban elfoglalt pozíció között nem találtunk egyértelmű kapcsolatot.

A munkát bemutató cikk [53], Nagy Mátéval, Bíró Dórával és Vicsek Tamással együttműködésben készült el.

## **4.2 Vezetési hierarchia stabilitásának vizsgálata galambcsapatban**

### **4.2.1 Kísérlet**

Az előző fejezetben láthattuk, hogy a galambcsapatban vezetési hierarchia uralkodik a repülések során. A hierarchia bár dinamikus, egyes repüléseken belül változhat, hosszabb távon, több repülést vizsgálva állandó. Vannak egyedek, akik gyakrabban vállalják a vezető szerepet, nagyobb súllyal vesznek részt a közös irány kialakításában. Annak érdekében, hogy megtudjuk, milyen kapcsolat van az egyéni navigációs hatékonyság és a vezetési rangsorban elfoglalt pozíció között olyan kísérletet terveztünk, amelyben a hierarchia kialakulása után egyes madarak extra tudást szerezhettek (10-ből 3 galamb minden csapatban), majd megvizsgáltuk, hogy ez milyen hatást gyakorolt a korábban kialakult vezetési hierarchiára.

Három, 10-10 fős galambcsapat (A, B és C csapat), összesen 30 felnőtt (4 és 8 év közötti) postagalambbal dolgoztunk. Olyan galambokat választottunk a 120 fős dúcból, akik korábban már sikeresen hazatértek távolabbi helyekről is, mint a kísérletben használt elengedési hely, de onnan még soha nem lettek eleresztve. Ez az elengedési hely még új volt számukra. A madarak tépőzárral rögzített 10 Hz-es GPS készüléket viseltek a mérések során (lásd 3.1. fejezet). A mérési napok kivételével szabadon repülhettek. A méréseket az Oxfordi Egyetem Kutatóállomásán, Wythamben és környékén végeztük. A madarakat minden alkalommal a dúctól 15,7 km-re, 151°-ra fekvő Radfordból engedjük el. A kísérlet három különböző részből állt. Először 10-es csapatokban tréningeztük a madarakat (I. fázis: csoportos tréning). Minden csoportot 8 alkalommal engedtünk haza együtt. Ezután, a 8 repülés alapján, meghatároztuk a csoporton belüli vezetési hierarchiát a korábban ismertetett módon (3.2. fejezet, Máté Nagy et al. 2010). A kísérlet II. fázisában minden csapatból random módon kiválasztottunk 3 madarat, akiknek extra tréningként tízszer egyedül kellett hazatalálniuk

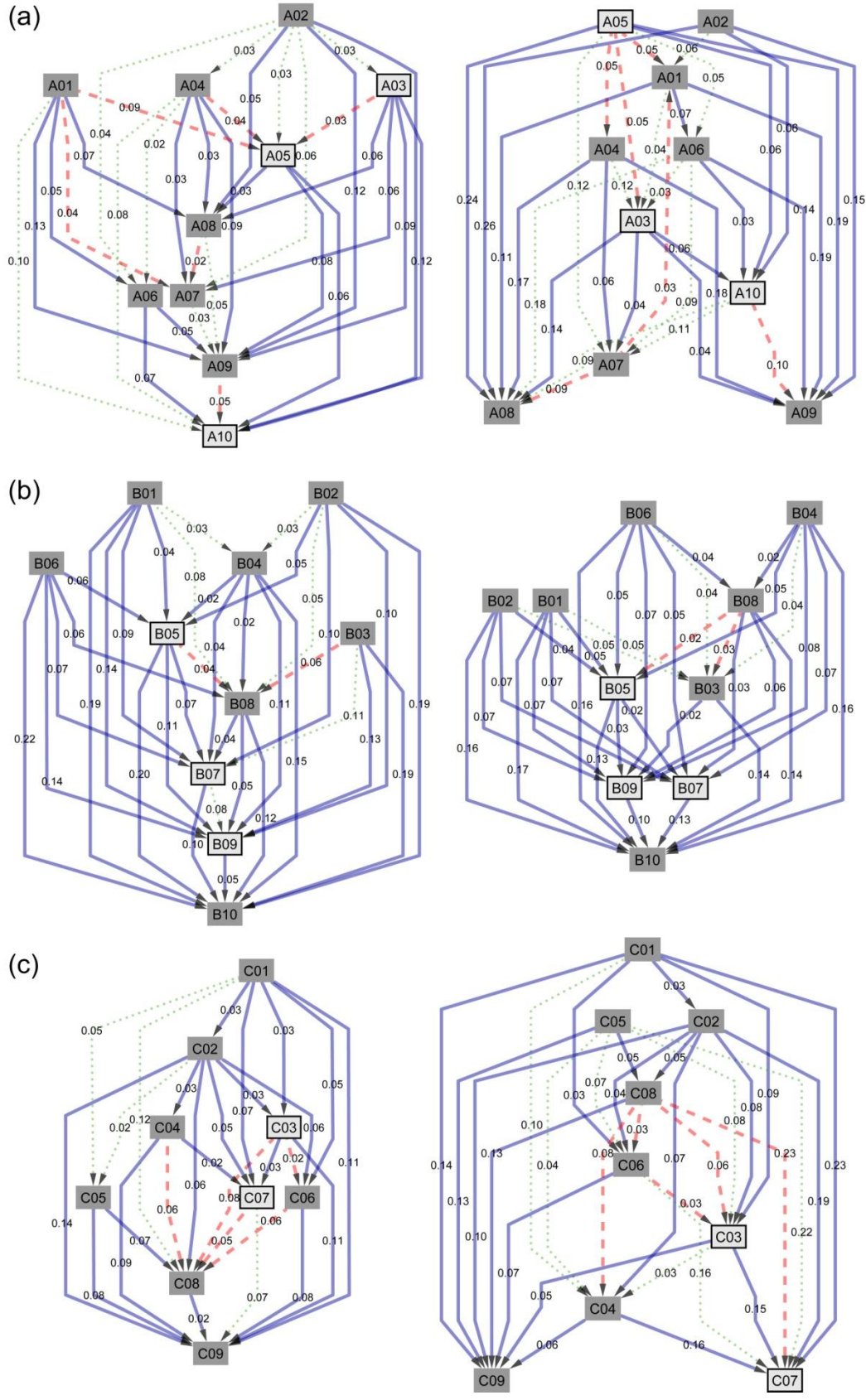
(a 9 kiválasztott madár közül egy C csoportba tartozó elveszett a 8. egyéni hazarepülése során, így ez a madár nem szerepel a kísérlet III. fázisában). A kísérlet III. fázisában ismét csoportos reptetéseket végeztünk annak érdekében, hogy a hierarchiában bekövetkezett esetleges változásokat megfigyelhessük. Ebben a részben 6-szor engedjük az eredeti összetétellel a 10 fős csoportokat. Az I. fázis (csoportos reptetés) 10 napig, a II. fázis (egyéni tréning) 6 napig, a III. fázis (csoportos reptetés) 3 napig tartott, ezalatt a madarakat folyamatosan, maximum napi kétszer reptettük, amikor az időjárás kedvező volt (száraz idő, szél  $< 7$  m/s).

#### 4.2.2 Eredmények

Az adatelemzést a 3.2 és a 4.1. fejezetben leírtak alapján végeztük, minden repülésre minden  $i, j$  párra kiszámoltuk a jellemző,  $\tau_{ij}^*$  követési időket ( $C_{min} = 0,95$ ,  $\tau_{ij}^* > 0,02$  esetén feltételeztünk vezető-követő viszonyt). Ezen felül minden madárra minden repülésre meghatároztuk a vezetési rangsorban elfoglalt helyét meghatározó  $\tau_i$  időket. A tréning előtti (8 reptetés) és a tréning utáni (6 reptetés) csoportos repülésekre meghatároztuk az egyes madarak átlagos, több repülésre jellemző  $\tau_i^{előtt}$  és  $\tau_i^{után}$  értékét.

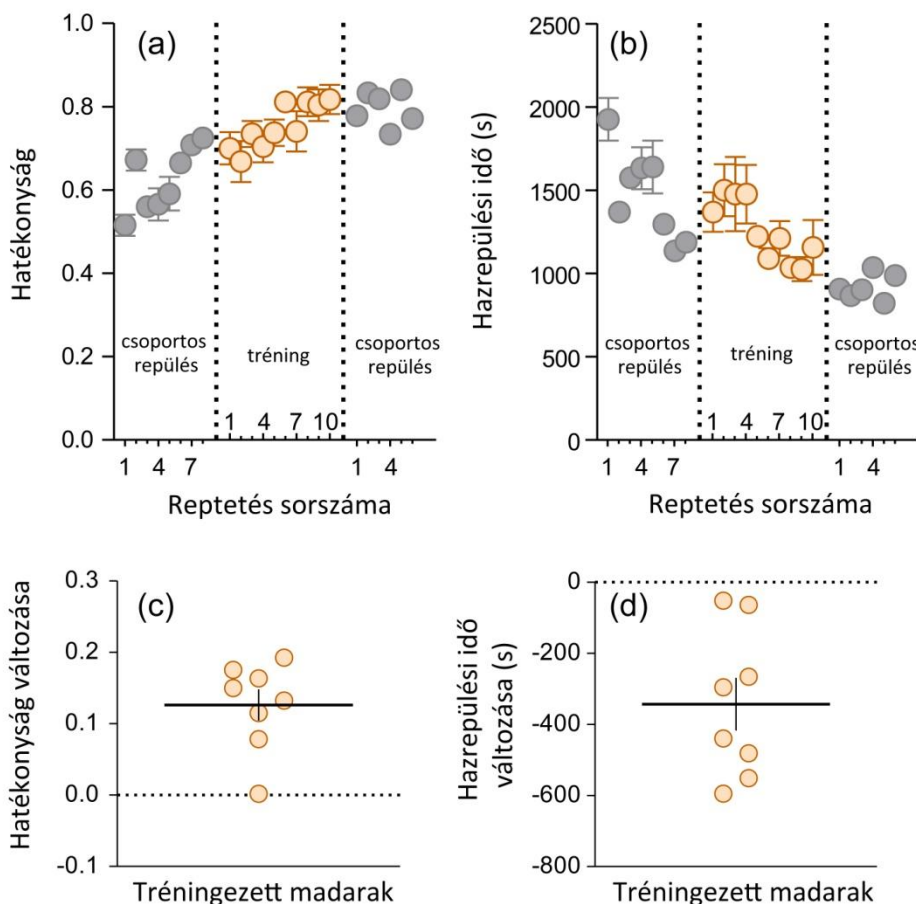
Az adatok normalitásának vizsgálatára Kolmogorov–Smirnov tesztet alkalmaztunk ( $P < 0,05$ ). Egyenlő szórású adatok esetén Pearson korrelációt számoltunk, nem egyenlő szórások esetén Spearmann korrelációt. A szórások egyenlőségének vizsgálatára F-próbát végeztünk. Két alkalommal  $\tau_i$  értéke erősen eltért az átlagtól ( $>$  átlag + 3,4 szórás), ezen két csoportos repülés esetén a kiugró  $\tau_i$  értékű madarak kihagyásával újraszámoltuk a csoport hierarchiát.

A  $\tau_{ij}^*$  értékek párokra vett tréning előtti és utáni átlagából kialakított vezető–követő hálózatok teljesen tranzitív hierarchikus elrendeződést mutattak (19. ábra). Ez megerősítette korábbi, egy csapat galamb esetén kapott eredményeinket (4.1. fejezet), a galambcsapaton belül repülés során kialakuló, hurkoktól mentes tranzitív vezetési hierarchiára vonatkozóan.



19. ábra: Tréningezés előtti és utáni,  $\tau_{ij}^*$  értékek alapján készített követési hálózatok. (a), (b) és (c) panel az A, B és C csoport tréningezés előtti (bal oszlop) és tréningezés utáni (jobb oszlop) hierarchikus követési hálózatát mutatja. A négyzetek az egyes madarakat jelzik, a tréningezett egyedeket fekete keret emeli ki. A háromjegyű kód első jegye a csoportra utal (A, B vagy C) míg az azt követő kétjegyű szám az egyes madarak tréning előtt mért csoportos repüléseiből számolt átlagos időeltolási értéke,  $\tau_i^{előtt}$  alapján megállapított rangját jelzik. Az élek a vezetőtől mutatnak a követő felé (csak a  $\tau_{ij}^* \geq 0,02$  élek vannak feltüntetve), az éleken  $\tau_{ij}^*$  értékei szerepelnek másodpercben feltüntetve. Azok az élek, amelyek iránya nem változott a tréningezés előtti és utáni hálózatokban, kékkel, amelyek iránya megfordult piros szaggatott vonallal, azok az élek pedig, amelyek csak az egyik hálózatban jelennek meg, zöld szaggatott vonallal szerepelnek.

Mielőtt a csoporton belüli változásokat megnéztük, először megvizsgáltuk mennyire volt sikeres az egyéni tréning. Valóban nőtt-e a kiválasztott madarak navigációs hatékonysága. Azt találtuk, hogy a hatékonyság (elengedési hely és a dúc távolsága légvonalban osztva a madár által megtett út hosszával) átlagosan 0,13-mal nőtt (szórás = 0,06), ezzel egy időben a hazarepüléshez szükséges idő átlagosan 343 másodperccel csökkent (szórás = 209 s). Ezek a változások szignifikánsan különböznek nullától (egy mintás t-próba, hatékonyság  $t_7 = 5,77$ ,  $P < 0,001$ , hazarepülési idő:  $t_7 = 4,65$ ,  $P = 0,002$ ). Az I. és III. kísérleti fázisra vonatkozó csoportos és a II. fázisra számolt egyéni navigációs hatékonyságot és hazarepülés idő a 20. ábrán látható.

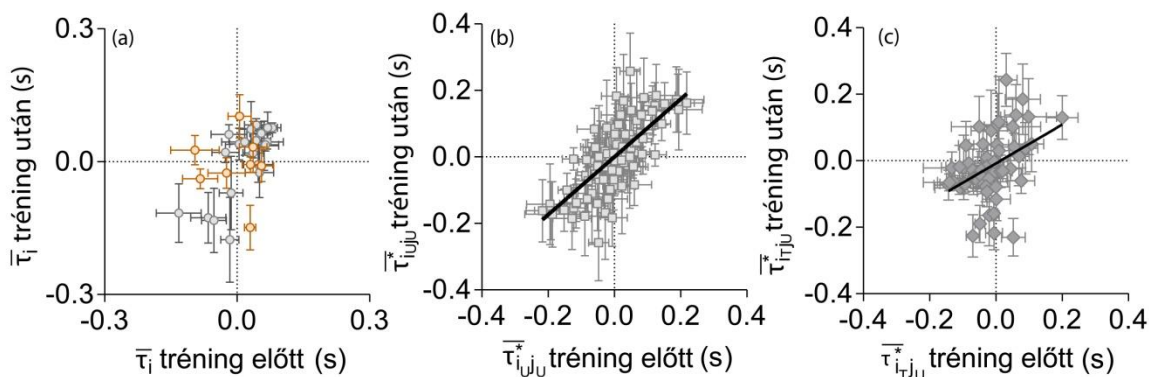


20. ábra: (a) Hazarepülési hatékonyság (átlag  $\pm$  S.E.M.) és (b) hazarepülési idő (átlag  $\pm$  S.E.M.) az elengedések sorszámanak függvényében. Az átlagok az összes csoport adatait tartalmazzák. A szürke körök a csoportos reptetéseket jelzik (II. fázis N=30, III. fázis N=29). A sárga körök a II. fázis tréningezett madarainak adatait mutatják (N=8). (c) Hazarepülési hatékonyság és (d) hazarepülési idő változása az egyéni tréning repülések során. Az átlag  $\pm$  S.E.M. értékeket fekete vonal jelzi.

Ezt követően megvizsgáltuk, hogy a nem tréningezett galambok vezetési hierarchiában elfoglalt pozíciója hogyan változott a tréning előtt megfigyelt állapothoz képest. Ennek érdekében összevettük a  $\tau_i^{előtt}$  és  $\tau_i^{után}$  -i értékeket. A pozitív korreláció azt mutatja, hogy a nem tréningezett madarak vezetési rangsorban elfoglalt helye nem változott (Pearson korreláció ABC csoportra együtt:  $r_{20} = 0,72$ ,  $P < 0,001$ , 21. ábra a panel, A csoportra:  $r_6 = 0,80$ ,  $P = 0,030$ , B csoportra:  $r_6 = 0,87$ ,  $P = 0,011$ , C csoportra:  $r_6 = 0,69$ ,  $P = 0,090$ ). Ezen túlmenően megvizsgáltuk hogyan változnak a nem tréningezett párok közötti kapcsolatok,  $\tau_{ij}^*$  értékek. A három csoportra együtt itt is pozitív korreláció



áll fent (Spearman korreláció  $r_{20} = 0,66$ ,  $P = 0,001$ , lásd 21. ábra b panel), a három csoportra külön-külön a korreláció csak egy csoport esetén szignifikáns (A csoport:  $r_6 = 0,67$ ,  $P = 0,098$ , B csoport:  $r_6 = 0,92$ ,  $P = 0,004$ , C csoport:  $r_6 = 0,62$ ,  $P = 0,138$ ).



21. ábra: A tréning előtti és tréning utáni  $\tau$  értékek összehasonlítása (átlag  $\pm$  S.E.M.). (a)  $\tau_i^{után}$  értékek a  $\tau_i^{előtt}$  értékek függvényében. A sárga körök a tréningezett, a szürke körök a nem tréningezett madarak adatait mutatják. (b, c)  $\tau_{ij}^*$  tréning utáni átlagértéke  $\tau_{ij}^*$  tréning előtti átlag értékének függvényében. (b) nem tréningezett - nem tréningezett és (c) tréningezett – nem tréningezett párok esetén.

A tréningben résztvevő kisebb számú madár esetén a  $\tau_i^{előtt}$  és  $\tau_i^{után}$  -i értékek nem korreláltak (Pearson korreláció  $r_7 = -0,08$ ,  $P = 0,846$ ). Az átlagos  $\tau_i$  értékekben bekövetkezett változás nem volt összefüggésben a navigációs teljesítménnyel (Pearson korreláció, navigációs hatékonyság:  $r_7 = 0,247$ ,  $P = 0,556$ ; hazarepülési idő:  $r_7 = 0,072$ ,  $P = 0,866$ ).

Ezen felül elvégeztük a tréningezett ( $i_T$ ) és a tréningen részt nem vett ( $j_U$ ) madár párokra jellemző  $\tau_{i_T j_U}^*$  időkések vizsgálatát. Azt tapasztaltuk, hogy a tréningezett és nem tréningezett madarak közötti kapcsolat nem változott a tréninget követően (Spearman korreláció,  $r_{28} = 0,44$ ,  $P = 0,018$ , 21. ábra c panel). A  $\tau_{i_T j_U}^*$  értékek tréning előtti és tréning utáni átlagának különbsége nem különbözött szignifikánsan nullától (0,00 s, átlag szórása: 0,01 s, t-próba,  $t_{55} = 0,005$ ,  $P = 0,996$ ), ami azt mutatja hogy a tréningezett és nem tréningezett madarak vezető-követő kapcsolatában nem következett be jellemző, egy irányú változás. A tréningezett madarak hierarchiában elfoglalt

pozíciója kis mértékben változott, ez a változás azonban nem volt irányított. A csoportban 2 madár vezetési rangja nőtt ( $\Delta\tau_{ij}^* = 0,06s$ , S.E.M. = 0,02 s, egy mintás t-próba,  $t_{20} = 3,34$ ,  $P = 0,003$ , 19. ábra a panel), B csoportban nem volt egyértelmű változás ( $\Delta\tau_{ij}^* = 0,02$  s, S.E.M. = 0,01 s, egy mintás t-próba,  $t_{20} = 1,77$ ,  $P = 0,09$ , 19. ábra b panel), C csoport tréningezett egyedeinek vezetési rangja csökkent ( $\Delta\tau_{ij}^* = -0,11$  s, S.E.M. = 0,02 s, egy mintás t-próba,  $t_{13} = 5,30$ ,  $P < 0,001$ , 19. ábra c panel).

### 4.2.3 Összefoglalás

Három, egyenként 10 fős galambcsapattal végeztünk kísérleteket a vezetési hierarchia stabilitásának vizsgálatára.

Eredményeink megerősítették a korábbi megfigyeléseinket (4.1. fejezet), mindhárom csapatban tranzitív hierarchikus vezetési kapcsolat alakult ki a repülések során. Ezen felül azt találtuk, hogy a megfigyelt hierarchiára nem volt hatással, hogy a csapat egyes tagjai extra navigációs tudásra tehettek szert. A párok közötti vezető-követő viszonyok nem változtak, a hierarchia stabilnak bizonyult.

Eredményeink azt mutatják, hogy a galambok esetén repülés alatt megfigyelhető vezető-követő hierarchia, nem érzékeny kisebb, a navigációs hatékonyság terén bekövetkező változásokra. A hierarchiában betöltött szerepet nem kizárólag a navigációs képesség határozza meg, hanem valamilyen más tényező (például személyiségjegyek, fizikai paraméterek), vagy ezek kombinációja.

Az, hogy a repülés során megfigyelhető csoporton belüli hierarchia stabilnak bizonyult gyors / kis változásokkal szemben, arra enged következtetni, hogy a hierarchikus kapcsolatrendszer előnye nem feltétlenül csak abból adódhat, hogy a hierarchiában a vezető szerepeket a jobb navigációs képességű egyedek foglalják el. Lehetséges, hogy a csoporton belüli hierarchikus viszony előnye pont a stabilitásában rejlik. Korábbi kutatások (2.2. fejezet, Nikolai W. F. Bode et al. 2012) rámutattak, hogy a csoporton belüli kapcsolatrendszer segíti az információáramlást és ezzel együtt a gyorsabb, pontosabb döntéshozatalt. Két stabil hierarchikus kapcsolatrendszer között az átmeneti állapot feltehetően kevésbé hatékony, ami a stabil vezető-követő kapcsolatoknak kedvezhet.

A fejezetben bemutatott munkából készült publikáció [59] Andrea Flackkel, Nagy Mátéval, Vicsek Tamással és Biró Dórával közös társszerzéségben készült.

## 5 Kutyacsapaton belüli interakciók vizsgálata

Az emberrel élő kutyák viselkedésének tudományos vizsgálatát az ELTE Etológiai tanszéke kezdte meg Csányi Vilmos vezetésével az 1990-es években. Azóta az otthon tartott kutyák viselkedésének kutatása nemzetközi szinten elfogadott növekvő tudományterületté nőtte ki magát. A kutyacsapaton belüli szociális kapcsolatokat vizsgáló kutatások eredményei azt mutatták a kutyák képesek koherens szociális csoportot alkotni, ám a csoport tagjai között kialakuló kapcsolatrendszer formája (hierarchikus vagy random kapcsolatok) erősen vitatott (bővebben lásd 2.5. fejezet).

Tudomásunk szerint jelenleg még nem ismert olyan kutatás, amely egy kutyacsapat mozgását nagy részletességgel rögzítette volna, vagy más módszerrel próbálta volna feltárni a mozgásuk során megfigyelhető interakciókat egy kutyacsapaton belül. A korábban madarakhoz használt GPS-es adatgyűjtési technikát alkalmaztuk kutya csapatra (A GPS leírását és a rögzítés technikai részleteit lásd 3.1. fejezet), így képesek voltunk nagy időbeli felbontással rögzíteni egy kutyacsapat és gazdájuk szabad mozgását.

Ez a módszer adta a lehetőséget, hogy megvizsgáljuk, léteznek-e a csoporton belül a séta során megfigyelhető jellemző interakciók, vezető-követő kapcsolatok, továbbá, hogy a megmérjük, az egyes pályajellemzők (például futási sebesség, a gazdához futás periódusideje stb.) mennyire különböznek a csoport tagjai esetén, mennyire tekinthetők ezek egyedi jellemzőnek. Miután feltártuk a vezető-követő kapcsolatokat, arra kerestünk választ, hogy a kutyacsapatban az uralkodó dominancia viszonyok és a séta során megfigyelt vezető-követő hálózat milyen kapcsolatban állnak egymással, a kutyák személyiségjegyeivel, és a pályajellemzőkkel.

A kutatást az ELTE Etológia tanszékkal együttműködésben végeztük. Az adatgyűjtés Balázs Hedvig kutyatenyésztő és kutyáinak segítségével történt.

### 5.1 Kísérlet

A kísérlet során 5 Hz-es adatrögzítési frekvenciájú GPS készülékkel rögzítettük egy kutyacsapat, 5 magyar vizsla (későbbiekben V1-V5), egy keverék kutya (M) és

gazdájuk (O) útvonalát szokásos napi sétájuk során. A csoport 14 alkalommal mindig ugyanazon a helyen, Budapest külterületén, Soroksáron egy 500 x 1000 m kiterjedésű füves mezőn sétált (22. ábra). A gazda egyenletes sebességgel haladt, a kutyákat hagyta szabadon mozogni, csak veszély esetén hívta vissza őket. Egy-egy séta 30-40 percig tartott. A méréseket 2010.05.02. és 2010.11.25 között végeztük. A hat kutya adatait az 1. táblázat tartalmazza.

<b>FAKTOROK</b>	<b>V1</b> Lizi Vizsla intakt nőstény 28 (6.5)	<b>V2</b> Virtus Vizsla ivartala -nított nőstény 26 (7)	<b>V3</b> Kanász Vizsla intakt hím 26 (1.5)	<b>V4</b> Eisze Vizsla intakt nőstény 26 (1)	<b>V5</b> Vizsla Zengő intakt nőstény 25 (4)	<b>M</b> Keverék Töpi intakt nőstény 10 (4)
<b>DPQ1. Félénkség</b>	2,00	1,08	2,67	1,25	4,08	3,42
<b>DPQ2. Emberekkel szembeni Agresszió</b>	2,17	2,83	2,17	1,50	2,00	1,33
<b>DPQ3. Aktivitás / Ingerlékenység</b>	4,67	5,00	5,00	5,17	5,17	4,67
<b>DPQ4. Tréningezhetőség</b>	5,83	6,83	5,50	5,50	5,50	2,17
<b>DPQ5. Állatokkal szembeni Agresszió</b>	5,33	5,33	4,33	3,44	5,22	4,11
<b>DOMINANCIA-Q</b>	10	14	10	2	8	1

1. táblázat: Személyiség tesztel (Dog Personality Questionnaire, DPQ, [99]) mért faktorok és a dominancia teszt (szociális rang, [100]) pontszámai. A táblázat első sora a kutyák ID-ját (V1-V5, M), nevét, fajtáját, ivartalanítási státuszát, nemét, testtömegét (kg-ban) és életkorát (a mérés végén, évben megadva zárójelben tüntettük fel) tartalmazza. Egyes kutyák között közelebbi rokoni kapcsolat van: V1, V3-nak, V2 pedig V5-nek anyja.

## 5.2 Eredmények

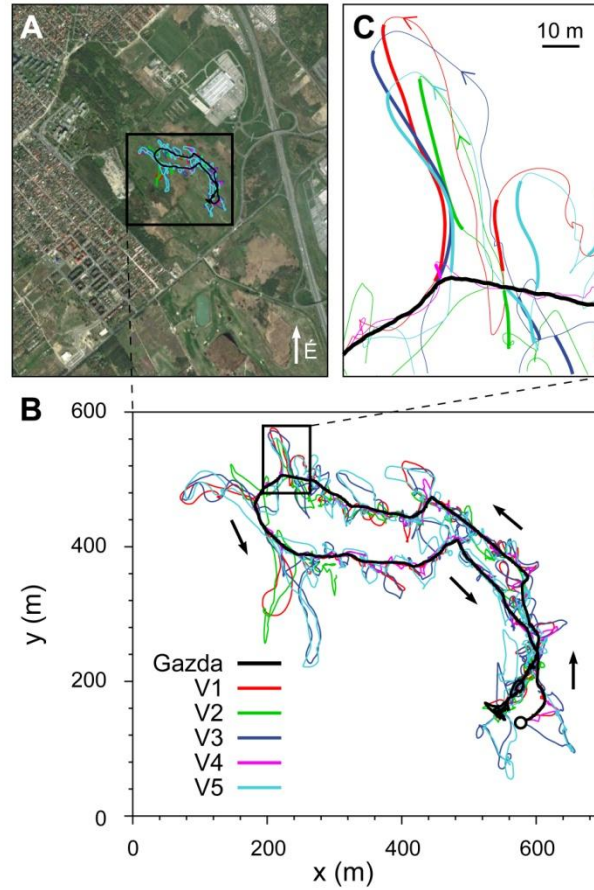
### 5.2.1 Interakciók

Az interakciók vizsgálatához az adatok elemzését a korábban ismertetett időablakos időeltolt-iránykorrelációs függvény alkalmazásával végeztük (bővebben lásd 3.2. fejezet). Ez a módszer kifejezetten a rövid, gyors, nagy korrelációjú pályaszakaszokat szűri ki (6 másodperces időablakot alkalmaztunk és  $C_{min} = 0,95$  korrelációs küszöbértéket), így alkalmas a rövid idejű interakciók detektálására kutyapárok között. Ezen nagy korrelációjú rövid pályaszakaszokra meghatároztuk a korreláció maximumához tartozó  $\tau_{ij}$  időeltolási értékeket.  $\tau_{ij}$  érték megadja, hogy az egyes 6 s időtartamú interakciók során egy kutyapáron belül az egyik kutya,  $i$  irányválasztása mennyivel előzi meg (pozitív érték) vagy mennyivel marad le (negatív érték)  $j$  kutya irányválasztásához képest. Pozitív  $\tau_{ij}$  érték értelmezhető úgy, hogy  $i$  kutya vezeti  $j$ -t ( $j$  kutya az  $i$  kutya döntéseit másolja). Az ily módon minden párra meghatározott pillanatnyi  $\tau_{ij}$  értékeket a 14 sétára összesítettük és hisztogram formájában jelenítettük meg (23. ábra A panel, 24. ábra). A maximumok meghatározásához a hisztogramokat Gauss szűrővel simítottuk ( $\sigma = 03$  s). Amennyiben a hisztogram rendelkezett egyértelmű maximummal,  $\tau_{ij}^*$ , ez azt jelezte, hogy a két kutya gyakran fut szorosan együtt (elegendően nagy mennyiségű erősen korreláló szakaszt lehetett detektálni ahhoz, hogy a jel kiemelkedjen az egyenletes mérési zajból, lásd 23. ábra A panel). A maximum feltétele az volt hogy a maximális érték lényegesen nagyobb legyen (min 2,2-szerese) a hisztogram átlagos értékének. Az összes lehetséges pár időeltolási hisztogramját a 24. ábra jeleníti meg. A legtöbb esetben, amikor a hisztogram rendelkezik egyértelmű maximummal, látszik hogy az eloszlás szétterjedt mind pozitív, mind negatív értékek megjelennek. Ez azt jelzi, hogy a vezető-követő szerepek nem stabilak, dinamikusan változhatnak. Ugyanakkor egy kivételtől eltekintve a hisztogram maximum helye, szignifikánsan különbözött 0-tól, ami azt jelzi, hogy a vezetési tendenciában különbségek mutatkoznak az egyes kutyapárokon belül. A detektált kapcsolatok és a vezetési gyakoriságokban mutatkozó eltérések alapján ábrázoltuk a csoportra jellemző dinamikus kapcsolati hálózatot (23. ábra B panel). Az egyes párok közötti a kapcsolat meglétét az élek jelzik, ha ez a kapcsolat irányított (a vezetési

tendenciában különbség mutatkozik az adott pár esetén), akkor nyíl mutat a vezető szerepet gyakrabban betöltő kutyától a gyakrabban követőként viselkedő kutya irányába. Az éleken feltüntettük a jellemző időeltolási értéket az adott kutyapárra, továbbá egy arányszámot, amely jelzi, hogy az adott pár esetén a gyakrabban vezető kutya az összes detektált interakció hány százalékában viselkedik vezetőként.

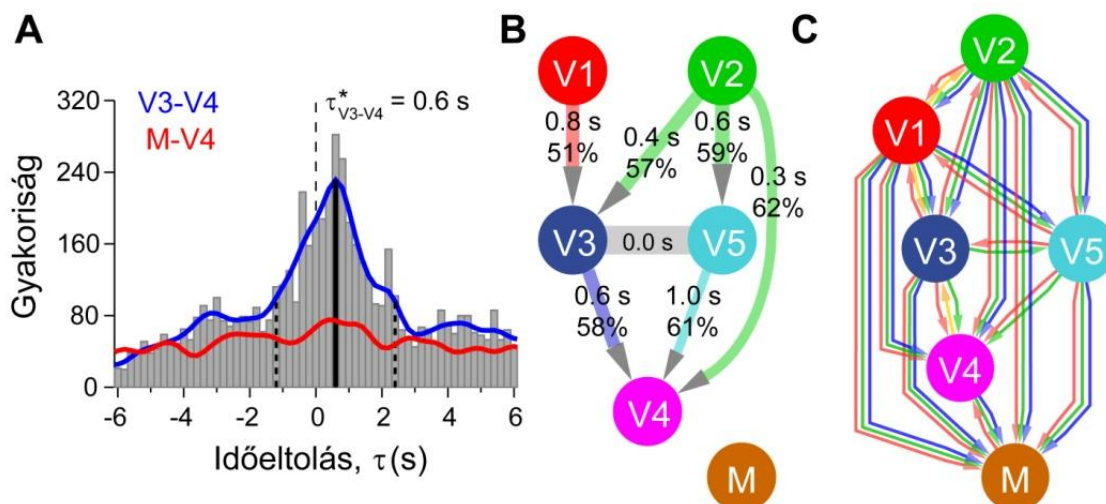
A hálózat stabilitásának vizsgálatára elvégeztük ugyanezt az analízist külön-külön az első hét és az utolsó hét sétára, és összevetettük az így kapott időeltolási értékeket. A pozitív korreláció (Pearson korreláció,  $r = 0,798$ ,  $n = 7$ ,  $P = 0,031$ ) arra utal, hogy a vezető-követő viszonyok időben stabilak.

A vezető-követő hálózat alapján az egyes kutyák interakcióit jellemző két mennyiséget definiáltunk. A **vezetési tendenciát**, amely egy kutya követőinek (közvetlen és indirekt, más kutyákon keresztül megvalósuló követés) száma. Ezen felül arra is adtunk egy mértéket, hogy egy kutya hány másikkal fut együtt gyakran, attól függetlenül, hogy van-e köztük vezető-követő viszony (van amikor a pár egyenrangú ugyanolyan gyakran vezet az egyik, mint a másik) vagy hogy milyen irányú, ezt mennyiséget, az **aktív kapcsolatok számát**, az adja, hogy egy kutya hány éllel kapcsolódik a hálózaton belül.

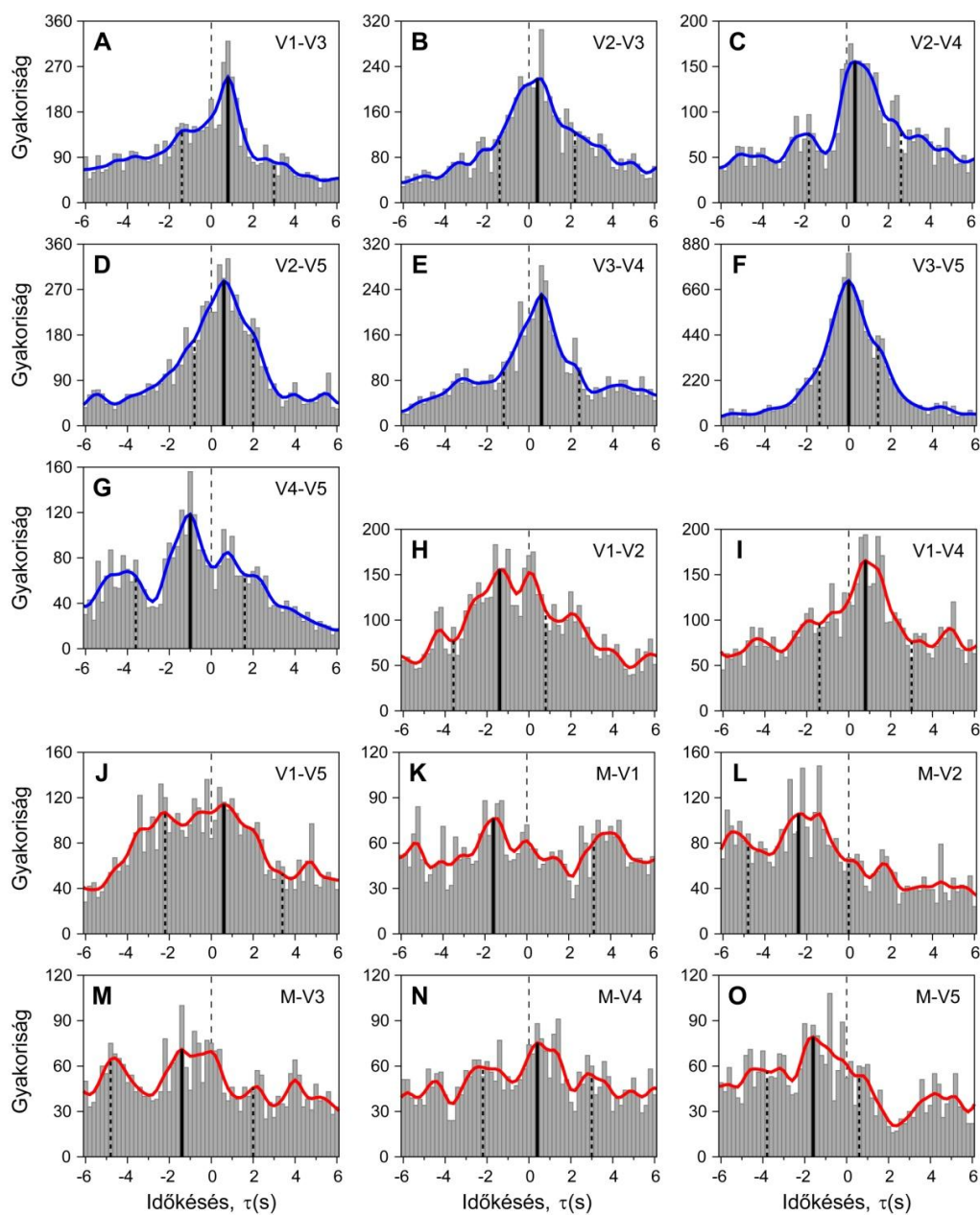


22. ábra: A csoport egy tipikus séta útvonala, és a visszatérések illusztrációja. (A) A séta útvonala a séta területének műhold képén megjelenítve. (B) A gazda és a vizslák 30 perc hosszúságú útvonala. A nyilak az útírányt jelölik. (C) Egy tipikus hurok, amit a kutyák közösen futnak be. A vastagított részek az automatikusan detektált visszatéréseket jelölik.





23. ábra: Kutyapárok közötti iránykorrelációs időeltolási értékek eloszlása, a vezető-követő hálózat és a dominancia kérdőív eredménye. (A) Iránykorrelációs időeloszlási értékek V3-V4 kutyapár esetén (szürke hisztogram). A görbék a hisztogramok Gauss simításából ( $\sigma = 0,3 \text{ s}$ ) származó függvényeket jelölik két kutyapár esetén. A V3-V4 kutyapár esetén a simításból származó függvény (kék vonal) rendelkezik egyértelmű maximummal  $\tau_{ij}^* = 0,6$  másodpercnél (fekete vonal). Összehasonlításképpen feltüntettük egy olyan kutyapárra (M-V4) is a simított eloszlás értékeket, amelyeknél nem mutatkozott egyértelmű maximum, ami interakciót jelzett volna (piros vonal). (B) Jellemző időeltolási értékekből  $\tau_{ij}^*$  származtatott vezető-követő hálózat. A nyilak a gyakrabban vezető kutyáktól mutatnak az inkább követő szerepet betöltő kutyák felé. A szürke vonal olyan erős interakciót jelöl, ahol a vezető szerepek egyenlő arányban oszlanak meg a két kutya között  $\tau_{ij}^* = 0,0$  időeltolással. Az éleken feltüntettük, a legjellemzőbb időeltolási értékeket és az adott pár esetén a vezető szerep százalékos arányát. A keverék kutya (M) és a Vizslák között nem alakult ki követési kapcsolat, így M nem része a vezető-követő hálózatnak. A vezetési tendenciát az egyes kutyákra ebből a hálózatból adódik, oly módon hogy összegezzük az egyes kutyákra az irányított éleken keresztül elérhető társaik (közvetlen és közvetett követőik) számát. (C) A dominancia viszonyokat (szociális rang) feltáró etológiai teszt [100] eredményének megjelenítése. A kérdőív négy kérdését különböző színek jelölik (lásd 5.2.3. fejezet), az egyes szinteket a lefelé és felfelé mutató élek aránya különíti el. Minden irányított él az adott kérdésben domináns viselkedő kutya felől az alárendelten viselkedő felé mutat.



24. ábra: Iránykorrelációs időeltolási értékek eloszlása minden lehetséges pár esetén. A szürke hisztogramok a nagy korrelációjú időablakok időeltolás értékeinek gyakoriságát mutatják. A görbék a hisztogramok Gauss simításából ( $\sigma = 0.3$  s) származó függvényeket jelölik, kék színnel ha a függvény rendelkezik- (A-G), míg piros színnel, ha nem rendelkezik egyértelmű maximummal (H-O).

## 5.2.2 Útvonalak jellemző paraméterei

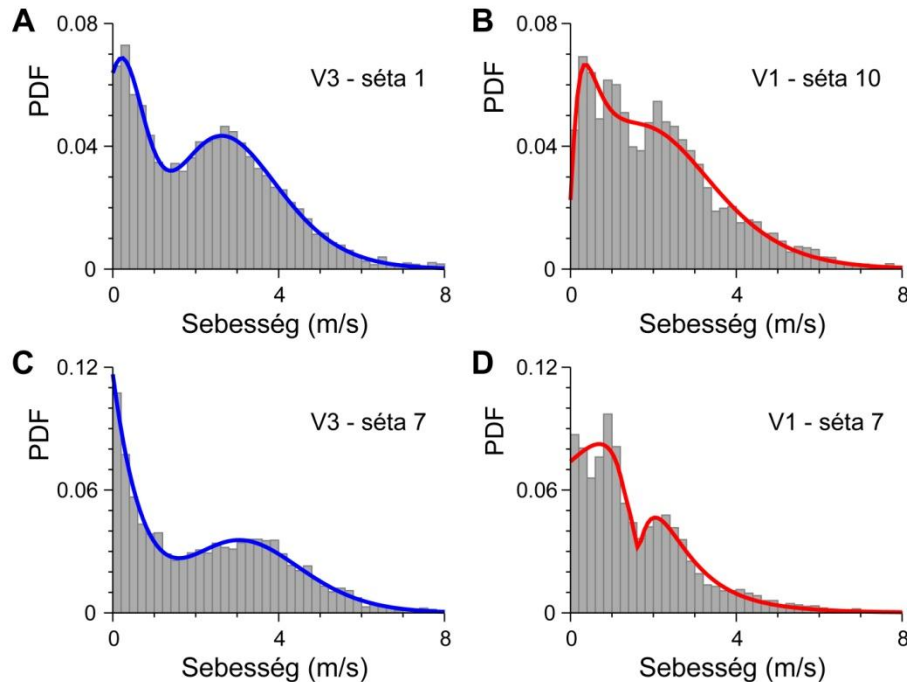
A részletes pályaadatok birtokában lehetőségünk nyílt arra is, hogy megmérjük az egyedi pályák egyszerű jellemzőit (például megtett út), valamint összetettebb módszerrel mérhető pálya tulajdonságokat (például a jellemző futási sebesség), illetve a kutya gazda kapcsolatra jellemző paramétereket (például gazdától mért átlagos távolság) is kinyerjünk. A mért egyedi pályákat jellemző pályaváltozókat a 2. táblázatban foglaltuk össze. Az összetettebb számolást igénylő pályaváltozók meghatározásának módszerét, mivel ezek egyedi erre a célra kidolgozott módszerek, később ismertetem ebben a fejezetben. A pályajellemzők mérésének célja egyrészt, hogy meghatározzunk olyan adatokat, amiket eddig még nem mértek meg (például átlagosan mennyivel nagyobb útvonalat jár be egy kutya séta során, mint a gazdája), számunkra pedig könnyen elérhetővé váltak, másrészt annak a kérdésnek a vizsgálata, hogy jellemezhető-e egy kutya valamilyen pályajellemzőjével, és ha igen ez milyen összefüggésben áll az ő szociális szerepével, személyiségével. Máshogy fogalmazva, a későbbiekben felhasználható-e a mért GPS útvonala egy kutyának arra, hogy csak abból, egy pár jellemző paraméter vizsgálata után következtéseket vonhassunk le a kutya személyiségére, szociális kapcsolataira vonatkozóan.

A GPS útvonalakból kirajzolódó mozgásmintázat azt mutatja, hogy a kutyák rendszeresen elfutnak a gazdától, majd visszatérnek hozzá, miközben hurkokat futnak be (22. ábra). Tapasztalat alapján ezt is várjuk, ez a mozgás mintázat biztosítja, hogy annak ellenére, hogy a kutyák, az adataink alapján 1,5-3,7-szer gyorsabban mozognak, mint gazdájuk, mégis együtt tud maradni a csoport. Megfigyelhető, hogy a kutyák a hurkokat általában nem egyedül, hanem más kutyákkal együtt futják.

ID	Jellemző futó-sebesség (m/s)	Relatív úthossz	Gazdától mért távolság (m)	Többi kutyától mért távolság (m)	Visszatérések periódusideje (s)	Visszatérések hossza (m)	Gazdától távol töltött idő aránya
V1	2,6 ± 1,0	2,4 ± 0,7	10,3 ± 4,2	16,0 ± 3,3	52 ± 47	16 ± 16	0,45 ± 0,17
V2	3,0 ± 0,5	2,3 ± 0,3	16,9 ± 4,0	17,0 ± 1,4	52 ± 47	20 ± 14	0,56 ± 0,07
V3	3,4 ± 0,6	3,7 ± 1,0	20,2 ± 5,3	18,1 ± 2,6	40 ± 37	20 ± 17	0,50 ± 0,12
V4	1,5 ± 0,4	1,8 ± 0,5	9,0 ± 2,4	15,9 ± 3,7	75 ± 74	12 ± 10	0,56 ± 0,06
V5	4,0 ± 0,5	3,2 ± 0,7	23,3 ± 6,5	19,9 ± 2,6	52 ± 49	24 ± 21	0,54 ± 0,08
M	1,4 ± 0,2	1,5 ± 0,2	13,7 ± 4,4	19,0 ± 3,6	108 ± 94	22 ± 20	0,59 ± 0,11

2. táblázat: GPS útvonalból nyert pályajellemzők vizslákra (V1-V5) és keverék kutyára (M). Minden pályajellemző esetén fel lett tüntetve a sétákra vett átlag érték és a séták közti szórás (átlag ± szórás), kivéve a visszatérések periódusideje és hossza esetén, ahol az összes adat szórása szerepel.

A **jellemző futósebesség** megállapításához kiszámoltuk minden kutya sebesség valószínűség-sűrűség függvényét (probability density function, PDF) minden egyes futás esetén (25. ábra). Jellemzően ezek a sebesség valószínűség-sűrűség függvények két külön maximummal rendelkeznek, az első maximumot az állás, ásás és egyéb nulla sebességhez tartozó tevékenységek és a rá rakódó GPS hiba adják. A második megfigyelhető maximum adja a mozgás során felvett leggyakoribb sebesség értéket, a jellemző futósebességet. A maximumok helyének megállapításához két lognormális függvény összegét illesztettük az egyes valószínűség-sűrűség függvények értékeire. A jellemző futósebességek összes sétára vett átlagértéke jelentős különbséget mutatott kutyánként, a leglassabb kutya átlagosan 1,4 m/s-al (M) a leggyorsabb 4,0 m/s-al (V5) futott.



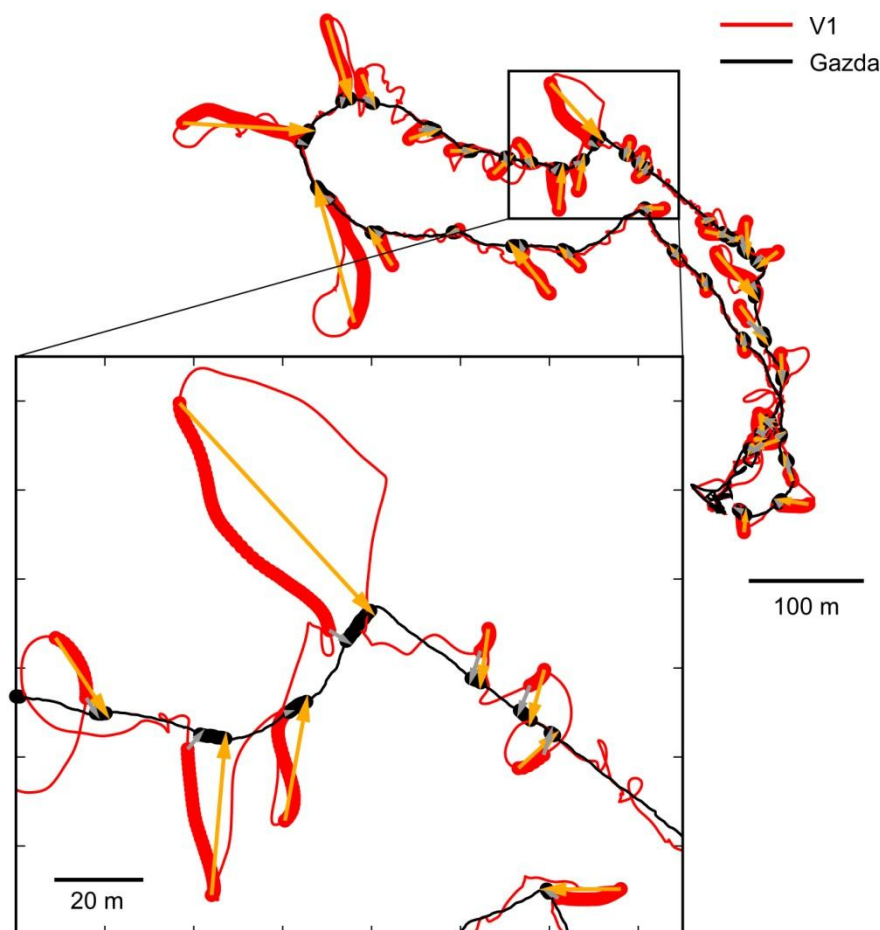
25. ábra: Sebesség valószínűség-sűrűség függvények (Probability Density Function, PDF). A szürke hisztogramok két kutya (V1 és V3) sebesség valószínűség-sűrűség függvényei. Az illesztett, két lognormális függvény összegét, kék (V3) és piros (V1) görbe jelöli. Mind a négy ábrán megfigyelhető az álláshoz és a futáshoz tartozó két elkülönülő maximum.

Szintén minden sétára kiszámoltuk, hogy a gazdához viszonyítva mennyivel nagyobb utat járnak be az egyes kutyák (**relatív úthossz**), azaz a kutya a séta során bejárt útvonalának hosszát elosztottuk a gazda által megtett útvonal hosszával. Erre elsősorban azért volt szükség, mert az egyes séták során a csoport nem mindig éppen ugyanakkora utat járt be. A relatív úthossz esetén is jelentős különbséget találtunk az egyes kutyákra nézve, ami nem igazán meglepő azt figyelembe véve, hogy a kutyák jellemző futási sebessége is jelentős különbségeket mutatott. Ugyanakkor nem is magától értetődő, mivel a kutyák nem mozogtak folyamatosan, gyakran megálltak, ástak. A legkisebb relatív úthosszú kutya (egyben a leglassabb kutya, M) átlagosan 1,5-szer a legnagyobb relatív úthosszú kutya (V3) átlagosan 3,7-szer hosszabb utat tett meg, mint a gazda (G). A vizslák átlagosan 1,8-szer hosszabb utat tettek meg mint gazdájuk, a felnőtt vizslákra nézve ugyanez az érték 2,3 (2. táblázat).

Minden egyes párra (kutya-kutya és gazda-kutya esetén is) meghatároztuk az átlagos pártávolságokat. Az összes séta alapján számolt pártávolságot az egyes séták

időtartama szerint súlyozott pártávolság értékeinek átlagolásával kaptuk, így vettük figyelembe hogy az egyes séták nem ugyanannyi adatpontból származnak. A **gazdától mért átlagos távolság** 9 m-től (V4, fiatal kutya) 23,3 m-ig (V5) változott. Ez szintén egy olyan pályaadatokból nyert jellemzője az egyes kutyáknak, ami kutyánként egyedi és a séták során a kutyák közötti különbség konzisztens marad (az erre vonatkozó statisztikai tesztet lásd később az ANOVA teszteknel). Annak vizsgálatára, hogy egy kutya mennyire szeret közel tartózkodni a csoport többi tagjához, a kutya-kutya közti pártávolságokból kiszámoltuk minden kutyára az átlagos **többi kutyától mért távolságát**, oly módon, hogy átlagoltuk egy adott kutyának a csoport összes többi tagjával vett átlagos pártávolságát (itt is először az egyes sétákra számoltuk ki a többi kutyától mért távolságot, majd a sétákat átlagoltuk a végleges értékhez). Ennek a pályaváltozónak az értéke 16 m-től (V4, fiatal kutya) 20 m-ig (V5) változott (2. táblázat, ez kevésbé mutatkozott egyedinek a kutyákra nézve, mint a korábban leírt pálya jellemzők (lásd alább az ANOVA tesztel).

Mint korábban említettem a kutyák jellemzően hurkokat írnak le a séta során (elfutnak, majd visszazsaladnak a lassabban mozgó gazda irányába). Annak érdekében, hogy mérni tudjuk ezt a viselkedést (az egyes kutyák mekkora hurkokat futnak be, milyen gyakran), kidolgoztunk egy algoritmust, ami automatikusan detektálja a visszatéréseket a gazdához (hurkokat) a GPS útvonalban. Azokat a folyamatos pályaszakaszokat tekintettük visszatéréseknek, ahol teljesült, hogy a kutya és a gazda közötti egyenes és a kutya sebességvektora által bezárt szög folyamatosan kisebb, mint 45 fok (ez biztosítja, hogy a kutya végig a gazda felé halad), a visszatérés végére a kutya-gazda távolság minimum a kiindulási távolság felére csökkent, és a pályaszakasz legalább 3 m hosszú (kis közeli elmozdulásokat ezzel a küszöbértékkel zártuk ki). Az algoritmus által megtalált visszatéréseket a 26. ábra szemlélteti.



26. ábra: Visszatérések a gazdához. V1 kutyának a 22. ábrán bemutatott séta során automatikusan detektált visszatéréseit mutatják a megvastagított piros vonalak. A gazda ugyanezen idő alatt megtett útját szürke vastag vonal jelöli. A kutya-gazda távolságot a visszatérés kezdetén és végén a kutyától a gazda felé mutató sárga illetve fekete nyíl jelzi.

A visszatérési eseménynek automatikus detektálásával lehetőségünk nyílt meghatározni a **visszatérések hosszát** (a visszatérési útvonal hossza), és a **visszatérések periódusidejét** (a visszatérések között átlagosan eltelt idő). Az egyes kutyák visszatéréseinek száma a különböző séták során körülbelül 10-50 visszatérés között változott, ami kevés adat ahhoz, hogy az egyes sétákat össze tudjuk hasonlítani az egyes sétákra vett átlagok alapján. Így az egyes kutyákat az összes sétát tartalmazó visszatérési adatok átlagával és szórásával jellemeztük (2. táblázat).

A visszatérések periódusideje nem ad információt arról, hogy például egy kutya szeret közel tartózkodni a gazdához és csak ritkán távolodik el, vagy többet tölt távol és

esetleg csak ritkán fut vissza. Ennek mérésére definiáltuk a **gazdától távol töltött idő** arányát. Azzal a feltételezéssel, hogy ez a mérték fordítottan arányos a gazdához való kötődéssel. Korábban láttuk, hogy a gazdától való átlagos távolság, a kutyák jellemző futási sebessége, a visszatérések hossza jelentősen eltér kutyánként. Így várhatóan kutyánként változó az is, hogy mi számít „távolinak”. Itt a visszatérések kezdő és végpontjaiból indultunk ki, és ez alapján a pályákat minden kutya esetén, három lehetséges szakaszra osztottuk: visszatérés, gazdához közeli és távoli pozíciók. A határok megállapításához megvizsgáltuk a visszatérések kezdő és végpontjainak eloszlását, minden kutyára külön. Azt találtuk, hogy az adatok körülbelül 15 %-ánál fordul elő, hogy ezek az eloszlások átfednek (a visszatérések végpontjai távolabb esnek mint a visszatérések kezdőpontjai), ezért a közelség kritériumának azt választottuk, hogy a kutya közelebb legyen a gazdához, mint a saját visszatéréseinek 85-ik percentilise. Az egye kutyákra kapott gazdától távoli töltött idő arányát a 2. táblázat tartalmazza.

A pályajellemzők egyediségének vizsgálatára egyfaktoros varianciaanalízist végeztünk (ANOVA), hogy megállapítsuk, az egyes kutyapárok adatai származhatnak-e ugyanabból az eloszlásból vagy lényegesen eltérnek. Azt találtuk, hogy a jellemző futósebesség, a gazdához viszonyított megtett út nagysága (relatív úthossz), és a gazdától mért átlag távolság szignifikánsan különbségeket mutatottak a legtöbb kutyapár esetén (egyfaktoros ANOVA,  $p < 0,05$ , a felsorolás sorrendjében a 15 lehetséges párból 12, 12 és 10 pár esetén). Más pályajellemzők, mint az átlag távolság más kutyáktól vagy a gazdától távol töltött idő, kevésbé bizonyultak egyedinek (egyfaktoros ANOVA,  $p < 0,05$ , a felsorolás sorrendjében a 15 lehetséges párból 3, 3 pár esetén).

Annak vizsgálatára, hogy a mért pályajellemzők mennyire konzisztensek egy-egy kutya esetén a séták során, azt vizsgáltuk, hogy mennyire korrelál az adott pályajellemző első- és utolsó 7 sétára vett átlag értéke. A jellemző futósebesség, a gazdához viszonyított megtett út nagysága (relatív úthossz), a gazdától mért átlag távolság és a gazdától távol töltött idő esetén pozitív korreláció mutatkozott (Pearson korreláció, a felsorolás sorrendjében  $n = 6$ ,  $r = 0,99$ ,  $P < 0,001$ ,  $r = 0,96$ ,  $P = 0,003$ ,  $r = 0,96$ ,  $P = 0,002$ ,  $r = 0,93$ ,  $P = 0,008$ ). A többi kutyától mért távolság nem bizonyult konzisztensnek ( $n = 6$ ,  $r = 0,76$ ,  $P = 0,079$ ).



Vizsgálva a pályajellemzők közti korrelációkat, nem minden pályajellemzőnk bizonyult függetlennek. Mivel minden kutya gyorsabb volt, mint a gazda és nem volt korlátozva a mozgásuk, elméletileg bármilyen távolságot tarthattak volna a gazdával a séták során. A korrelációk vizsgálata azt mutatja, hogy a jellemző futósebesség jól jelzi előre a gazdától mért átlagos távolságot és a visszatérések hosszát vizslák esetén (Pearson korreláció, a felsorolásnak megfelelően,  $n = 5$ ,  $r = 0,94$ ,  $P = 0,017$ ,  $r = 0,98$ ,  $P = 0,003$ ). Azaz, azok a vizslák akik gyorsabban szeretnek / tudnak futni, nagyobb hurkokat futnak be a séta során (vagy tudnak befutni, úgy hogy nem maradnak le) és ezzel együtt a gazdától mért átlagos távolságuk is nagyobb. Abból következően, hogy a kutyák hurkokat írnak le a gazda körül, és összefüggés van a jellemző futósebességük és a hurkok hossza között, várható hogy ez hatással van a „többi kutyától mért távolság” pályajellemzőre is. A lassabb kutyák kevésbé távolodnak el a gazdától így a köztük mért távolság is várhatóan kisebb. A jellemző futósebesség és a többi kutyától mért távolság közötti pozitív korreláció ( $r = 0,88$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,049$ ) megerősítette ezt a következtetésünket. Ugyanakkor például a két leggyorsabb kutya (V3 és V5) pártávolsága kisebb volt, mint a bármelyikük többi kutyától mért átlagos távolsága. A fentiek alapján azt várnánk, hogy amennyiben nincs kapcsolat a két leggyorsabb kutya között, akkor köztük a legnagyobb az átlagos pártávolság, az hogy ez nem teljesül arra utal, hogy a kutyák között létezik valamilyen preferencia a séták során (vannak párok, akik szeretnek együtt futni, a pártávolság kisebb köztük), és nem kizárólag a jellemző futósebesség határozza meg a mérhető pártávolságokat.

### 5.2.3 Kérdőíves vizsgálatok

A kutyák személyiség jegyeit és dominancia rangját két különböző kérdőíves teszttel mértük, amit a gazda töltött ki a méréseket követően.

A személyiség jegyek vizsgálatára az A. Jones által fejlesztett Dog Personality Questionnaire (DPQ) tesztet alkalmaztuk [99]. A teszt összesen 45 kérdés alapján faktoranalízissel öt fő faktort különít el, **Félénkség**, **Emberekkel szembeni agresszió**, **Aktivitás/Ingerlékenység**, **Tréningezhetőség** és **Állatokkal szembeni agresszió** (eredetileg: Fearfulness, Aggression towards People, Activity/Excitability, Responsiveness to Training and Aggression towards Animals, 1. táblázat). Az öt fő

faktoron belül alszálakat különít el (facetek), melyeket szintén mértünk és felhasználtunk a korreláció analízisben.

A dominancia viszonyokat (**szociális rang**) Pongrácz és társai által fejlesztett teszttel mértük [100]. Itt a gazdának négy különböző kérdésre kellett válaszolnia kutyapáronként:

- (1) A két kutya közül melyik ugat először, ha idegen közeledik a házhoz, vagy ha egyszerre kezdenek ugatni melyik kutya ugat többet vagy hosszabban?
- (2) Melyik kutya nyalja gyakrabban a másik kutya száját?
- (3) Melyik kutya eszik először, vagy eszi meg a másik ételét, ha egyszerre kapnak enni egy tálból?
- (4) Ha harcolnak melyik kutya szokott nyerni?

Mindegyik esetben a dominánsra jellemző válasz 1 pontot jelent, ha a gazda nem tud dönteni mindkét kutya 0 pontot kap az adott kérdésre. A 23. ábra c panel részén a különböző kérdések különböző színnel vannak jelölve: az 1. kérdés piros, 2. sárga, 3. zöld a 4. kérdés kék színnel lett feltüntetve. A kutyák dominancia teszt pontszámait az 1. táblázat tartalmazza.

#### **5.2.4 Kapcsolat a kutyák séta során mért interakciói, egyéni pályajellemzői, személyiség jegyei és a szociális rangja között**

A kutyák séta során mért interakciói, pályajellemzői, személyiség jegyei és a szociális rangja között Pearson korrelációt kiszámoltunk csak vizslákra ( $n = 5$ , 27. ábra) és az összes kutyára is ( $n = 6$ ). Az alábbiakban a szignifikáns korrelációkat tüntettük fel.

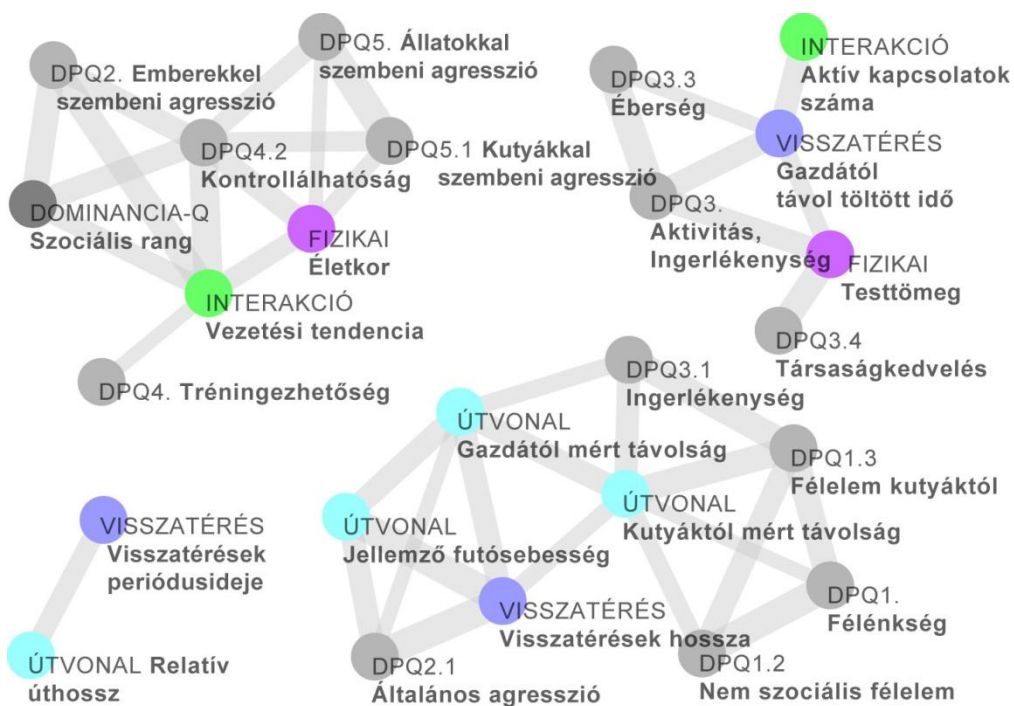
A visszatérések periódusideje negatívan korrelált a tréningezhetőség faktorra ( $r = -0,86$ ,  $n = 6$ ,  $P = 0,028$ ), a kontrollálhatóság alszálával ( $r = -0,82$ ,  $n = 6$ ,  $P = 0,046$ ) és a szociális ranggal ( $r = -0,84$ ,  $n = 6$ ,  $P = 0,036$ ). A dominánsabb, tréningezett kutyák gyakrabban tértek vissza a gazdához.

Az egyszerű trajektória változók közül, a jellemző futósebesség az emberekkel szembeni agresszió faktor, általános agresszió alszálájával korrelált ( $r = 0,95$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,013$ ). Az agresszívebb kutyák gyorsabban futottak a séta során.

A gazdától távol töltött idő (definícióját lásd 5.2.2. fejezet) negatívan korrelált a társaságkedvelés (companionability) alskálával ( $r = -0,87$ ,  $n = 6$ ,  $P = 0,024$ ), pozitívan a környezet iránti érdeklődéssel (active engagement alskála,  $r = 0,88$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,049$ ) és az aktivitás/ingerlékenység faktorról ( $r = 0,93$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,022$ ). Az interakciókat jellemző változók közül az aktív kapcsolatok számával korrelált pozitívan ( $r = 0,93$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,022$ ). Azok a kutyák, amelyek a személyiség teszt alapján keresik a gazda társaságát a séta során is szeretnek közelebb tartózkodni, és valószínűleg ennek következtében kevesebb lehetőségük adódik arra, hogy együtt fussanak más kutyákkal. Az aktívabb, környezetük iránt jobban érdeklődő kutyák, gyakrabban futnak együtt társaikkal, és több időt töltenek a gazdától távol.

A vezetési tendencia pozitívan korrelált a korrallal ( $r = 0,91$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,032$ ), tréningezhetőség faktorról ( $r = 0,88$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,049$ ), kontrollálhatósággal ( $r = 0,98$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,003$ ), szociális ranggal ( $r = 0,92$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,027$ ) és az emberekkel szembeni agresszióval ( $r = 0,95$ ,  $n = 5$ ,  $P = 0,013$ ). Ezek a korrelációk arra utalnak, hogy azok a kutyák, amelyek a séta során gyakrabban vállalnak vezető szerepet, dominánsabbak, agresszívebbek ugyanakkor tréningezhetőbbek, kontrollálhatóbbak.

Vizslákra ( $n = 5$ ) az összes pozitív korrelációt a 27. ábra mutatja.



27. ábra: Szignifikáns korrelációk, a GPS útvonalakból nyert pályajellemzők, vezetési hierarchia, és az etológiai tesztekkel mért szociális rang és személyiségjegyek között. A megjelenített szignifikancia szint  $P < 0.05$ , Vizslákra ( $n = 5$ ). Az élek vastagsága a korreláció erősségével arányos. A csúcsok nevének első része és színe a változó eredetét jelöli: DPQ: személyiség teszt (Dog Personality Questionnaire, Jones 2008, szürke), DOMINANCIA-Q: dominancia teszt (Pongrácz et al. 2008, fekete), INTERAKCIÓ: vezetési hierarchia alapján számolt változók (zöld), VISSZATÉRÉSEK: az útvonal gazdához visszatérő szakaszait jellemző változók (sötétkék) ÚTVONAL: pályaadatokból számolt változók (világos kék).

### 5.3 Összefoglalás

Hat kutyából álló csoport és gazdájuk séta során megfigyelhető interakcióit, mérhető egyedi pályajellemzőit vetettük össze etológiai tesztekkel mérhető dominancia viszonyokkal és személyiség jegyekkel.

A kutyapárok közötti interakciók, hierarchikus vezető-követő kapcsolatrendszer rajzoltak ki. Ez a kapcsolatrendszer dinamikus, a vezetési szerepek váltakoznak, de hosszabb távon a kutyák vezetési gyakoriságbeli különbségei állandóak.

Eredményeink szerint az otthoni körülmények között dominánsabb kutyák töltötték be a séta során a vezető szerepet, hasonlóan, mint farkas falka, egyes főemlősök és szarvasmarhák esetén, ahol szintén a dominánsabb egyed vezeti a csapatot. A vezető szerep személyiségjegyekkel is mutatott összefüggést, a séta során vezető kutyák, agresszívebbnek, de a gazda felé szófogadóbbnak tréningezhetőbbnek bizonyultak.

Egyes egyedi pályajellemzők, és személyiségjegyek közti összefüggések (27. ábra), felvetik azt az izgalmas lehetőséget, hogy csak a GPS pályaadatok alapján következtetéseket lehessen levonni személyiség jegyekre, szociális szerepre vonatkozóan a későbbiekben.

A fejezetben bemutatott munka Beck Róberttel, Nagy Mátéval, Vicsek Tamással és Kubinyi Enikővel együttműködésben készült.

## 6 Gasztruláció során zajló *in vivo* kollektív sejtmozgások jellemzése

Kutatásunk célja, hogy jellemezzük a vad típusú zebrahal embrió prekordális lemezének mozgását és megpróbáljuk megérteni a csoport koherens mozgása mögött meghúzódó mechanizmust. Ennek érdekében először jellemeztük a 1) vad típusú embrió prekordális lemez sejtjeinek áramlását, 2) megvizsgáltuk hogyan hat a sejtszám csökkenése a sejtek áramlására, végül 3) a vizsgálatba bevontuk a prekordális lemez fölött elhelyezkedő sejtréteget alkotó epiblast sejteket, hogy a két különböző sejtréteg közötti esetleges kölcsönhatásokat feltárjuk.

A kutatást az IST Austria (Institute of Science of Technology Austria) kutatóintézetben működő Heisenberg kutató csoporttal együttműködésben végeztük, ahol négy hónapot töltöttem Ernst Mach ösztöndíjasként. A leírt kísérleteket Michael Smutny végezte, a kutatás vezetői Vicsek Tamás és Carl Philipp Heisenberg. A kutatás jelenleg is folyamatban van az itt leírt eredmények ezért előzetesnek tekinthetőek, egy részük poszter formájában került bemutatásra a 2012-ben ZiF-en (Center for Interdisciplinary research) rendezett „Collective motion in biological systems: from data to models” konferencián [101].

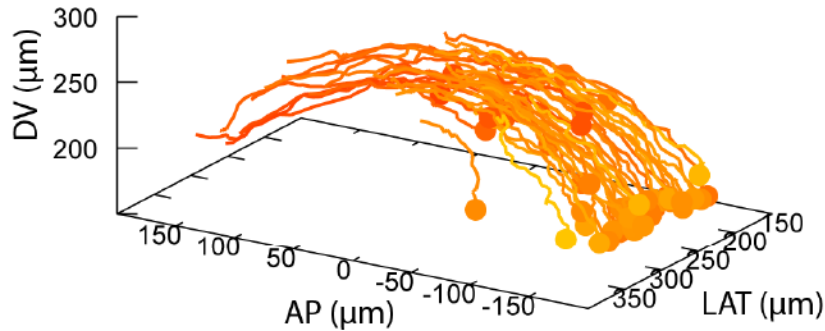
### 6.1 Prekordális lemez migrációjának jellemzése, a sejtszám csökkenés hatása a migrációra

A 3.3 fejezetben leírt módszerek alkalmazásával ([1. video](#)<sup>1</sup>), a zebrahal embrió minden egyes prekordális lemezt, és a felette elhelyezkedő epiblast réteget alkotó sejtjének útvonalát három dimenzióban tudtuk rögzíteni, a különböző sejtípusokat elkülönítve. Az útvonalakat körülbelül 2 órányi időtartamban rögzítettük, ami az 50-60 %-os epibóliától a 70-80%-os epibóliáig tartó embrionális fejlődési szakaszt jelenti. A PL sejtek egy tipikus háromdimenziós útvonala a 28. ábrán látható. A kinyert útvonalak alapján a PL sejtek mozgásáról készült animáció itt található: [2. video](#)<sup>3</sup> (a videón a sejtek

---

<sup>3</sup> <http://hal.elte.hu/~zsuzsaakos/diss/PLwt.wmv>

mozgása dorzális nézetben látható, a színskála az egyes sejtek mozgásirányának a csoport átlagos mozgásirányával vett korrelációját mutatja az adott időpontban).



28. ábra. Prekordális lemez sejtek útvonala. A jobb átláthatóság kedvéért csak a sejtcsoport menetirány szerinti legelső 50 sejtjének útvonalát ábrázoltuk. A labor koordináta rendszer tengelyeit úgy forgattuk, hogy azok egybeessenek az embrió anterior-posterior (AP), laterális (LAT) és dorso-ventrális (DV) tengelyeivel.

A csoport mozgásának jellemzésére megvizsgáltuk, hogy a csoport mennyire rendezett illetve ez a rendezettség, hogy változik időben. Ehhez a [102] cikkben definiált rendparamétert használtuk azzal a különbséggel, hogy az időre nem átlagoltunk, így a sejtek normált sebességvektorainak összegét osztottuk a sejtek számával és ennek vettük az abszolút értékét:

$$\bar{V}(t) = \left| \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \mathbf{v}_i(t) \right| \quad (6.1)$$

ahol  $\bar{V}(t)$  a rendparaméter értéke  $t$  időben,  $\mathbf{v}_i(t)$  az  $i$ -edik sejt  $t$  időben vett, egyre normált sebességvektora. Maximálisan rendezett csoport esetén, mikor minden sejt egy irányba tart, a rendparaméter értéke a definícióból adódóan 1, teljesen rendezetlen mozgás esetén 0. A 30. ábrán látszik, hogy a vad típusú embrió prekordális lemez sejteinek mozgása erősen rendezett, és ez a rendezettség időben kevésbé változik.

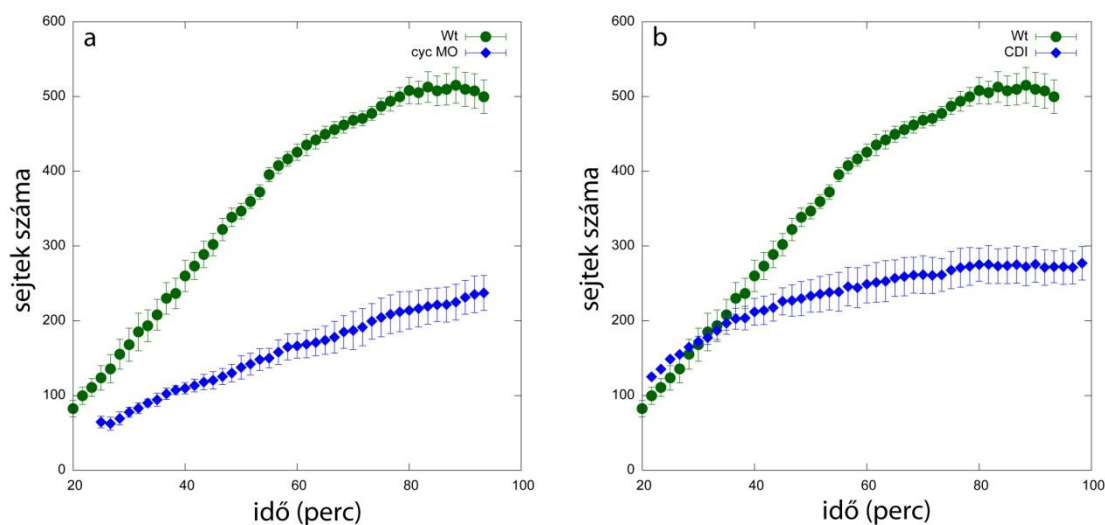
Annak vizsgálatára hogy miként változik a sejtek iránya közötti korreláció a köztük lévő távolság függvényében (azaz egy sejt irányváltoztatása milyen mértékben

befolyásolja a tőle különböző távolságra elhelyezkedő sejtek mozgásirányát), a következő távolságfüggő iránykorrelációs függvény értékeit határoztuk meg:

$$C(d) = \langle v_i(t) \cdot v_j(t) \rangle_{t, d \approx |r_i - r_j|} \quad (6.2)$$

ahol  $v_i(t)$  és  $v_j(t)$  az  $i$ -edik és  $j$ -edik sejt  $t$ -időben vett normált sebességvektora, az átlagot az összes  $t$  időpontra, valamint az összes olyan sejt párra számoltuk, amelyeknek távolsága közelítőleg  $d$  (31 ábra).

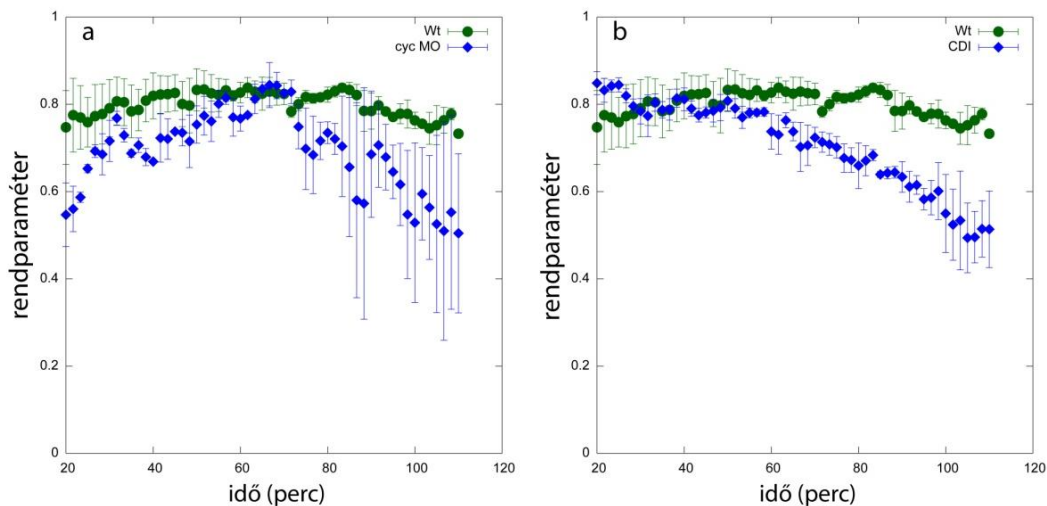
Annak érdekében, hogy megtudjuk a csoport méretének, a sejtek számának csökkenése milyen hatással van a csoport *in vivo* migrációjára, olyan kísérleteket végeztünk, ahol cyclops morpholino (cyc MO) injektálásával vagy sejtosztódás gátló szer használatával (CDI kísérlet) csökkentettük a prekordális lemez sejtek számát (29. ábra, a kísérletek részletes leírását lásd 3.3 fejezet). A 29. ábrán jól látható hogy a sejtszám mindkét módszer esetén jelentősen csökkent. Az sejtszám csökkenés hatásának vizsgálatához négy vad típusú, három cyc MO-val injektált és három sejtosztódás gátló szerrel kezelt embrióról készítettünk mikroszkópos felvételt és elemztük ki.



29. ábra: Prekordális lemez sejtszámának alakulása (a) cyclops morpholino és (b) sejtosztódás gátló szer hatására. A görbék a sejtszám alakulását mutatják az embriópajzs kialakulásától eltelt idő függvényében vad típusú (Wt, zöld), cyclops morpholinóval kezelt (a, cyc Mo, kék) valamint 30% epibóliától sejtosztódás gátló szerrel kezelt embriók esetén (b, CDI, kék).

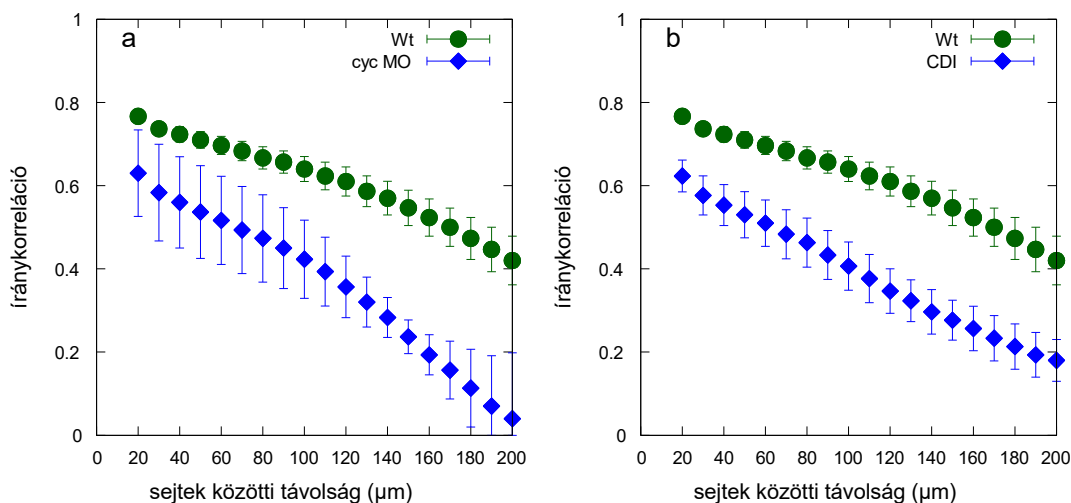


A sejtszám csökkenés következtében a csoport rendezettsége is csökkent. Ezt mutatja a 30. ábra amely a rendparaméter időbeli változását jeleníti meg az embriópajzs kialakulásától kezdődően. Érdekes, hogy bizonyos időszakban (embriópajzs kialakulása utáni körülbelül 30-70 perc között) cyc MO-val kezelt embriók esetén (30. ábra a panel) a rendparaméter értéke megközelíti a vad típusú esetet, azaz egy rövid távú rendeződés figyelhető meg ami később ismét szétesik. Ennek oka egyelőre nem ismert.



30. ábra: Prekordális lemez sejtek rendeztségének változása (a) cyclops morpholino és (b) sejtosztódás gátló szer hatására. A görbék a rendparaméter alakulását mutatják az embriópajzs kialakulásától eltelt idő függvényében vad típusú (Wt, zöld), cyclops morpholinnal kezelt (a, cyc Mo, kék) valamint 30% epibóliától sejtosztódás gátló szerrel kezelt embriók esetén (b, CDI, kék).

A sejtszám csökkenés hatással volt a sejtek közti iránykorreláció nagyságára és távolságfüggésére is (31. ábra). A morpholinóval vagy sejtosztódás gátló szerrel kezelt embriókban az iránykorreláció alacsonyabb értékű és gyorsabban csökken a távolság növekedésével a vad típusú embrióhoz képest.



31. ábra: Prekordális lemez sejtek iránykorrelációs függvényének változása (a) cyclops morpholino és (b) sejtosztódás gátló szer hatására. A görbék a sejtek mozgásirányának korrelációját mutatják a köztük lévő távolság függvényében ( $C(d) = \langle \mathbf{v}_i(t) \cdot \mathbf{v}_j(t) \rangle_{t, d \approx |r_i - r_j|}$ ). Vad típusú (Wt, zöld), cyclops morpholinóval kezelt (a, cyc Mo, kék) valamint 30% epibólától sejtosztódás gátló szerrel kezelt embriók esetén (b, CDI, kék). A morpholinóval vagy sejtosztódás gátló szerrel kezelt embriókban az iránykorreláció alacsonyabb értékű és gyorsabban csökken a távolság növekedésével a vad típusú embrióhoz képest. Egy sejt átmérője  $\sim 20 \mu\text{m}$ .

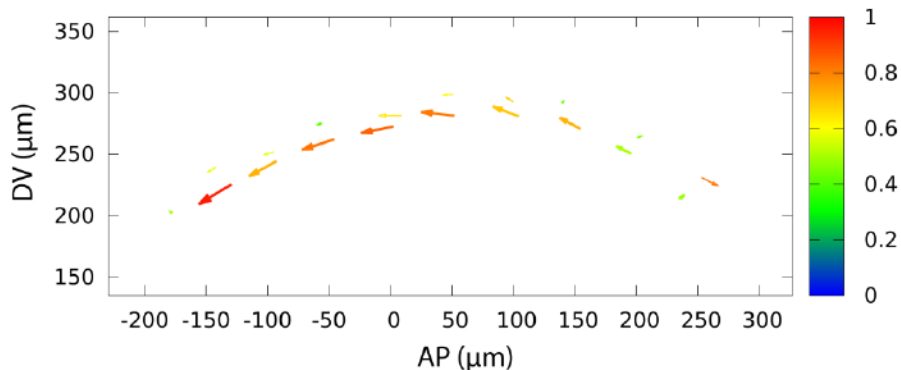
## 6.2 Epiblast és prekordális lemez sejtrétegek közötti kölcsönhatás vizsgálata

A jelenleg elfogott kép szerint az epiblast sejtek a gasztruláció kezdeti szakaszában a vegetális pólus felé vándorolnak (epibólia folyamata), miközben a majdani PL sejtek az embriópajzs területén befelé fordulnak a szikanyag irányába, majd az animális pólus felé haladnak tovább a szikanyag és az epiblast réteg között (lásd 2.6.3 fejezet, 7. ábra). Feltehető, hogy ezek a határoló felületek, sejtrétegek (szikanyag, epiblast réteg) hatást gyakorolnak a prekordális sejtek mozgására és fordítva. Egyes feltételezések szerint a PL sejtek a felettük elhelyezkedő epiblast rétegen mint szubsztráton haladnak előre [73] (lásd még 2.6.3 fejezet).

A kutatás ezen részében arra keressük a választ, hogy az epiblast sejtréteg és a prekordális lemez sejtek hogyan hatnak egymásra, felfedezhető-e összefüggés a mozgásukban. Ehhez a vad típusú embrión végezett elemzéseken felül olyan kísérleteket is végeztünk, amelyekben 1) teljesen hiányoztak a prekordális lemez sejtek (Mzoep

mutáció, lásd 3.3 fejezet), így az epiblast sejtek mozgását a prekordális lemez sejtek hatása nélkül vizsgálhattuk, illetve 2) transzplantációs kísérleteket végeztünk, amelyben prekordális lemez sejtek egy csoportját transzplantáltuk Mzoep mutánsba, így a csoport mozgását olyan környezetben vizsgálhattuk ahol ingresszióval nem keletkeznek új sejtek (lásd 3.3 fejezet). A vad típusú embrióban körülbelül 500 prekordális lemez sejt és a felette elhelyezkedő körülbelül 5000 epiblast sejt mozgását elemeztük. A transzplantációs kísérletek során 120-210 prekordális lemez sejtet ültettünk be. Négy vad típusú, két Mzoep mutáns és két Mzoep-transzplantált embrióról készítettünk felvételeket és elemeztük ki.

Hogy jobban megértsük a folyamatot olyan vizualizációt készítettünk, amelyben az embrionális tengely mentén az embriópajzstól indulva anterior irányba 50  $\mu\text{m}$  hosszúságú zónákra osztottuk a vizsgált PL sejtek által bejárt területet. Az egyes zónákon belül a prekordális lemez és epiblast sejtek átlagos mozgását jelenítettük meg. Az átlagok megjelenítése azért hasznos, mert az összes 5000 epiblast sejt megjelenítésével nehéz követni a folyamatot és egyben megfigyelni az alatta elhelyezkedő prekordális lemez sejteket. A vizualizációban a nyilak nagysága az átlagsebességgel arányos, a színkód pedig a rendparaméter nagyságát jelzi (3. video<sup>4</sup>). A 32. ábra a 3. video<sup>4</sup> egy képkockáját mutatja.



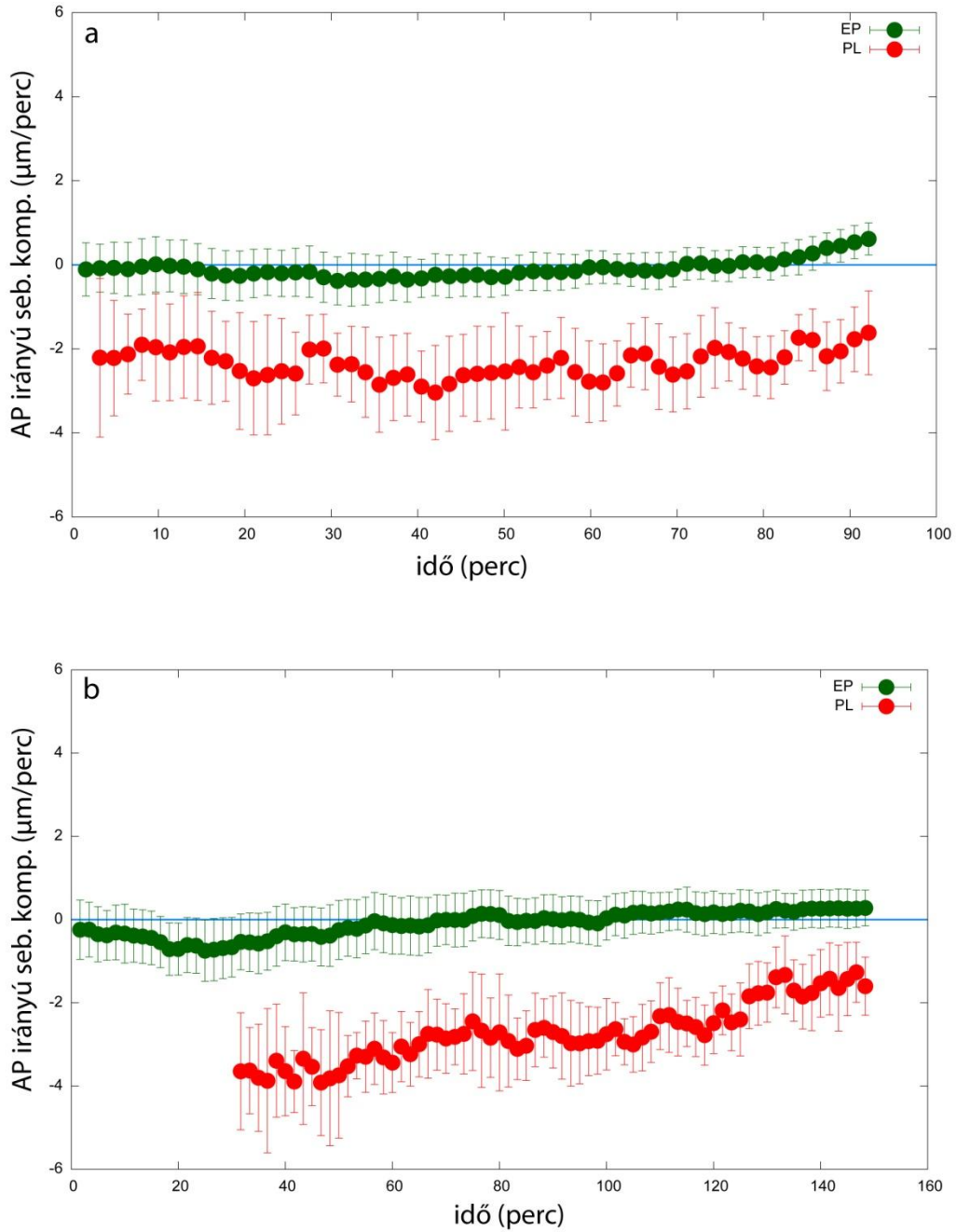
32. ábra: Prekordális és epiblast sejtek áramlási képe laterális nézetben. A nyilak az embrionális tengely irányában felosztott 50  $\mu\text{m}$  hosszú zónákra vett

<sup>4</sup> [http://hal.elte.hu/~zsuzsaakos/diss/zone\\_WT.wmv](http://hal.elte.hu/~zsuzsaakos/diss/zone_WT.wmv)

átlagsebességeket jelölik. Az alsó nyilak a prekordális lemez sejtek, a felső nyilak az epiblast sejtek mozgását mutatják. A nyilak nagysága az átlagsebességgel arányos, a színkód pedig a rendparaméter értékét jelöli. Az mozgást labor koordináta rendszerben ábrázoltuk melynek x tengelye az anterior-posterior (AP) iránnyal párhuzamos y iránya az embrió dorso-ventrális (DV) irányával esik egybe.

A vad típusú embriókról készített videók szerint az epiblast sejtek mozgásiránya először anterior irányú, majd átfordul posterior irányba (ami az epibólia mozgás iránya).

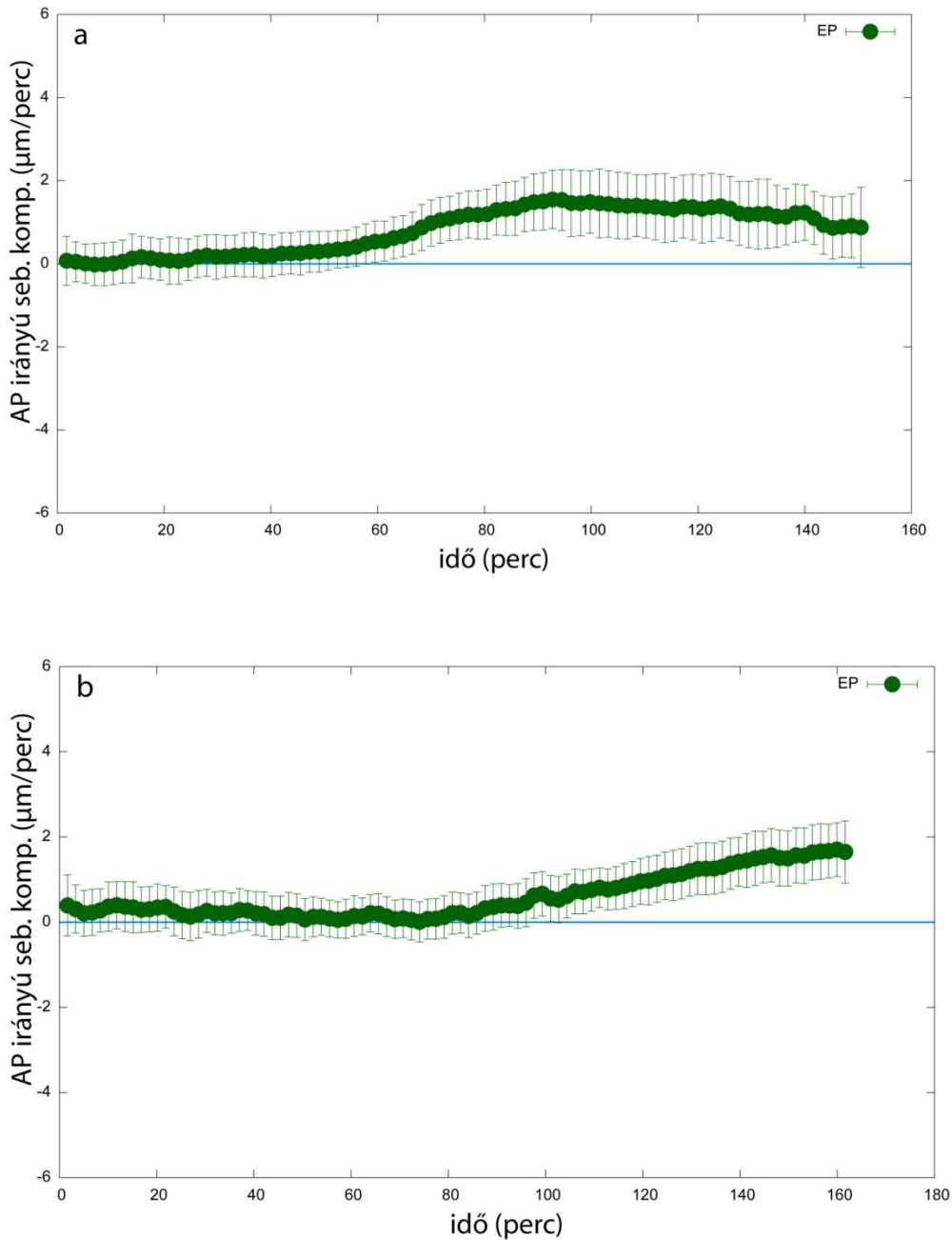
Emellett ábrázoltuk a két különböző sejtípus anterior-posterior (AP) tengely irányú sebességvektor komponensét vad típusú (4 embrió, 2 tipikus adatsor a 33. ábrán látható), Mzoep mutáns (2 embrió, 33. ábra) és Mzoep mutánsba transzplantált PL sejtek esetén (2 embrió, 34. ábra). Mivel Mzoep mutáns esetén, a PL sejtek teljesen hiányoznak, ezért ez esetben csak az epiblast sejtréteg mozgását jelenítettük meg (az Mzoep mutáció és a transzplantáció leírását lásd bővebben a 3.3 fejezetben). A háromdimenziós útvonalak csak az embrionális gömb egy kis részét járják be, így az általunk alkalmazott sík közelítés megfelelőnek bizonyult az elemzéshez.



33. ábra: Epiblast és prekordális lemez sejtek anterior-posterior irányú sebességvektor komponense az idő függvényében. Az epiblast sejteket (EP) zölddel, a prekordális lemez sejteket (PL) pirossal jelöltük.

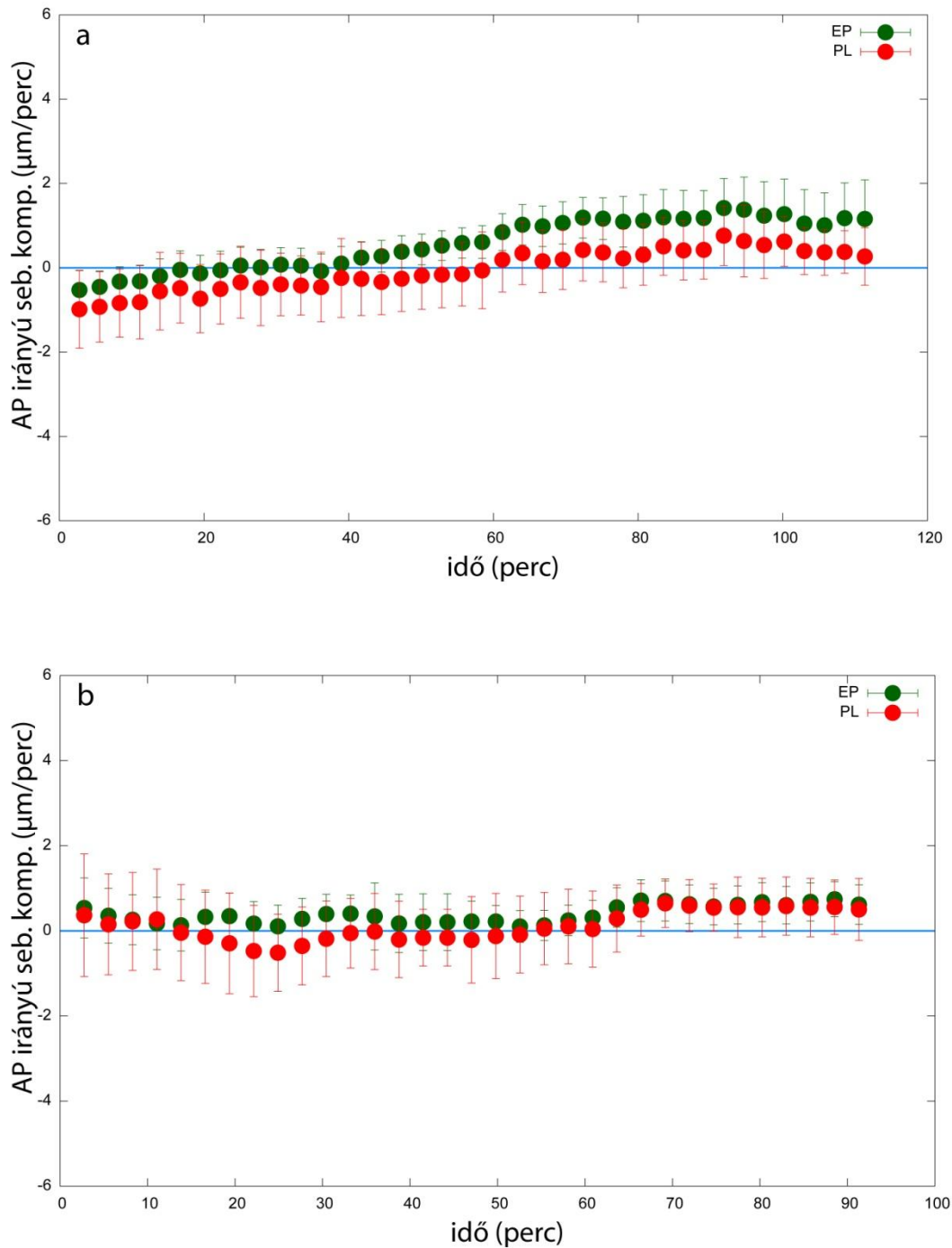
A vizualizáció és az AP irányú sebesség komponens időbeli változása azt mutatja, hogy a vad típusú embriók esetén az epiblast sejtek az embrionális tengely

mentén először anterior irányba mozognak majd később fordulnak posterior irányba. Ez tovább finomítja az eddig elfogadott képet, mely szerint az epiblast sejtek mozgását a gasztruláció kezdeti szakaszában az epibólia folyamata határozza meg.



34. ábra: Mzoep embrió epiblast sejtjeinek anterior-posterior irányú sebességvektor komponense az idő függvényében. Az epiblast sejteket (EP) zölddel jelöltük.

Mzoep mutáns esetén nem figyelhető meg az anterior irányú epiblast mozgás a sejtek sebessége közel nulla, majd posterior irányú. Ez arra utal, hogy a prekordális sejtek ingressziójának szerepe lehet a vad típusú embrió epiblast sejtjeinek anterior irányú elmozdulásában.



35. ábra: Mzoep embrió epiblast sejtjeinek és az embrióba transzplantált prekordális lemez sejteknek az anterior-posterior irányú sebességvektor komponense az idő függvényében. Az epiblast sejteket (EP) zölddel, a prekordális lemez sejteket (PL) pirossal jelöltük.



Transzplantált sejtek esetén alig vagy egyáltalán nem figyelhető meg az epiblast sejtek anterior irányú elmozdulása és a PL sejtek sem mutatják a vad típusban megfigyelhető határozott anterior irányú mozgást. Hamar irányt váltanak és az epiblast sejtekkel megegyező (posterior) irányba haladnak. Eszerint a transzplantált PL sejtek nem képesek megőrizni migrációs tulajdonságukat, rövid idő után felveszik az epiblast sejtek mozgásirányát és sebességét. Ez egybevág a korábbi kutatás eredményével [82], miszerint az ingressziónak meghatározó szerepe van a prekordális sejtek koordinált relatívan gyors mozgásában. Az epiblast és PL sejtek AP irányú sebesség komponensének nagysága és iránya közötti korreláció arra utal, hogy a két sejtréteg kapcsolatban van egymással, az epiblast réteg képes „magával sodorni” a transzplantált sejteket.

A megfelelő minőségű mikroszkópos felvételek készítése technikailag nem könnyű. A fluoreszcens jelöléstől az agaróz gélbe történő precíz pozicionálásig számos lépésnek kell sikeresnek lennie egy jó felvételhez (nem említve a transzplantációs kísérletek nehézségeit). A különböző felvételek időtartama és kezdete sokszor nem pontosan egyezik meg, így megbízható következtetések levonásához, az eredmények statisztikus kiértékeléséhez még több kísérlet elvégzésére van szükség, ezért az itt bemutatott eredmények előzetesnek tekinthetők.

### 6.3 Összefoglalás

Prekordális lemez sejtek csoportos mozgásával kapcsolatosan először azt vizsgáltuk meg, hogy a csoport sejt számának csökkenése milyen hatással van a csoportos mozgás jellegére.

Ennek érdekében kétféle módon csökkentettük a PL sejtek számát: cyc MO illetve sejtosztódást gátló szer alkalmazásával. Mindkét módszer látványos módon csökkentette a PL sejtek számát. A számolt jellemzők (rendparaméter és távolságfüggő iránykorrelációs függvény) alapján elmondható hogy a csoport mozgása ezekben a kísérletekben kevésbé koherenssé vált a vad típusú embrióban megfigyelt mozgáshoz képest. A sejtek rendezettsége csökkent, a sejtek közötti iránykorreláció alacsonyabb mértékű lett és gyorsabban csökkent a távolság függvényében.

A PL sejtek és a felettük lévő epiblast sejtek mozgását a korábbi vizsgálatokhoz képest részletesebben elemezve azt találtuk, hogy az epiblast sejtrétegben az embrionális tengely mentén az embriópajzstól anterior irányba már a gasztruláció legelején kialakul egy zóna amelyben kezdetben anterior irányba mozdulnak el a sejtek és csak később a gasztruláció előrehaladtával fordul a sejtek mozgásiránya az epibólia által meghatározott posterior irányba. Ez az eredmény árnyalja az eddig elfogadott képet, miszerint az epiblast sejtek a gasztruláció kezdeti szakaszában folyamatosan posterior irányba mozognak [80]. A gasztruláció későbbi szakaszában (75-90% epibólia között) az általunk megfigyelthez hasonló áramlási képet írt le korábban M L Concha & R J Adams [90].

Mzoep embriókat és Mzoep embrióba transzplantált PL sejteket vizsgálva azt találtuk hogy a vad típusban a gasztruláció kezdetén megfigyelhető anterior irányú epiblast mozgás mindkét esetben elmarad. Transzplantált embriók esetén a PL sejtek nem mutatják a szokásos gyors, koherens anterior irányú mozgást, hanem felveszik az epiblast sejtek mozgásirányát és sebességét, majd a gasztruláció előrehaladtával az epiblast sejtekkel közösen posterior irányba sodródnak. Ezek a kísérletek azt sugallják, hogy a epiblast rétegben a gasztruláció kezdetén megfigyelhető anterior áramlás összefüggésben van a hypoblast sejtek ingressziójával, ennek hiányában ugyanis nem figyelhető meg.

## Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretném megköszönni témavezetőmnek, Vicsek Tamásnak, hogy mellette dolgozhattam sok éven keresztül. Minden támogatást megadott ahhoz, hogy sikeres, színvonalas kutatómunkát végezhessünk a csoportjában, miközben példát mutatott különleges látásmódjával, ötleteivel, profizmusával. Az ő támogatása, biztatása, néha noszogatósa elengedhetetlenül szükséges volt ahhoz, hogy ez a dolgozat elkészüljön. Külön szeretném megköszönni, hogy olyan kutatócsoportot hozott létre, amelyben jó dolgozni.

Kutatómunkáim során sokat tanultam Nagy Mátétól, ezúton is szeretném megköszönni a közös munkát és az én oktatásomra fordított idejét, türelmét valamint a dolgozat átnézésében nyújtott segítségét.

Köszönettel tartozom Carl-Philipp Heisenbergnek, és kutatócsoportjának, hogy négy hónapig a csoport tagja lehettem, megismerhettem munkájukat. Külön köszönettel tartozom Michael Smutnynek, amiért türelmesen tanított a halembriókkal végzett kísérletezés rejtelseire.

Köszönöm Bíró Dórának és az Oxfordi egyetem Zoológia tanszékének, hogy a Wythami kutatóállomásukon dolgozhattunk.

Szerzőtársaimnak, Andrea Flacknek, Beck Róbertnek, Benjamin Petitnek, Kubinyi Enikőnek köszönöm a jó hangulatú közös munkát. Enikőnek külön köszönöm a dolgozat egyes részeinek átnézésében nyújtott segítségét.

A Biológiai Fizika Tanszék valamennyi munkatársának köszönöm az évek során nyújtott önzetlen segítségét. Külön köszönöm Ábel Dánielnek és Méhes Elődnek a cikkek nyelvi ellenőrzésében nyújtott segítséget.

Köszönettel tartozom a Magyar Postagalamb Szövetségnek, Pató Józsefnek és családjának, a galambokkal végzett kísérletekben nyújtott segítségükért.

Balázs Hedvignek, hogy ránk fordította idejét és lehetővé tette, a rendszeres méréseket kutyáival.

A kutatómunkám anyagi feltételeinek biztosításáért köszönettel tartozom az Európai Uniónak az EU ERC COLLMOT pályázat keretében, a Nemzeti Fejlesztési Ügynökségnek a KTIA AIK 12-1-2013-0041 pályázat keretében, az Osztrák-Magyar Akció Alapítványnak az Ernst Mach ösztöndíj keretében nyújtott támogatásáért és az ELTE Fizika Doktori Iskolának.

Végül köszönöm Szüleimnek, hogy mindenben támogattak az évek során és segítettek a dolgozat átnézésében. Gegának, hogy a dolgozat megírása során is mellettem volt és a dolgozat átnézésében nyújtott segítségét.

## Irodalomjegyzék

1. Vicsek, T., Czirók, A., Ben-Jacob, E., Cohen, I., and Shochet, O. (1995). Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. *Physical Review Letters* 75, 1226–1229.
2. Reynolds, C. (1987). Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. In *Computer Graphics (SIGGRAPH '87 Conference Proceedings)*, pp. 25–34.
3. Couzin, I., Krause, J., James, R., Ruxton, G., and Franks, N. (2002). Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups. *Journal of Theoretical Biology* 218, 1–11.
4. Aoki, I. (1982). A simulation study on the schooling mechanism in fish. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 48, 1081–1088.
5. Czirók, A., Stanley, H., and Vicsek, T. (1997). Spontaneously ordered motion of self-propelled particles. *Journal of Physics A-Mathematical and General* 30, 1375–1385.
6. Herbert-Read, J., and Perna, A. (2011). Inferring the rules of interaction of shoaling fish. *PNAS* 108, 18726–18731.
7. Katz, Y., Tunstrøm, K., Christos C., I., Cristián, H., and Iain D., C. (2011). Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish. *PNAS* 108, 18720–18725.
8. Dell'Arciccia, G., Dell'Omo, G., Wolfer, D. P., and Lipp, H.-P. (2008). Flock flying improves pigeons' homing: GPS track analysis of individual flyers versus small groups. *Animal Behaviour* 76, 1165–1172.
9. Ward, A. J. W., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hart, P. J. B., and Krause, J. (2008). Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *PNAS* 105, 6948–53.
10. Simons, A. M. (2004). Many wrongs: the advantage of group navigation. *Trends in ecology & evolution* 19, 453–5.
11. Simons, A. M. (2004). Many wrongs: the advantage of group navigation. *Trends in ecology & evolution* 19, 453–5.
12. Conradt, L., and Roper, T. J. (2005). Consensus decision making in animals. *Trends in ecology & evolution* 20, 449–56.

13. Vicsek, T., and Zafeiris, A. (2012). Collective motion. *Physics Reports* 517, 71–140.
14. King, A. J., and Sueur, C. (2011). Where Next? Group Coordination and Collective Decision Making by Primates. *International Journal of Primatology* 32, 1245–1267.
15. Sumpter, D., Buhl, J., Biro, D., and Couzin, I. (2008). Information transfer in moving animal groups. *Theory in biosciences = Theorie in den Biowissenschaften* 127, 177–86.
16. Conradt, L., and Roper, T. J. (2003). Group decision-making in animals. *Nature* 421, 155–8.
17. Boinski S, G. P. (2000). *On the move: how and why animals travel in groups* (University of Chicago Press.).
18. Biro, D., Meade, J., and Guilford, T. (2004). Familiar route loyalty implies visual pilotage in the homing pigeon. *PNAS* 101, 17440–3.
19. Lipp, H., Vyssotski, A., and Wolfer, D. (2004). Pigeon homing along highways and exits. *Current Biology* 14, 1239–1249.
20. Guilford, T., Roberts, S., Biro, D., and Rezek, I. (2004). Positional entropy during pigeon homing II: navigational interpretation of Bayesian latent state models. *Journal of Theoretical Biology*, 1–51.
21. Biro, D., Sumpter, D. J. T., Meade, J., and Guilford, T. (2006). From Compromise to Leadership in Pigeon Homing. *Current Biology* 16, 2123–2128.
22. Stead, N. (2013). Let's stick together: pigeon homing in pairs. *Journal of Experimental Biology* 216, i–i.
23. Flack, A., Freeman, R., Guilford, T., and Biro, D. (2013). Pairs of pigeons act as behavioural units during route learning and co-navigational leadership conflicts. *The Journal of experimental biology* 216, 1434–8.
24. Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R., and Levin, S. a (2005). Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433, 513–6.
25. Reebs, S. (2000). Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal behaviour* 59, 403–409.

26. Nikolai, W., Wood, A., and Franks, D. (2012). Social networks improve leaderless group navigation by facilitating long-distance communication. *Zoology* 58, 329–341.
27. Zafeiris, A., and Vicsek, T. (2013). Group performance is maximized by hierarchical competence distribution. arXiv preprint arXiv:1307.1829. Available at: [http://scholar.google.com/citations?view\\_op=view\\_citation&hl=en&user=kgccawIAAAAJ&citation\\_for\\_view=kgccawIAAAAJ:roLk4NBRz8UC](http://scholar.google.com/citations?view_op=view_citation&hl=en&user=kgccawIAAAAJ&citation_for_view=kgccawIAAAAJ:roLk4NBRz8UC) [Accessed September 23, 2013].
28. Guttal, V., and Couzin, I. D. (2010). Social interactions, information use, and the evolution of collective migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 16172–7.
29. Sárová, R., Spinka, M., Panamá, J. L. A., and Simecek, P. (2010). Graded leadership by dominant animals in a herd of female beef cattle on pasture. 79, 1037–1045.
30. Bode, N. W. F., Wood, a. J., and Franks, D. W. (2011). The impact of social networks on animal collective motion. *Animal Behaviour* 82, 29–38.
31. Bode, N. W. F., Franks, D. W., and Wood, a. J. (2012). Leading from the front? Social networks in navigating groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66, 835–843.
32. Nakayama, S., Harcourt, J. L., Johnstone, R. a, and Manica, A. (2012). Initiative, personality and leadership in pairs of foraging fish. *PloS one* 7, e36606.
33. McComb, K., Shannon, G., Durant, S. M., Sayialel, K., Slotow, R., Poole, J., and Moss, C. (2011). Leadership in elephants: the adaptive value of age. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 278, 3270–6.
34. Fischhoff, I. R., Sundaresan, S. R., Cordingley, J., Larkin, H. M., Sellier, M.-J., and Rubenstein, D. I. (2007). Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. *Animal Behaviour* 73, 825–831.
35. Nagy, M., Vásárhelyi, G., Pettit, B., Roberts-Mariani, I., Vicsek, T., and Biro, D. (2013). Context-dependent hierarchies in pigeons. *PNAS*.
36. Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125, 3–4.

37. Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. / Observation on the social psychology of domestic fowls. *Zeitschrift für Psychologie* 88, 225–252.
38. Chase, I. (1982). Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour* 80, 218–239.
39. Brent, L., Kessel, A., and Barrera, H. (1997). Evaluation of introduction procedures in captive chimpanzees. *Zoo Biology* 342, 335–342.
40. Schenkel, R. (1967). Submission: its features and function in the wolf and dog. *American Zoologist* 7, 319–329.
41. Bradshaw, J. W. S., Blackwell, E. J., and Casey, R. A. (2009). Dominance in domestic dogs - useful construct or bad habit? *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* 4, 135–144.
42. Vroljik, K. A. (2011). Sense and nonsense of dominance relationships and hierarchy: a closer look on behaviour and social organization structures in domestic dogs (*Canis lupus familiaris*).
43. Rowell, T. E. (1974). The concept of social dominance. *Behavioral Biology* 11, 131–154.
44. Cafazzo, S., Valsecchi, P., Bonanni, R., and Natoli, E. (2010). Dominance in relation to age, sex, and competitive contexts in a group of free-ranging domestic dogs. *Behavioral Ecology* 21, 443–455.
45. Sinclair, A. R. (1977). *The African Buffalo: A Study of Resource Limitation of Populations* (Univ of Chicago Pr (Tx)).
46. Major, P., and Dill, L. (1978). The three-dimensional structure of airborne bird flocks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 122, 111–122.
47. Potts, W. (1984). The chorus-line hypothesis of manoeuvre coordination in avian flocks. *Nature* 309, 344–345.
48. Ballerini, M., Cabibbo, N., Candelier, R., Cavagna, A., Cisbani, E., Giardina, I., Lecomte, V., Orlandi, A., Parisi, G., Procaccini, A., et al. (2008). Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance: evidence from a field study. *PNAS* 105, 1232–7.
49. Becco, C., Vandewalle, N., Delcourt, J., and Poncin, P. (2006). Experimental evidences of a structural and dynamical transition in fish school. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* 367, 487–493.



50. Partridge, B. (1982). The structure and function of fish schools. *Scientific American* 246 (6), 114–23.
51. Wu, H. S., Zhao, Q., Zou, D., and Chen, Y. Q. (2009). Acquiring 3D motion trajectories of large numbers of swarming animals. In 2009 IEEE 12th International Conference on Computer Vision Workshops, ICCV Workshops (IEEE), pp. 593–600.
52. Attanasi, A., Cavagna, A., Castello, L. Del, Irene, G., Melillo, S., Leonardo, P., Pohl, O., Rossaro, B., Shen, E., Edmondo, S., et al. (2013). Wild swarms of midges linger at the edge of an ordering phase transition. arXiv preprint arXiv: ..., 1–12.
53. Nagy, M., Akos, Z., Biro, D., and Vicsek, T. (2010). Hierarchical group dynamics in pigeon flocks. *Nature* 464, 890–893.
54. Usherwood, J. R., Stavrou, M., Lowe, J. C., Roskilly, K., and Wilson, A. M. (2011). Group Flying in a flock comes at a cost in pigeons. *Nature* 474, 494–497.
55. King, A. J., Wilson, A. M., Wilshin, S. D., Lowe, J., Haddadi, H., Hailes, S., and Morton, a J. (2012). Selfish-herd behaviour of sheep under threat. *Current Biology* 22, R561–2.
56. Akos, Z., Nagy, M., and Vicsek, T. (2008). Comparing bird and human soaring strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 4139–4143.
57. Akos, Z. (2008). Madarak és emberek siklórepülési stratégiáinak összehasonlítása. Diplomamunka.
58. Erickson, C. (1993). GPS Positioning Guide. Geodetic Survey Division, Natural Resources Canada.
59. Flack, A., Ákos, Z., Nagy, M., Vicsek, T., and Biro, D. (2013). Robustness of flight leadership relations in pigeons. *Animal Behaviour* 86, 732–732.
60. Stephens, S. C., and Rasmussen, V. P. (2010). High-End DGPS and RTK systems.
61. Mech, L. D. (1999). Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* 77, 1196–1203.
62. Miklósi, Á. (2010). A kutya viselkedése, evolúciója és kogníciója (Typotex).

63. Van Kerkhove, W. (2004). A fresh look at the wolf-pack theory of companion-animal dog social behavior. *Journal of applied animal welfare science : JAAWS* 7, 279–85; discussion 299–300.
64. Mech, L. D. (2000). Leadership in wolf, *Canis lupus*, packs. *Canadian Field-Naturalist*, 259–263.
65. Peterson, R. O., Jacobs, A. K., Drummer, T. D., Mech, L. D., and Smith, D. W. (2002). Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in gray wolves , *Canis lupus*. *Can. J. Zool.* 1412, 1405–1412.
66. Couzin, I. D. (2003). Self-Organization and Collective Behavior in Vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 32, 1–75.
67. Fox, M. W., Beck, A. M., and Blackman, E. (1975). Behavior and ecology of a small group of urban dogs (*Canis familiaris*). *Applied Animal Ethology* 1, 119–137.
68. Font, E. (1987). Spacing and social organization: urban stray dogs revisited. *Applied Animal Behaviour Science* 17, 319–328.
69. Pal, S., Ghosh, B., and Roy, S. (1998). Agonistic behaviour of free-ranging dogs (*Canis familiaris*) in relation to season, sex and age. *Applied Animal Behaviour Science* 59, 331–348.
70. Boitani, L., and Ciucci, P. (1995). Comparative social ecology of feral dogs and wolves. *Ethology Ecology & Evolution* 7, 49–72.
71. Pal, S., Ghosh, B., and Roy, S. (1999). Inter-and intra-sexual behaviour of free-ranging dogs (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* 62, 267–278.
72. Harrington, F. H., and Paquet, P. C. (1983). *Wolves of the World: Perspectives of Behavior, Ecology and Conservation* (William Andrew).
73. Montero, J.-A., and Heisenberg, C.-P. (2004). Gastrulation dynamics: cells move into focus. *Trends in cell biology* 14, 620–7.
74. Kimmel, C. B., Ballard, W. W., Kimmel, S. R., Ullmann, B., and Schilling, T. F. (1995). Stages of embryonic development of the zebrafish. *Developmental dynamics : an official publication of the American Association of Anatomists* 203, 253–310.
75. Schötz, E. (2007). Dynamics and Mechanics of Zebrafish Embryonic Tissues. *Bulletin of the American ....*

76. Keller, R., Davidson, L. a, and Shook, D. R. (2003). How we are shaped: the biomechanics of gastrulation. *Differentiation; research in biological diversity* 71, 171–205.
77. Solnica-Krezel, L., and Sepich, D. S. (2012). Gastrulation: making and shaping germ layers. *Annual review of cell and developmental biology* 28, 687–717.
78. Heisenberg, C., and Tada, M. (2002). Zebrafish gastrulation movements: bridging cell and developmental biology. *Semin Cell Dev Biol* 13 (6), 471–479.
79. Myers, D. C., Sepich, D. S., and Solnica-Krezel, L. (2002). Convergence and extension in vertebrate gastrulae: cell movements according to or in search of identity? *Trends in Genetics* 18, 447–455.
80. Keller, P. J., Schmidt, A. D., Wittbrodt, J., and Stelzer, E. H. K. (2008). Reconstruction of zebrafish early embryonic development by scanned light sheet microscopy. *Science* 322, 1065–9.
81. Diz-Muñoz, A., Krieg, M., Bergert, M., Ibarlucea-Benitez, I., Muller, D. J., Paluch, E., and Heisenberg, C.-P. (2010). Control of directed cell migration in vivo by membrane-to-cortex attachment. *PLoS biology* 8, e1000544.
82. Dumortier, J. G., Martin, S., Meyer, D., Rosa, F. M., and David, N. B. (2012). Collective mesendoderm migration relies on an intrinsic directionality signal transmitted through cell contacts. *PNAS* 109, 16945–50.
83. Ulrich, F., Concha, M. L., Heid, P. J., Voss, E., Witzel, S., Roehl, H., Tada, M., Wilson, S. W., Adams, R. J., Soll, D. R., et al. (2003). Slb/Wnt11 controls hypoblast cell migration and morphogenesis at the onset of zebrafish gastrulation. *Development (Cambridge, England)* 130, 5375–84.
84. Montero, J.-A., Carvalho, L., Wilsch-Bräuninger, M., Kilian, B., Mustafa, C., and Heisenberg, C.-P. (2005). Shield formation at the onset of zebrafish gastrulation. *Development (Cambridge, England)* 132, 1187–98.
85. Montero, J., Kilian, B., and Chan, J. (2003). Phosphoinositide 3-kinase is required for process outgrowth and cell polarization of gastrulating mesendodermal cells. *Current biology* 13, 1279–1289.
86. Dumortier, J. G., Martin, S., Meyer, D., Rosa, F. M., and David, N. B. (2012). Collective mesendoderm migration relies on an intrinsic directionality signal transmitted through cell contacts. *PNAS* 109, 16945–50.
87. Babb, S. G., and MARRS, J. a (2004). E-cadherin regulates cell movements and tissue formation in early zebrafish embryos. *Developmental dynamics : an official publication of the American Association of Anatomists* 230, 263–77.

88. Latimer, A., and Jessen, J. R. (2010). Extracellular matrix assembly and organization during zebrafish gastrulation. *Matrix Biology* 29, 89–96.
89. Brown, N. H. (2011). Extracellular matrix in development: insights from mechanisms conserved between invertebrates and vertebrates. *Cold Spring Harbor perspectives in biology* 3, a005082.
90. Concha, M. L., and Adams, R. J. (1998). Oriented cell divisions and cellular morphogenesis in the zebrafish gastrula and neurula: a time-lapse analysis. *Development* 125, 983–94.
91. Carvalho, L., Stühmer, J., Bois, J. S., Kalaidzidis, Y., Lecaudey, V., and Heisenberg, C.-P. (2009). Control of convergent yolk syncytial layer nuclear movement in zebrafish. *Development* 136, 1305–15.
92. Akos, Z., Nagy, M., and Vicsek, T. (2008). Kinek jobb a siklórepülési stratégiája, a madaraknak vagy nekünk? *Fizikai Szemle* 58, 396–400.
93. Gerencser, L., Vásárhelyi, G., Nagy, M., Miklósi, Á., and Vicsek, T. (2013). Identification of Behaviour in Freely Moving Dogs (*Canis familiaris*) Using Inertial Sensors. *PLOS One* *accepted*, .
94. Beck, R. (2011). Kutya csoportos mozgásának vizsgálata nagy felbontású GPS pályaadatok elemzésével.
95. Dixon Fox, M., and Bruce, A. E. E. (2009). Short- and long-range functions of Goosecoid in zebrafish axis formation are independent of Chordin, Noggin 1 and Follistatin-like 1b. *Development* 136, 1675–85.
96. Arboleda-Estudillo, Y., Krieg, M., Stühmer, J., Licata, N. a, Muller, D. J., and Heisenberg, C.-P. (2010). Movement directionality in collective migration of germ layer progenitors. *Current biology* 20, 161–9.
97. Hammond, E. M., Green, S. L., and Giaccia, A. J. (2003). Comparison of hypoxia-induced replication arrest with hydroxyurea and aphidicolin-induced arrest. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis* 532, 205–213.
98. Gritsman, K., Zhang, J., Cheng, S., Heckscher, E., Talbot, W. S., and Schier, a F. (1999). The EGF-CFC protein one-eyed pinhead is essential for nodal signaling. *Cell* 97, 121–32.
99. Jones, A. C. (2008). Development and validation of a dog personality questionnaire. PhD Dissertation.

100. Pongrácz, P., Vida, V., Bánhegyi, P., and Miklósi, A. (2008). How does dominance rank status affect individual and social learning performance in the dog (*Canis familiaris*)? *Animal cognition* 11, 75–82.
101. Smutny, M., Akos, Z., Vicsek, T., and Heisenberg, C. (2012). Collective Migration of Prechordal Plate Progenitor Cells during Zebra sh Development. In *ZiF: Collective motion in biological systems: from data to models*.
102. Szabo, B., Szollosi, G. J., Gonci, B., Juranyi, Z., Selmeczi, D., and Vicsek, T. (2006). Phase transition in the collective migration of tissue cells : experiment and model. *Phys. Rev. E* 74, 1–5.

## Összefoglalás

Ebben a dolgozatban kollektíven mozgó élő rendszerek működését, döntéshozási mechanizmusát vizsgáltuk. Az alkotó egységek egyedi útvonalaiból indultunk ki, és jellemzően a statisztikus fizika eszköztárából kölcsönözött módszereket alkalmaztunk az elemzések során.

A dolgozat első részében a galambcsapaton belül repülés során kialakuló kapcsolati rendszert és az az által megvalósuló döntéshozási mechanizmust tártuk fel. A galambokat saját fejlesztésű GPS készülékkel szereltük fel, amelyek egyéni útvonalakat szolgáltatnak az egyes repülésekről. Eredményeink szerint a galambcsapaton belül létezik egy hierarchikus vezető- követő viszony, a galambok, különböző súllyal vesznek részt a csoport közös repülési irányának kialakításában. További kísérleteink során arra mutattunk rá, hogy ez a vezetési hierarchia nem érzékeny kisebb a csapat egyes egyedeinek navigációs hatékonyságában bekövetkezett változásokra, ami arra utal, hogy a hierarchián belüli vezető szerepet nem csak a tudás határozza meg a galambok esetében, és felveti annak lehetőségét, hogy a hierarchikus kapcsolatrendszer előnye a stabilitásában is rejlik.

A dolgozat második részében egy kutyacsapat és gazdájuk interakcióit elemeztük szokásos napi sétáik során és vetettük össze a kutyák, etológia tesztek segítségével kapott, dominancia rangjával és személyiségjegyeivel. A pályaadatokat hasonlóan a galambokkal végzett kísérletekhez GPS készülékek segítségével gyűjtöttük. Eredményeink szerint egy kutyapáron belül a séta során megfigyelhető vezető-követő viszonyok dinamikusan változnak, azonban a kutyák között különbség figyelhető meg a vezetési gyakoriságban, amely hosszabb távon állandó. A vezetési gyakoriság alapján felállított hierarchikus vezető-követő kapcsolati rendszer összefüggésben áll a kutyák dominancia rangjával és személyiségjegyeivel. Azok a kutyák amelyek séták során gyakrabban vállalják a vezető szerepet otthoni körülmények között dominánsabbak, személyiségjegyeiket tekintve pedig agresszívebbek és a gazda felé szófogadóbbak, tréningezhetőbbek. A kutatás eredményei felvetik azt a lehetőséget, hogy kizárólag élőlények útvonalai alapján következtetni lehessen a szociális viszonyaikra, személyiségjegyeikre.

A dolgozat utolsó részében a gasztruláció során *in vivo* megfigyelhető embrionális sejtmozgásokat vizsgáltuk, zebrahal embrió prekordális lemez struktúráján, mint modell rendszeren. Ennek a körülbelül ötszáz sejtből álló sejtcsoportnak a mozgásmechanizmusa kevésbé ismert. Eredményeink szerint a sejtszám csökkenésével a csoport mozgásának koherenciája csökken, tehát a sejtek megfelelő száma fontos tényező a koherens mozgás fenntartásában. További kísérleteink arra irányultak, hogy a prekordális lemez sejtek mozgását a velük feltételezhetően kölcsönható epiblast sejtek mozgásával együtt vizsgáljuk és feltárjuk az esetleges összefüggéseket. Eredményeink szerint az epiblast sejtrétegben megfigyelhető egy zóna, ahol a sejtek eddig nem leírt módon, a gasztruláció kezdeti szakaszában rövid ideig anterior irányba mozognak, amely mozgás feltételezhetően összefüggésben van a prekordális sejtek ingressziójával, ennek hiányában nem figyelhető meg.

## Summary

In this thesis, we investigated the working mechanism and decision making process of collectively moving living systems. We used the individual movement paths of the group members and applied methods inspired by statistical physics for the analysis.

In the first part of this thesis, we described the interactions and the corresponding decision making mechanism for a group of homing pigeons during their flight. We equipped the pigeons with light-weight GPS devices that we developed to collect individual flight paths from the birds. Our results showed that the pigeons established a transitive, hierarchical, leader-follower relationship during flight. Certain individuals consistently contributed with relatively more weight to movement decisions than others in determining the group's joint movement direction. In the experiment that followed we demonstrated that this leading hierarchy is resistant to small changes in navigational efficiency, indicating that, for pigeons, the leading roles are not only determined by navigational knowledge, but that the advantage of the hierarchical organisation might lie in the stability of the structure itself.

In the second part of this thesis, we analyzed the interactions of a group of dogs and their owner during their regular, daily walks. We compared how leading roles are correlated to the dominance rank and personality traits determined by ethological questionnaires. The individual movement trajectories were collected similar to the pigeon study by GPS devices. Our results demonstrated that the leading roles among the dogs were frequently interchanged, but leadership was consistent on a long time scale. Hierarchical network based on leading tendencies was correlated with dominance rank and personality traits. Dogs that took the leading role during walks were more dominant in everyday agonistic situations, more aggressive and more trainable, and more controllable by the owner. The results of this research demonstrated the possibility of determining dominance rank and personality traits of an individual based on movement data only.

In the last part of this thesis, we investigated *in vivo* embryonic cell movements during gastrulation using the prechordal plate of the developing zebrafish embryo as a



model system. The movement mechanism of this group, consisting of about five hundred cells, is not yet understood. According to our results the reduced cell number caused reduced coherence in the group; therefore, the cell number is an important factor to maintaining the coherent directed movement. Further experiments investigated the movement of the prechordal plate cells together with the movement of the epiblast cells, as the two neighbouring cell layers presumably interact with each other. We detected a not yet described movement of the epiblast layer. Cells in a zone moved anterior for a short time during the early gastrulation stage. This movement was in connection with the ingression movement of prechordal plate cells, because it could not be detected in the absence of ingression.