

Animal welfare, etológia és tartástechnológia



Animal welfare, ethology and housing systems

Volume 5

Issue 2

Gödöllő
2009



ANYAI BEFEKTETÉSEK HATÁSA AZ UTÓDOKRA, KÜLÖNÖS TEKINTETTEL A STRESSZ BEFOLYÁSOLÓ SZEREPÉRE MADARAKBAN

Irodalmi áttekintés

Szőke Zsuzsanna¹, Péczely Péter², Barna Judit¹

¹Állattenyésztési és Takarmányozási Kutatóintézet, Herceghalom

²Szent István Egyetem, Gödöllő, Páter Károly u. 1.

szoke@katki.hu

Összefoglalás

Madarokban az utódokat segítő, kikelés előtti, anyai hatás vizsgálata alig 15 éves múltira tekint vissza. Az utóbbi másfél évtized egyik fontos biológiai vívmánya volt, hogy a hormonális milió infraindividuális szintű, fiziológiai vizsgálatából továbblépve, megjelent a különböző hormonok szerepének kutatása a szupraindividuális szintű mintázatok adaptív magyarázatában. A szerzők először áttekintik az emlősöknél régóta vizsgált a vemhesség alatt az anyaállatot ért stressz hatását az *in utero* fejlődő embrióra, illetve hatását az utód posztnatális fejlődésére. Rövid bepillantást vetnek ennek alakulására halaknál, illetve hüllőknél. Az irodalmi áttekintés főként a tojásszikbe deponált szteroidok szerepét, azok élettani és szupraindividuális magyarázatait taglalja. Részletezi a szikandrogének, a szik 17-béta-ösztadiol és kortikoszteron az embriófejlődésre illetve posztnatálisan az utódfejlődésre gyakorolt hatásait, kitér a stressz tojásméretre gyakorolt hatásaira, valamint a szikbe deponált szteroidok ivararányt befolyásoló hatásaira.

Kulcsszavak: maternális stressz, embriófejlődés, szteroid hormonok, madarak



Effect of maternal investments on the offsprings, in special respect to the influence of stress in birds

Abstract

Investigations on avian maternal effects, supporting the offsprings during hatching goes back only to 15 years. One of the important biological accomplishments from the last decade was the appearance of researches on the role of various hormones in the adaptive interpretation of supraindividual patterns surpassed the physiological examination on infraindividual hormonal milieu. Authors first review the effect of maternal stress on the *in utero* developing embryo and the postnatal development, which have been under examinations for a rather long time in mammals. Shortly show the similar progresses in reptiles and fish. The main task of the review is to analyse the physiological role and the supraindividual interpretations of the steroid hormones deponated into the yolk of birds. The effects of yolk androgens, the 17-beta-estrogen and corticosterone on the embryonic and postnatal development of the offspring is detailed adverting to the effect of stress on the egg size and modified sex ratio by yolk steroids.

Keywords: maternal stress. embriogenesis, steroid hormones, birds

Bevezetés

Az emlős embrió kialakulására, illetve az utód életképességére kétféleképpen hatnak a szülői információk. Egyrészt az öröklött tulajdonságok megjelennek az utód genotípusában, másrészt az embriogenezis során és posztnatalisan a környezeti hatások epigenetikus módon jelentősen módosíthatják a fenotípus megjelenését és differenciálódását. Az epigenetikus faktorok kifejeződése az egyedfejlődés során egyben adaptációt is jelent, mely az életben maradás egyik fontos tényezője. Az emlős embrió fejlődése során a környezet fogalmába tartozik a placentán átáramló információtömeg is, melynek egyik nagyon fontos meghatározó részét hormonok képezik. A placenta teljes mértékben átjárható a maternális szteroidok számára, az embriogenezis korábbi fázisában a feto-maternális szteroid egyensúly, majd később a szűkebb értelemben vett feto-placentális hormonális milió lesz meghatározó az embrió kialakulására.



Emellett emlősökben (ikerellők és multiparák) fontos szabályzó hatása van az egymás mellett fejlődő embriók ivarának, például, jól ismert, hogy a két hím embrió közé „ékelődött” nőstény egyed nőivari jellege gyengébb megjelenést mutat (Becze, 1981). Mindezek a megállapítások arra utalnak, hogy módosító lehetőségek vannak az embriófejlődés során a fejlődés és az ivari jelleg manifesztációjának befolyásolására.

Madarak – illetve ovipara állatok – vonatkozásában sokáig általánosan elfogadott volt az, hogy az utódra gyakorolt „szülői hatásokat” csupán a genetikai információátadás jelenti és „normális összetételű” tojás esetében egészséges utódra számíthatunk. Ez más szóval azt jelentené, hogy az emlősöknél igazolt epigenetikus, intrauterinális hatások az ovipara madárban nem jelennek meg. Ebben az elméletben hozott alapvető áttörést Schwabl (1993) munkája, aki megállapította, hogy a tojássárgájában Radio Immuno Assay-vel jól mérhető mennyiségű szexuálszteroidok és kortikoszteron található. Ezek mennyisége változóan bizonyult, mivel a kanári tojásaiban a tesztoszteron mennyiség fokozatosan nőtt a lerakott tojások számával. A feltevés szerint a növekvő szteroid koncentráció kompenzálja a később lerakott tojás „hátrányosabb” helyzetét: a szik tesztoszteron tartalom és a kikelt fiókák agresszivitása és életrevalósága között határozott pozitív összefüggés volt kimutatható (Schwabl, 1996).

Valószínűsíthető, hogy a tojó képes befolyásolni a tojásszik szteroid tartalmát, pl. annak megfelelően, hogy a számára attraktívabb hímmel párosodik, vagy sem. Amennyiben egy domináns és „vonzó” hím lesz a párja akkor, pl. a tőkés réce esetében nagyobb méretű tojások rakása megfigyelhető (Cunningham és Russel, 2000), emellett a tojás szikanyagában jóval magasabb koncentrációban jelennek meg az androgének. Természetesen a nagyobb tojásba több nutritív anyag is kerül, ez is elősegítheti az utód nagyobb rátermettségét, jobb túlélési esélyét. Zebrapintyek esetében figyelték meg, hogy attraktív hímmel való párosodást követően a lerakott tojásokban magasabb androgén-koncentráció volt mérhető (Gil és mtsai, 1999). Az utódok ivarmegoszlását is érintheti az irányított szexuál szteroid depozíció, mert ha több androgén kerül a tojás szikanyagába, akkor ez befolyásolhatja, hogy az első poláros testbe Z vagy W ivari kromoszóma fog kerülni (Petrie és mtsai, 2001).

Ez a néhány ismert adat arra utal, hogy madarak esetében is fennáll az utód maternális eredetű epigenetikus „befolyásolásának” lehetősége, sőt nem kizárt az, hogy a tojásszám modulációja, illetve a fészekalj egy részének sokszor nehezen megmagyarázható pusztulása arra lenne visszavezethető, hogy a tojó egyfajta adaptációs stratégiát alkalmazva befolyásolni képes az utódszámot és ezen keresztül egy teljes populáció életben maradásának esélyeit (Sasvári és mtsai, 1999; 2001).



A stressz hatása az utódokra

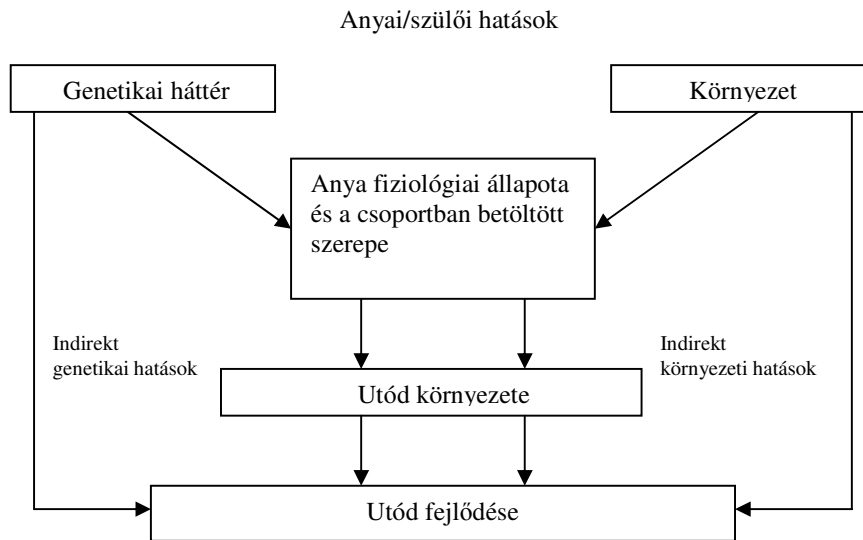
Az utódvizsgálatoknál felmerül a kérdés, hogy a tojót ért stresszhatások hogyan befolyásolják a következő nemzedéket. Az emlősöknél már régóta ismert, hogy ha egy vemhes nősténynél glükokortikoid kezelést alkalmazunk, akkor az utód(ok) születési testtömege szignifikánsan alacsonyabb lesz, mint a kontroll csoportban (*Weinstock és mtsai*, 1998). Ez a hatás jelentkezik mind krónikus, mind akut stressz alkalmazásánál is. Azt is megfigyelték, hogy a reprodukciós ráta jóval alacsonyabb a szubdomináns hímekkel történt párosodást követően, mivel a rangsorért folytatott harcban történt alulmaradás a glükokortikoid koncentráció növekedését okozza, amely szuppressálja a hím reprodukciós kapacitását (*Creel*, 2001). A domináns egyedek tanulmányozásakor az is kiderült, hogy a plazmában az alap glükokortikoid érték magasabb, mint a szubdomináns egyedeknél, de egy szociális rangsorért vívott harc után a szubdomináns egyedekben magasabb glükokortikoid szintet lehet kimutatni, mint a domináns egyedekben. Ez a jelenség mind madaraknál, mind emlősökben (rágcsálók, főemlősök, ragadozók) megfigyelhető (*Creel*, 2001).

Mind vadon élő madaraknál, mind pedig a baromfityenyésztésben fontos (sőt a technikai civilizáció kiterjedésével egyre fontosabb) a szülői generációt ért stresszhatások utódokra való áttevődésének a kérdésköre.

A madárfiókák fenotípusát nemcsak a genetikai örökítőanyag átadása befolyásolja, hanem egyéb epigenetikus maternális hatások is. Az együttes anyai hatást a tojásszikbe deponált különböző biológiailag aktív vegyületek készletének átadása jelenti, ezek a bioaktív anyagok lehetnek: maternális RNS, különböző fehérjék, antitestek, antioxidánsok, vitaminok, hormonok, stb., amelyek nélkülözhetetlenek az embriófejlődéshez.

Az utódfejlődést indirekt genetikai hatások is módosíthatják, ilyen például a szülői táplálás a fiókanevelés alatt, hiszen a sikeres táplálékszerzés részben a szülők genetikai tulajdonságaitól függ, ha mindkét szülő „jó genetikai háttérrel rendelkezik”, akkor sikeresebbek lesznek a fiókanevelésben és a fióka fejlődése is optimális lehet. Természetesen létezik a másik oldal is, az ún. indirekt környezeti hatások is, ezek alatt azt értem, hogy a környezet determinálja a táplálék mennyiségét és minőségét és ezen keresztül befolyásolja a fészkalj fejlődését (*Groothuis és mtsai*, 2005).

Az alábbi sematikus **vázlat** az anyai hatásokat szemlélteti (*1. ábra*).



1. ábra: Anyai hatások az utód fenotípusára és fejlődésére (Groothuis és mtsai, (2005) nyomán módosítva)

Figure 1: Maternal effects on the phenotype and development of the offspring (modified by Groothuis et al., 2005)

Maternális stresszhatások emlősökben

Az anyai szervezetet ért stressz effektusok embriót károsító hatásai elsősorban a központi idegrendszer, a hypothalamo-gonadotrop rendszer, valamint a szimpatiko-adrenalis rendszer befolyásolásán keresztül jelentkeznek. Igen régóta ismert az, hogy a terhes anyákat ért emocionális zavaró hatások az újszülött csecsemőkben szopási problémákat és ennek eredményeként fejlődési lemaradást okoztak. Ugyancsak számos szerző számolt be arról, hogy szoros összefüggés van az anyákat ért pszichés stresszhatások és az újszülöttek születési súlya között (Wadhwa és mtsai, 1993; Lou és mtsai, 1994). Az ilyen gyermekeknél gyakori volt a hiperaktivitás és későbbiekben figyelemvesztési- és tanulási zavarok jelentkeztek (Van den Bergh és mtsai, 2005). A néhány év múlva a gyermekekben jelentkező epilepsziás, depressziós, sőt skizofrén tünetek gyakran, s ugyancsak a maternális stressz hatásokra voltak visszavezethetők (Kofman, 2002).

Állatkísérletekben megállapították azt, hogy ha a vemhes patkányokat „*footshock*” stressz kezelésben részesítették, akkor az újszülöttekben a plazma kortikoszteron alapszintjének szignifikáns növekedése lépett fel, kontroll újszülöttekhez képest.



Ha ezeket az utódokat stresszhatásnak tették ki, akkor a noradrenalin és adrenalin szint növekedése nagyobb volt a stresszelt anyáktól származó utódokban, ami arra utal, hogy a prenatalis stressz hosszú ideig tartó változásokat eredményez az utódok szimpatiko-adrenális rendszerében (Weinstock és mtsai, 1998).

Ismert továbbá az, hogy a prenatalis stressz által okozott glükokortikoid szekréció-fokozódás megváltoztatja a szteroid receptorok mennyiségét a *hippocampusban*, ami hatással van a *hippocampus* kialakulására az embrionális időszakban (Takahashi, 1998). Az anyát ért stresszhatás a szerotonin turnover-t is módosítja az újszülöttekben, amely az agyban 49 %-kal nőtt pl. patkányokban, ugyanakkor az újszülöttekben a *hippocampus* területén a szinapszisok száma jelentős mértékben csökkent (Hayashi és mtsai, 1998). Az anyaállatot ért stresszhatások a fetális hypothalamo-kortikotrop tengely egészében jelentős változásokat okoznak. Akut körülmények között a gesztációs periódus második felében az embrió az anyát ért stresszhatásokra CRF és β -endorfin elválasztás fokozással reagál a *hypothalamus* területén, illetve a vérplazma ACTH és kortikoszteron szintjének növekedésével (Weinstock, 2001). A drasztikus stressz effektusok hatása mellett tanulmányozták a tartáskörülmények: az ún. „szociális környezet” hatását is a vemhesség idején. A stabil szociális körülmények között élő tengerimalacok hím utódaiban a hypothalamo-kortikotrop rendszer és mellékvesekéreg késleltetett fejlődését figyelték meg, amelyet a szimpatiko-adrenomedulláris rendszer alacsonyabb aktivitása kísért. Ugyanakkor a fiatal állatok tesztoszteron plazma szintje nem mutatott eltérést a kontroll állatokhoz képest. Jellegzetesnek találták a stresszelt anyáktól származó utódok esetében a magatartásmintázat „infantilizálódását”, elmaradását a stabil szociális környezetben tartott anyaállatok utódaitól (Kaiser és Sachser, 2001).

A maternális stressz az utódban, nem csak az adreno-kortikotrop rendszerre hat, hanem befolyásolni képes a gonadotrop tengely szabályzását is. Patkánykísérletekben, az anyát ért stresszhatás az elsődlegesen károsított *hippocampus* mellett az agykéreg szerkezetének magváltozását is okozta, azaz jelentősen csökkentette a hímek agykérgének aszimetriáját és ez által növelte az agykéreg hasonlóságát a nőtényekhez (Weinstock, 2001). Ugyancsak megfigyelték, hogy a mellékvese központi szabályzásáért felelős struktúrák mellett a gonadotrop-hypothalamusban, mégpedig elsősorban hímekben morfológiai változások következtek be. Már 1972-ben Ward (1972) leírta, hogy a stresszelt anyák hím utódai feminizálódtak. Így csökkent a szexuálisan dimorfikus *preoptikus area* mérete és ugyanakkor az *anteroventralis periventrikuláris mag* mérete növekedett hímekben, vagyis csökkent a hímek és nőtények közti különbség. Az embriófejlődés során elszenvedett stresszhatás más módon is befolyásolta a hypothalamus ivari dimorfizmusát. A *hypothalamus* és az *amygdala* aromataz aktivitása csökkent hímekben, míg nőtényekben változatlan maradt. A gonadotrop rendszert ért károsító hatások az embriók gonádféjlődésében is megmutatkoztak.



Amennyiben az anyaállatokat immobilizációs, zaj vagy erős fénystressznek tették ki, akkor a hím újszülöttek esetében megfigyelhető volt az anogenitális távolság csökkenése, amely közelített a nőstényekre jellemző értékhez. Ugyancsak megfigyelhető volt az újszülöttek heretömegének csökkenése, valamint az ivarérettség környékén a Leydig-sejtek 3β -hidroxiszteroid-dehidrogenáz aktivitásának csökkenése. Ezek az adatok egyértelműen a spermatogenezis és a tesztoszteron-produkció szimultán csökkenésére utalnak (Weinstock, 2001). A prenatális stressz hatások nőivarú patkány utódoknál is fertilitási és termékenyülési problémákat okoztak (Herrenkohl, 1979).

A maternális stresszhatások halakban és hüllőkben

Halaknál, a megemelkedett glükokortikoid szint – a kortizol – növelte a szívárványos pisztráng-petéék (*Oncorhynchus mykiss*) mortalitását (Pottinger és Carrick, 2000), csökkentette a kikelés utáni lárvaméretet egy korall halfajnál (*Pomacentrus amboinensis*) (McCormick, 1999), valamint tőkehalon (*Gadus morhua*) végzett vizsgálatoknál növelte az abnormális lárvák gyakoriságát (Morgan és mtsai, 1999).

Hüllőkben, egy elevenszülő gekkófajnál (*Hoplodactylus maculatus*) kortikoszteron implantátum segítségével megemelt maternális kortikoszteron szint fejlődési rendellenességeket okozott, néhány esetben pedig veteléshez, illetve az embriók felszívódásához vezetett. Más egyedekben az embriók növekedését, fejlődését lassította (Cree és mtsai, 2003). Egy másik elevenszülő fajnál, az elevenszülő gyíknál (*Lacerta vivipara*) a megemelkedett kortikoszteron koncentráció csökkentette a juvenilis méretet, az utódok kondícióját és lassította növekedésüket (Meylan és Colbert, 2005). Más vizsgálatban megállapították, hogy a magas glükokortikoid szint megváltoztatta az utódok viselkedését: csökkentette a születés utáni aktivitásukat, exploratív viselkedésüket, diszperziójukat, erősítette az utódok philopátriáját, azaz a születési helyhez való kötődésüket (de Fraipont és mtsai, 2000). További érdekes jelenséget is megfigyeltek: a kortikoszteronnal kezelt nőstények hím utódainál szignifikánsan magasabb volt a túlélés, míg a nőstény utódok között ebben a tulajdonságban nem okozott semmilyen változást a maternális glükokortikoid kezelés. Tehát a hím utódoknak egyfajta adaptív előny jelentett az anyát ért stresszhatás (Meylan és Colbert, 2005). A kaliforniai foltosoldalú gyíknál (*Uta stansburiana*) a nőstényekbe a szaporodási ciklus megkezdése előtt kortikoszteron implantátumot ültettek szubkután, ez a megemelt glükokortikoid koncentráció megjelent a tojásszikben is, és az ebből kikelt utódok agresszivitását fokozta (DeNardo és Sinervo, 1994).



Maternális stresszhatások és szteroid allokációk madarakban

Tojásszikbe deponált szteroidok

A tojásszteroid vizsgálatok már az 1920-as évekre vezetnek vissza, bár ezek a korai direkt bioassay-k nem tűntek túl megbízhatónak, sőt esetek többségében sikertelennek is bizonyultak. A meghatározások főként az ösztrogénekre irányultak (*Hertelendy és Common, 1965*). Más vizsgálatok a tojó hormonális befolyásolására irányultak. 1942-ben *Riddle és Dunham* publikálta először, hogy az ösztrogénnel kezelt tojtyúkoktól származó tojásokból kikelő kiscsibék feminizálódtak, és ez igaz volt akkor is, amikor csak a tojásokat kezelték. A második mérföldkő az volt, amikor 1972-ben *Acros* bizonyította, hogy radioaktív ösztrogénekkal (ösztradiol és ösztron) kezelt tojtyúkok tojásaiban is mérhetőek voltak a radioaktív ösztrogének, tehát igazolta a szteroidok beépülését a szikbe és emellett még feltételezte, hogy a szteroid mennyiség hat a tojásban fejlődő embrióra is.

Azonban, a valódi áttörést mintegy egy évtizede *Schwabl* (1993) munkája hozta, aki a tojásszikból Radio Immuno Assay-vel rutinszerűen megoldotta a különböző szteroid hormonok kimutatását. Ő igazolta először, hogy a kanári (*Serinus canaria*) és zebraapinty (*Taenopygia guttata*) tojássárgája nagy mennyiségű androgént tartalmaz (elsősorban tesztoszteront (T), dihidrotesztoszteront (DHT) és androszténdiot (A4)). Kis mennyiségben - de mindkét faj tojásaiból- tudott 17- β -ösztradiolt (E2) kimutatni, emellett sikerült még kortikoszteront is detektálni –igaz, igen kis mennyiségben- és csak a zebraapinty fajnál.

A fent említett szteroidokon túl még sikeresen kimutattak a szikból trijótironint és tiroxint (*McNabb és Wilson, 1997*) és progeszteront (P4) (*Lipar és mtsai, 1999b*), végül munkacsoportunknak sikerült egy másik androgént mérni, a dehidro-epiandroszteront (DHEA) (*Szőke és mtsai, 2004, 2005*). A legtöbb kutatás az androgénekre fókuszál, pedig az ösztrogéneknek illetve a kortikoszteronnak is jelentős lehet az embriófejlődésben betöltött szerepe. Ez a tudományterület jelen időszakban reneszánszát éli a különböző viselkedésbiológiai, ökológiai és stresszélettani kutatásokban.

Vajon hogyan jutnak a hormonok a szikbe?

Sajnálatos módon még kevés irodalmi adat áll rendelkezésünkre. Eddig még nem tisztázott az a kérdés sem, hogy aktív- vagy passzív úton történik a szteroidok szikbe történő beépülése. A szteroidok szerepe az utód fenotípusára nem megkérdőjelezhető, ezért egy pontos szabályozó mechanizmusnak kell mögötte állnia. A túl magas androgén koncentráció káros az embriónak, tehát a tojónak valahogy meg kell akadályoznia a vérkeringésében cirkuláló szteroidok átjutását a fejlődő petébe (*Gil, 2003*).



Ezt támasztják alá a következő eredmények is: japánfürj tojóba injektált radioaktívan jelölt tesztoszteron esetében a beadott összes mennyiségnek csupán 0,1%-a jutott át tojásba (Hackl és mtsai, 2003), tojótyúknál radioaktívan jelölt kortikoszteron *intra vénás* injekció után, a szikben a jelölt szteroid 1%-a jelent meg (Rettenbacher és mtsai, 2005). A fenti eredmények alapján, azonban a szisztémás keringésből történő beépülés nem túl valószínű. Egy másik hipotézis szerint, a tüszők *granulosa* és *theca* sejtjeiben szintetizált különböző szteroidok épülnek be a szik külső rétegeibe (Gil, 2003). A tüszők szteroid termelését illető irodalom rendkívül gazdag. Régóta ismert, hogy a preovulációs tüsző *granulosa*-ja a progeszteronnak, míg a *theca* sejtek az ösztrogéneknek és androgéneknek legfőbb forrása (Huang és mtsai, 1979). A szteroid szintézis ún. „háromsejtes-modellje” szerint (Porter és mtsai, 1989) a *granulosa* által termelt progeszteront a *theca interna* sejtek androgénné konvertálják, amelyet aztán a *theca externa* sejtek alakítanak át ösztradiollá, mindamellett, hogy a *theca interna* sejtek a *granulosa*-tól függetlenül is képesek progeszteront és androgéneket előállítani (Nitta és mtsai, 1991). A *theca internában* mért ösztradiol valószínűleg diffúzió révén jut el a *theca externából*, vagyis feltételezhetően parakrin módon (Kato és mtsai, 1995). A *granulosa* és *theca* sejtek szteroid szintézisének szabályozása a preovulációs tüszőméretnél már elsősorban LH szabályozás alatt áll, adenilil cikláz/cAMP függő messenger közvetítésével, amely rendszer egyre érzékenyebbé válik az ovuláció közeledtével (Tilly és Johnson, 1990).

Szikbe deponált androgének szerepe

A leginkább kutatott terület a szikbe deponált androgének kérdésköre, s ennek talán az is a magyarázata, hogy igen nagy mennyiségben fordulnak elő a szikben, túlnyomóan a tesztoszteron (T) dominancia a jellemző. Az eddig vizsgált madárfajok közül csak egy fajnál, a pásztor gémnél (*Bubulcus ibis*) találtak egyedül androszténdion dominanciát (Schwabl, 1997).

Számos vizsgálat irányult arra, hogy a kísérletesen manipulált szik androgén koncentráció miként hat az embriófejlődésre és a kikelt fiókák különböző egyedfejlődési stádiumaiban. A mesterségesen megemelt szik T szint hatására az ún. táplálék-kéregetés gyakorisága nőtt és ezáltal a fióka testtömeg-gyarapodása intenzívebbé vált (Schwabl, 1993). A pirosvállú csirögénél (*Agelaius phoeniceus*) a megemelt tesztoszteron koncentráció egyenes arányban áll a nyaki izmok méretével (Lipar és Ketterson, 2000). A szikben található androgén erős pozitív korrelációt mutat - seregélynél is - a kikeléskori izom tömeggel (Lipar, 2001). A dankasirályon (*Larus ridibundus*) végzett kutatások azt igazolták, hogy a T injektált tojások hamarabb keltek, azaz csökkent az inkubációs periódusuk, így mérsékelve a kelés aszinkronia jelenségét (Eising és mtsai, 2003a).



Valamint a táplálékkérő viselkedésük is intenzívebbé vált (*Eising és Groothuis, 2003*), aminek következtében gyorsabban nőttek és nagyobb testméretűek lettek, és testvéreikkel szembeni kompetitív előnyük is hatékonyabbnak bizonyult (*Eising és mtsai, 2001*).

A fenti eredmények azt sugallják, hogy a kísérletesen megemelt T szint már embrionális korban, *in ovo* fejtheti ki hatását, bár ezen elméletnek kissé ellentmond, hogy a füstifecskenél (*Hirundo rustica*) a szikbe deponált koncentráció pozitívan korrelált a fiókák növekedési erélyével, de keléskor nem volt különbség a kelési testtömegben és méretben (*Gil és mtsai, 2006*). Teljesen ellentétes eredményt is publikáltak, a tarka vércsénél (*Falco sparverius*), ahol is a tojásba injektált tesztoszteron az inkubációs időt hosszabbította, csökkentette a fiókák növekedési erélyét, valamint túlélésüket (*Sockman és Schwabl, 2000*). Ezenfelül a T-injektált tojásokból kikelő fiókákban magasabb plazma kortikoszteron szintet mértek, mint kontroll társaikban (*Sockman és Schwabl, 2001*). Természetesen ez az emelkedett glükokortikoid szint csökkent növekedéssel párosult.

A fentiek alapján két eltérő mechanizmus állhat a szik androgén koncentráció és a fiókák növekedési erélye összefüggés hátterében: (1) az androgének ún. direkt fiziológiai hatása a növekedési rátára, a fokozott anyagcsere és (2) a viselkedésbiológiai hatásai, mint pl. a táplálékkérő viselkedés és a testvérek elleni agresszió fokozódása (*Gil, 2003*).

Schwabl (1993) első vizsgálatai alapján bizonyítást nyert, hogy a kanári tojásaiban a tesztoszteron mennyiség fokozatosan nőtt a lerakott tojások számával. A feltevés szerint a növekvő androgén koncentráció kompenzálja a később lerakott tojás és utód „hátrányosabb” helyzetét (*Schwabl, 1996*), valamint - a már említett - kelés szinkronizálásához is hozzájárul, emellett a szik tesztoszteron tartalma és a kikelt fiókák agresszivitása és életrevalósága között határozott pozitív összefüggés volt kimutatható (*Eising és mtsai, 2001*). A tojásrakás sorrendjétől függően lehet csökkenő és növekvő androgén depozíció, illetve véletlenszerű (azaz nem függ a lerakás sorrendjétől).

Az eddig vizsgált fajoknál *három stratégiát* írtak le:

1. A deponált androgén mennyiség nő a lerakott tojások sorrendjétől függően, ilyen allokációt figyeltek meg a már említett fajokon (kanári és dankasirály) kívül a pirosvállú csirögénél (*Lipar és Ketterson, 2000*), a tarka vércsénél (*Sockman és Schwabl, 2000*), küszvágó csérnél (*Sterna hirundo*) (*French és mtsai, 2001*) és házi verébnél (*Mazuc és mtsai, 2002*).



2. Szik androgén tartalom csökkent az egy fészekaljban lerakott tojások sorrendjével. Ezt a jelenséget figyelték meg a pásztorgémnél (*Schwabl és mtsai, 1997*), gyűrűscsőrű szárcsánál (*Fulica americana*) (*Reed és Vleck, 2001*) és zebrapintynél (*Gil és mtsai, 1999*), bár ez utóbbi fajnál olyan eredményeket is közöltek, hol nem volt összefüggés az androgén tartalom és a szekvencia között (*Ward és mtsai, 2001*).
3. Az eltérő androgén depozíció nem függ össze, hogy hányadiknak számít a fészekaljban. Ez az allokáció volt jellemző az amerikai ökörszemre (*Troglodytes aedon*) (*Ellis és mtsai, 2001*), a japán fürjre (*Hackl és mtsai, 2003*) és a széncinegére (*Parus major*) (*Tschirren és mtsai, 2004*).

A tojásokban egymástól és a tojótól is függetlenül fejlődő fiókák, tehát nemcsak génkészletükben különbözhetnek, hanem az anyjuktól „útravalóul” kapott szteroid mennyiségekben is. A tojásba deponált hormonok kapcsolatot jelentenek két generáció között és emellett a tojók eltérő „életkimeneteleket” biztosítanak utódaiknak, a tojásrakás sorrendjétől függően akár egy fészekaljon belül is. A tojó számára az egyenlőtlen androgén eloszlás hatásos (eleve elrendelt) mechanizmus arra, hogy befolyásolja a testvérek közötti versengés kimenetelét (*Schwabl és mtsai, 1997; Lipar és mtsai, 1999a; Whittingham és Schwabl 2002*).

A „**Differenciált Allokáció Hipotézis**” az eredeti megfogalmazás szerint azt mondja ki, hogy azok a tojók, amelyeknek vonzó párjuk van, jobban segítik utódaikat, mint azok, amelyeké kevésbé attraktív (*Burley, 1988*). Ez az eltérő maternális befektetés megjelenhet a fészekalj ivararányának eltolásában (*Ellegren és mtsai, 1996*), a fészekaljméretben (*Petrie és Williams, 1993*) és a tojásméretben (*Cunningham és Russel, 2000*). Ez a hipotézis az androgén depozíciónál is megfigyelhető, létezik preferenciális és kompenzatórikus allokáció is (*Pilz, 2003*).

- *Prefenciális differenciált allokáció:*

Gil és mtsai (1999, 2006) kimutatták, hogy a zebrapinty és a füsti fecske (*Hirundo rustica*) tojók, ha attraktív párjuk van, emelik tojásaik átlagos androgén szintjét. Ugyanezt a jelenséget figyelték meg tőkés récéknél (*Anas platyrhynchos*), sőt itt a magasabb androgén allokáció magasabb tojástömeggel is párosult (*Cunningham és Russel, 2000*). Természetesen a nagyobb tojásba több nutritív és más biológiailag aktív anyag is kerülhet, amelyek elősegíthetik az utód nagyobb rátermettségét, jobb túlélési esélyét. A kanári tojók, ha számukra vonzó éneket hallanak, szintén növelték az androgén koncentrációt (*Gil, 2004*).



Michl és mtsai, (2004) örvös légykapónál (*Ficedula albicollis*) megfigyelték, hogy nem a hím attraktivitása, hanem az életkora a döntő szerepű az androgén allokáció szempontjából. Házi verebéknel a csoportban betöltött szociális rangsor is befolyásolta a magasabb androgén allokációt, ennek következtében a domináns tojó utódainak jobb volt a túlélésük és a rátermettségük is jobbnak bizonyult (Strasser és Schwabl, 2000).

A fészekaljok között tehát nemcsak a gének színteleiben lehet különbség, hanem az embriófejlődést támogató hormonális környezetben is. Tehát az ún. „jobb minőségű” utódok fenotípusát az attraktív, vagy idősebb, tapasztaltabb, nagyobb túlélésű apától öröklött gének és a fokozott anyai befektetés együttesen alakíthatják.

- *Kompenzatórikus differenciált allokáció:*

A „Differenciált allokáció” hipotézise kiterjeszhető a kompenzációs irányba is. Eszerint a tojó akkor növeli befektetését, ha kevésbé vonzó, gyengébb genetikai háttérrel rendelkező a párja van. Ezt a kompenzációs stratégiát találták a füsti fecskénél (*Hirundo rustica*), ahol a tojók több luteint deponáltak tojásaikba, amikor kevésbé vonzó párt találtak maguknak (Saino és mtsai, 2003).

Az eltérő szik androgén depozíció közvetetten arra utal, hogy ez a mechanizmus költséges. Ha ez így van, akkor a befektetés mértéke és a tojó minősége között összefüggést tételezhetünk fel. A tojó minőségétől függő androgén allokációt eddig három vizsgálat támasztotta alá, seregély esetében az idősebb tojó, füsti fecske esetében a korábban érkező tojók fészekaljaiban volt magasabb a tesztoszteron koncentráció (Pilz és mtsai, 2003; Gil és mtsai, 2006) A háromujjú csüllőknél (*Rissa tridactyla*) a tojásszikbe több immunglobulint deponáló tojók fészekaljaiban a tojás androgénszintek is magasabbak voltak (Gil, 2003).

A másik hipotézis a „**Fiziológiai Epifenomenon**” tézise, mely azt mondja ki, hogy a szikben megjelenő androgének ovariális melléktermékek, melyek szintézise a tojó fiziológiai státuszától függ (Pilz, 2003).

De vajon mi az „ára” a szikbe deponált androgéneknek? Meddig célszerű növelni a szteroid mennyiségeket?

1. Immundepresszió

Számos szerző beszámolt már az androgének és glükokortikoidok immunrendszerre gyakorolt káros hatásairól is (Folstad és Karter, 1992; Da Silva, 1999), mivel megemelkedett koncentrációban immundepressziót okozhatnak, amely az enzimikus antioxidáns rendszer gyengülésén vagy az oxidatív stressz indukálásán keresztül hat (Chainy és mtsai, 1997). Egy kísérleti példa is igazolja ezt a hipotézist, mely szerint a megemelkedett szik T koncentráció magasabb plazma kortikoszteron értékeket indukált a fiókákban. (Sackman és Schwabl, 2000).



Feltételezhető, tehát valamilyen mechanizmus a tojók szabályozniuk kell a szteroid allokációt, hiszen az *in ovo* fejlődő embrióknak tolerálniuk kell a magasabb immundepresszióval járó androgén befektetést.

2. Metabolikus „költéség”

A megemelt szik androgén szint növeli a fiókák energiafelhasználását (metabolikus költségét) (Eising és mtsai, 2003b).

3. A tojó reprodukciós kapacitásának csökkenése

A megemelt androgén depozíció megemelheti a tojó vérplazma androgén szintjét, és ez zavart okozhat a fészeképítési viselkedésben, de a tojásrakás és kotlási magatartási formák is károsodhatnak (Nelson, 2000).

4. Predáció veszélye

Azok a fiókák, akiknek intenzívebb a táplálékkérő magatartása és hangosabbak nagyobb valószínűséggel válnak egy ragadozó áldozataivá (Haskell, 1994). Amennyiben elfogadjuk, hogy a megemelt androgén allokáció és a gyakoribb táplálékkérő viselkedés között pozitív összefüggés van, akkor ez a befektetés igen nagy rizikóval jár a populáció egészét is tekintve (Gil, 2003).

5. Maladaptív (evolúciósan hátrányos) testvér agresszió

A magas szik androgén koncentráció maladaptív (károsodott adaptációs képesség) fészekalj redukcióhoz vezethet, melyet bizonyos mértékben kompenzálhat a gyorsabb testtömeg-gyarapodás. Emellett az erőteljesebb növekedési erély és a gyakoribb táplálékkérés a szülők fokozottabb igénybevételét követeli meg (Royle és mtsai, 1999).

6. Ivararány optimalizálás

Az androgén koncentráció-változásnak lehetnek az ivareloszlásra vonatkozó hatásai. Ha felborul a kényes egyensúly, akkor ivararány eltolódás is felléphet (Gil, 2003).

17- β -ösztradiol (E2) allokáció hatásai az utódokra

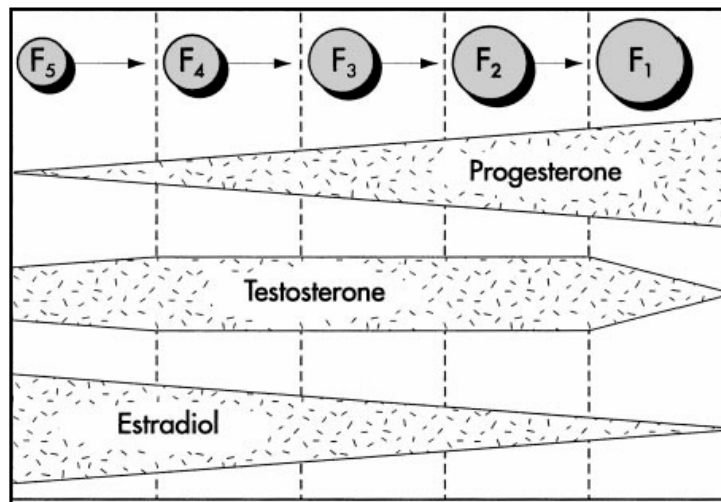
A szikbe deponált 17- β -ösztradiol hatásairól igen kevés irodalmi adat áll rendelkezésünkre. A különböző irodalmi adatok mind megegyeznek abban, hogy jóval kisebb mennyiségben találhatóak az ösztrogének a tojásszikben, mint a különböző androgének (French és mtsai, 2001; Elf és Fivizzani, 2002). A küszvágó csérnél (*Sterna hirundo*) megfigyelték, hogy az androgénekhez hasonlóan a tojásrakás sorrendjével az E2 depozíció is összefüggött, e fajnál a 3 tojásos fészekalj a jellemző és fokozatosan nőtt a koncentráció, a legkisebb értékeket az első tojásokban a legmagasabb értékeket a harmadik tojásokban mérték (French és mtsai, 2001). Az ösztrogénnel kezelt tojótyúkoktól származó tojásokból kikelő hímivarú kiscsibék feminizálódtak, és ez igaz volt akkor is, amikor csak a tojásokat kezelték (Riddle és Dunham, 1942; Faucounau és mtsai, 1995).



A tojásba injektált E2 hatására a japán fűrj hímembriókban a baloldali here ovotestis-szé (szövetében spermatogenetikus és ovogenetikus egységek egymás mellett találhatóak) alakult át, a jobb oldali pedig atrofizálódott (Razia és mtsai, 2006). Emellett a megemelt E2 koncentráció a *bursa Fabricii* szupresszióját is okozta, azaz a szerv tömege csökkent az ösztrogén kezelés hatására (Zarrow és mtsai, 1961). A kikelt napos állatok testtömegében nem volt különbség a kontroll csoporthoz képest (Razia és mtsai, 2006). Zebrapintynél írták le, hogy a közvetlenül tojásrakás előtti periódusban E2-vel injektált tojók szignifikánsan több nőivarú utódot produkáltak kontroll társaikhoz képest (Williams; 1999, Williams és mtsai, 2001). A szubkután implantált ösztrogénnel kezelt tojók utódainál alacsonyabb volt a kirepülési siker (Williams, 1999). Ezt a kísérletet megismételték (von Engelhardt és mtsai, 2004), de ők csak részben kaptak hasonló eredményt, vizsgálataik szerint, csak a kikelt utódok ivararánya változott meg, mert embrionális korban magasabb volt a hímivarú embriók mortalitása. Az E2 kezelés hatására mintegy 12 órával csökkent az inkubációs idő, azaz fél nappal korábban keltek a kezelt tojásokból származó zebrapinty fiókák, emellett a testtömeg-gyarapodásuk is intenzívebb volt kontroll társaikhoz képest, 7 napos korukban pedig, szignifikánsan nagyobbak voltak (von Engelhardt és mtsai, 2004).

Progeszteron (P4) allokáció hatásai az utódokra

A tojásszikben detektált progeszteron koncentrációk és az *in ovo* fejlődő embriókra gyakorolt hatásairól eddig egyetlen irodalmi adatot találtam, olyan japánfűrj csoportban, amelyeket korábban nem szoktattak emberhez, ott egy 15 napig tartó folyamatos emberi jelenlét a szik P4 tartalmát növelte, a magas P4 szint pedig késleltet keléssel járt, a kikelt csibék mortalitásában azonban nem volt különbség (Bertin és mtsai, 2008). Számos közlemény foglalkozik azonban azzal, hogy miként változik a tüsző maturációval a progeszteron produkció. A frissen megtojt tojás szikanyagában – a 2. számú *sematikus ábra* is sejteti –, hogy a szik legkülső rétege tartalmazza a legnagyobb koncentrációban a P4-t, az E2 koncentráció a legbelső rétegben a legmagasabb, míg a legmagasabb T tartalmat a szik középső részén mérték (Forgó és mtsai, 1988a,b; Lipar és mtsai, 1999b).



2. ábra: Sematikus ábra a folliculáris szteroid koncentráció-változásokról a tüsző érése folyamán (Bahr és mtsai, 1983 és Lipar és mtsai, 1999b nyomán)

Figure 2: Schematic figure about changes of follicular steroid concentrations during maturation of follicle (by Bahr et al., 1983 and Lipar et al., 1999b)

Dehidro-epiandroszteron (DHEA) hatásai az utódokra

A DHEA mind emberben, mind egyéb gerinces állatfajokban sokáig „rejtélyes” adrenális szteroidnak számított, noha Butenand, danzig-i kémikus már az 1930-as években izolálta emberi vizeletből, sőt szerkezetét is igazolta (Goodson és mtsai, 2005). A DHEA és a dehidro-epiandroszteron-szulfát (DHEA-S) elsődleges keletkezési helye a mellékvesekéreg (főként a *zona reticularis*), de a petefészek theca sejtjei is szintetizálják (Orth és mtsai, 1992). Azonban az elmúlt 15 évben fedezték még fel, hogy emberben, emlősökben, madarakban és kételtűekben a központi és perifériás idegrendszerben is jelentős DHEA koncentráció található, sőt ezek a szteroidok jórészt koleszterolból, vagy más szteroid prekursorból itt szintetizálódnak a glia elemekben és az idegsejtekben (Tsutsui és mtsai, 1999). A madarakban a DHEA szintézisének elsődleges helye a *diencephalon* és a *mesencephalon*, s így ennek a neuroszteroidnak a szerepe feltehető a neuroendokrin funkciók modulációjában is (Ukena és mtsai, 2000).

A DHEA elválasztása a humán és az emlős adatok szerint cirkadiális jellegű és a kortizol profilra jellemző (Garde és mtsai, 2000). Patkányokban, mint anti-stressz hormon hat, gátolja a stressz okozta testtömegcsökkenést, mellékvese tömegnövekedést, a glükokortikoid receptorszám növekedést a májban, lépben és a *thymusban* (Hu és mtsai, 2000). Ezek az élettani jelenségek is igazolják a glükokortikoidokkal szembeni antagonizmusát (McIntosh és mtsai, 2000).



Ezt az inverz hatást támasztja alá az a megfigyelés is, hogy a 21-hidroxiláz gátlása a DHEA produkció növelését és a kortizol szintézis csökkenését okozta (Mesiano és mtsai, 1999).

Madaraknál egyetlen olyan vizsgálatot találtam, ahol a fióka rátermettségét, agresszivitását, stressztűrő-képességét vetették össze a plazma DHEA szintjével, illetve T és kortikoszteron (B) koncentrációval. Az álarcos szula (*Sula granti*) általában 2 tojást rak és az első fióka mindig elpusztítja a másodikat, kilöki a fészekből. A DHEA koncentráció mindig az első fiókában, még a másik kibújása előtt a legmagasabb, míg a T és B a második fióka megjelenésekor mutatja a legnagyobb koncentrációt (Ferree és mtsai, 2004), tehát a magas DHEA szint mintegy „vérsztartalék-ként” funkcionál, szükség esetén –kikel a testvér- gyorsan átalakulhasson tesztoszteronná. A tesztoszteronnál már említettem, hogy igen költséges a tojásba allokált magas T tartalom, talán alternatív módja lehet a DHEA deponálás is, mert ez a szteroid könnyen konvertálódhat tesztoszteronná: DHEA (3 β - hidroxyszteroid-dehidrogenáz (HSD) enzim) \rightarrow A4 (17 β -HSD enzim) \rightarrow T (Hau és mtsai, 2004, Soma és mtsai, 2004).

Kortikoszteron (B) allokáció hatásai az utódokra

Kevés irodalmi adat áll rendelkezésünkre arról, hogyan és miként transzportálódik a madarakban az elsődleges glükokortikoid, a kortikoszteron a tojásszikbe és ez az ott jelenlevő számottevő mennyiség, hogyan hat az embrió fejlődésére. Bár az összes eddig detektált szteroidok közül a kortikoszteron koncentrációk bizonyultak a legkisebb mennyiséget adó szteroidnak (Schwabl, 1993, Hayward és Wingfield, 2004). Tojótyúkknál a triciált-kortikoszteron injekció beadása után egy nappal a legnagyobb radioaktivitás az albumen frakcióban és a tojásszik legkülső rétegében volt detektálható, míg a legmagasabb értéket a kezelések 4.-7. napján mérték és akkor már a szik belsejében volt a legmagasabb az aktivitás (Rettenbacher és mtsai, 2005). Hayward és Wingfield (2004) vizsgálatait azt mutatták, ha japán fürj tojókba kortikoszteron szilasztik implantátumot *subcutan* ültettek, akkor ennek következtében szignifikánsan magasabb kortikoszteron koncentrációt mértek a tojásszikben. Tehát igazolták, hogy a vérplazmában detektált magasabb glükokortikoid koncentráció összefüggésben áll a szikben található magasabb értékkel. A megemelkedett szik-kortikoszteron tartalom csökkentette a kezelt csoport tojásainak kelési százalékát, sőt az ezekből kikelő fürjcsibék lassabban nőttek, fejlődtek, mint kontroll társaik. Emellett a kezelés növelte a hypothalamo-hipofízis-mellékvese tengely szenzitivitását a kikelt fiókákban. A sárgalábú sirálynál (*Larus michahellis*) a megemelkedett szik-kortikoszteron nem okozott fokozott inkubáció alatti embriómortalitást, azonban a kelési időt meghosszabbította. A keltetés alatt a kortikoszteronnal kezelt tojások tömegvesztése szignifikánsan magasabb értéket mutatott a kontroll csoport tojásaihoz viszonyítva.



E két jelenség együttesen arra utalhat, hogy a megemelkedett glükokortikoid koncentráció lassítja az embriogenezist (Rubolini és mtsai, 2005). Az injektált kortikoszteron tyúkfajban is retardálta az embriófejlődést és csökkentette a napos csibék testtömegét (Eriksen és mtsai, 2003). Az előbb említett sirály fajnál a kortikoszteron injekció csökkentette perinatális (a belső pattogzás) korban az embrió hangadásának gyakoriságát és intenzitását. Emellett a fiókák táplálékkérő magatartására is negatív hatással volt, csökkentette a gyakoriságát és hangerejét (Rubolini és mtsai, 2005). A kevésbé intenzív táplálékkérés a fióka fejlődésében való elmaradását okozhatja, amely alacsonyabb testtömeggel és csökkent tarsus hosszal jár. Jelen vizsgálatban azonban nem volt statisztikailag igazolható különbség sem a testtömegben, sem pedig a tarsus méretében (Rubolini és mtsai, 2005). Ezzel ellentétes eredményeket kaptak Kitayski és mtsai, (2001) háromujjú csüllőnél, ahol a szülőknél kortikoszteron implantátumot ültettek be és a tojásaikból kikelő fiókák táplálékkérő magatartása intenzívebbnek bizonyult kontroll társaikhoz képest. Füsti fecskénél a tojásba injektált kortikoszteron hatására csökkent a kelési siker (Saino és mtsai, 2003), csökkent az utódok tömeggyarapodása, valamint a teljes kitollasodásukat is késleltette, azonban a fészekalj mortalitása nem változott meg (Saino és mtsai, 2005).

A kortikoszteron injektált tojásokban fejlődő tyúkembriók mortalitása az inkubáció első hetében volt a legmagasabb, 15-20 %-kal kaptak magasabb értéket, mint a csak szezámolajjal kezelt kontroll tojásokban (Janczak és mtsai, 2006). Hasonló eredményt kaptunk saját házityúkon végzett vizsgálatunkban, ahol a tojásszikben a stressz hatásra megemelkedett kortikoszteron koncentráció, 15-23%-os embrió mortalitást okozott az inkubáció első öt napjában (Szőke és mtsai, 2006). Lay és Wilson (2002) azt találták, hogy a kortikoszteron injektált tojásokból kikelő kiscsibék agresszivitása csökkent, míg Janczak és mtsai, (2006) szerint a kezelés hatására a kiscsibék ember iránti félelme fokozódott.

Hayward és mtsai, (2005) divergens szelekcióval előállított 2 japán fürj vonalat hasonlított össze. Kiválasztottak egy alacsony fiziológiás kortikoszteron plazma szinttel rendelkező japán fürj vonalat és egy magas fiziológiás értékkel rendelkező csoportot, majd a csoportokat áthelyezték egy másik épületbe és 2 órás takarmány-, illetve vízmegvonást alkalmaztak. 3 nap múlva visszahelyezték őket a megszokott, eredeti helyükre. A kísérlet közben ellenőrizték a tojók vérplazma kortikoszteron értékeit, majd a kísérlet hetedik napján összegyűjtötték a tojásokat is. A magas fiziológiás értékeket mutató csoport tojásaiban 96%-kal magasabb kortikoszteron szinteket detektáltak, mint az alacsony fiziológiás értéket mutató csoportnál, tehát ugyanazon stresszor hatására a glükokortikoid szint jóval magasabb emelkedést mutatott a bazális értékekhez képest.



Tojásméret változásai

Számos munka igazolta, hogy egy adott fajon, sőt egyeden belül a tojásméret változó és a tojások nagyságával arányosan nő azok szárazanyag- és energia tartalma (*Etches, 1996; Cichon, 1997*).

A tojásméret befolyásolási lehetőségéről az állattenyésztési szakirodalomban számos technológiai leírás foglalkozik, hiszen árutermelő állományoknál, hol a nagyméretű-, hol a kisméretű tojást keresi a piac, a fogyasztási szokásoktól függően.

A tojásméret öröklődhetősége magas h^2 értékű, tehát a genetikai háttértől függ elsősorban, de különböző tartástechnológiai módszerekkel befolyásolható bizonyos mértékben. Fontos a felnevelés alatti optimális testtömeg-gyarapodás, a helyes takarmányozás, hőmérséklet és a fényprogram (*Technical Bulletin-Hendrix Poultry Breeders, 2004*).

A túl nagy méretű tojások képződésének az alábbi okai lehetnek: túlzott takarmánybevitel (magas energia-, protein, aminosav bevitel), alacsony hőmérséklet, ami fokozottabb takarmány felvétellel jár. Fényprogramok közül a megszakított világítási protokollal lehet tojásméretet növelni. Ugyancsak a tojás méretének növekedését okozza a felnevelés alatti rossz tartási körülmény, illetve a helytelen, az életkornak nem megfelelő takarmányadagolás (*Etches, 1996*). Ezek a tartástechnológiai anomáliák részben stresszorként is hathatnak.

A túl kisméretű tojások képződésének a következő okai lehetnek: hiányos (energia-, fehérje, essenciális zsírsav- tartalmat is tekintve) és mennyiségileg sem elegendő takarmányellátás, alacsony testtömeg a tojástermelés megindulásakor. A hosszú ideig tartó vízmegvonás, vagy nem megfelelő itatóberendezések, valamint a túl magas teremhőmérséklet, illetve az elégtelen szellőztetés is a tojásméret csökkenését idézhetik elő (*Technical Bulletin-Hendrix Poultry Breeders, 2004*).

A megfelelő méretű tojás a vadmadár fajoknál is a szaporodási siker egyik alappillére. Elsődleges jelentőségű a tojó tömege és kondíciója (*Smith és mtsai, 1993, Hargitai és mtsai, 2005*), amely feltételezi a megfelelő mennyiségű és minőségi táplálékot (*Galbraith, 1988*). A tojásméret korrelálhat a tojó életkorával, illetve tapasztaltságával (*Hörak et al., 1995; Garamszegi és mtsai, 2004*). A tojásméretet módosíthatja a környezet hőmérséklete is (*Järvinen, 1991*). Az egy fészekaljon belüli eltérő méretű tojások magyarázatai az alábbiak lehetnek: a napról-napra változó táplálék mennyisége (*Perrins, 1970*), a tojásrakási periódus alatt ingadozó hőmérséklet (*Magrath, 1992*), vagy akár a tojó endogén tápanyag raktárának időelőtti kimerülése (*Pierotti és Bellrose, 1986*).

Az androgének szerepénél már említett „*Differenciált Allokáció Hipotézis*” hatással lehet a tojásméretre tőkés récénél, ha a tojó számára attraktív hímmel párosodik, akkor nagyobb méretű tojást rak, ha kevésbé vonzó hím lesz a párja, akkor pedig kisebbeket.



Ezzel az úgynevezett költségesebb befektetéssel biztosítja a jobb túlélési lehetőséget a „jó génekkel” rendelkező hím utódainak (Cunningham és Russel, 2000).

Míg az előbbi adatok a fészekaljok közti különbséget taglalták, szót kell ejtenünk az egy fészekaljon belüli eltérő tojásméretekről is. Az egyik a preferenciális hipotézis, az ún. „fészekalj redukció” elmélete szerint a kelési aszinkronia jelenség következtében az utolsó tojásokba kevesebbet investál a tojó, s ezek lesznek az ún. „fészek alja” tojások. Az ezekből kikelő fiókákat voltaképpen feláldozza a tojómadár (Williams, 1999). A másik a kompenzatórikus hipotézis „a teljes fészekalj túlélésére irányuló befektetés”. Ebben az esetben a kelési aszinkronia csökkentése a cél, ilyenkor a tojó az utolsó tojásokra fekteti a hangsúlyt, hogy az utoljára kikelt fiókának relatíve több tartaléka legyen, és ezzel az adaptív előnyével felzárkózhasson a testvéreihez (Gil, 2003).

A stressz-hatások és a tojásméret kapcsolata

A fent említett tartástechnológiai hibák –mint stresszorok- tojótyúkoknál eredményezhettek mind a tojásméret-növekedést (pl. a megszakított fényprogramok, vagy pedig a felnevelés alatti rossz tartási körülmények), másrészt tojásméret csökkenést (pl. hőstressz) (Technical Bulletin-Hendrix Poultry Breeders, 2004).

A kaliforniai foltosoldalú gyíkban a krónikusan megemelkedett kortikoszteron koncentráció a tojás tömegének szignifikáns emelkedését hozta és függetlenül alakult a lerakott tojások számától (DeNardo és Sinervo, 1994). Madaraknál, tőkés récénél figyelték meg, hogy a tojó hátára szerelt rádiótelemetriás adókészülék csökkentette a fészekalj nagyságát és emelte a tojástömeg átlagát (Pietz és mtsai, 1993). Hasonló eredményeket találtunk gyöngytyúknál (Biczó és mtsai, 2004), ahol a tojót ért handling stressz hatására a kezelést követő 6. naptól emelkedett a tojástömeg. Az azonos méretű ketrecben tartott tojótyúkoknál a létszám növelésével egyenes arányban áll a tojások méretének növekedése (Appleby és Hughes, 1991; Bell, 1995). Saját vizsgálataink szerint, a mélyalmon tartott tojótyúkoknál a mesterséges termékenyítés növelte a tojások méretét. A tojás tömege és a szikbe deponált kortikoszteron koncentráció között pozitív korreláció volt kimutatható (Szőke és mtsai, 2006). Ezzel szemben kanáriban ezt a mechanizmust nem tudták igazolni, a kortikoszteron-implantált tojók tojásainak tömegében nem volt statisztikailag igazolható változás (Salvante és Williams, 2003), bár a mesterségesen emelt kortikoszteron szint nem azonosítható a stressz hatására megnövekedett glükokortikoid tartalommal.



A szikbe deponált szteroidok ivararányt befolyásoló hatásai

Az ivarnak megfelelő szteroid allokáció kérdését *Petrie és mtsai*, (2001) vetették fel, amikor pávatojások szteroid tartalmát vizsgálták ivar szerint. A 10 napig inkubált hím embrió esetében a tesztoszteron és az androszténdion, míg hasonló korú nőivarú embrióknál a 17- β -ösztradiol és az 5- α -dihydrotesztoszteron koncentrációja volt magasabb a szikben. Ahhoz, hogy reális képet nyerjünk a maternális eredetű szteroidok koncentrációjáról fontos tisztázni, hogy az embrió szteroid termelését az inkubáció hányadik napjától kell figyelembe venni. *Gilbert* 1971-ben közölt vizsgálatai szerint a csirke embrió ivarmirigyeknek szteroid termelése jóval a szöveti differenciálódás előtt kialakul. A gonád-kezdeményekben az inkubáció második napján, már a petefészek és a here szöveti szerkezetének elkülönülése előtt Δ^5 -3 β -hidroxyszteroid-dehidrogenáz (HSD) aktivitás mutatható ki. A hatodik napon ösztrogéneket, a nyolc-tíz napos csirkeembrió ivarmirigyeiben pedig androgéneket, ösztrogéneket és progeszteront mutattak ki (*Péczely*, 1987). Tehát *Petrie és mtsai* (2001) vizsgálata metodikailag problémás, mivel 10 napig inkubált tojásokat vizsgáltak és a páva teljes inkubációs periódusa mindösszesen csak 28 nap. Feltételezhető, hogy a kimutatott szteroid mennyiségek nem csak maternális eredetűek voltak.

Fejlődő madár embriókban kevésbé ismert az ivardetermináció és ivari differenciálódás kapcsolata a deponált szexuálszteroid és az embrió szteroid produkciójával, mint emlősökben. Madarak esetében az oocyta első meiotikus osztódása, a szik beépülése után, az ovuláció előtt pár órával megy végbe, és e folyamat során az egyik szex-kromoszóma a poláris testbe vándorol meghatározva ezzel a tojásban fejlődő embrió ivarát. Tehát valószínű, hogy nem a tojó deponál a kialakuló embrió ivarának megfelelő mennyiségű szteroidot a tojásba, hanem feltehetően az anyai szteroidok befolyásolják a szex-kromoszóma szegregációját az első meiotikus osztódás folyamán (*Petrie és mtsai*, 2001)

Emellett még számos vizsgálat található az irodalomban, ami az ivarnak megfelelő depozícióval foglalkozik. Az ivardetermináció befolyásolása igen izgalmas terület és megfejteni a kódját szinte lehetetlen. Több ellentétes eredményt hozó publikáció jelent meg a tojásba allokált különböző szteroidok ivardeterminációt befolyásoló hatásairól, illetve azok cáfolatáról. Tehát ezen a területen is fontos az adekvát módszer alkalmazása és az eredmények kritikai felülvizsgálata.

Kétféle ivararányt megoszlásról beszélhetünk: (1) az elsődleges (primer) ivararányról. Ekkor az összes fertilis tojás ivareloszlását vesszük figyelembe, tehát a keltetés alatt elhalt embriók ivarát is meghatározzuk molekuláris genetikai módszerekkel, s azt is bele vesszük a statisztikai értékelésbe. A másodlagos (szekunder) ivarmegoszláson a kikelt fiókák ivararányát értjük (*Gil*, 2003).



Házityúknál írták le, hogy a tojó szociális rangsora hatással van a szikbe deponált tesztoszteronra, vagyis minél magasabb pozíciót tölt be a tojó, annál több androgént tartalmaz a szik. A hímivarú embriót tartalmazó tojásokban több T található, mint a nőivarút tartalmazókban. E vizsgálat szerint a domináns tojók több T-t investálnak a hímivarú embriót tartalmazó tojásokba. A domináns tojó utódainál 64% volt hím, míg a szubordinált tojóknál 43-48 % között alakult ez az érték. Jelen vizsgálatban csak a primer ivarmegoszlást vizsgálták, néhány napos inkubáció után (Müller és mtsai, 2002).

Ezzel szemben (Eising és mtsai, 2003a) nem találtak összefüggést a szikbe deponált T és A4 koncentrációk és az embrió ivara között. A heringsirálynál (*Larus fuscus*) is azonosan alakult a hím- és a nőivarú embriót tartalmazó tojások T és A4 tartalma (Verboven és mtsai, 2003), és füsti fecskénél (Gil és mtsai, 2006) is megegyezett a T szint a mindkét ivar tekintetében. Zebrapintynél a költési előtti periódus táplálék ellátottságának és a tojásrakási sorrendnek van módosító szerepe, tehát az első tojásokban magasabb az androgén koncentráció függetlenül attól, hogy hím- vagy nőivarú embrió fejlődik és a hiányos táplálékellátás is megnövelt T allokációval jár (Rutstein és mtsai, 2005). Egy észak amerikai fajnál, az odúfecskénél (*Tachycineta bicolor*) írták le, hogy a jobb kondícióban levő tojóknak nagyobb arányban lettek hím utódai ($57\pm 2\%$; szekunder értékek), feltehetően a magasabb koncentrációjú androgén allokáció állhat ennek is a hátterében (Whittingham és Dunn, 2000).

Ugyanezt a jelenséget figyelték meg pávánál (Pike és Petrie, 2005), tehát a jobb kondícióban lévő a tojó több (53-78%) hímivarú embriót tartalmazó tojása volt. Ez az egyenes arányosság a primer ivareloszlásban alakult így, és ez a kikelt pávacsibék ivarmegoszlását is meghatározta, a hímivar irányába tolódott el, bár mérséklődött a két ivar közti különbség. Emellett vizsgálták a tojó vérplazmájából mérhető tesztoszteron és kortikoszteron koncentrációk és az ivarmegoszlás kapcsolatát is. A tojók plazma emelkedett T szintjével párhuzamosan emelkedett a hímivarú embriók aránya, a kortikoszteron esetében viszont ez fordítva alakult. Érthető, hiszen a romlott kondíció hátterében valamilyen szupresszió (pl. a szociális rangsorban betöltött szerep) is állhat, s így magasabb az alap, fiziológiás kortikoszteron koncentráció jellemzi ezeket a tojókat.

Az ösztradiol allokáció hatásai az utódokra c. részben már említettem, hogy zebrapintyeknél közvetlenül a tojásrakási periódust megelőzően az ösztrogénnel injektált tojók szignifikánsan több nőivarú fiókat produkáltak (Williams, 1999, von Engelhardt és mtsai, 2004), azonban ez csak a szekunder ivarmegoszlást tekintve igaz, mert a hímivarú embriók mortalitása jóval nagyobb volt az inkubáció alatt (von Engelhardt és mtsai, 2004).



A differenciált hormon allokációnak vajon mi lehet az oka, milyen szerepet tölthet be az evolúcióban?

Egyrészt az életképesebb, jobb túlélésű utódok létrehozása, a szaporodási siker növelése miatt éri meg a magasabb befektetés. Másrészt az esetleges ivararányt befolyásoló törekvések miatt, hiszen a hímek szaporodási potenciálja nagyobb, mint a tojóké, különösen igaz ez a poligám fajokra (*Pike és Petrie, 2005*). Azonban lényeges különbség figyelhető meg a két ivar között: míg a tojók csak a tojásbefektetéssel és/vagy a szülői utódgondozás fokozásával növelhetik költési sikereiket, addig a hímek a poligin státusszal és/vagy a párkapcsolatokon kívüli párzásokkal egyaránt emelhetik szaporodási sikereiket (*Michl és mtsai, 2002*).

Irodalomjegyzék

- Appleby M.C. and Hughes, B.O.* (1990): Cages modified with perches and nests for the improvement of bird welfare. *World's Poultry Sci. J.* 46(1): 38-40.
- Arcos, M.* (1972): Steroids in egg yolk. *Steroids* 19:, 25-34.
- Bahr, J.M., Wang, S.-C., Huang, M.Y., Calvo, F.O.* (1983): Steroid concentrations in isolated theca and granulosa layers of preovulatory follicles during the ovulatory cycle of the domestic hen. *Biol.Reprod.* 29: 326–334.
- Becze J.* (1981): A nőivarú állatok szaporodásbiológiája. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 102-103.
- Bell, D.D.* (1995): A cage study with laying hens. *Proc. of Animal Behavior and the Design of livestock and Poultry Conf. Northeast Regional Agricultural Service, NRAES-84*, 307-319.
- Bertin A., Richard-Yris M.A., Houdelier C., Lumineau S., Möstl E., Kuchar A., Hirschenhauser K., Kotrschal K.* (2008): Habituation to humans affects yolk steroid levels and offspring phenotype in quail. *Horm Behav.* 54(3):396-402.
- Biczó A., Szőke Zs., Péczely P.* (2004): Handling stressz és éter-inhaláció hatásai Gyöngyös tojók endokrin és szaporodási paramétereire. In: *Összefoglalók, X. Ifjúsági Tudományos Fórum, Keszthely, 2004. április 29.* [CD:/Allatelettan_Takarmanyoazastan/204.pdf]
- Burley, N.* (1988): The differential allocation hypothesis: an experimental test. *The American Naturalist* 132:611-628.
- Chainy, G.B., Samantaray, S. & Samanta, L.* (1997): Testosterone-induced changes in testicular antioxidant system. *Andrologia*, 29: 343-349.
- Chichon, M.* (1997): Egg weight variation in Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Ornis Fennica* 74: 141-147.



- Cree, A., Tyrrell, C.L., Prest, M.R., Thorburn, D., Guillette, L.J. Jr (2003): Protecting embryos from stress: corticosterone effects and corticosterone response to capture and confinement during pregnancy in a live-bearing lizard (*Hoplodactylus maculatus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 134: 316-329.
- Creel, S. (2001): Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology&Evolution* 16(9): 491-497.
- Cunningham, E.J.; Russell, A.F. (2000): Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* 404: 74-77.
- Da Silva, J. A. P. (1999): Sex hormones and glucocorticoids: interactions with the immune system. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 876:102-118.
- de Fraipont, M., Colbert, J., John-Adler, H. Meylan S. (2000): Increased prenatal corticosterone promotes philopatry of offspring in common lizard (*Lacerta vivipara*). *J. Anim. Ecol.* 69: 404-431.
- DeNardo, D. F. and Sinervo, B. (1994): Effects of Steroid Hormone Interaction on Activity and Home-Range Size of Male Lizards *Horm Behav* 28(3): 273-287.
- Eising, C., Eikenaar, C., Schwabl, H., Groothuis, T.G.G. (2001): Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: consequences for chick development. *Proc.R. Soc. Lond.* 268: 839-846.
- Eising, C.M. and Groothuis, T.G.G. (2002): Long-term effects of maternal yolk androgens: an experimental approach. *ISBE 2002, Abstracts*, 35-36.
- Eising, C. M., Müller, W., Dijkstra, C. & Groothuis, T. G. (2003a.): Maternal androgens in egg yolks: relation with sex, incubation time and embryonic growth. *Gen. Comp. Endocrinology*, 132: 241-247.
- Eising, C. M., Visser, G. H., Müller, W. & Groothuis, T. G. G. (2003b): Steroids for free? No metabolic costs of elevated maternal androgen levels in the black-headed gull. *Journal of Experimental Biology*, 206: 3211-3218.
- Elf, P.K. and Fivizzani, A.J. (2002): Changes in sex steroid levels in yolks of the Leghorn chicken, *Gallus domesticus*, during embryonic development. *J. Exp. Zoology*, 293: 594-600.
- Ellis L.A., Borst D.W., Thompson C.F. (2001): Hatching asynchrony and maternal androgens in egg yolks of house wrens. *J Avian Biol*; 32:26-30.
- Eriksen, M.S., Haug, A., Torjesen, P.A., Bakken, M. (2003): Prenatal exposure to corticosterone impairs embryonic development and increases fluctuating asymmetry in chickens (*Gallus gallus domesticus*). *Br. Poult. Sci.* 44: 690-697.
- Etches, R. (1996): *Reproduction in Poultry*. CAB International, Wallingford
- Faucounau, N., Ichas, F., Stoll, R., Maraud, R. (1995): Action of testosterone on the estradiol-induced feminization of the male chick embryo. *Anat. Embryol.* 191: 377-379.



- Ferree, E.D., Wikelski, M.C., Anderson D.J.. (2004): Hormonal correlates of siblicide in Nazca boobies: support for the Challenge Hypothesis. *Horm Behav.* 46(5):655-662.
- Folstad, I. & Karter, A. J. (1992). Parasites, brightmales, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*, 139: 603-622.
- Forgó V., Afanasiev, G.D., Péczely P. (1988b): Structural and hormonal changes during follicular maturation in the ovary of the domestic goose. *Acta Biol Hung.* 39(4):403-17.
- Forgó V., Sass M., Péczely P. (1988a): Light microscopic, enzyme biochemical and steroid analytical investigations of follicular atresia in the ovary of domestic goose. *Acta Biol Hung.* 39(4):377-401.
- French Jr. J.B., Nisbet I.C.T., Schwabl H. (2001): Maternal steroids and contaminants in common tern eggs: a mechanism of endocrine disruption? *Comp Biochem Physiol*; 128:91–8.
- Galbraith, H. (1988): Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of Lapwing *Vanellus vanellus* chicks. *Journal of Zoology (London)* 214:383–398.
- Garamszegi, L.Z., Török J., Tóth, L. Michl, G. (2004) Effect of timing and female quality on clutch size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Bird Study* 51:270–277.
- Garde, A.H., Hansen, A.M., Skovgaard, L.T., Christensen, J.M. (2000): Seasonal and biological variation of blood concentrations of total cholesterol, dehydroepiandrosterone sulfate, hemoglobin A(1c), IgA, prolactin, and free testosterone in healthy women *Clin Chem.* 46(4):551-559.
- Gil D, Graves J., Hazon N., Wells A. (1999): Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science*; 286:126–8.
- Gil, D. (2003): Golden eggs: Maternal manipulation of offspring phenotype by androgen in birds. *Ardeola* 50(2): 281-294.
- Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R. and Kreutzer, M. (2004): Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. *Horm. and Behavior* 45: 64-70.
- Gil, D., Ninni, P., Lacroix, A., De Lope, F., Tirard, C., Marzal, A. & Møller, A. P. (2006): Yolk androgens in the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of adaptive hypotheses. *J. Evol Biol.* 19:123-131
- Goodson, J.L., Saldanha, C.J., Hahn, T.P., Soma, K.K. (2005): Recent advances in behavioral neuroendocrinology: insights from studies on birds. *Horm Behav.* 48(4):461-73.
- Groothuis, T.G, Müller, W., von Engelhardt, N., Carere, C., Eising, C. (2005): Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 329–352
- Hackl, R, Bromundt, V., Daisley, J. Kotrschal, K., Möstl, E. (2003): Distribution and origin of steroid hormones in the yolk of Japanese quail (*Coturnix japonica japonica*) *J. of Comp. Physiol. B*, 173: 327-331.



- Hargitai, R., Török, J., Tóth, L., Hegyi, G., Rosivall, B., Szigeti, B., Szöllösi, E. (2005): Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Auk* 122(2): 509-522.
- Haskell, D. (1994): Experimental evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to nest predation. *Proc. R Soc London, Series B*, 257: 161-164.
- Hau, M., Stoddard, S.T., Soma K.K. (2004): Territorial aggression and hormones during the non-breeding season in a tropical bird. *Horm Behav.* 45(1):40-49.
- Hayashi, A., Nagaoka, M., Kazuo, Y., Ichitani, Y., Miake, Y., Okado, N. (1998): Maternal stress induces synaptic loss and developmental disabilities of offspring. *Int. J. Devl. Neuroscience* 16: 209-216
- Hayward, L., Satterlee, D.G., Wingfield, J.C. (2005): Japanese quail selected for high plasma corticosterone response have high levels of corticosterone in their eggs. *Physiol. Biochem. Zool.* 78(6): 1026-31.
- Hayward, L.S. and Wingfield, J.C. (2004): Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *Gen. Comp. Endocrinol.* 135(3): 365-71.
- Hendrix Poultry Breeders Company (2004): Controlling egg size. In: Technical Info Bulletin. www.hendrix-poultry.nl
- Herrenkohl, L.R. (1979): Prenatal stress reduces fertility and fecundity in female offspring. *Science* 206: 1097-1099.
- Hertelendy, F. & Common, R. H. (1965): A chromatographic investigation of egg yolk for the presence of steroid estrogens. *Poultry Science* 44: 1205-1209.
- Hörak, P., Mänd, R., Ots, I., Leivits, A. (1995): Egg size in the Great Tit *Parus major*: Individual, habitat and geographic differences. *Ornis Fennica* 72:97-114.
- Hu Y., Cardounel A., Gursoy E., Anderson P., Kalimi M. (2000) Anti-stress effects of dehydroepiandrosterone: protection of rats against repeated immobilization stress-induced weight loss, glucocorticoid receptor production, and lipid peroxidation. *Biochem Pharmacol.* 59(7):753-762.
- Huang, E.S.R., Kao, K.J., Nalbandov, AV. (1979): Synthesis of sex steroids by cellular components of chicken follicles. *Biol. Reprod.* 20: 442-453.
- Janczak A.M., Braastad B.O. and Bakken M. (2006): Behavioural effects of embryonic exposure to corticosterone in chickens *Applied Animal Behaviour Science*, 96: 69-82
- Järvinen, A. (1991): Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines. *Ornis Fennica* 68:99-104.
- Kaiser, S., Sachser, N. (2001) Social stress during pregnancy and lactation affects in guinea pigs the male offspring' endocrine status and infantilizes the behaviour. *Psychoneuroendocrinology* 5: 503-519.



- Kato, M., Shimada, K., Saito, N., Noda, K. Ohta, M. (1995): Expression of P450_{17- α -hydroxylase} and P450_{aromatase} genes in isolated granulosa, theca interna, and theca externa layers of chicken ovarian follicles during follicular growth. *Biol. Reprod.* 52: 405-410.
- Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C., Piatt, J.F. (2001): Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in black-legged kittiwake. *Behav. Ecol.* 12:619-625.
- Kofman O. (2002) The role of prenatal stress in the etiology of developmental behavioural disorders *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 26: 457-470
- Lay Jr., D.C., Wilson, M.E. (2002): Development of the chicken as a model for prenatal stress. *J. Anim. Sci.* 80: 1954-1961.
- Lipar, J.L. (2001): Yolk steroids and the development of the hatching muscle in nestling European Starlings. *J. Avian Biol.* 32: 231-238.
- Lipar, J. L. & Ketterson, E. D. (2000): Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Proc. Royal Society of London, Series B*, 267: 2005-2010.
- Lipar J.L., Ketterson E.D., Nolan V. (1999a): Intra-clutch variation in testosterone contents of red-winged blackbirds eggs. *Auk*;116:231–235.
- Lipar, J.L., Ketterson, E.D, Nolan, V. & Casto, J. M. (1999b): Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 115: 220-227.
- Lou, H.C., Hansen, D., Nordentoft, M., Pryds, O.M., Jensen, F, Nim, J. Hemmingsen, R. (1994): Prenatal stressors of human life affect fetal brain development. *Dev. Med. Child. Neurol.* 26: 826-832
- Magrath, P. (1992): Seasonal changes in eggmass within and among clutches of birds: General explanations and a field study of the blackbird *Turdus merula*. *Ibis* 134:171–179.
- Mazuc J., Chastel O., Sorci G. (2002): No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behav Ecol*; 14:340–6.
- McCormick M.I. (1999): Experimental test of the effect of maternal hormones on larval quality of coral reef fish. *Oecologia.* 118, 412-422
- McIntosh M., Bao H., Lee C. (1999) Opposing actions of dehydroepiandrosterone and corticosterone in rats. *Proc Soc Exp Biol Med.* 221(3):198-206.
- McNabb, F. M. A. & Wilson, C. M. (1997): Thyroid hormone deposition in avian eggs and effects on embryonic development. *American Zoologist*, 37:553-56



- Mesiano S., Katz S.L., Lee J.Y., Jaffe R.B. (1999): Phytoestrogens alter adrenocortical function: genistein and daidzein suppress glucocorticoid and stimulate androgen production by cultured adrenal cortical cells. *J Clin Endocrinol Metab.* 84(7):2443-2448.
- Meylan, S. and Colbert J. (2005): Is corticosterone-mediated phenotype development adaptive? Maternal corticosterone treatment enhances survival in male lizards. *Horm. Behav.* 48: 44-52.
- Michl G., Török J., Griffith S.C., Sheldon B.C. (2002): Experimental analysis of sperm competition mechanisms in a wild bird population. *PNAS*, 99(8):5466-70.
- Michl, G., Török, J., Péczely, P., Garamszegi, L. Schwabl, H. (2004): Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. *Behavioral Ecology* 16: 383-388.
- Morgan M.J.,- Wilson, C.E. , Crim, L.W. (1999): The effect of stress on reproduction in Atlantic cod. *J. Fish Biol.* 54, 477-488.
- Müller, W., Eising, C. M., Dijkstra, C. & Groothuis, T. G. (2002): Sex differences in yolk hormones depend on maternal social status in Leghorn chickens (*Gallus gallus domesticus*). *Proc. Royal Society of London, Series B*, 269:2249-2255.
- Nelson, R. J. (2000): *An Introduction to Behavioral Endocrinology*. Sinauer. Sunderland.
- Nitta, H., Osawa, K., Bahr, JM. (1991): Multiple steroidogenic cells population in theca layer of preovulatory follicles of the chicken ovary. *Endocrinology*. 129: 2033-2040.
- Orth, D.N., Kovács, W.J., DeBold, R. (1992): The adrenal cortex. In: *Williams Textbook of Endocrinology* (J.D. Wilson, D.W. Foster eds) 8th edition, Saunders Co., Philadelphia, London, Toronto, Montreal, Sydney, Tokyo 489-619.
- Péczely, P. (1987): A madarak szaporodásbiológiája. *Mezőgazda Kiadó*, 80-90. old.
- Perrins, C.M. (1970): The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242–255.
- Petrie, M. Schwabl, H., Brande-Lavridsen, N., Burke, T. (2001): Sex differences in avian yolk hormone levels, *Nature*, 412: 498-499
- Petrie, M., Williams, A. (1993): Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proc R Soc London, B.* 251:127-131.
- Pierotti, R, Bellrose, C.M. (1986): Proximate and ultimate causation of egg size and the “third-chick disadvantage” in the Western Gull. *Auk* 103:401–407.
- Pietz, P.J., Krapu, G.L., Greenwood, R.J. and Lokemoen, J.T. (1993): Effects of harness transmitters on behavior and reproduction on wild mallards. *Journal of Wildlife Management* 57(4): 696-703
- Pilz, K.M. (2003): Egg yolk androgens in the European starling (*Sturnus vulgaris*): Maternal allocation and offspring effects. *Doktori értekezés*, Cornell University, New York



- Pilz, K.M., Smith, H., Sandell, M.I. and Schwabl, H. (2003): Interfemale variation in egg yolk androgen allocation in the European Starling: Do high-quality females invest more? *Animal Behaviour* 65: 841-850.
- Pike T.W, Petrie M. (2005): Offspring sex ratio is related to paternal train elaboration and yolk corticosterone in peafowl. *Biol. Lett.* 1(2):204-7
- Porter, T.E., Hargis, B.M., Silsby, J.L., El Halawani, M.E. (1989): Differential steroid production between theca interna and theca externa cells: a tree-cell model for follicular steroidogenesis in avian species. *Endocrinology.* 125: 109-116.
- Pottinger, T.G. Carrick T.R. (2000): Indicators of reproductive performance in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) selected for high and low responsiveness to stress. *Aquac. Res.* 31, 367-375.
- Razia, S., Maegawa, Y., Tamotsu, S., Oishi, T. (2006): Histological changes in immune and endocrine organs of quail embryos: Exposure to estrogen and nonylphenol. *Ecotoxicol and Environ Saf.*;65(3):364-71.
- Reed W.L, Vleck C.M. (2001): Functional significance of variation in egg-yolk androgens in the American coot. *Oecologia*; 128:164–71.
- Rettenbacher, S., Möstl, E., Hackl, R, Palme, R. (2005): Corticosterone in chicken eggs. *Ann.N.Y. Acad. Sci.* 1046: 193-203.
- Riddle, O. & Dunham, H.H. (1942): Transformation of males to intersexes by estrogen passed from blood of ring doves to their ovarian eggs. *Endocrinol.* 30: 959-968.
- Royle, N. J., Hartley, I. R., Owens, I. P. F. & Parker, G. A. (1999): Sibling competition and the evolution of growth rates in birds. *Proc R Soc London, Series B*, 266: 923-932.
- Rubolini, D., Romano, M., Boncoraglio, G., Ferrari, R.P., Martinelli, R., Galeotti, P., Fasola, M, Saino N. (2005): Effects of elevated egg corticosterone levels on behavior, growth, and immunity of yellow-legged gull (*Larus michahellis*) chicks. *Horm. Behav.* 47: 592-605.
- Rutstein A.N., Gilbert L., Slater P., Graves J. (2005): Sex-specific patterns of yolk androgen allocation depend on maternal diet in the zebra finch. *Behav Ecol*;16:62–9.
- Saino, N., Romano, M., Ferrari, RP., Martinelli, R., Møller, A. P. (2005): Stressed mothers lay eggs with high corticosterone which produce low-quality offspring. *J. Exp. Zoology A Comp Exp Biol.* 303 (11): 998-1006.
- Saino, N., Suffritti, C., Martinelli, R., Rubolini,D. & Møller, A. P. (2003): Immune response covaries with corticosterone plasma levels under experimentally stressful conditions in nestling barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology*,14: 318-325.



- Salvante K.G., Williams T.D.* (1993): Effects of corticosterone on the proportion of breeding females, reproductive output and yolk precursor levels. *Gen Comp Endocrinol.*: 130(3):205-14.
- Sasvári, L., Hegyi, Z., Péczely, P.* (1999): Brood reduction in white storks mediated through asymmetries in plasma testosterone concentrations in chicks, *Ethology*, 105, 569-582.
- Sasvári, L., Hegyi, Z., Péczely, P.* (2001): Reply to Ros, Hirschenhauser and Oliviera. *Ethology*, 107, 854-856.
- Schwabl, H.* (1993): Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 90: 11446-11450.
- Schwabl H.* (1996) Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comp Biochem Physiol A* 114:271–276.
- Schwabl, H.* (1997): Maternal steroid hormones in the egg. In: S. Harvey & R. J. Etches (Eds): *Perspectives in Avian Endocrinology*, pp. 3-13. *Journal of Endocrinology*. Bristol.
- Schwabl H., Mock D.W., Gieg J.A.* (1997): A hormonal mechanism for parental favouritism. *Nature*; 386:231.
- Smith, H.G, Ottoson, U., Ohlson, T.* (1993): Interclutch variation in egg mass among Starlings *Sturnus vulgaris* reflects female condition. *Ornis Scandinavica* 24:311–316.
- Sockman, K. W. & Schwabl, H.* (2000): Yolk androgens reduce offspring survival. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 267: 1451-1456.
- Sockman, K. W. & Schwabl, H.* (2001): Plasma corticosterone in nestling American kestrels: Effects of age, handling stress, yolk androgens, and body condition. *Gen. Comp. Endocr.* 122: 205-212.
- Soma, K.K., Alday, N.A., Hau, M., Schlinger B.A.* (2004): Dehydroepiandrosterone metabolism by 3beta-hydroxysteroid dehydrogenase/Delta5-Delta4 isomerase in adult zebra finch brain: sex difference and rapid effect of stress. *Endocrinology*. 145(4):1668-1677.
- Strasser, R., Schwabl, H.* (2000): Organizational effects of yolk testosterone in the house sparrow *Society for Neuroscience Abstracts* 26(1-2) No.115.5.
- Szőke, Zs., Biczó, A., Barna, J. Péczely, P.* (2005): Szteroidhormonok tojásszikkból történő meghatározása, mint a stresszhatások és az “anyai befektetés” diagnosztikai lehetősége madarakban. *Proc. “Vadállatok szaporodásbiológiája, állatkerti tenyésztési programok” konferencia, Budapest, 2005. Márc. 18-20.*
- Szőke, Zs., Ferenczi, Sz., Biczó, A., Péczely, P.* (2004): A tojót ért stressz hatása a tojásszikkbe deponált szteroidokra és utódaira. *Állattenyésztés és Takarmányozás* 54. (3): 255-264.



- Szöke, Zs., Végi, B., Varga, Á., Lennert, L., Péczely, P. and Barna, J. (2006) Effects of artificial insemination as a handling stress on egg weight, yolk corticosterone content and embryonic mortality (Pilot study) In: New insights into fundamental physiology and perinatal adaptation of domestic fowl. Eds: S Yahav and B. Tzscheentke. Nottingham University Press. pp. 189-197.
- Takahashi, L.K. (1998): Prenatal stress: Consequences of glucocorticoids on hippocampal development and function Int. J. Devl. Neuroscience 16: 199-207
- Tilly, J.L., Johnson, A.L. (1990): Modulation of hen granulosa cell steroidogenesis and plasminogen activator-activity by transforming growth factor alpha. Growth Factors. 3: 246-255.
- Tschirren B., Richner H., Schwabl H. (2004): Ectoparasite-modulated deposition of maternal androgens in great tit eggs. Proc R Soc Lond B;271:1370–5.
- Tsutsui, K., Ukena, K., Takase, M., Kohchi, C., Lea, R.W. (1999): Neurosteroid biosynthesis in vertebrate brains. Comp. Biochem. Physiol. C. Pharmacol. Toxicol Endocrinol, 124: 121-129.
- Ukena, K., Matsumaga, M, Tsutsui, K. (2000): Neurosteroidogenesis in the avian brain. Abstract VII. Intern. Symp. Avian Endocrinology, Varanasi, 11.04.O.
- Van den Bergh, B., Mulder, E.J.H., Mennes, M., Glover, V. (2005): Antenatal maternal anxiety and stress and neurobehavioural development of the fetus and child: links and possible mechanism. A review Neuroscience and Biobehavioral Reviews 29: 237-258.
- Von Engelhardt, N., Dijkstra, C., Daan, S., Groothuis T.G.G. (2004): Effects of 17- β estradiol treatment of female zebra finches on offspring sex ratio and survival. Horm. Behav. 45:306-313.
- Wadhwa, P.D., Sandman, C.A., Porto, M., Dunkel-Schetter, C. Garite, T.J. (1993): The association between the prenatal stress and infant birth weight and gestational age at birth: a prospective study. Am. J. Obstet. Gynecol., 169: 858-865.
- Ward I.L. (1972): Prenatal stress feminizes and demasculinizes the behavior of males. Science. 175: 82-84.
- Ward B.C, Nordeen E.J, Nordeen K.W. (2001): Anatomical and ontogenetic factors producing variation in HVc neuron number in zebra finches. Brain Res; 904:318–26.
- Weinstock, M. (2001): Alterations induced by gestational stress in brain morphology and behaviour of the offspring Progress in Neurobiology 65: 427-451.
- Weinstock, M, Poltyrev, T, Schorer-Apelbaum, D. Men, D. McCarty R. (1998): Effect of Prenatal Stress on Plasma Corticosterone and Catecholamines in Response to Footshock in Rats Physiology&Behavior 64:439-444.
- Whittingham, L.A., Dunn, P.O. (2000): Offspring sex ratios in tree swallows: females in better condition produce more sons. Mol. Ecol. 9: 1123-1129.



- Whittingham, L.A., Schwabl, H. (2002): Maternal testosterone in tree swallow eggs varies with female aggression. *Animal Behaviour* 63: 63-67.
- Williams, T.D. (1999): Parental and first generation effects of exogenous 17-beta-estradiol on reproductive performance of zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Horm. Behav.* 35: 135-143.
- Williams, T.D., Reed, W.L. and Walzen, R.L. (2001): Egg size variation: mechanisms and hormonal control. In A. Dawson & C.M. Chaturvedi (eds.) *Avian Endocrinology* pp. 205-217.
- Young, R.L., Badyaev, A.V. (2004): Evolution of sex-biased maternal effects in birds: 1. Sex-specific resource allocation among simultaneously growing oocytes. *J. Evol. Biol.* 17, 1355–1366.
- Zarrow, M.X., Greenman, D.L., Peters, L.E. (1961): Inhibition of the bursa of the Fabricius and stilbestrol stimulated oviduct of the domestic chick. *Poultry Sci.* 40: 87-93.