

36. OTDK Biológia Szekció

A kutyaagy szófeldolgozás során mutatott fonetikai érzékenységeinek vizsgálata éber fMRI segítségével

készítette:

RÁCZ DOROTTYA SZILVIA

biológus MSc I. évfolyam

Eötvös Loránd Tudományegyetem

témavezető:

DR. BOROS MARIANNA

Neuroetológiai Kutatócsoport,

Etológia Tanszék

témavezető:

DR. ANDICS ATTILA

Neuroetológiai Kutatócsoport,

Etológia Tanszék

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM

TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR

BIOLÓGIAI INTÉZET



Budapest, 2023

Tartalomjegyzék

Összefoglaló.....	3
Bevezetés	4
A kutya mint modellállat	4
Fonetikai és lexikális feldolgozás embernél	5
Fonetikai és lexikális feldolgozás kutyánál	6
Célkitűzések, hipotézisek	8
Anyag és módszer	9
A kísérlet alanyai	9
Ingerek	9
Eljárás	11
Adatelemzés.....	11
Eredmények	13
Diskusszió	17
Konklúzió	20
Tételes szerzői hozzájárulás	21
Irodalomjegyzék	23
Köszönetnyilvánítás	26

Összefoglaló

A beszédfeldolgozás egyes lépései, mint a beszédhangok elkülönítése, illetve a hangsorok felismerése és a hozzájuk tartozó jelentés értelmezése nem humán-specifikusak, hanem például a kutya agyában is megtörténnek. Az emberéhez hasonló fonetikai finomhangoltság megléte a kutyáknál azonban vitatott. Egy viselkedéses kutatás ugyan igazolni látszik, hogy egy-egy beszédhang cseréjének is jelentés-megváltoztató szerepet tulajdonítanak a kutyák, a kérdést vizsgáló EEG kísérletben viszont ennek ellenkezőjét találták. Ezzel párhuzamosan pedig az is ismeretlen, hogy a korábban azonosított, lexikális feldolgozásban szerepet játszó agyterületek érzékenyek-e a szavak fonetikai részleteire. Kutatásunk célja volt, hogy a kutyaagy beszédfeldolgozását vizsgáljuk, különös tekintettel a fonetikai érzékenységre lexikális feldolgozás során.

A kísérletben tizenkilenc éber, együttműködő kutyának játszottunk le parancsszavakat, azoktól csak egy-egy magánhangzóban eltérő értelmetlen szavakat és fonetikailag különböző nemszavakat, miközben a kiváltott agyi aktivitást funkcionális mágneses rezonancia képalkotás segítségével detektáltuk. A teljes agyat magába foglaló elemzés során kiterjedt bilaterális hallókérgi aktivitást találtunk az összes vokális inger csenddel szembeni összehasonlításakor, ami a paradigmánk helyes működését jelezte. Ezenkívül a *region of interest* elemzések segítségével azt is megállapítottuk, hogy egyes – korábbi fMRI tanulmányokban azonosított – lexikális feldolgozásért felelős agyterületeken belül mind az eredeti parancsszavak, mind a fonetikailag hasonló alakjaik eltérő módon kerültek feldolgozásra, mint a nemszavak, viszont a tényleges szavak és a fonetikailag hasonló hangsorok által kiváltott aktivitás nem különbözött egymástól. Kísérletünk eredményei tehát megerősítik, hogy egyes ismert, lexikális feldolgozásért felelős régiók a kutyaagyban elkülönítik egymástól a jelentéssel bíró szavakat és az értelmetlen nemszavakat, ezen túlmenően pedig azt is kimutattuk, hogy ezen agyterületek nem érzékenyek a szavak fonetikai részleteire.

A kísérlet során részt vettem az ingerek felvételében, megvágásában és összeállításában. Az adatgyűjtés során MR operátori feladatokat láttam el. Ezek után előkészítettem a funkcionális felvételeket a csoportszintű analízishez (előelemzés, egyéni szintű elemzés), majd elvégeztem a teljes agyra kiterjedő, illetve a *region of interest* elemzéseket.

Bevezetés

A kutya mint modellállat

Az elmúlt évtizedekben a kognitív idegtudomány számos modellállatot használt az agyműködés feltárására. Amellett, hogy az állatok vizsgálatának segítségével egyes folyamatok könnyebben megfigyelhetővé válnak, a kognitív funkciók evolúciójáról, illetve azok neurális hátteréről is többet tudhatunk meg.

A rágcsálók használata mellett szól a gyors reprodukciójuk, genomjuk relatív egyszerű módosítása, és hogy meglehetősen költséghatékonyan lehet őket laboratóriumban, kontrollált körülmények között tartani, vizsgálni (Canales & Walz, 2019; Vandamme, 2014). A főemlősök megfigyelésének előnye, hogy evolúciósan közelebb állnak az emberhez, hasonló a fejlődésük, fiziológiai működésük, neuroanatómiájuk és fejlett kognitív, illetve szociális képességekkel rendelkeznek (Bunford et al., 2017). Ezen állatok fogságban tartása és kísérletekben való alkalmazása azonban számos állatjóléti és etikai problémát vet fel (Bunford et al., 2017; Phillips et al., 2014), aminek egy része abból fakad, hogy sokszor invazív módszerekkel lehet csak őket vizsgálni (Kayser et al., 2008; Perrodin et al., 2014).

A hagyományosnak tekinthető rágcsáló és főemlős modellek mellett egyre szélesebb körben alkalmazzák a kutyákat is különböző kognitív idegtudományi és összehasonlító pszichológiai kutatásokban, ami mellett számos érv szól. Domesztikációjuk nagyjából 18-32 ezer évre nyúlik vissza (Thalmann et al., 2013). Ez idő alatt a kutya és az ember szocializációja szorosan összefonódott, a kutya számára természetes élőhelyé vált az ember környezete (Miklósi, 2007). A kutya különlegességének tekinthető, hogy közös csoportokban él az emberrel, és megtanult hatékonyan kooperálni vele (Miklósi & Topál, 2013). Szociális érzékenysége különösen kifinomult, megfigyelhető, hogy mindenféle előzetes kiképzés nélkül természeténél fogva fogékony az emberi kommunikációs jelzésekre (Hare et al., 2002) és a beszédre (Ben-Aderet et al., 2017; Pongrácz et al., 2004). A kutyák jól motiválhatók, könnyen taníthatók és képezhetők, ami megkönnyíti a velük való munkát, a kísérletekre való felkészítésüket (Bunford et al., 2017). Mindezen tulajdonságok biztosítják, hogy megfelelő alanyai legyenek az összehasonlító idegtudományi kutatásoknak, különösen a beszédértés és -észlelés feltárását szolgáló kísérleteknek. Általuk felderíthetjük, hogy a beszédészlelés mely aspektusai humán-specifikusnak, és mely funkciók tekinthetők evolúciósan ősbibb vonásoknak.

Az elmúlt években számos kutatás vizsgálta a kutyák beszéd iránti érzékenységét és beszédfeldolgozását mind a viselkedés, mind a kognitív idegtudomány oldaláról megközelítve. Sikerült az emberével funkcionálisan analóg, hangfeldolgozásért felelős agyterületeket azonosítani

a kutyánál (Andics et al., 2014). Más eredmények arra utalnak, hogy a kutyák nemcsak a beszédet képesek elkülöníteni a nem-beszéd-től (Cuaya et al., 2022), hanem a szavak lexikális jelentésének feldolgozásáért felelős agyterületek is azonosításra kerültek náluk (Andics et al., 2016; Gábor et al., 2020). Viselkedésszerű kutatások pedig arra engednek következtetni, hogy a kutyák képesek a beszédhangok elkülönítésére, és az olyan apró különbségeket is észlelik a szavakban, mint egy-egy fonéma cseréje (Fukuzawa et al., 2005; Root-Gutteridge et al., 2019). Ennek némileg ellentmondóan azonban idegtudományi vizsgálómódszerekkel nem sikerült igazolni, hogy a kutyaagy egy-egy szó feldolgozásakor jelentőséget nyilvánítana a beszédhangnyi különbségeknek (Magyari et al., 2020).

Fonetikai és lexikális feldolgozás embernél

Ahhoz, hogy a szavakat teljes egészében képes legyen feldolgozni az agy, elengedhetetlen mind a fonetikai feldolgozás, azaz a beszédhangok elkülönítése, mind a lexikális feldolgozás, tehát a hangsorok felismerése és a hozzájuk tartozó jelentés értelmezése. A csecsemők születésüktől kezdve képesek elkülöníteni egymástól a beszédhangokat (Eimas et al., 1971), illetve már 9 hónapos gyermekeknél is megjelenik a szavak jelentésének feldolgozása (Parise & Csibra, 2012).

Az azonban már egy összetettebb kérdés, hogy a jelentés értelmezése közben mekkora figyelmet szentelnek a gyermekek azoknak az apró fonetikai különbségeknek, melyek elengedhetetlenek ahhoz, hogy a fonetikailag hasonló szavakat is el tudják különíteni. Annak megértése ugyanis, hogy minden egyes fonéma számít a jelentés szempontjából, időbe telik a kisgyermeknél. Mills és munkatársainak 2004-es EEG vizsgálatából az derül ki, hogy a 14 hónapos humán csecsemők a szavak jelentésének feldolgozása során nem tesznek különbséget az általuk ismert szavak (pl. *dog*) és azok fonetikailag hasonló, de értelmetlen változatai között (pl. *bog*). A 20 hónapos kisgyermek vizsgált már elkülönítették a két alakot, sőt az eredmények inkább arra utaltak, hogy a fonetikailag hasonló és a fonetikailag lényegesen eltérő, jelentéssel szintén nem bíró két kondíció az, ami között nem tesznek különbséget. A felfedezésből arra következettek, hogy ebben a korban a gyerekek már csak azokat a hangsorokat ismerik fel értelmes szóként, amelyekben minden egyes beszédhang a helyén van. A 14 hónapos gyermekeknek viszont a lexikális feldolgozás során még korlátozott a hozzáférése a szavak fonetikai részleteihez (Mills et al., 2004).

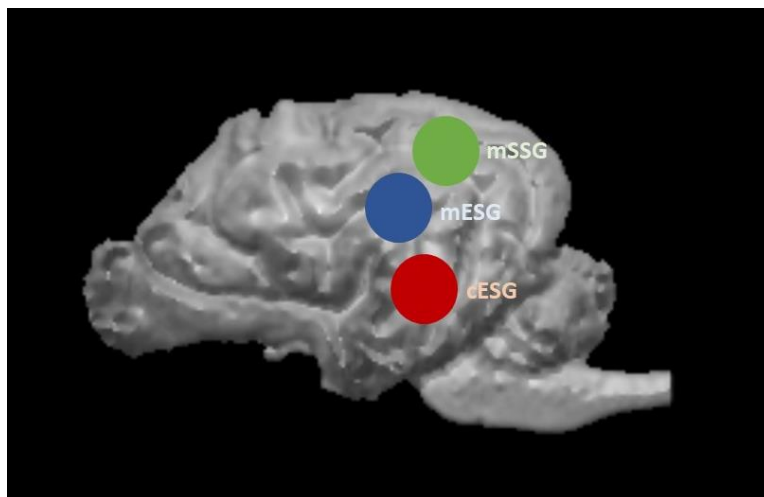
Öt-hat éves korra már megfigyelhető egyes agyterületek specializációja a fonetikai (baloldali *superior temporal gyrus* (STG)), illetve a lexikális feldolgozásra (baloldali *middle temporal*

gyrus (MTG)) (Weiss et al., 2018). Felnőttkorban a beszédhangok elkülönítésében szintén megkülönböztetett szerepe van a *posterior superior temporal gyrus*nak (Chang et al., 2010; Okada et al., 2010), a lexikális feldolgozás pedig számos régió bevonásával történik, többek között az *inferior frontal gyrus* (Xu et al., 2016; Zhu et al., 2022) és a *superior temporal gyrus* területén (DeWitt & Rauschecker, 2012; Okada et al., 2010; Travis et al., 2013).

Fonetikai és lexikális feldolgozás kutyánál

Viselkedéses és kognitív idegtudományi kutatások igazolták, hogy a beszédfeldolgozás egyes lépései nem humán-specifikusak, hanem a kutyák is képesek többek között a beszédhangok elkülönítésére. Root-Gutteridge és munkatársai 2019-es tanulmányukban irreleváns, csak a középső magánhangzóban különböző hangsorokat (had, hid, whod) játszottak le a kutyáknak. A szófelismerés, a fonémák közötti diszkrimináció tesztelésére szolgáló kondícióban a habituációkor ugyanazt a szót hallotta a kutya négy különböző beszélőtől, majd a diszhabituáció során szintén egy újabb beszélőtől hallott, viszont ezúttal egy új szót. Azt figyelték meg, hogy a habituáció során a válaszreakció ideje egyre csökkent az elhangzott ingerekre, majd a diszhabituációkor, amikor egy új szót hallott a kutya, újra megemelkedett. Mindebből arra következtettek, hogy a kutya képes spontán különbséget tenni két szó között akkor is, ha a beszélő személye folyamatosan változik (Root-Gutteridge et al., 2019). Emellett, mivel a szavak csak egy-egy magánhangzóban tértek el, nemcsak azt mondhatjuk el, hogy két teljesen különböző hangsort képesek elkülöníteni a kutyák, hanem az apró, beszédhang-szintű különbségeket is észlelik. Ehhez hasonlóan Adams és munkatársai elektrofiziológiai mérések segítségével igazolták, hogy a kutyaagy elsődleges hallókérgi területei elkülönítik a beszédhangokat (Adams et al., 1987).

Azonban nemcsak a fonetikai feldolgozásról mondhatjuk el, hogy nem humán-specifikus képesség, hanem több tanulmány támasztja alá azt is, hogy a kutyaagyban megjelenik a szavak lexikális feldolgozása (Andics et al., 2016; Gábor et al., 2020). Az említett fMRI kísérletekben a kutyáknak számukra releváns, jelentéssel rendelkező dicsérő szavakat, illetve számukra jelentéssel nem bíró, neutrális szavakat mutattak be dicsérő, illetve neutrális hangsúllyal. Az eredmények alapján elmondható, hogy az emberhez hasonlóan (Pannese et al., 2015) a szavak érzelmi töltetének feldolgozása már szubkortikális szinten megkezdődik. Ettől függetlenül történik azonban – a *gyrus ectosylvius medius* (mESG), a *gyrus suprasylvius medius* (mSSG) és a *gyrus ectosylvius caudalis* (cESG) területén a jobb félteke túlsúlyával – a lexikális tartalom feldolgozása a kutyaagyban (Gábor et al., 2020) (1. ábra).



1. ábra: Lexikális feldolgozásért felelős területek a kutyaagyan

Több tanulmány vizsgálta a kutyák fonetikai érzékenységét is lexikális feldolgozás során. Fukuzawa és munkatársai 2005-ös kísérletükben betanították a résztvevő kutyáknak, hogy megbízhatóan teljesítsék a *sit* (ül) és a *come* (gyere) parancsokat, majd a tesztfázisban a szavak egy-egy hangban elváltoztatott alakjait (*chit*, *sat*, *sak*, *tome*, *ceme*, *cofe*) keverték a helyes parancsszavak közé. Azt tapasztalták, hogy szignifikánsan jobban teljesítettek az állatok, amikor a tényleges szót hallották, mint amikor annak némileg eltorzított alakját. Megállapították ráadásul, hogy főleg akkor csökkent jelentősen a teljesítmény, amikor a magánhangzók (pl. *sat*), illetve a kezdő mássalhangzók (pl. *chit*) tértek el (Fukuzawa et al., 2005). Mindez arra utal, hogy a kutyák a jelentés értelmezése szempontjából egy-egy beszédhangnak is szerepet nyilvánítanak. A megállapítást azonban nem támasztja alá Magyarai és munkatársai (2020) agyi feldolgozást vizsgáló EEG kísérlete.

Magyarai és munkatársai (2020) a korábban ismertetett Mills 2004-es kísérletből kiindulva vizsgálták a kutyák szófeldolgozásának kifinomultságát. Arra utaló jelet kerestek, hogy képesek-e a kutyák elkülöníteni a feldolgozás szintjén egymástól a tényleges parancsszavakat, illetve azok csupán egy-egy magánhangzóban eltérő alakjait. Az EEG vizsgálat alatt három kondíciót hoztak létre. Az egyikben értelmes parancsszavakat, a másodikban ezekről csak az első magánhangzóban eltérő, fonetikailag hasonló, a harmadikban pedig fonetikailag jelentősen eltérő, értelmetlen szavakat játszottak le a kutyáknak. Az eredményeik szerint a kutyák a fiatalabb, az emberi nyelvvel kevesebb ideje körülvelt csecsemőkhöz hasonlóan nem különítik el az értelmes szavakat a fonetikailag hasonló ingerektől, viszont eltérő módon dolgozzák fel a számukra ismert szavakat és a fonetikailag eltérő nemszavakat (Magyarai et al., 2020). Az eredmények tehát a kutyák limitált szófeldolgozó mechanizmusára utalnak, és ebben a kísérletben

idegtudományi vizsgálómódszerekkel nem sikerült alátámasztani a viselkedéses tanulmányok megfigyeléseit.

Összefoglalva, számos bizonyítékot láthattunk arra, hogy a beszéd és a szavak feldolgozásának egyes lépései nem humán-specifikusak, hanem a kutyanál is megjelennek. A kutyák szófeldolgozásával, illetve a kutyaagy működésével kapcsolatban különböző kísérletek igazolták a beszédhangok elkülönítésének képességét. Ezen kívül az is kiderült, hogy a kutyaagyban a szavak lexikális feldolgozása az intonációtól függetlenül a hallókéreg több területén megtörténik. Azonban továbbra is fennáll a kérdés, hogy jelentés-megkülönböztető szerepet tulajdonítanak-e a kutyák a beszédhangnyi eltéréseknek, s vajon a korábban azonosított, lexikális feldolgozásban szerepet játszó agyterületek érzékenyek-e a szavak fonetikai részleteire.

Célkitűzések, hipotézisek

Jelen kutatás célja a kutyaagy beszédfeldolgozásának vizsgálata, különös tekintettel a fonetikai érzékenységre lexikális feldolgozás során. A kísérlet ingerei nagyrésztben megegyeztek a Magyarai és munkatársai által (2020) használtakkal, viszont ezúttal funkcionális mágneses rezonancia képalkotás (fMRI) segítségével végeztük a méréseket. Az fMRI térbeli felbontásának köszönhetően az ingerek által kiváltott agyi aktivitást lokalizálhatjuk, amire a korábban használt EEG-vel nincs lehetőség.

(1) Első hipotézisünk az volt, hogy a lexikális feldolgozásért felelős agyterületeken belül a parancsszavak és a fonetikailag eltérő nemszavak által kiváltott aktivitás el fog térni. (2) További hipotézisünk szerint amennyiben a kutyaagnak van hozzáférése a szavak fonetikai részleteihez a jelentés értelmezése közben, a lexikális feldolgozásért felelős agyterületeken belül a szavak, illetve az azokhoz fonetikailag hasonló értelmetlen szavak által kiváltott aktivitás szignifikánsan különbözni fog. (3) Ennek megfelelően másik hipotézisünk volt, hogy amennyiben nincs hozzáférése a kutyaagnak a szavak fonetikai részleteihez, akkor a lexikális feldolgozásért felelős agyterületeken belül nem fog eltérni a szavak és a fonetikailag hasonló szavak által kiváltott aktivitás.

Anyag és módszer

A kísérlet alanyai

A kísérletben 19 kutya vett részt (6 kan, 13 szuka, életkor: 4-12 év). Valamennyi gazda írásbeli beleegyezését adta a kísérletben való részvételre, amiért cserébe szimbolikus anyagi jutásban részesültek. A kísérlet a Pest Megyei Kormányhivatal Élelmiszerlánc-Biztonsági és Állategészségügyi Igazgatósága PE/EA/112-2/2021 sz. végzése alapján nem engedélyköteles, MÁB etikai engedély száma ELTE-AWC-010/2021. A kísérletet megelőzően a kutyákat trénerk kiképezték, hogy képesek legyenek az MR-ben mozdulatlanul feküdni több mint 8 percen keresztül (Andics et al., 2014).

Ingerek

A kutyáknak a kísérlet során értelmes magyar nyelvű vezényszavak (WORD), ezekhez fonetikailag hasonló, jelentést nem hordozó szavak (SIM) és fonetikailag eltérő, jelentéssel szintén nem rendelkező szavak (NONW) kerültek bemutatásra. Ezen ingerek megegyeznek a korábban Magyarai és mtsai által (2020) publikált EEG kísérletben használt ingerekkel. Magyarai és munkatársai egy előzetes kérdőíves felmérés segítségével választották ki a magyar gazdák által leggyakrabban használt négy, kétszótagú vezényszót, ezek alkották a WORD kondíciót a mi esetünkben is. A fonetikailag hasonló szavak mindig csak az első magánhangzóban tértek el az eredeti vezényszótól. A NONW kondíció szavaihoz pedig felhasználtuk mind a négy eredeti vezényszó valamennyi magán-és mássalhangzóját, de kevert sorrendben (1. táblázat).

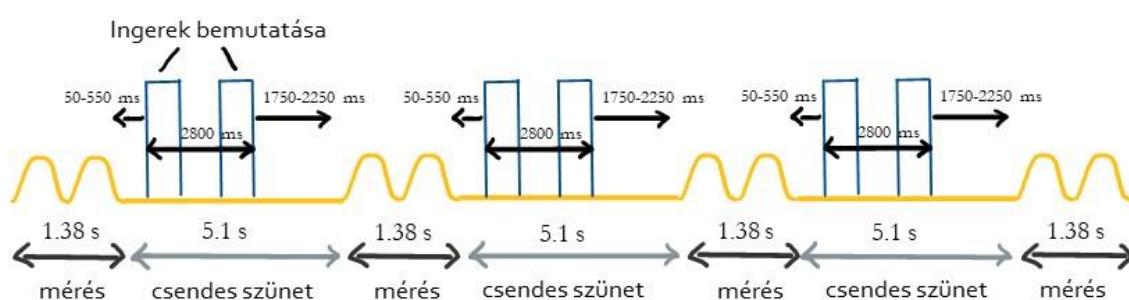
WORD	SIM	NONW
Fekszik	Fakszik	Matszer
Marad	Merad	Hefegy
Gyere	Gyare	Dime
Mehetsz	Mihetsz	Rekaksz

1. táblázat: A kísérlet során használt kondíciók

A jelen kísérletet ezen kívül kiegészítettük egy negyedik, kontroll kondícióval is (CONT), amelyet a WORD kondíció szavainak hangfelvételeiből állítottunk elő a spektrumsávok véletlenszerű és független felcserélésével (*phase scrambled sounds*) (Minagawa-Kawai et al., 2011). Az így létrehozott hangok spektrális gerjesztési mintázata megegyezik az eredeti szavakéval, miközben az inger olyannyira érthetlenné válik, hogy elveszti beszédyszerű jellegét. A kevert fázisú ingerek hangzását leginkább a folyó vízhez lehet hasonlítani.

A kondíciók valamennyi szaváról a résztvevő kutyák számára ismeretlen két fiatal férfi és két női beszélő közreműködésével készült barátságos hangvételű felvétel. Mindenki kétszer olvasta fel valamennyi szót, amit külön felvételekben rögzítettünk.

Az inger-blokkokat ezek után *Praat* hangszerkesztő program segítségével állítottuk össze (Boersma és Weenink 2021), majd kiegyenlítettük a hangerőt egységesen 62 dB-re. Egy-egy 5100 ms hosszú inger-blokk ugyanannak a szónak két eltérő hangfelvételéből, illetve az előttük, utánuk és közöttük lévő szünetből állt (2. ábra). A szavak elhangzása előtt mindig volt egy 50-550 ms-ig, utána pedig egy 1750-2250 ms-ig terjedő szünet. A két szó bemutatása mindig egységesen 2800 ms-ot vett igénybe, a közöttük lévő csend hosszát az határozta meg, hogy milyen hosszúak az adott felvételek, tehát a *középső szünet hossza = 2800 ms - (1. felvétel hossza + 2. felvétel hossza)*. Az ingerek bemutatásának sorrendjét úgynevezett genetikai algoritmus használatával optimalizáltuk a BOLD szignál maximalizálása céljából (Wager & Nichols, 2003). Egy-egy ingersorozat összesen 4 perc 8 másodpercig tartott és 38 blokkból állt, ami alatt minden kondíció nyolcszor, a csend pedig hatszor szerepelt.



2. ábra: Az ingerek bemutatásának vizualizációja szakaszos mintavételezés esetén

Eljárás

Mivel a vizsgálatunk magába foglalt egy módszertani elemzést is, az ingerek bemutatása kétféle mintavételezéssel történt (folyamatos és szakaszos), de ezek összevetése és kiértékelése nem képezik a jelen dolgozat részét, és csak az utóbbi által gyűjtött adatok kerülnek elemzésre. A szakaszos mintavételezés (*sparse sampling*) során az 1380 milliszekundumos mérési időt mindig egy 5100 ms hosszú mérés nélküli csendes periódus követte, amikor bemutatásra kerültek az ingerek (2. ábra). Ez a módszer kihasználja azt az élettani jelenséget, hogy a detektálható BOLD-jel némi késéssel követi a tényleges agyi aktivitást, így lehetővé teszi, hogy minimalizáljuk a gép hangja által okozott mérési zajt, miközben továbbra is detektálni tudjuk az inger által kiváltott agyi aktivitást. Minden kutya két különböző napon összesen két alkalommal került le mérésre a szakaszos mintavételezés segítségével.

A méréseket a Semmelweis Egyetem Orvosi Képző Klinikán (SE OKK) végeztük. Teljes törzset lefedő Philips Achieva 3 T térerejű MR berendezést és nyolccsatornás dStream Pediatric Torso tekercset használtunk. A szkennelés paramétereit: *volume acquisition* (VA)= 1.38s, csendes szünet (*silent gap*) = 5.1 s, repetíciós idő (TR) = VA+ *silent gap*= 6.48 s, echóidő (TE)= 30 ms, 25 koronális szelet, mátrix méret 80 x 58 mm, térbeli felbontás= 2.5×2.5×2 mm, szelvéstagság: 2 mm, 0,5 mm-es réssel, *flip angle*=90°. Az ingereket 62 dB-es hangerővel mutattuk be MR-kompatibilis, hangszigetelő sztereó fejhallgatókon keresztül (MR Confon, Magdeburg, Németország). A kutyák komfortérzetének növelése érdekében a gép zaját egy speciális hangtompító párna segítségével és a *SoftTone* beállítással csökkentettük. A felvétel során a kutyák minden esetben hason fekve, fejjel a cső belseje felé tekintve feküdtek (ún. Szfinx póz). A helyiségben az aktuálisan vizsgálandó állaton kívül a kiképző és a gazda tartózkodott.

Adatelemzés

A kísérlet során kapott adatokat Matlab (The Mathworks, Inc., Natick, Massachusetts) alapú SPM12 szoftver (Statistical Parametric Mapping – Wellcome Department of Imaging Neuroscience, University College London, London) segítségével dolgoztuk fel. Az előelemzés során az ilyenkor szokásos lépéseket végeztük el. Először egymáshoz igazítottuk a funkcionális felvételeket (*realignment*), tehát korrigáltuk a szkennertől regisztrált elmozdulásokat (maximum 3 mm csúszást és 1 foknyi forgást engedélyeztünk, minden egyéb esetben a mérést eredménytelennek tekintettük és megismételtük). Ezek után egy anatómiai templát (Czeibert et al., 2019) alapján normalizáltuk a felvételeket, végül pedig sor került a térbeli simítás (*smoothing*) lépésére is.

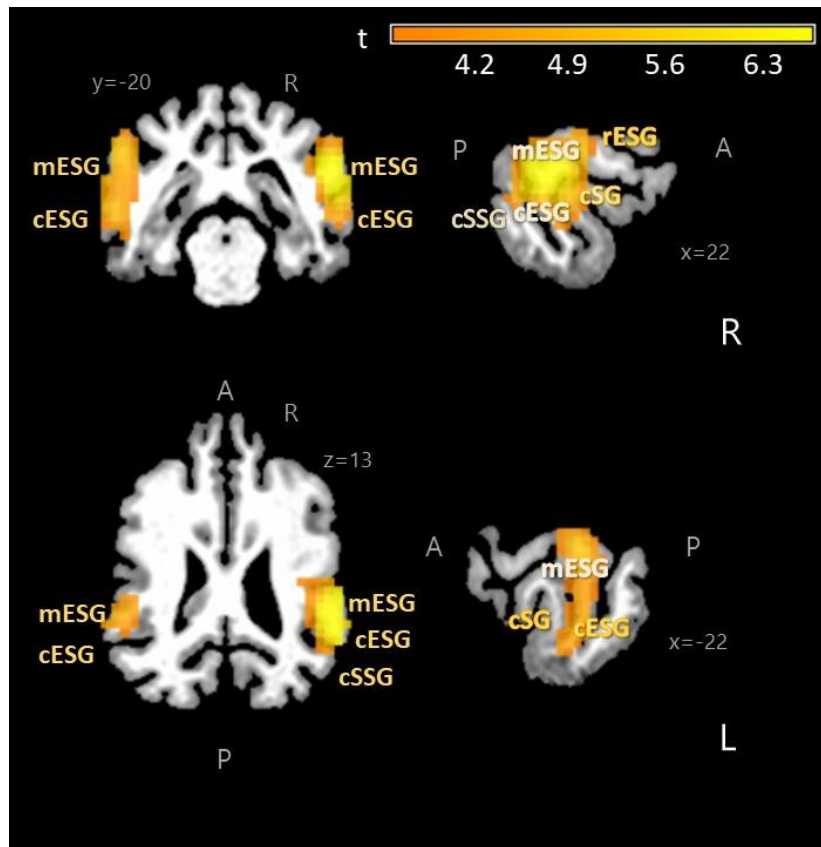
Az előelemzés után az egyéni, alanyok szintjén történő (*first level*) analízis általános lineáris modelljét készítettük el, melybe a 4 kondíciót (WORD, SIM, NONW, CONT), a csend ingert és a mozgási paraméterek cenzorált értékeit vontuk be, ahol két felvétel között maximálisan 1 mm elmozdulást engedélyeztünk (*framewise displacement* < 1mm). Az egyéni szinten történő elemzés során egyéni kontraszt képeket hoztunk létre a hipotézisek tesztelésére a következő kondíciók összehasonlításával: összes vokális inger (WORD+ SIM+ NONW+ CONT) a csenddel szemben (akusztikus ingerek által kiváltott aktivitás észlelése, így a paradigma sikerességének tesztelése), beszéd ingerek (WORD+ SIM+ NONW) a CONT kondícióval szemben (beszéddérzékelés), WORD a NONW kondícióval szemben (lexikális feldolgozás), WORD a SIM kondícióval szemben (fonetikai érzékenység tesztelése lexikális feldolgozás során) és SIM a NONW kondícióval szemben (kontroll teszt a fonetikai érzékenységre).

Végül a csoportszintű (*second level*) analízisre került sor az egyéni kontraszt képek bevonásával. A csoportelemzés során először egymintás t próbák segítségével megvizsgáltuk, a teljes agy szintjén hol váltottak ki aktivitást a hipotézisek tesztelésére felállított kontrasztok. Az adatfeldolgozás alkalmával a kezdeti küszöbérték $p < 0.001$ volt, illetve 5 voxeles klaszterméret küszöböt alkalmaztunk ($k > 5$). Az eredményeink közlésénél az úgynevezett *family-wise error* (FWE) módszerrel a többszörös összehasonlításra is korrigált klaszterszintű $p_{FWE} < 0.05$ értéket vettük figyelembe.

Mivel egyes általunk vizsgált kondíciók feltehetőleg olyan kis hatásokat eredményeznek, amik egy teljes agyra kiterjedő többszörös összehasonlításra való korrekció során elveszhetnek, szűkített, *region of interest* (ROI) elemzéseket is elvégeztünk korábban meghatározott, lexikális feldolgozásban szerepet játszó területeken (mESG, mSSG, cESG) (Gábor et al., 2020). Az elemzés során a használt 4mm sugarú maszkok által lefedett területekről kinyertük a WORD, a SIM, a NONW és a CONT kondíciók paraméterbecslés értékeit, majd minden vizsgált agyterületnél ismételt méréses ANOVA-t alkalmaztunk az adatok statisztikai vizsgálatához a következő faktorok beépítésével: kondíció (WORD, SIM, NONW, CONT), agyfélteke (jobb, bal).

Eredmények

A teljes agyra kiterjedő hatások elemzése során a paradigma működését ellenőrizni hivatott összes vokális inger (WORD, SIM, NONW, CONT) és csend összehasonlításakor kiterjedt agyi aktivitást találtunk a bilaterális hallókéregben (2. táblázat). Az aktivációs csúcsok koordinátái a következők voltak: 22, -20, 13, ami a jobboldali *gyrus ectosylvius medius* (R mESG) területére esik, illetve -24, -18, 19, ami pedig a baloldali *gyrus ectosylvius medius* (L mESG) részt jelöli. Az aktiváció részben kiterjedt továbbá a jobboldali *gyrus ectosylvius caudalis* (R cESG), a *gyrus sylvius caudalis* (R cSG), a *gyrus suprasylvius caudalis* (R cSSG), a *gyrus sylvius rostralis* (R rSG) és a *gyrus ectosylvius rostralis* (R rESG), illetve a baloldali a *gyrus ectosylvius caudalis* (L cESG) és a *gyrus sylvius caudalis* (L cSG) területére (3. ábra).



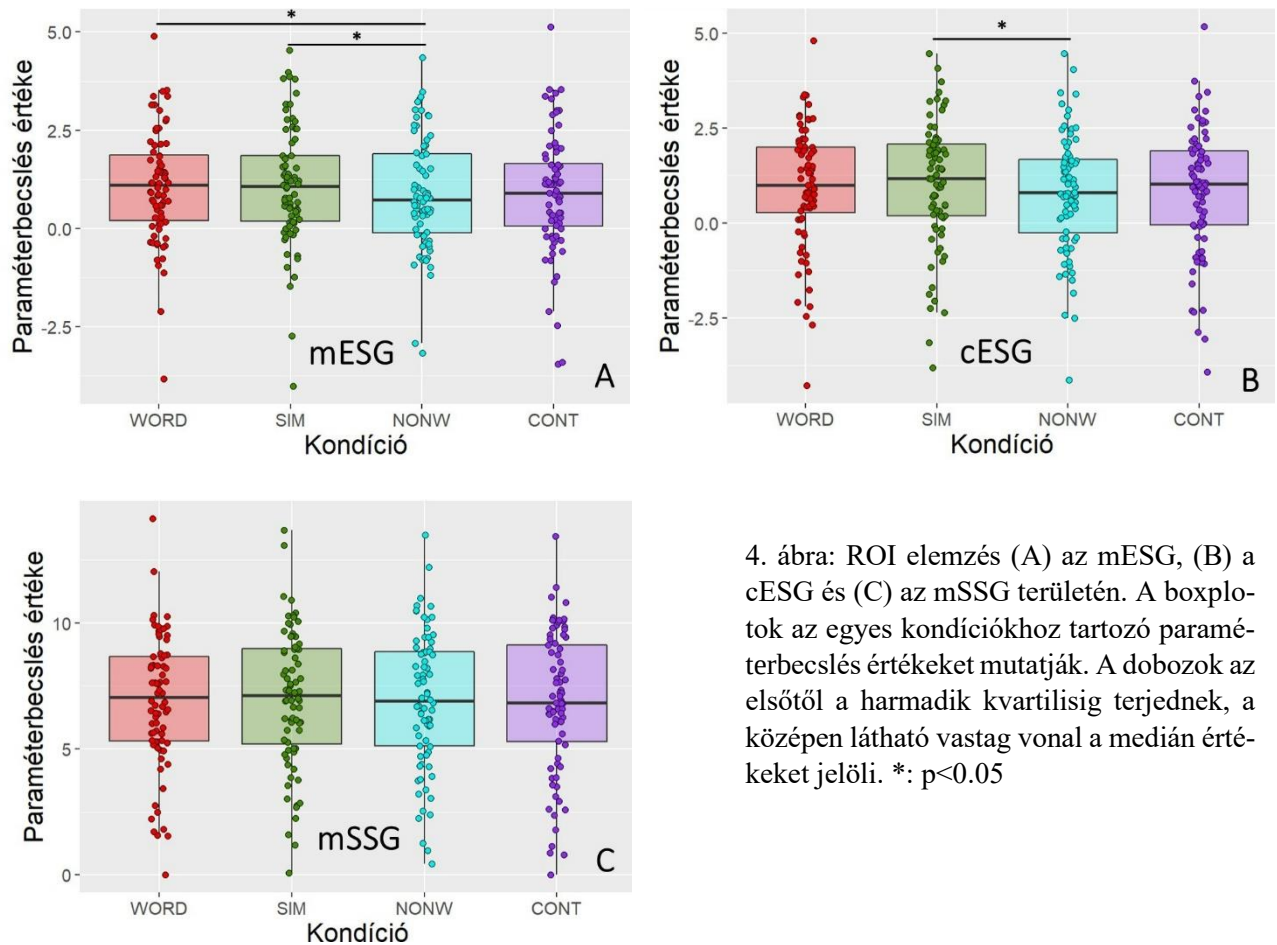
3. ábra: Teljes agyra kiterjedő elemzés eredménye az összes vokális inger és csend kondíciók összehasonlítása esetén (kezdeti küszöbérték $p < 0.001$).

A teljes agyra kiterjedő elemzés során a WORD+ SIM+ NONW vs. CONT (beszédérzékelés), a WORD vs. NONW (lexikális feldolgozás), a WORD vs. SIM (fonetikai érzékenység tesztelése lexikális feldolgozás során) és a SIM vs. NONW (kontroll teszt a fonetikai érzékenységre) kontraszt sem mutatott szignifikáns különbséget (2. táblázat).

kontraszt	agyterület	t-érték	klaszter-méret	klaszter-szintű p _{FWE-corr}	x	y	z
összes vokális inger vs. csend	R mESG	8.39	286	<0.001	22	-20	13
	L mESG	5.55	145	<0.001	-24	-18	19
WORD+ SIM+ NONW vs. CONT	n.s.	-	-	-	-	-	-
WORD vs. SIM	n.s.	-	-	-	-	-	-
WORD vs. NONW	n.s.	-	-	-	-	-	-
SIM vs. NONW	n.s.	-	-	-	-	-	-

2. táblázat: Teljes agyra kiterjedő elemzés eredménye az egyes kontrasztok esetén.
n.s.= nincs szignifikáns klaszter

A ROI elemzés során az ismételt méréses ANOVA számításakor szignifikáns kondíciós hatást találtunk a cESG ($F(3,54)=3.195$, $p=0.031$) és az mESG ($F(3,54)=4.408$, $p=0.007$) régiókban. A páronként post-hoc teszt eredménye alapján az mESG területén a WORD és NONW ($p=0.028$, Bonferroni korrekció után), illetve a SIM és NONW ($p=0.026$, Bonferroni korrekció után) kondíció között volt tapasztalható a szignifikáns különbség (4/A ábra), míg a cESG területén a SIM és a NONW ($p=0.030$, Bonferroni korrekció után) kondíciók különböztek (4/B ábra). A CONT kondíció által kiváltott aktivitás egyik területen sem különbözött a többi kondíciótól, és a további összehasonlítások sem mutattak eltérést ezen két régióban (lásd 5-6. táblázat). Nem bizonyult szignifikánsnak a kondíciós hatás az mSSG területén (4/C ábra), illetve egyik területen sem találtunk féltekei hatást (3. táblázat). Az mSSG területén trendszerű interakciós hatást kaptunk a kondíció és az agyfélteke között ($F(3,54)=2.771$, $p=0.050$), viszont az elvégzett post-hoc teszt eredménye alapján külön-külön egyik féltekén se volt szignifikáns a kondíciós hatás (3-4. táblázat).



agyterület	hatás	dfn	dfd	F-érték	p-érték
mESG	kondíció	3	54	4.408	0.007
	agyfélteke	1	18	0.568	0.461
	kondíció: agyfélteke	3	54	1.560	0.210
cESG	kondíció	3	54	3.195	0.031
	agyfélteke	1	18	0.013	0.909
	kondíció: agyfélteke	3	54	0.938	0.429
mSSG	kondíció	3	54	0.402	0.752
	agyfélteke	1	18	1.650	0.215
	kondíció: agyfélteke	3	54	2.771	0.050

3. táblázat: Ismételt mérések ANOVA eredménye az mESG, cESG és mSSG területén

agyterület	hatás	dfn	dfd	F-érték	p-érték
R mSSG	kondíció	3	54	2.220	0.096
L mSSG	kondíció	3	54	0.508	0.678

4. táblázat: Az mSSG területén talált interakciós hatáshoz tartozó post-hoc tesztek eredménye

kondíció 1	kondíció 2	t-érték	df	pBonferroni
WORD	SIM	-1.189	75	1.000
WORD	NONW	1.851	75	0.408
WORD	CONT	1.198	75	1.000
SIM	NONW	2.892	75	0.030
SIM	CONT	2.284	75	0.151
NONW	CONT	-0.429	75	1.000

5. táblázat: Páronként post-hoc teszt eredménye a cESG területén

kondíció 1	kondíció 2	t-érték	df	pBonferroni
WORD	SIM	-0.007	75	1.000
WORD	NONW	2.921	75	0.028
WORD	CONT	2.278	75	0.154
SIM	NONW	2.945	75	0.026
SIM	CONT	2.463	75	0.097
NONW	CONT	-0.149	75	1.000

6. táblázat: Páronként post-hoc teszt eredménye az mESG területén

Diszkusszió

Jelen kísérlet során a kutyaagy beszédfeldolgozását vizsgáltuk fMRI segítségével, különös tekintettel a fonetikai érzékenységre lexikális feldolgozás során. Kiterjedt bilaterális hallókérgi aktivitást tapasztaltunk az összes vokális inger csenddel szembeni összehasonlításakor. Ezen kívül megállapítottuk, hogy egyes lexikális feldolgozásért felelős agyterületeken belül mind az eredeti parancsszavak, mind a fonetikailag hasonló alakjaik eltérő módon kerültek feldolgozásra, mint a nemszavak, viszont a tényleges szavak és a fonetikailag hasonló hangsorok által kiváltott aktivitás nem különbözött egymástól. Eredményeink arra engednek következtetni, hogy a szavak lexikális feldolgozása közben a kutyaagynak korlátozott a hozzáférése a fonetikai részletekhez.

Mivel az összes vokális inger a csenddel szemben kiterjedt bilaterális hallókérgi aktivitást eredményezett, elmondhatjuk, hogy a kísérleti paradigmánk működött. A használt hangingerekkel valóban akusztikus feldolgozásért felelős agyterületeket aktiváltunk.

A kísérlet során megfigyeltük továbbá, hogy a korábban Gábor és munkatársai (2020) által azonosított, a szavak lexikális feldolgozásáért felelős mESG agyterület elkülöníti egymástól a jelentéssel bíró parancsokat és az irreleváns nemszavakat, illetve mind a cESG, mind az mESG területén eltérő aktivitást váltottak ki a szavaktól fonetikailag különböző nemszavak és a szavakhoz fonetikailag hasonló, jelentéssel nem bíró szavak. Ezen eredmények alátámasztják a Gábor és munkatársai (2020) által leírt szerepét az mESG és cESG régióknak a lexikális feldolgozásban.

Egyik vizsgált agyterület sem különítette el azonban a tényleges vezényszavaktól az azokhoz fonetikailag hasonló, de értelmetlen hangsorokat, ami Magyar és munkatársai (2020) eredményeivel állítható párhuzamba. A fent elmondottakból arra lehet következtetni, hogy a kutyaagynak a lexikális feldolgozás fonetikai érzékenysége a 14 hónapos kisgyermekéhez hasonlóan (Mills et al., 2004) limitált. Nem találtunk olyan agyterületet, ami a szavak jelentésének feldolgozása közben a fonetikailag csak egy-egy magánhangzóban eltérő hangsorokat elkülönítené, tehát úgy tűnik, hogy a kutyaagy a tényleges vezényszóhoz hasonlóan dolgozza fel a hangsort, ha az csak az első magánhangzóban tér el tőle. Ezt a limitált feldolgozást tovább árnyalja a teljes agyra kiterjedő elemzésünk eredménye, amely során azon kontrasztok esetén, melyek a fonetikai érzékenységet voltak hivatottak vizsgálni, egyik agyterületen sem találtunk küszöb feletti aktivitást. Mindez a megfigyelés azonban továbbra is ellentmond a korábban taglalt viselkedéses kutatás eredményeinek (Fukuzawa et al., 2005).

A kutyaagy általunk tapasztalt limitált fonetikai érzékenysége a lexikális feldolgozás során több lehetséges magyarázatot adhatunk. Egyrészt az érzékenység kialakulása kisgyermeknél is többek között a szókincs növekedésével jön létre (Mills et al., 2004), ami kutyák esetén igencsak limitáltnak mondható (Fugazza et al., 2021), ráadásul a számukra releváns, a mindennapokban alkalmazott parancsok, illetve dicsérő szavak általában nem csak egy-egy hangban térnek el egymástól. Éppen ezért nem evidens, hogy a lexikális feldolgozás során az apró fonetikai különbségekre miért fordítanak figyelmet. Annál is inkább, mivel a mindennapi beszéd során az emberek sok hibát vétenek, számtalanszor ejtjük félre a szavakat, ezért a kutyák számára adaptív lehet, hogy a jelentés feldolgozásakor az egy-egy hang cseréjében megjelenő fonetikai eltéréseknek ne nyilvánítsanak jelentőséget. Annak, hogy Fukuzawa és munkatársai (2005) kísérletében miért jelenik meg mégis ez az érzékenység, szintén számos magyarázata lehet. Az egyik jelentős limitációja az említett tanulmánynak, hogy igen kicsi elemszámmal dolgoztak (hat kutya), így általuk is bevallottan nem nagyon lehet messzemenő általános következtetéseket levonni, főleg mivel az egyéni teljesítményekben is számottevő volt a különbség. Ezen kívül a viselkedéses kutatásban végig egy beszélő szerepelt, ami embereknél is ismert, hogy megkönnyíti mind a magán-és mássalhangzók, mind a szavak felismerését és elkülönítését (Kriengwatana et al., 2014). Továbbá a tesztfázist egy hosszas tréning előzte meg, amikor a kutyáknak lehetősége volt megismerkedni a kiképző beszédmódjával, így a tényleges teszt alatt feltűnőbbé válhattak az ejtésbeli különbségek.

Az eredmény, miszerint nem találtunk fonetikai érzékenységre utaló jelet a lexikális feldolgozás során, fakadhat abból is, hogy a kutyaagy a csecsemőkéhez hasonló limitációkkal rendelkezhet a beszédhangok feldolgozása terén. Több kísérlet eredményeit összevetve ugyanis (Mills et al., 2004; Swingley & Aslin, 2002) Mani és munkatársai (2012) felvetették, hogy feltehetőleg már a 14 hónapos kisgyermek is jelentést befolyásoló szerepet tulajdonítanak a beszédhangoknak. Viszont bizonyos, számukra nehezebben teljesíthető feladatok során, mint a kontextus nélkül lejátszott hangok értelmezése közben nehézséget okoz nekik a fonetikai részleteket is egyidejűleg feldolgozni. Mani és munkatársai EEG kísérletükben ezért jól ismert, helyesen (pl. *bed*) és tévesen kiejtett, a középső magánhangzóban eltérő szavakat (pl. *bid*), illetve fonetikailag eltérő nemszavakat (pl. *mog*) hallgattattak a 14 hónapos kisgyerekekkel, a felismerést azonban segítették egy-egy, a helyes szavakat ábrázoló kép bemutatásával. Ebben a kísérleti felállásban a kisgyermek eltérő módon dolgozták fel a helyes és a fonetikailag hasonló, de tévesen kiejtett szavakat (Mani et al., 2012). Mindebből arra lehet következtetni, hogy – ha kis segítséggel is – a fiatalabb gyermekek agya is hozzáfér a szavak fonetikai részleteihez ismert szavak feldolgozása esetén. Elképzelhető, hogy a kutyáknál is hasonló figyelmi

limitációk lépnek fel, ezért amikor az EEG (Magyari et al., 2020) és fMRI kísérletek során kontextus nélkül hallják a vezényszavakat, illetve a mérés jellegéből fakadóan mozgási lehetőségük is korlátozott, nem figyelhetünk meg fonetikai érzékenységre utaló aktivitást. Amikor viszont egy viselkedéses kutatás alatt relevánsan teljesíthetik, sőt teljesíteniük is kell a parancsot, nagyobb figyelmet szentelnek az apró eltéréseknek is, és képesek a tévesen kiejtett alakokat elkülöníteni. Ezen feltételezés teszteléséhez jövőbeni kutatások elvégzésére van szükség.

A kontroll kondícióval kapcsolatban több érdekes eredményt kaptunk. A teljes agyas elemzés során a beszédérzékelésért felelős agyterületek feltérképezésére szolgáló WORD+ SIM+ NONW vs. CONT kontraszt, illetve ennek fordítottja, tehát a CONT vs. WORD+ SIM+ NONW kontraszt egyik régióban sem mutatott szignifikáns különbséget. Ebből arra lehet következtetni, hogy az általunk használt ingerek és elemzési módszerek segítségével a teljes agyra kiterjedő analízis során nem sikerült olyan területeket azonosítanunk a kutyaagyban, amik erősebben reagálnának a beszédszerű ingerekre, mint a nembeszédre, vagy fordítva. Azt is megfigyelhettük a ROI elemzés során, hogy a CONT kondíció által kiváltott aktivitás a vizsgált, és általunk megerősített, lexikális feldolgozásban szerepet játszó területek (cESG, mESG) egyikében sem tért el a WORD kondíció hatásától. Ez az eredmény azért meglepő, mert a kontrollként előállított fáziskevert hangingerek semmiképp sem tekinthetők szónak. Az is igaz azonban, hogy a CONT kondícióhoz köthető aktivitás a NONW kondíciótól sem tért el ezeken az agyterületeken belül, ezért eddigi eredményeink szerint valószínűsíthetjük, hogy nem szolgált a legmegfelelőbb kontroll ingerként. Meg kell említeni, hogy az elemzéseink során olyan módszereket alkalmaztunk, amelyek az összesített válaszerősséget vizsgálják (univariate elemzés), tehát lényegében azt mondják meg, hogy az egyik kondícióra erősebb volt-e a válasz, mint a másikra. Az azonban, hogy nem ad egy-egy ingerre erősebb választ az agy a másikkal szemben, nem feltétlen jelenti, hogy ugyanúgy is dolgozza fel. A tárgyalt kontroll kondíció esetén a kutyák egy nagyon újszerű, idegen hangot hallottak, ezért elképzelhető, hogy ezesetben egy figyelmi hatás jelent meg a detektált agyi aktivitásban. Ezen kívül az ingerek feldolgozásakor az összesített válaszerősségben megjelenő eltéréseken túl lehetnek mintázatbeli különbségek is, amik detektálására szintén nem alkalmas az eddig használt univariate elemzés. Korábbi kutatások eltérő aktivitási mintázatokat keresve azonosítottak olyan területeket a kutyaagyban (mSSG, cSSG), amelyek különböző választ adtak a természetes beszédre és a kevert hangingerekre (Cuaya et al., 2022). Kísérletünk következő fázisában kerül sor a komplexebb multivariate elemzésekre, amelyekkel a neurális választ aktivitásbeli mintázatokkal vizsgálhatjuk, ezáltal pedig olyan agyi reprezentációkat is feltárhatunk, amelyek eloszlanak a voxelek között, így ezek együttes vizsgálatával figyelhetők csak meg igazán. Ezzel a módszerrel várhatóan jobban

tudjuk majd modellezni az agy működését, ezáltal pedig részletesebben feltárhatjuk, hogy mely agyterületek vesznek részt a beszéd egyes elemeinek feldolgozásában, így többek között a beszéd és nembeszéd elkülönítésében.

További eredményünk, hogy a korábban Gábor és munkatársai (2020) által szintén lexikális jelentéshez köthető repetíciós hatást mutató mSSG területén egyik kondíció által kiváltott aktivitás sem tért el szignifikánsan a másiktól. Több kutatás eredményeit összevetve azonban elmondható, hogy az mSSG szerepe a külvilág ingereinek feldolgozásában még nem teljesen tisztázott, és nem merül ki az auditoros ingerek értelmezésében. Ugyanis míg Gábor és munkatársai (2020) a lexikális feldolgozást, Cuaya és munkatársai (2022) pedig a beszéd és nembeszéd elkülönítést, a hanginger természetességének észlelését kötötték hozzá, addig Bunford és munkatársai (2020) azt találták, hogy a különböző konspecifikus vizuális ingerekre mutatott erősebb aktivitást az mSSG szemben a humán arcokkal és alakokkal (Bunford et al., 2020; Cuaya et al., 2022; Gábor et al., 2020).

Az eredményünk, miszerint nem találtunk lateralizációs hatást a lexikális feldolgozás során, ellentétes a korábbi fMRI kísérletekben leírtakkal (Andics et al., 2016; Gábor et al., 2020), ahol a jelentéssel bíró dicsérő szavak feldolgozása szemben a kutyák számára irreleváns szavakéval jobb agyféltekei lateralizációt mutatott. A két eltérő megfigyelés fakadhat abból, hogy míg a korábbi kísérletekben dicsérő szavakat használtak a lexikális feldolgozás vizsgálatára, addig a jelen vizsgálatban parancsszavakat alkalmaztunk, így elképzelhető, hogy a korábban leírt lateralizáció egy jelentésspecifikus válasz volt. Ezen felvetés igazolására azonban további kísérletekre van szükség.

Konklúzió

Összefoglalva, kísérletünk eredményei megerősítik egyes, a kutyaagyban korábban leírt lexikális feldolgozásért felelős régiók szerepét a beszéd feldolgozásában, hiszen parancsszavak esetén is elkülönítették egymástól a jelentéssel bíró szavakat és értelmetlen nemszavakat. Ezen túlmenően pedig azt is kimutattuk, hogy ezen területek nem érzékenyek a szavak fonetikai részleteire, ami lehet egy adaptív válasz a kutyák számára releváns információk minél hatékonyabb feldolgozására, illetve fakadhat figyelmi limitációkból is. A felvetett lehetséges magyarázatok teszteléséhez, illetve a kutyák lexikális feldolgozás során mutatott fonetikai érzékenységének minél pontosabb megértéséhez viszont további viselkedéses és kognitív idegtudományi kutatásokra van szükség.

A 36. OTDK
BIOLÓGIA SEKCIÓ FELHÍVÁSÁNAK
2. SZÁMÚ MELLÉKLETE

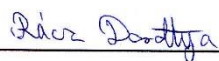
TÉTELES SZERZŐI HOZZÁJÁRULÁS

Alulírott **Rácz Dorottya Szilvia** nyilatkozom, hogy a 36. OTDK-ra benyújtott **A kutyaagy szöfeldolgozás során mutatott fonetikai érzékenységeinek vizsgálata éber fMRI segítségével** című pályamunkámban leírtak esetében az alábbi munkafolyamatok elvégzésében vettem részt:

Részfeladat	A részvétel mértéke (öt fokozatú skálán* jellemelve)
<i>beszélők hangjának felvétele¹</i>	3
<i>hangingerek megvágása, összeállítása és randomizálása²</i>	4
<i>kutya fMRI mérések, adatgyűjtés³</i>	4
<i>felvételek előkészítése a csoportszintű elemzéshez (előelemzés, elemzés egyéni szinten)</i>	5
<i>teljes agyra kiterjedő csoportszintű elemzés</i>	5
<i>maszkok elkészítése a region of interest elemzéshez</i>	5
<i>region of interest elemzés</i>	5
<i>eredmények értékelése</i>	5

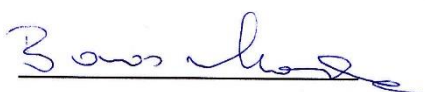
Kelt: Budapest, 2023.01.19.

Kétszerzős pályamunka esetén:


Pályamunkát benyújtó hallgató
(Rácz Dorottya Szilvia)
aláírása

Társszerző (név)
aláírása

A nyilatkozatban foglaltak helyességét
megerősítem:


Témavezető (Dr. Boros Marianna, Neuroetológiai
Kutatócsoport, Etológia Tanszék, Eötvös Loránd
Tudományegyetem)

#Magyarázat:

A munkafolyamatokban való részvétel mértékét ötfokozatú skálán kérjük értékelni. A skála egyes értékeinek jelentése:

5 – Felkészítés után a feladat teljes egészét önállóan végeztem a pályamunkához szükséges mennyiségben.

4 – Felkészítés után a feladat több mint felét önállóan végeztem a pályamunkához szükséges mennyiségben.

3 – Felkészítés után a részfeladat felét önállóan végeztem a pályamunkához szükséges mennyiségben.

2 – Felkészítés után a részfeladat kevesebb mint felét önállóan végeztem a pályamunkához szükséges mennyiségben.

1 – A részfeladatot folyamatos segítséggel végeztem a pályamunkához szükséges mennyiségben.

¹*A férfihangok felvételét a szerző hallgató maga végezte. A női hangok nyers változatát készen kapta, hiszen a kísérlet alapjául szolgáló korábbi tanulmány felvételei kerültek használatra.*

²*A hangingerek megvágását a szerző részben egy hallgatótársával végezte.*

³*Az adatgyűjtést a szerző részben egy hallgatótársával végezte. A méréseket a kórház részéről egy operátor és egy kutyakiképző is felügyelte, illetve segítette.*

Irodalomjegyzék

- Adams, C. L., Molfese, D. L., & Betz, J. C. (1987). Electrophysiological Correlates of Categorical Speech Perception for Voicing Contrasts in Dogs. *Developmental Neuropsychology*, 3(3–4), 175–189. <https://doi.org/10.1080/87565648709540375>
- Andics, A., Gábor, A., Gácsi, M., Faragó, T., Szabó, D., & Miklósi, Á. (2016). Neural mechanisms for lexical processing in dogs. *Science*, 353(6303), 1030–1032. <https://doi.org/10.1126/science.aaf3777>
- Andics, A., Gácsi, M., Faragó, T., Kis, A., & Miklósi, Á. (2014). Voice-sensitive regions in the dog and human brain are revealed by comparative fMRI. *Current Biology*, 24(5), 574–578. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.058>
- Ben-Aderet, T., Gallego-Abenza, M., Reby, D., & Mathevon, N. (2017). Dog-directed speech: Why do we use it and do dogs pay attention to it? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1846). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2429>
- Bunford, N., Andics, A., Kis, A., Miklósi, Á., & Gácsi, M. (2017). Canis familiaris As a Model for Non-Invasive Comparative Neuroscience. *Trends in Neurosciences*, 40(7), 438–452. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2017.05.003>
- Bunford, N., Hernández-Pérez, R., Farkas, E. B., Cuaya, L. V., Szabó, D., Szabó, Á. G., Gácsi, M., Miklósi, Á., & Andics, A. (2020). Comparative brain imaging reveals analogous and divergent patterns of species and face sensitivity in humans and dogs. *Journal of Neuroscience*, 40(43), 8396–8408. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2800-19.2020>
- Canales, C. P., & Walz, K. (2019). The mouse, a model organism for biomedical research. In *Cellular and Animal Models in Human Genomics Research*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816573-7.00006-7>
- Chang, E. F., Rieger, J. W., Johnson, K., Berger, M. S., Barbaro, N. M., & Knight, R. T. (2010). Categorical speech representation in human superior temporal gyrus. *Nature Neuroscience*, 13(11), 1428–1432. <https://doi.org/10.1038/nn.2641>
- Cuaya, L. V., Hernández-Pérez, R., Boros, M., Deme, A., & Andics, A. (2022). Speech naturalness detection and language representation in the dog brain. *NeuroImage*, 248(December 2021), 118811. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2021.118811>
- Czeibert, K., Andics, A., Petneházy, Ö., & Kubinyi, E. (2019). A detailed canine brain label map for neuroimaging analysis. *Biologia Futura*, 70(2), 112–120. <https://doi.org/10.1556/019.70.2019.14>
- DeWitt, I., & Rauschecker, J. P. (2012). Phoneme and word recognition in the auditory ventral stream. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(8), 505–514. <https://doi.org/10.1073/pnas.1113427109>
- Eimas, P., Siqueland, E., Jusczyk, P., & Vigorito, J. (1971). Speech Perception in Infants. *Science*, 171(3968), 303–306. <https://doi.org/DOI:10.1126/science.171.3968.303>
- Fugazza, C., Dror, S., Sommesse, A., Temesi, A., & Miklósi, Á. (2021). Word learning dogs (Canis familiaris) provide an animal model for studying exceptional performance. *Scientific Reports*, 11(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93581-2>
- Fukuzawa, M., Mills, D. S., & Cooper, J. J. (2005). The effect of human command phonetic characteristics on auditory cognition in dogs (Canis familiaris). *Journal of Comparative Psychology*, 119(1), 117–120. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.119.1.117>
- Gábor, A., Gácsi, M., Szabó, D., Miklósi, Á., Kubinyi, E., & Andics, A. (2020). Multilevel fMRI adaptation for spoken word processing in the awake dog brain. *Scientific Reports*, 10(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68821-6>
- Hare, B., Brown, M., Williamson, C., & Tomasello, M. (2002). The domestication of social cognition in dogs. *Science*, 298(5598), 1634–1636. <https://doi.org/10.1126/science.1072702>

- Kayser, C., Petkov, C. I., & Logothetis, N. K. (2008). Visual modulation of neurons in auditory cortex. *Cerebral Cortex*, 18(7), 1560–1574. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhm187>
- Kriengwatana, B., Escudero, P., & Cate, C. ten. (2014). Revisiting vocal perception in non-human animals: A review of vowel discrimination, speaker voice recognition, and speaker normalization. *Frontiers in Psychology*, 5(OCT), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01543>
- Magyari, L., Huszár, Z., Turzó, A., & Andics, A. (2020). Event-related potentials reveal limited readiness to access phonetic details during word processing in dogs: Word processing in dogs. *Royal Society Open Science*, 7(12). <https://doi.org/10.1098/rsos.200851>
- Mani, N., Mills, D. L., & Plunkett, K. (2012). Vowels in early words: An event-related potential study. *Developmental Science*, 15(1), 2–11. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2011.01092.x>
- Miklósi, Á. (2007). *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition*. Oxford University Press.
- Miklósi, Á., & Topál, J. (2013). What does it take to become “best friends”? Evolutionary changes in canine social competence. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(6), 287–294. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.04.005>
- Mills, D. L., Prat, C., Zangl, R., Stager, C. L., Neville, H. J., & Werker, J. F. (2004). Language experience and the organization of brain activity to phonetically similar words: ERP evidence from 14- and 20-month-olds. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(8), 1452–1464. <https://doi.org/10.1162/0898929042304697>
- Minagawa-Kawai, Y., Van Der Lely, H., Ramus, F., Sato, Y., Mazuka, R., & Dupoux, E. (2011). Optical brain imaging reveals general auditory and language-specific processing in early infant development. *Cerebral Cortex*, 21(2), 254–261. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhq082>
- Okada, K., Rong, F., Venezia, J., Matchin, W., Hsieh, I. H., Saberi, K., Serences, J. T., & Hickok, G. (2010). Hierarchical organization of human auditory cortex: Evidence from acoustic invariance in the response to intelligible speech. *Cerebral Cortex*, 20(10), 2486–2495. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp318>
- Pannese, A., Grandjean, D., & Frühholz, S. (2015). Subcortical processing in auditory communication. *Hearing Research*, 328, 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2015.07.003>
- Parise, E., & Csibra, G. (2012). Electrophysiological Evidence for the Understanding of Maternal Speech by 9-Month-Old Infants. *Psychological Science*, 23(7), 728–733. <https://doi.org/10.1177/0956797612438734>
- Perrodin, C., Kayser, C., Logothetis, N. K., & Petkov, C. I. (2014). Auditory and visual modulation of temporal lobe neurons in voice-sensitive and association cortices. *Journal of Neuroscience*, 34(7), 2524–2537. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2805-13.2014>
- Phillips, K. A., Bales, K. L., Capitanio, J. P., Conley, A., Czoty, P. W., 't Hart, B. A., Hopkins, W. D., Hu, S. L., Miller, L. A., Nader, M. A., Nathanielsz, P. W., Rogers, J., Shively, C. A., & Voytko, M. Lou. (2014). Why primate models matter. *American Journal of Primatology*, 76(9), 801–827. <https://doi.org/10.1002/ajp.22281>
- Pongrácz, P., Miklósi, A., Timár-Geng, K., & Csányi, V. (2004). Verbal attention getting as a key factor in social learning between dog (*canis familiaris*) and human. *Journal of Comparative Psychology*, 118(4), 375–383. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.4.375>
- Root-Gutteridge, H., Ratcliffe, V. F., Korzeniowska, A. T., & Reby, D. (2019). Dogs perceive and spontaneously normalize formant-related speaker and vowel differences in human speech sounds. *Biology Letters*, 15(12). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0555>
- Swingle, D., & Aslin, R. N. (2002). Lexical neighborhoods and the word-form representations of 14-month-olds. *Psychological Science*, 13(5), 480–484. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00485>

- Thalmann, O., Shapiro, B., Cui, P., Schuenemann, V. J., & Sawyer, S. K. (2013). Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs. *Science*, 342(November), 871–874.
- Travis, K. E., Leonard, M. K., Chan, A. M., Torres, C., Sizemore, M. L., Qu, Z., Eskandar, E., Dale, A. M., Elman, J. L., Cash, S. S., & Halgren, E. (2013). Independence of early speech processing from word meaning. *Cerebral Cortex*, 23(10), 2370–2379. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhs228>
- Vandamme, T. (2014). Use of rodents as models of human diseases. *Journal of Pharmacy and Bioallied Sciences*, 6(1), 2–9. <https://doi.org/10.4103/0975-7406.124301>
- Wager, T. D., & Nichols, T. E. (2003). Optimization of experimental design in fMRI: A general framework using a genetic algorithm. *NeuroImage*, 18(2), 293–309. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(02\)00046-0](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(02)00046-0)
- Weiss, Y., Cweigenberg, H. G., & Booth, J. R. (2018). Neural specialization of phonological and semantic processing in young children. *Human Brain Mapping*, 39(11), 4334–4348. <https://doi.org/10.1002/hbm.24274>
- Xu, Y., Lin, Q., Han, Z., He, Y., & Bi, Y. (2016). Intrinsic functional network architecture of human semantic processing: Modules and hubs. *NeuroImage*, 132, 542–555. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.03.004>
- Zhu, Y., Xu, M., Lu, J., Hu, J., Kwok, V. P. Y., Zhou, Y., Yuan, D., Wu, B., Zhang, J., Wu, J., & Tan, L. H. (2022). Distinct spatiotemporal patterns of syntactic and semantic processing in human inferior frontal gyrus. *Nature Human Behaviour*, 6(8), 1104–1111. <https://doi.org/10.1038/s41562-022-01334-6>

Köszönetnyilvánítás

Mindenekelőtt szeretnék hatalmas köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Boros Marianának, aki időt és energiát nem sajnálva segítette munkámat és fejlődésemet. Hálás vagyok, amiért bevezetett a neuroetológiai kutatások világába, éjt nappallá téve foglalkozott a kérdéseim megválaszolásával, és rengeteg tanáccsal látott el a dolgozat megírásával kapcsolatban. Természetesen köszönettel tartozom másik témavezetőmnek, Dr. Andics Attilának, aki a bízató szavak mellett szakértelmével, kritikus meglátásaival és hasznos tanácsaival emelte munkám színvonalát.

A szakdolgozat témájául szolgáló kutatás nem jöhetett volna létre a résztvevő kutyák (névszerint: Akina, Akira, Apacs, Bodza, Demi, Joey, Luna, Maya, Mirza, Misa, Mokka, Monty, Nara, Nia, Pán, Pax, Szálka, Torda, Zara), gazdáik és kiképzőik fáradságos, de annál lelkesebb munkája nélkül. Köszönöm nekik!