PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

Perifériás szenzo-efferens rendszerek szerveződése és lehetséges szerepe vízi puhatestű modellfajok *(Dreissena polymorha, Lymnaea stagnalis)* különböző magatartásformáinak szabályozásában

PhD értekezés

Horváth Réka

Témavezető:

Dr. Elekes Károly

a biológia tudomány doktora

PÉCS, 2021

1. BEVEZETÉS

A vízi ökoszisztémák összehangolt működéséhez nélkülözhetetlen a kémiai jelek fajtársak, illetve fajok közti cseréje (kommunikáció), valamint azok folyamatos monitorozása (Weissburg és mtsai 2002, Weissburg 2010, Saha és mtsai 2019). Mivel a vízi puhatestűek primer érző modalitása a kémiai érzékelés, a kemoszenzoros struktúrák megfelelő fejlődése, szerveződése és kapcsolatrendszere szükséges a kémiai információk befogásához, feldolgozásához, valamint a külső ingerekre adott válaszreakciók/magatartásformák kialakításához (pl. táplálék keresés, szaporodás, menekülés). Kagylókban a kémiai érzékelésre specializált régiók az ajak és a köpeny környékén koncentrálódtak, míg csigákban az ajak mellett a tapogatókban és a talpban is azonosítottak perifériás szenzoros neuronokat (Zylstra 1972, Roubos és Van der Wal Divendal 1982; Dorsett 1986, Chase 2002, Wyeth és Croll 2011, Wanninger 2016). Ugyan számos szenzoros idegelemet és egy részük neurotranszmitter tartalmát leírták fejlődő és kifejlett puhatestűek perifériás területein (pl. Voronezhskaya és mtsai 1999; Croll és mtsai 1999; Hegedűs és mtsai 2004; Croll 2006; Hatakeyama és mtsai 2007; Wanninger 2016; Battonyai és mtsai 2018), azok központi efferensekkel kialakított funkcionális–anatómiai kapcsolatrendszereit máig nem tárták fel.

Az egyedfejlődés során a puhatestűek több osztályában már trochophora stádiumban megjelennek az első olyan szenzoros sejtek, melyek a neurogenetikus folyamatok szabályozása mellett kulcsszerepet játszhatnak a környezeti ingerek analízisében, a lárvák változó körülményekhez való alkalmazkodásában, így végső soron a túlélésben (Kempf és mtsai 1997; Page 2002; Braubach és mtsai 2006; Voronezhskaya és mtsai 2008). Komplex funkciója ellenére a kagylók lárvális szenzoros- és az ahhoz kapcsolódó efferens rendszerek kialakulásáról, szerveződéséről meglehetősen keveset tudunk.

A kémiai érzékeléssel kapcsolatos kutatások alapot nyújthatnak egyes viselkedési formák, válaszreakciók kialakításának, valamint

bizonyos döntések meghozatalának (pl. letelepedés, védekezés) megértéséhez, és így a fajok és egyedek közti interakciók kémiai, ökológiai és neurobiológiai hátterének feltárásához. A kemoszenzoros folyamatokat közvetítő jelmolekulák azonosítása fontos első lépés lehet a környezeti inger és ökológiai válaszok egyed, populáció, közösség szintű ok-okozati összefüggéseinek feltárásában.

2. CÉLKITŰZÉSEK

Fentiek alapján vizsgáltuk két modellállatban, a nagy mocsári csigában (*Lymnaea stagnalis,* Gastropoda) és a vándorkagylóban (*Dreissena polymorpha,* Bivalvia) szenzo-efferens rendszerek kémiai-neuroanatómiai és funkcionális morfológiai szerveződését, továbbá lehetséges szerepüket megváltozott környezeti feltételekre adott magatartási válaszok kialakításában és szabályozásában.

Célkitűzéseink a következők voltak:

1. A szenzoros rendszerek kémiai-neuroanatómiai jellemzése, egyes szignálmolekulák (szerotonin [5-HT], dopamin [DA], hisztamin [HA], glutamát [Glu], acetilkolin [ACh], FMRFamid [Fa], Mytilus inhibitory peptid [MIP]) jelenlétének és térbeli eloszlásának vizsgálata *Lymnaea stagnalis* perifériás területein (feji régió, talp).

2. A neurokémiailag azonosított perifériás szenzoros struktúrák és egyes központi efferensek lehetséges funkcionális morfológiai kapcsolatainak feltárása.

3. Egy növényi infokemikália (tanninsav) hatásának elemzése a feji szenzo-efferens rendszer sejt- és hálózatszintű működésére, valamint különböző magatartásformák (táplálkozás, mozgás) kialakítására.

4. Az idegrendszer korai fejlődését jellemző neuronális elemek azonosítása *Dreissena polymorpha* lárvákban, különös tekintettel a szenzoros elemekre és azok transzmitter tartalmára.

5. Jelmolekula rendszerek funkcionális-szerveződési alapelveinek feltárása és lehetséges szerepük a *Dreissena polymorpha* egyes lárvális viselkedési formáinak kialakításában.

6. A *Dreissena polymorpha* kitapadása szempontjából meghatározó byssus-láb komplex innervációjának kémiai neuroanatómiai és ultrastrukturális jellemzése.

3. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

3.1. Kísérleti állatok

A kifejlett nagy mocsári csigákat (*Lymnaea stagnalis*) a Kis-Balaton vízgyűjtő területéről illetve egyéb befolyókból, a vándorkagylókat *(Dreissena polymorpha)* a Balatonból gyűjtöttük késő májustól június végéig. Utóbbiakat Battonyai és munkatársai (2018) által leírt módon szaporítottuk. A juvenilis *Lymnaea* egyedek az intézeti tenyészetből származtak. A kísérleteket a Balatoni Limnológiai Intézet Állatkísérletes Tudományos Bizottsága által engedélyezett protokollnak megfelelően (VE-I-001/0189010/2013) végeztük.

3.2. Módszerek

3.2.1. Hisztokémia (hematoxylin-eozin festés)

A 4 %-os paraformaldehidben fixált *Dreissena* byssus retraktor izmokat (BRM) és a pedális ganglionokat is tartalmazó lábból 16 µm vastag fagyasztott metszeteket készítettünk, melyeket először desztillált vízben oldott 1%-os hematoxylinnal festettük a Mayer-féle modifikációnak megfelelően, majd csapvízben hígított 10%-os eozin festés következett (Kiszely és Barka 1965). A mintákat felszálló alkoholsorban és xilolban dehidráltuk, végül Kanada-balzsamban lefedtük.

3.2.2. Immunhisztokémia

A feldolgozásra került *Lymnaea* szöveteket 4% paraformaldehidben, illetve anti-HA immunohisztokémia esetében először 4% 1-etil-3(3-dimetilaminopropil)-karbodiimid és 4% N-hidroxi-szukcinimid elegyében, majd 2% PFA-ban fixáltuk. A 16 μm-es kriosztát metszeteken kétlépéses indirekt immunofluoreszcens technikát alkalmaztunk. *Dreissena* lárvák esetében whole mount preparátumokkal dolgoztunk. Az alkalmazott elsődleges monoklonális (anti-5-HT, anti-α-aktinin, anti-acetilált α-tubulin) és poliklonális (anti-TH, anti-HA, anti-Glu, anti-5-HT, anti-Fa, anti-MIP, anti-ChAT) antitesteket 1:500-1:3000 közötti hígításokban, a másodlagos antitesteket (anti-egér IgG-FITC és -TRITC, anti-nyúl IgG-FITC és -TRITC, AlexaFluor488, AlexaFluor 633) 1:200, illetve 1:1000 hígításokban használtuk. A sejtmagokat 0,1 mg/ml 4',6-diamidino-2-fenilindollal (DAPI) tettük láthatóvá.

A mintákat epifluoreszcens mikroszkóppal (Keyence BZ-9000), illetve lézer pásztázó konfokális mikroszkóppal (Leica TCS SP8 vizsgáltuk. A fluoreszcencia intenzitás mérésekhez Fiji (Schindelin és mtsai 2012) szoftvert, a statisztika és a grafikonok elkészítéséhez GraphPad Prism (GraphPad Software) programot használtunk. A kontroll és kísérleti csoportok eredményeinek összevetését nem paraméteres Mann-Whitney U teszttel végeztük.

3.2.3. Elektronmikroszkópia

A *Lymnaea* ajak, illetve a *Dreissena* láb-BRM-pedális ganglion komplex fixálását 4% PFA és 0,1% glutáraldehid elegyében végeztük, melyeket 1%-os ozmium-tetroxiddal való utófixálást követően felszálló alkoholsorban és propilénoxidban dehidráltuk, végül Araldítba ágyaztuk. 1 μm-os 1%-os toluidinkékkel megfestett félvékony metszetek fénymikroszópos vizsgálatát követően a kiválasztott terület(ek)ből ultravékony metszeteket készítettünk, melyeket egy JEOL 1200EX transzmissziós elektronmikroszkóppal (TEM) vizsgáltunk.

A *Dreissena* láb immuncitokémiája során a jelöléshez poliklonális nyúl anti-Fa elsődleges antitestet (Immunostar, 1:1000) és kecske anti-nyúl-HRP-vel konjugált IgG-t (Dako, 1:3) használtunk. A jelölést 0,05% 3,3' diaminobenzidin és 0,01% hidrogén-peroxid keverékével tettük láthatóvá. Az utófixálás 0,5% ozmium-tetroxidban történt, majd a mintákat a fentebb leírtak alapján dolgoztuk fel.

3.2.4. HPLC-MS

A különböző perifériás területek (ajak, tapogató, talp) és a teljes CNS szignálmolekula koncentrációjának meghatározása céljából a szöveteket 0,1% hangyasavat és 0,01% ditioreitolt tartalmazó acetonitril oldatban (50 µl/mg) homogenizáltuk, majd szonikálást és centrifugálást követően SpeedVac készülékkel koncentráltuk. Az LC-MS analízist egy komplex Ultimate 3000 (Dionex) micro HPLC rendszerrel és egy Qexactive UHR tömegspektrométerrel (Thermo Fisher Scientific) végeztük. Az elválasztás során grádiens elúciókat (Maász és mtsai 2017) alkalmaztunk, a tömegdetektálás pozitív ionos üzemmódban történt. A jelmolekulákat molekuláris tömegük és fragmentjeik alapján azonosítottuk a szövet homoganizátumokból.

3.2.5. Magatartás vizsgálatok

3.2.5.a,b Tanninsav hatásának vizsgálata *Lymnaea* mozgására és táplálkozására

A *Lymnaea stagnalis* mozgási aktivitásának tanulmányozásához a csigákat egyesével üvegküvettákba helyeztük, melyek 10 vagy 100 µM TA oldatot tartalmaztak. A kontroll csoport egyedeit szűrt Balaton vízben tartottuk. Minden megfigyelési időablakot (60 perc) követően az aktív (csúszás, úszás), illetve passzív (lebegés, kitapadás) periódusokban töltött időintervallumokat összegeztük, kiszámoltuk, hogy az adott periódus hány százalékát tette ki a megfigyelési időablaknak.

A táplálkozási magatartás jellemzésére az egyedekben cukoroldattal (stimulus generált) táplálkozási aktivitást váltottunk ki (Kemenes és mtsai

1986), mely a késéssel (a stimulus alkalmazásától a táplálkozás megkezdéséig tartó időintervallummal), valamint a táplálkozási rátával (a száj nyitás/zárás ciklusainak számával) jellemezhető. A csigákat Petri-csészékbe helyezve egyesével vizsgáltuk 100 mM cukoroldat, 10 µM tanninsavra illetve 100 µM tanninsavra adott táplálkozási válaszukat.

3.2.5.c,d Megnövelt sótartalom és a megváltoztatott szerotonin metabolizmus hatása *Dreissena* lárvák úszó aktivitására

A vertikális kétkamrás kísérleti tér felső részét szűrt Balaton vízzel töltöttük meg, míg az alsó egységbe 48 órás veligera *Dreissena* lárvákat tartalmazó inkubáló oldatot töltöttünk (kb. 200-300 állat/ml), majd fél óra elteltével vizsgáltuk az állatok alsó és felső kamrák közti eloszlását (függőleges irányú úszó aktivitását). Az 5-HT szintézis gátló para-kloro-fenilalanin (pCPA), valamint az 5-HT szintézis prekurzor 5-hidroxitriptofán (5-HTP) hatásának tesztelésére a lárvákat 10^{-5} mol/l pCPA-t, illetve 10^{-5} mol/l 5-HTP-t tartalmazó szűrt Balaton vízben inkubáltuk, majd az úszás tesztek és végül a kvalitatív és kvantitatív IHC vizsgálatok következtek. A lárvák sótűrő képességének vizsgálatához a kísérleteket megnövelt szalinitás (+2 ‰) mellett végeztük el.

3.2.6. Tanninsav hatásának elektrofiziológiai vizsgálata *Lymnaea*-ban

A TA hatását a *Lymnaea* táplálkozási neuronhálózatának és a táplálkozás aktivitásának szintjén egy egyszerűsített táplálkozási modell, félintakt preparátum alkalmazásával vizsgáltuk, mely tartalmazta a CNS-t és a feji régiót összekötő perifériás idegeket valamint az állat ajkát magába foglaló feji régiót (Kemenes és mtsai 1997; Staras és mtsai 1999a, b). Ingerként 10mM cukoroldatot csöppentettünk a csiga ajkára, melyet 10 vagy 100 µM TA felvitele követett (Magoski és mtsai 1995).

A TA közvetlen (sejtszintű) hatását a táplálkozási neuronokra izolált CNS-ből történő intracelluláris aktivitás regisztrációjával elemeztük. A fiktív táplálkozás frenkvenciáját (F) a bukkális táplálkozási motoneuronok ritmikus szinaptikus bemenetei közt eltelt időintervallumok (T) segítségével számoltuk ki (F = [1/T]*60 [ciklus/perc]).

4. EREDMÉNYEK

4.1. Perifériás szenzo-efferens rendszerek kémiai-neuroanatómiai szerveződése *Lymnaea*-ban

Fluoreszcens immunhisztokémia alkalmazásával 5-HT-IR, TH-IR, HA-IR, Glu-IR, ChAT-IR, Fa-IR és MIP-IR idegelemek jelenlétét mutattuk ki az ajak, a tapogató, valamint a talp szenzoros régiójában és a hám alatti rétegben, melyek lokalizációja és eloszlásuk denzitása részben eltért. Az 5-HT immunreaktivitás kizárólag efferens axonokra korlátozódott, míg a többi esetben bipoláris neuronokat, afferens rostkötegeket és -hálózatokat sikerült azonosítani. Az 5-HTerg efferensek a jelölt szenzoros neuronok axonja, dendritje vagy szómája, illetve a mélyebb rétegekben az afferens kötegek közelében futottak. Eredményeink a vizsgált perifériás területeken a szenzoros és efferens elemek komplex lokális kapcsolatrendszereinek jelenlétére utalnak. A kis molekulatömegű jelmolekulák HPLC-vel detektált koncentrációja jól korrelált az adott területen lokalizált immunreaktív elemek denzitásával.

4.2. Tanninsav hatása a *Lymnaea* szenzo-efferens rendszereinek sejt- és hálózatszintű működésére, különböző magatartásformáira

A tanninsav koncentrációfüggő módon befolyásolta a *Lymnaea* mozgását és táplálkozását. Alacsonyabb koncentrációjú (10 μM) tanninsav expozícióra az állatok mozgási aktivitása megnőtt, magasabb koncentráció (100 μM) pedig a mozgás gátlását váltotta ki. Alacsonyabb koncentrációnál az állatok cukor indukált táplálkozási frekvenciája szignifikánsan nőtt, míg magasabbnál szignifikánsan csökkent, emellett a látenciaidő is szignifikánsan megnőtt a kontroll csoporthoz képest. 100 μM tanninsav ajakra applikálását követően félintakt preparátumon a cukorra adott fiktív táplálkozási válasz nem volt kiváltható a központi neuronokból. Ez arra utal, hogy a TA hat az afferens és efferens perifériás funkciókra; a táplálkozási aktivitást elsősorban az ahhoz kapcsolódó érző pályák útján, a mozgást pedig mind a szenzoros pályákon át, mind a talp csillómozgása szintjén gátolja.

4.3. Kémiai hírvivőrendszerek a vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*) trocophora és veligera lárváiban

A megtermékenyítést követő első 96 órában három, anatómiailag jól elkülöníthető 5-HT-IR illetve Fa-IR központok (apikális, poszterior, gyomor) jelentek meg, melyek érzősejtjei képezték a *Dreissena* lárvális szenzoros rendszereinek alapját. A két jelmolekula rendszer hasonló fejlődési és szerveződési mintázatot mutatott, azonban időbeni megjelenésük és nyúlványrendszereik felépítése részben eltérő volt. Igazoltuk, hogy megváltoztatott külső (szalinitás emelése) és belső (farmakológiailag módosított 5-HT szintézis) körülmények hatására a lárvák úszó aktivitása megváltozik, melyet az 5-HT-IR és Fa-IR idegi struktúrák fluoreszcencia intenzitásának szignifikáns változása kísér.

4.4. *Dreissena polymorpha* byssus retraktor rendszerének felépítése

Leírtuk a *Dreissena polymorpha* kitapadásáért felelős byssus-láb komplex innervációs mintázatának egyes neurokémiai jellemzőit, melyben a byssus területén az izomrelaxációt moduláló 5-HT-IR idegelemek és a ’catch’ kapcsolóként funkcionáló Fa-IR struktúrák kiterjedt jelenléte dominált. Emellett kizárólag a byssus fonalak eredési helyére korlátozódó ChAT-IR beidegzést is megfigyeltünk. A pedális ganglionokban számos neurális és glanduláris elem mutatott MIP-immunoreaktivitást. A byssus rendszer ultrastrukturális szerveződését is részletesen feltártuk. Továbbá kimutattuk a nem specializált ideg-izom kapcsolatok jelenlétét és az innerváló axonprofilok eltérő finomszerkezetét, mely megerősítette a terület innervációjának változatos neurokémiai profilját.

5. ÖSSZEFOGLALÁS

Kutatásaink során két különböző puhatestű modellfajban, a nagy mocsári csigában (*Lymnaea stagnalis;* Gastropoda) és a vándorkagylóban (*Dreissena polymorpha*; Bivalvia) tártuk fel a szenzoros folyamatokban szerepet játszó neurotranszmitter rendszerek kialakulását, kémiai-neuroanatómai szerveződését. Farmakológiai, illetve környezetkémiai paraméterek megváltoztatásával elemeztük a szenzo-efferens rendszerek lehetséges szerepét különböző magatartásformákban. Eredményeink hozzájárulhatnak az egyedfejlődés korai szakaszában történő pozitív szelekcióhoz szükséges háttérmechanizmusok, illetve a perifériás szenzo-efferens hálózatok szerveződésének jobb megismeréséhez, melyeknek meghatározó szerepük lehet egyes gerinctelen fajok gyors adaptációs képességének kialakításában.

Eredményeinket az alábbiakban foglaljuk össze:

1. A nagy mocsári csiga, *Lymnaea stagnalis* feji régiójában és talpában immunhisztokémiailag hat különböző neurotranszmittert (ACh, HA, TH, Glu, Fa, MIP) tartalmazó perifériás szenzoros neuront különítettünk el.

2. Feltártuk a neurokémiailag különböző perifériás szenzoros struktúrák és központi 5-HTerg efferensek komplex kapcsolatrendszerét. A kapcsolatok változatos formái mind a szenzoros neuronok szintjén, mind egyéb intercelluláris (izom, mirigy) szinteken kialakulhatnak. A létrejövő lokális hálózatoknak jelentős szerepük lehet különböző szenzoros ingerekre adott gyors és adekvát válaszreakciók helyi (perifériás) kivitelezésében.

3. *Lymnaea*ban kimutattuk egy növényi infokemikália (tanninsav) koncentrációfüggő hatását a táplálkozásra és a mozgásra. Elektrofiziológiai kísérletekkel igazoltuk, hogy TA ajakra történő applikálása gátolta a fiktív táplálkozási aktivitást.

4. *Dreissena polymorpha* lárvákban leírtuk 5-HT-IR és Fa-IR szenzoros és egyéb idegi struktúrák időbeli megjelenését, morfológiai jellemzőit, interneuronális és egyéb intercelluláris kapcsolatrendszereit.

5. Az 5-HTerg és Faerg rendszer szerepét a *Dreissena* lárvák úszó aktivitásában az 5-HTerg farmakológiai kezelésekkel, illetve a vízi környezet sótartalmának megváltoztatásával bizonyítottuk. A különböző külső kémiai stimulusokra a lárvák megváltozott úszó aktivitással és azzal jól korreláló, szenzoros és egyéb 5-HT- és Fa-IR idegelemek fluoreszcencia intenzitásának változásával reagáltak. Eredményeink hozzájárulhatnak a vándorkagyló külső ingerekre adott magatartás válaszainak jobb megértéséhez, melyeknek kulcsszerepe lehet a megfelelő letelepedési hely kiválasztásában.

6. Leírtuk a *Dreissena* kitapadásért felelős byssus visszahúzó izomrendszer kémiai-neuroanatómiáját és ultrastruktúráját. Feltételezzük, hogy az izomrelaxánsként működő 5-HT-nak és a ’catch’ kapcsolóként működő FMRFamidnak kettős moduláló szerepet játszik az ideg-izom kapcsolatok szintjén.

6. KÖZLEMÉNYEK JEGYZÉKE

6. 1. A disszertáció alapjául szolgáló publikációk

Horváth Réka, Battonyai Izabella, Maász Gábor, Schmidt János, Fekete Zsuzsanna N, Elekes Károly (2020) Chemical-neuroanatomical organization of peripheral sensory-efferent systems in the pond snail *(Lymnaea stagnalis)*. BRAIN STRUCTURE & FUNCTION 225:2563-2575. **D1; IF: 3,298**

Vehovszky Ágnes, **Horváth Réka**, Farkas Anna, Győri János, Elekes Károly (2019) The allelochemical tannic acid affects the locomotion and feeding behaviour of the pond snail, *Lymnaea stagnalis,* by inhibiting peripheral pathways. INVERTEBRATE NEUROSCIENCE 19:10. **Q4; IF: 0,556**

Battonyai Izabella, Voronezhskaya Elena E, Obukhova Alexandra, **Horváth Réka**, Nezlin Leonid P, Elekes Károly (2018) Neuronal development in the larvae of the invasive biofouler *Dreissena polymorpha* (Mollusca: Bivalvia), with special attention to sensory elements and swimming behavior. BIOLOGICAL BULLETIN 234:192-206. **Q1; IF: 1,537**

Horváth Réka, Battonyai Izabella, Elekes Károly (2021) Innervation of the byssus retractor system of the biofouling mussel, *Dreissena polymorpha*. An immunohistochemical and ultrastructural study. *(in prep.)*

6.2. Az értekezés témájához kapcsolódó konferencia-előadások, poszterek

Konferencia-előadások

Horváth Réka: Peripheral modulation of locomotion by tannic acid in the pond snail *Lymnaea stagnalis.* 1st Symposium on Invertebrate Neuroscience, 13-17 August 2019.

Poszterek

Battonyai I., **Horváth R.**, N. Fekete Zs., Elekes K.: Aminergic (5-HT) and peptidergic (FMRFamide) innervation of the foot and byssus retractor muscle of *Dreissena*. ISIN Symposium, 2015. 08. 26-31., Tihany

Horváth R., Battonyai I., N. Fekete Zs., Elekes K.: Signal molecules in the senso-efferent system of the pond snail. IBRO Workshop, 2016. 01. 21-22., Budapest

Battonyai I., **Horváth R.**, Elekes K.: Signal molecules involved in the innervation of the byssus retractor muscle and foot of the zebra mussel. IBRO 2016 Workshop, 2016. 01. 21-22., Budapest

Horváth R., Battonyai I., Elekes K.: Organization of senso-efferent systems in the pond snail (*Lymnaea stagnalis*). XI. East European Conference of the ISIN, 2016. 05. 15-19., Moszkva-Zvenigorod, Oroszország

Horváth R., Battonyai I., Elekes K.: Senso-motor interactions in different peripheral organs of the pond snail, *Lymnaea stagnalis*. A chemical-neuroanatomical approach. 4th International Congress on Invertebrate Morphology, 2017. 08. 18-23., Moszkva, Oroszország

Battonyai I., **Horváth R**., N. Fekete Zs., Elekes K.: Immunohistochemical visualization of neurotransmitters in the biofouling zebra mussel byssal system. 4th International Congress on Invertebrate Morphology, 2017. 08. 18-23., Moszkva, Oroszország

Horváth R., Battonyai I., Elekes K.: Morphological basis of possible senso-motor interactions in the periphery of the pond snail, *Lymnaea stagnalis L*. FENS Regional Meeting, 2017. 09. 20-23., Pécs

Horváth R., Vehovszky Á., Farkas A., Győri J., Elekes K.: Peripheral modulation of locomotion and feeding by tannic acid in the pond snail, *Lymnaea stagnalis.* 1st Symposium on Invertebrate Neuroscience, 2019. 08. 13-17., Tihany

Vehovszky Á., **Horváth R.**, Elekes K.: Tannic acid, an allelochemical, inhibits peripheral pathways regulating the locomotion and feeding of the pond snail, *Lymnaea stagnalis*. EBPS Biennial Meeting, 2019. 08. 28-31., Braga, Portugália

6.3. Egyéb közlemények

Fodor István, Zrinyi Zita, **Horváth Réka**, Urbán Péter, Herczeg Róbert, Büki Gergely, Koene Joris M., Tsai Pei-San, Pirger Zsolt (2020): Identification, presence, and possible multifunctional regulatory role of invertebrate gonadotropin-releasing hormone/corazonin molecule in the great pond snail *(Lymnaea stagnalis)*, GENERAL AND COMPARATIVE ENDOCRINOLOGY 299: 113621. **Q1; IF: 2,426**

Somogyvári Dávid, Vehovszky Ágnes, Farkas Anna, **Horváth Réka**, Győri János (2020): Multi-marker approach for the evaluation of environmental impacts of APACS 50WG on aquatic ecosystems, INVERTEBRATE NEUROSCIENCE 20:23. **Q4;**

Elekes Károly, Hiripi László, Balog Gábor, Maász Gábor, Battonyai Izabella, Khabarova Marina Yu, **Horváth Réka**, Voronezhskaya Elena E (2018) Serotonergic regulation of the buccal (feeding) rhythm of the pond snail, *Lymnaea stagnalis.* An immunocytochemical, biochemical and pharmacological approach, ACTA BIOLOGICA HUNGARICA (1983-2018) 69:225-243. **Q3; IF: 0,707**