

Állatorvostudományi Egyetem
Biológiai Intézet

**Tesztoszteron hatása az agresszív személyiségre különböző
kontextusokban hím *Iberolacerta cyreni* gyíkoknál**

Készítette: Biró Gina

Állatorvostudományi Egyetem, Biológiai intézet
Biológus MSc hallgató

Témavezető: Dr. Herczeg Gábor

ELTE TTK, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

Társtémavezető: Horváth Gergely

ELTE TTK, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

Belső konzulens: Dr. Kosztolányi András

SZIE ÁOTK, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Budapest, 2017

Tartalom

Bevezetés.....	2
A viselkedési konzisztencia	2
Az állati személyiség komponensei	3
A viselkedési konzisztencia háttérben meghúzódó evolúciós mechanizmusok.....	4
Célkitűzés.....	6
Anyag és módszer	8
Vizsgált faj	8
Kísérleti állatok befogása és elhelyezése, morfológiai változók lemérése	8
Tesztoszteron kezelés.....	10
Viselkedési tesztek	10
Adatfeldolgozás.....	11
Vizsgált változók.....	11
Statisztikai analízis.....	11
Eredmények.....	13
Állati személyiség	13
Viselkedési típus és viselkedési plaszticitás.....	14
Diszkusszió.....	18
Agresszív személyiség	18
Viselkedési típus és a viselkedési plaszticitás.....	19
Egyedi változatosság a viselkedési plaszticitásban	20
Konklúziók	21
Összefoglalás.....	22
Summary	23
Köszönetnyilvánítás	24
Irodalomjegyzék.....	25
Függelékek	30

Bevezetés

A viselkedési konzisztencia

Közismert tény, hogy emberek viselkedés szempontjából konzisztensen, kiszámíthatóan különböznek egymástól, tehát személyiséggel rendelkeznek. Felmerül a kérdés, hogy más gerincesek között, vagy még távolabbi rendszertani kategóriákban is előfordul-e ez a jelenség? Az utóbbi években számos viselkedésökológiai kutatás fókuszpontjába kerültek az egy populáció egyedei közötti tartós viselkedésbeli különbségek, vagyis a viselkedési konzisztencia, aminek meglétét sok fajnál bizonyították (Gosling, 2001; Herczeg & Garamszegi, 2012; Smith & Blumstein, 2008). Tehát a viselkedési konzisztencia biológiailag értelmezhető, releváns és statisztikailag szignifikáns jelenség az állatvilágban (Gosling, 2001; Sih et al., 2004; Smith & Blumstein, 2008; Garamszegi et al. 2012).

Mivel az állatoknál fennálló viselkedési konzisztencia hasonló az embereknél ismert egyedi személyiségbeli különbségekhez, ezért a viselkedésökológusok sok kifejezést átvettek a humán pszichológiából, újra definiálva azokat a viselkedésökológia tudományterületének megfelelően (Dall et al., 2004). Ilyen kifejezések például az állati személyiség, a viselkedési szindróma vagy a temperamentum (Gosling, 2001; Réale et al., 2007). Régebben a kutatók ezeket a kifejezéseket együtt, egymás szinonímájaként használták, ezzel egyfajta terminológiai káoszt teremtve, de mára Garamszegi & Herczeg (2012), Herczeg & Garamszegi (2012) és Jandt et al. (2013)-as cikkét követve egyre többen használnak tisztán elkülöníthető definíciókat a tudományterületen.

Az állati személyiség egy populáció egyedei között fennálló időben tartós egy viselkedésen belüli különbség (Dall et al., 2004), ez statisztikailag a repetabilitással fejezhető ki (Bell et al., 2009; Réale et al., 2007; Stamps et al., 2012). A funkciójukban különböző viselkedések között létrejövő konzisztencia a viselkedési szindróma, ami matematikailag egyedek közötti időben stabil korrelációt jelent (Bell, 2007; Dingemanse & Dochtermann, 2013; Andrew Sih et al., 2004).

A temperamentum az előzőeknél komplexebb fogalom, lényegében egy hipotetikus egyedi jellemzőt értünk alatta, ami más-más szituációkban más-más viselkedés formájában jelenik meg. Tehát, ha az egyik helyzetben az állat agresszivitást mutat, egy másikban pedig kockázat vállaló, akkor ezt a temperamentum két külön módon történő kifejeződésének tekintjük (Herczeg & Garamszegi, 2012; Jandt et al., 2013; Denis Réale et al., 2007).

Szintén a humán pszichológiából vették át a 'Big Five'-ot, vagyis az öt fő személyiség jegyet, mely jól körülhatárolhatósága miatt a leggyakrabban szolgál a perszonalitási kísérletek alapjául (Edwards et al., 2013; Garamszegi et al., 2013; Denis Réale et al., 2007):

- Agresszió: azonos fajba tartozó egyeddel felé mutatott ellenséges viselkedés
- Kockázatvállalás: kockázatos helyzetre adott válasz
- Aktivitás: ismert, alacsony kockázatú környezetben megfigyelt mozgási aktivitás
- Exploráció: ismeretlen ingerre, helyzetre adott válasz
- Szociabilitás: azonos fajba tartozó egyedek jelenlétére/hiányára adott agressziómentes válasz

Az állati személyiség komponensei

Régebben az állati személyiségek jellemzésére a viselkedés komponensei közül csak a viselkedési típust használták, ami az átlagos egyedi viselkedést jelenti, de ez sok információ elvesztésével jár (Herczeg & Garamszegi, 2012), ezért fontos megjegyezni, hogy konzisztens különbségek találhatóak az egyeden belüli viselkedési varianciában is. Az egyeden belüli viselkedési variancia további komponensekre bontható, a viselkedési plaszticitásra, ami a környezeti változatosság által létrehozott variancia, és a viselkedési prediktabilitásra, mely az egyed viselkedésének megjósolhatóságát jelenti a környezet állandósága mellett, azaz, ez a környezettől független egyeden belüli variancia (Stamps et al., 2012).

Dolgozatomban a viselkedési konzisztencia témakörébe tartozó jelenségek közül az állati személyiségre és ehhez kapcsolódóan a viselkedési típusra és viselkedési plaszticitásra koncentrálok majd.

A fenotípusos plaszticitást definiálhatjuk mint egy adott genotípus képességét különböző környezetekben különböző fenotípusok létrehozására ((*Developmental Plasticity and Evolution*, 2003). Akkor beszélhetünk viselkedési fenotípusos plaszticitásról, ha egy populáció egyedeit vizsgálva, az egyedek különböző környezetekben vagy ökológiai kontextusokban mért viselkedése (pl.: agresszió mértéke) szignifikánsan és prediktálhatóan eltér egymástól. A viselkedési plaszticitást jellemezhetjük a különböző helyzetekben mért viselkedésekre állított reakciónorma meredekségével. Ez csoportszinten és egyedi szinten is működik (Dingemans et al., 2010). Abban az esetben, ha csak a viselkedés típust, vagyis az átlagos viselkedést vesszük figyelembe (a reakciónorma megközelítésnél az 'intercept') és az egyedi reakciónormák meredekségét nem, akkor információ veszteség veszélye áll fenn. Ugyanis előfordul, hogy két

viselkedési típusában hasonló egyed az egyedi reakciónormáik meredekségében eltérnek egymástól (például az egyik egyed mindkét mért szituációban átlagos értéket mutatott, a másik egyed azonban az első szituációban alacsony, míg a második szituációban magas értéket) (Dingemanse & Wolf, 2013).

A környezetnek tekinthető külső (pl.: predátor jelenlét) és belső (pl.: hormon szint, genetikai háttér) (Sih, 2015) viszonyok hatása a viselkedési plaszticitásra egyre intenzívebben kutatott. A legtöbb vizsgálat az ontogenezis során fellépő, vagyis hosszabb távú hatásokkal foglalkozik. Ebben az esetben a fenotípusos plaszticitás teljesen a múltbeli környezeti tényezők által meghatározott (Dingemanse & Wolf, 2013; Herczeg et al., 2013; Urszán et al., 2015). Ezzel szemben a rövidtávú, felnőttkorban bekövetkező változásokról és azok hatásáról kevesebb irodalom áll rendelkezésre. Azonban a rövidtávú környezeti és állapotfüggő hatások viselkedési konzisztenciára kifejtett hatása kísérletes adatokkal bizonyítható (Gábor Herczeg et al., 2016; Urszán et al., 2015), de az eredmények ellentmondásosak, általános mintázatok nem állapíthatók meg. A rövidtávú hatások teljesen a jelenlegi környezeti feltételek által meghatározottak, vagyis, a múltbeli környezeti feltételek és a múltbeli fenotípus nem hat a jelenlegi fenotípusra. Erre jó példa az, hogy a harangozó mézmadár (*Manorina melanophrys*) fészek látogatásai között eltelt idő intervallum attól függ, hogy az előző látogatáskor a fiókák állapota milyen volt, de nem függ a korábbi állapotoktól (Dingemanse & Wolf, 2013). Spanyol hegyi gyíkoknál (*I. cyreni*) a magasabb kondíciójú egyedek alacsonyabb aktivitást mutatnak, viszont kockázatvállalás mértékre a különböző állapotok (D vitamin szint és vérparazita fertőzöttség) ellentétes irányban hatnak (Horváth et al., 2016, 2017). A rövid távú változások hathatnak a konzisztencia erősségére is pl.: *I. cyreni*-nél a kedvezőtlen feltételek csökkentik a konzisztenciát (Horváth et al., 2017).

A viselkedési konzisztencia háttérben meghúzódó evolúciós mechanizmusok

Régebben egy populáció hasonló paraméterekkel rendelkező egyedeinek (pl.: kor, ivar) egy adott ökológiai kontextusban mért viselkedési változatosságát az adaptív populációs átlag körüli nem adaptív varianciának, mérési hibának, vagy random zajnak tekintették (Gosling, 2001). A konzisztens viselkedés szituációkon keresztül valóban előnytelennek tűnik, hiszen ez a viselkedés plaszticitásának csökkenését jelenti, vagyis az egyedek viselkedési repertoárja beszűkül a populáció repertoárjához képest. Továbbá az eltérő ökológiai kontextusok közötti viselkedési konzisztencia a rátermettség csökkenéséhez vezethet akár egy viselkedést akár több,

funkcionálisan eltérő viselkedést vizsgálva. Erre lehet példa ha egy adott hím egyed fokozott agressziót mutat a kompetitoraival szemben és így sikeres a territóriumának és párjának védelmében, de ugyanakkor a párjával és az utódaival is agresszív és a ragadozóival szemben is értelmetlenül magas kockázatot vállal. Szükséges megvizsgálni tehát az állati személyiség kialakulásának háttérében meghúzódó evolúciós mechanizmusokat (Bell, 2007; Bell & Sih, 2007; Sih. et al., 2004; Stamps, 2007).

A megküzdési stílus teória (*coping style*) szerint az egyedek különböznek egymástól a környezeti stresszre adott válaszaikban, aminek háttérében immunológiai, metabolikus és neuroendokrin jellemzők is meghúzódhatnak. Az egyedi stratégiák két szélsőség között húzódnak, ezek a reaktív és proaktív stratégiák. A proaktív stratégiát folytató egyedek aktívan elkerülik a stresszt és jóval agresszívabbak reaktív társaiknál, akik passzívan reagálnak a stresszorra és békésebbek. Állandó környezetben a proaktív stratégia a jövedelmezőbb, azonban változó környezetre a proaktív egyed nem képes olyan flexibilsen reagálni, mint a reaktív. A két stratégiát képviselő egyedek neuroendokrin jellemzőikben is különböznek egymástól (noradrenalin és kortikoszteron szint). A viselkedési konzisztenciát ebben az esetben a változó környezet tartja fenn (Koolhaas et al., 1999).

Életritmus szindróma (*pace of life syndrome, POLS*) teória a különböző életmenet stratégiákon alapul, ahol a viselkedési variancia fennmaradásában a csereviszonyoknak (*tradeoff*) van fontos szerepe (Stamps, 2007; Urszán et al., 2015). Megkülönböztetünk gyors és lassú POLS stratégiákat. Azokat az egyedeket, melyek agresszívabbak, kockázatvállalóbbak, aktívabbak, merészebbek, azonban kevésbé szociálisak, és az explorációjuk kevésbé alapos, illetve gyorsabb az anyagcseréjük, hamarabb elérik az ivarérett kort és ezzel együtt az élettartamuk is rövidebb, gyengébb az immunrendszerük gyors POLS stratégiák közé soroljuk. Ezzel szemben a lassú POLS kategóriába a lassabb anyagcseréjű, passzívabb egyedeket soroljuk, akik szociálisan aktívabbak, explorációjuk pedig alaposabb. Instabil környezetben, ahol a predációs kockázat mértéke nagyobb, a gyors POLS stratégia a kifizetődőbb, míg stabil környezetben a lassú stratégiák kerülnek előnyös helyzetbe (Réale et al., 2010).

A kényszer hipotézis szerint proximális mechanizmusok felelősek a viselkedési konzisztencia kialakulásáért, ami lehet valamilyen viselkedéseket befolyásoló élettani jellemző (pl.: hormonok), vagy a genetikai meghatározottság (pl.: magas heritabilitás, pleiotrópia, fizikai kapcsoltság) (Biro et al., 2004; Øverli et al., 2007; Andrew Sih et al., 2015). Ezzel szemben az adaptív hipotézis lényege, hogy maga a viselkedési konzisztencia adaptív, és populáción belül stabil viselkedési stratégiák jelenhetnek meg például fluktuáló szelekció (Dingemanse et al.,

2004; Stamps, 2007) vagy frekvencia-függő szelekció (héja-galamb játékelméleti modell) (Dingemanse & Wolf, 2013; Maynard Smith, 1982; Wolf & Weissing, 2010) eredményeképp.

Még komplexebb magyarázatul szolgál az egyedi viselkedés-állapot visszacsatolási hurkokon (*behaviour-state feedback-loop*) alapuló elmélet, ami szerint az egyedi állapotjelző tulajdonságok (pl.: nem, hormonszint, kondíció) hoznak létre tartós viselkedésbeli változást ami az adott állapotot (labilis állapotváltozó esetében) tovább erősíti, és végül pedig állati személyiséget eredményez. Az egyed belső állapotát a környezet is befolyásolja pl.: a predátor jelenléte vagy hiánya, parazitáltság (Horváth et al., 2016).

Megkülönböztetünk stabil (időben nem változik, vagy csak nagyon lassan pl.: ivar) és labilis (időben változik pl.: kondíció) állapotjelző tulajdonságokat. Míg az első tartós állati személyiséget hoz létre, addig a második negatív és pozitív visszacsatolási hurkokon keresztül alakíthat ki tartós, vagy ideiglenes viselkedési konzisztenciát, azon a módon, hogy a viselkedés és az állapot stabilizálja egymást. Például abban az esetben, ha egy egyed jobb kondícióban van, akkor a több forráshoz jutás reményében megéri neki kockázatvállalásban viselkednie predátor jelenlétében is, mivel jó minősége miatt könnyebben el tud menekülni. Így a jobb kondíciójú egyed képes megtartani jobb minőségét, például a megszerzett táplálékon keresztül, és így fenntarthatja a konzisztens kockázat vállaló viselkedését, míg a rosszabb minőségű egyed kevésbé lesz kockázatvállaló, így két stabil stratégia alakul ki.

A különböző hormonszintek és a viselkedés kapcsolata potenciálisan stabilizálja a személyiséget, még akkor is, ha a viselkedés nem hat vissza erősen a hormon mennyiségére. A magas hormon szint is megváltoztathatja a viselkedést, pl.: a magas tesztoszteron növeli az agressziót, de az agresszió is növelheti tovább a tesztoszteron mennyiségét a szervezetben, ami pozitív visszacsatolási hurok kialakulásához vezet. (Sih et al. 2015). Hím gyíkoknál előfordul, hogy nem csak a tesztoszteronnak, de a progeszteronnak is agresszió növelő hatása van. (Weiss & Moore, 2004). A tesztoszteron szint egyéb viselkedésekre is hatással lehet, pl.: képes befolyásolni a motoros képességet (O'Connor et al., 2011), és egyéb élettani folyamatokat is (Belluere et al., 2004).

Célkitűzés

Dolgozatomban a környezet és az egyedi állapot változásainak rövidtávú hatásait vizsgáltam az állati személyiség különböző komponenseire adult egyedeknél. Modellfajul a rendkívül jól kutatott (Amo et al., 2004; Horváth et al., 2016, 2017; López et al., 2006; Martín

& López, 2007, 2013) spanyol hegyi gyíkot (*Iberolacerta cyreni*) választottam. A fajnál már korábban kimutattak kockázatvállalással és aktivitással kapcsolatos állati személyiséget (Horváth et al., 2016, 2017). Kísérletesen manipuláltam ivarérett hímek tesztoszteronszintjét (kezelt vs. placebo) a szaporodási időszakban, majd a két kezelési csoport tagjainak agresszióját mértem ragadozó szaganyagok jelenlétében és anélkül is. Így mind a belső állapotukat, mind a környezetüket manipulálni tudtam faktoriális elrendezésben. A következő kérdésekre kerestem választ:

1. Kimutatható-e agresszív személyiség a vizsgált populációban? Ha igen, akkor ennek jelenléte/erőssége függ-e a kezelésektől?
2. Kimutatható-e viselkedési plaszticitás a vizsgált populációban akár csoport, akár egyedi szinten? Ha igen, akkor függ-e az erőssége a tesztoszteron kezeléstől?

Az eredményeim két szempontból is fontosak lehetnek. Egyrészt a viselkedési konzisztencia kutatásának aktuális kérdéseire adhatnak válaszokat, másrészt adatokat szolgáltathatnak hüllőkről, mely taxon összességében alulreprezentált a viselkedési konzisztencia kutatásokban (Garamszegi et al., 2012; Smith & Blumstein, 2008).

Anyag és módszer

Vizsgált faj

Az *Iberolacerta cyreni* (Lacertidae) Spanyolország középső részén őshonos nyakörvös gyík, a Sistema Central hegylánc, Sierra de Gredos, Sierra de Guadarrama és Sierra de Béjar hegységeiben, 1700-2500 közötti tengerszint feletti magasságon (Martín & López, 2006, 2013; Salvador et al., 2008)

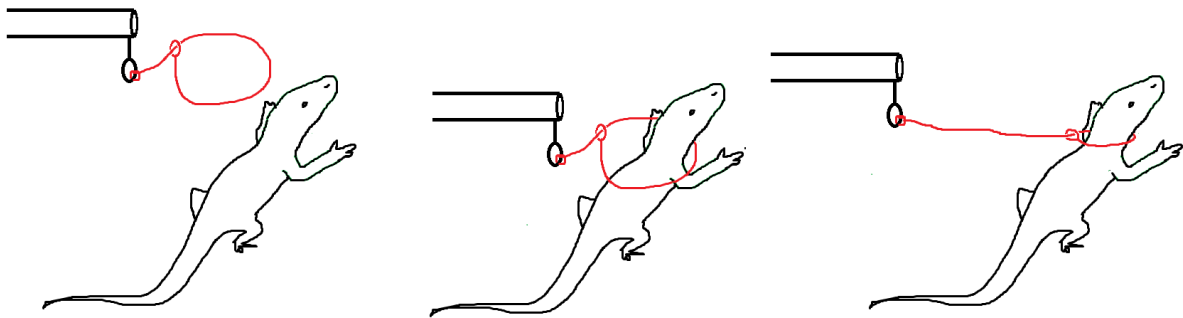
Az ivarérett nőstények barnás színűek, hátukon a fekete pontozott sávok kevésbé karakteresek, illetve a hasuk alja sárgás, vagy enyhén olíva színű. A felnőtt hímek életkor alapján két jól elkülöníthető csoportra oszthatóak, a fiatalok (3 év) barnás, olívizöld színűek, míg az idősebbek (4-5 év) háta zöldesebb színű, rajta a fekete pontozott sáv sokkal kifejezettebb, valamivel nagyobb méretűek, mint a nőstények. Nekik a nőstényekkel szemben oldalukon kék pöttyök találhatóak, illetve a párzási időszakban kékeszöld, türkiz alapszínűek, a párzási időszakon kívül kifakulnak. Táplálékként ízeltlábúakat fogyasztanak (Amo et al., 2004; Martín & López, 2013).

A gyíkok április és október között aktívak, erre az időszakra esik a nagymértékben szinkronizált párzás is (május). Mivel az idős hímek territoriálisak, ezért a párzási időszakban a nőstényekért való küzdelem során gyakran kialakulnak agonisztikus interakciók a hímek között (Salvador et al., 2008), melyben döntő fontosságú a harapás erejének a mértéke (López et al., 2004).

Kísérleti állatok befogása és elhelyezése, morfológiai változók lemérése

A tesztegységek befogása a faj szaporodási időszakának kezdetével esett egybe, 2016 május 15-17. között 50 felnőtt, ép, vagy teljesen regenerálódott farkkal rendelkező hímeket fogtunk be hurok módszert alkalmazva az Alto del Telégrafo csúcs és Puerto de Navacerrada hágó területén (Sierra de Guadarrama hegység, Madrid Tartomány) kb. 1900 m tengerszint feletti magasságon. A hurok módszer lényege, hogy egy horgászbot végére damil csúszó hurkot erősítenek (1. ábra), majd a sziklán napozó állatok nyakára akasztják. Amint a gyík megmozdul, a hurok rászorul a nyakára, így fel lehet emelni, és kiszabadítva a gyíkot, az ruhászáokban szállítható. Ez a módszer évtizedek óta, széles körben használatos kisebb testű gyíkok befogására, az állatokra nézve teljesen veszélytelen (Horváth et al., 2016, 2017).

A befogott egyedeket az öt kilométerre lévő „El Ventorrillo” kutatóállomásra szállítottuk (kb. 1500 m tszf), ahol blokkokba rendezett műanyag dobozokban (57 cm × 37 cm × 31 cm, hosszúság, szélesség, magasság; 8 doboz/blokk) egyesével kerültek elhelyezésre, féltermészetes körülmények között. A dobozokban aljzatként 2-3 cm vastag kókuszrostot alkalmaztunk, illetve egy itatót és egy búvóhelyet (20 cm × 15 cm × 1 cm, hosszúság, szélesség, magasság) helyeztünk el minden dobozban.



1. ábra: A hurok módszer személtetése: Egy horgászbót végére damil csúszó hurkot erősítenek, amelyet rá lehet akasztani a gyík nyakára, amint az állat megmozdul, a hurok rászorul.

Az agresszió kiváltáshoz használt stimulus hímeket (62 db) a Bola del Mundo hegyen fogtuk május 19-26. között. Ezeket az állatokat négyesével helyeztük el, a teszteggedekéhez hasonló körülmények között. A fogság teljes ideje alatt az állatok *ad libitum* kaptak vizet és házi tücsköt (*Acheta domestica*), a megmaradt táplálékot minden nap végén eltávolítottuk.

A befogás napján, a dobozokban való elhelyezés előtt, lemértük az egyedek morfológiai paramétereit és egyedileg megjelöltük őket, hogy később azonosíthatóak legyenek. Minden egyed hátára fehér körömlakkal egy foltot festettünk. Megszáradás után alkoholos filccel ráírtuk az egyed azonosító számát. Az opponens hímek esetén a farkuk tövére, illetve a tarkóra is tettünk egy pöttyöt, hogy a későbbi videó elemzések során jól elkülöníthetőek legyenek a rezidens hímeiktől.

Digitális tolómérővel mértük az állatok orr-kloáka távolságát (snout-vent length, SVL). A testsúly méréséhez digitális analitikai mérleget használtunk (0,01 g pontosság).

Testoszteron kezelés

A tesztegységeket randomizálással két kezelési csoportba osztottuk. Az állatok fele (N = 25) a testoszteron csoportba, míg másik felük (N= 25) a kontrol csoportba került. A kezeléseket 14 napon keresztül zajlottak, május 18 - június 1. között, azonos időintervallumokban, 17.30 – 18.30 óra között, a vérplazma testoszteronszint napi ingadozásának hatását kiküszöbölendő (Meylan et al., 2003). A testoszteron kezelt csoportban az egyedek hátára 4,5 µl testoszteron-szójaolaj szuszpenziót (3 µg testoszteron/1 µl szójaolaj) cseppentettünk, míg a kontroll csoport egyedeit ugyanennyi tiszta szójaolajjal kezeltük. A módszer hatékonysága bizonyított, mivel a hüllők bőre lipidben gazdag, ezért az apoláris jellegű hormon és szója olaj átdiffundál a bőrön keresztül, és felszívódik (Meylan et al., 2003). A testoszteronkezelés hatékonyságának megállapításhoz és a vérplazma testoszteronszintjének monitorozásához az állatoktól három alkalommal vért vettünk, a befogás napján, a kezeléseket nyolcadik napján, illetve a viselkedési tesztek után. A vérvételt steril 75 µl-es hematokrit kapillárisokkal végeztük, a szemzúgából kb. 30-40 µl vért vettünk egyedenként. A vérmintákat eppendorf csövekbe töltöttük, majd centrifugálva elválasztottuk a vérplazmát a sejt elemektől (6600 rpm, 5 perc). A vérplazmát ezután steril eppendorf csövekbe töltöttük és -80 °C –os mélyfagyasztóba helyeztük.

Viselkedési tesztek

A viselkedési tesztek a hormonkezelések kilencedik napján (május 26.) kezdődtek, annak érdekében, hogy a kezeléseket hatása akkumulálódhasson. A tesztek minden nap 11.00-12.00 között kerültek kivitelezésre. Az egyedek agresszióját két különböző, ökológiailag releváns szituációban figyeltük meg, ragadozó jelenlétében és ragadozó hiányában. Ehhez szűrőpapíron (4 cm × 22 cm) felfogott rézsikló (*Coronella austriaca*) szaganyagot, vagy szagtalan szűrőpapírcsíkot használtunk. Minden egyed mindkét szituációban teszteltük, szituációnként három alkalommal. A szűrőpapírokat minden nap egy órával a kísérletek kezdete előtt helyeztük be a teszt egyedek lakódobozába, ugyanekkor a búvóhelyeket is eltávolítottuk. Az agresszió kiváltásához a teszt hímekhez hasonló méretű (± 1 mm SVL) stimulus hímeket helyeztünk, majd viselkedésükről 15 perces videó felvételt készítettünk (Panasonic HC V-130, HC V-160). Minden stimulus egyed csak egyszer találkozott egy adott teszt egyeddel, a párok kialakításáról és az adott szituációról minden nap randomizálással döntöttünk.

Adatfeldolgozás

Vizsgált változók

A 2016 nyara során értékeltém ki a videókat, lejegyezve a teszt egyedek agresszivitásának mértékét egy agresszív személyiségtesztnél használatos skálán. Esetünkben 1-3-ig terjedő értékeket használtam, ahol:

- 1: Megközelítés (approach): Agresszív módon (rárohanás) megközelíti a fókusz egyed a betolakodót.
- 2: Érintés (touch): A fókusz egyed agresszív módon (rárohanás) az orrcsúccsal hozzáér a betolakodóhoz, általában a kloáka és a fark területén.
- 3: Harapás (bite): A fókusz egyed megharapja a betolakodót. (López, Martín, 2011).

Ezen kívül feljegyeztem a látenciát (mennyi idő telt el a kísérlet kezdetétől az első agonisztikus interakcióig).

Meg kell jegyezni, hogy az esetek túlnyomó többségében nem sikerült semmiféle agresszív viselkedést megfigyelni a rezidens egyedeknél. A nagyszámú 0 érték miatt az adatok normalizálására (transzformálására) nem volt lehetőségünk, ezért Poisson eloszláson alapuló modelleket használtunk a kezeléseink hatásának teszteléséhez. A modell-reziduálisok elméleti normál eloszláshoz illeszkedését grafikusan teszteltük, minden esetben megfelelő eredményt kaptunk (*Függelék: 1-2-3. ábra.*)

Statisztikai analízis

Az adatokat R statisztikai program segítségével elemeztük (R Development Core Team, 2016). A viselkedési konzisztencia meglétének/hiányának/erősségének teszteléséhez az rptR csomagot használtuk, Nakagawa & Schielzeth (2010) ajánlásait alapul véve. Ez egy *multiplicative overdispersion*-t használó, általánosított kevert lineáris modell (GLMM) alapú módszer, a repetabilitást *Penalized Quasi Likelihood* alkalmazásával becsli. A repetabilitás szignifikanciáját randomizációs teszttel becsültük. A repetabilitás értékeket log-link skálán becsülve adtuk meg, mivel ez stabilizálja a varianciát (Nakagawa & Schielzeth, 2010). A repetabilitást becsültük a teljes mintában és a különböző kezelési (al)csoportokban is. A különböző csoportok repetabilitás értékeit Fisher's r to z teszttel hasonlítottuk össze (Myers & Sirois, 2008).

A kezelések viselkedési típusra kifejtett hatásának teszteléshez az lme4 csomagban (Bates et al., 2015) elérhető általánosított lineáris kevert modellt (GLMM) Poisson eloszlással és *log link*-kel futtattunk. A modellben a viselkedés volt a függő változó, a kezelések és interakciójuk voltak a fix faktorok, az egyed és az egyed \times ragadozó interakció pedig mint random faktorok szerepeltek. A model a fix faktorokat Z teszttel, a random faktorokat pedig *likelihood-ratio* teszttel elemezte. A szignifikáns kezelések közötti interakció (lásd Eredmények) jobb megértéséhez és a tesztoszteron-kezelés egyedi plaszticitás meglétére kifejtett hatásának tesztelésére, hasonló GLMM-eket (értelemszerűen a tesztoszteron kezelés mint fix faktor nélkül) futtattunk a tesztoszteronnal kezelt és a placebo csoportokra külön-külön is.

Eredmények

Állati személyiség

Az agresszió szignifikáns repetabilitást mutatott a teljes populációban és a kezelési (al)csoportokban egyaránt (1. táblázat). Egyedüli kivételt a kontroll hímek jelentenek, ebben a csoportban nem volt kimutatható szignifikáns repetabilitás.

1. táblázat: Az agresszív személyiség teljes populációban és különböző kezelési (al)csoportokban becsült repetabilitás értékei (R) és a hozzájuk tartozó szignifikanciaszintek (p) és konfidencia intervallumok (CI). (T: Tesztoszteronnal kezelt csoport, P: Placebo csoport, Pr: predátor kezelés, A: predátor hiánya kezelés)

	R	p	CI
Teljes	0.54	0.001	0.46-0.84
T	0.71	0.001	0.53-0.94
P	0.32	0.02	0.08-0.6
T/Pr	0.86	0.001	0.66-0.99
T/A	0.82	0.003	0.60-0.97
P/Pr	0.53	0.09	0.15-0.85
P/A	0	0.73	0-0.59

A teljes populáció és a különböző kezelési (al)csoportok repetabilitás értékeinek statisztikai összehasonlítása a 2. táblázatban található. A teljes minta repetabilitása kisebb volt, mint a tesztoszteronnal kezelt csoportoké, viszont magasabb, mint a kontroll (placeboval kezelt, ragadozó nélkül) csoporté. A tesztoszteronnal kezelt csoportban erősebb viselkedési konzisztenciát találtunk, mint a placebo csoportban. A placebo csoportban a predátor jelenléte fokozza a viselkedési konzisztenciát, a tesztoszteronnal kezelt csoportban viszont nincs számottevő különbség predátor jelenlétben vagy hiányában.

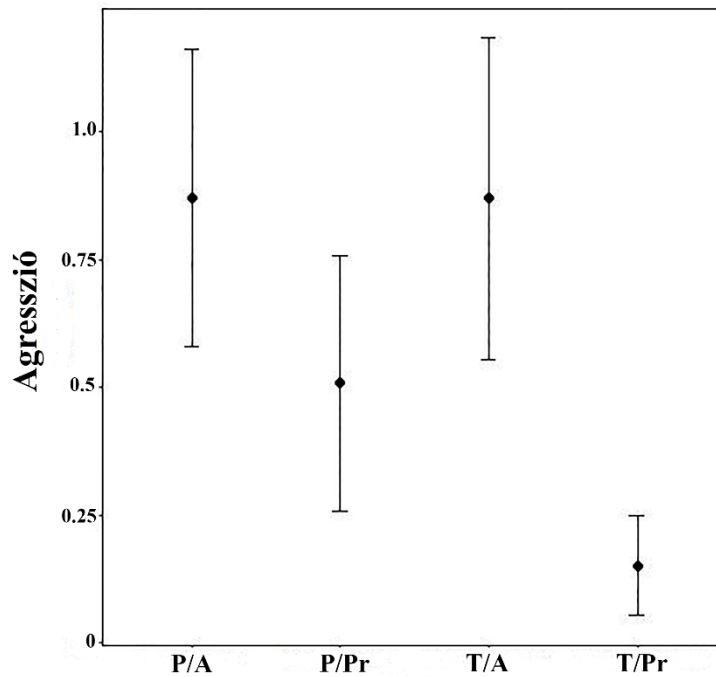
2. táblázat: A teljes populáció és a kezelési csoportok repetabilitásának Fisher's r to z teszten alapuló összehasonlítása. (T: Tesztoszteronnal kezelt csoport, P: Placebo csoport, Pr: predátor kezelés, A: predátor hiánya kezelés).

	z	p
Teljes-T/Pr	-2.67	0.0076
Teljes-T/A	-2.03	0.04
Teljes-P/Pr	0.05	0.96
Teljes-P/A	2.26	0.02
T-P	2.62	0.008
T/Pr-T/A	0.64	0.64
T/Pr-P/Pr	2.34	0.02
T/Pr-P/A	4.2	<0.0001
T/A-P/Pr	1.8	0.07
T/A-P/A	3.6	<0.0001
P/Pr-P/A	1.91	0.06

A tesztoszteronnal kezelt hímek predátor jelenlétében konzisztensebbek, mint a kontroll hímek. Predátor jelenlétében a tesztoszteron kezelés erősítette a személyiséget.

Viselkedési típus és viselkedési plaszticitás

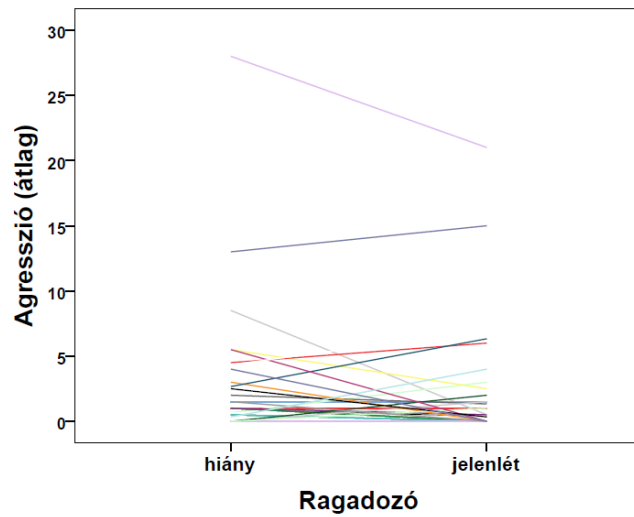
A GLMM alapján a tesztoszteron \times predátor interakció szignifikáns hatással volt az agresszióra (Tesztoszteron: $z = -0.003$, $p = 0.99$; Predátor: $z = -1,401$, $p = 0.16$; Tesztoszteron \times Predátor: $z = -2.071$, $p = 0.04$; 2. ábra). A tesztoszteronnal kezelt csoportban a predátor hatása szignifikánsan befolyásolja a viselkedést ($z = -2.74$, $p = 0.006$), a placebo csoportban azonban nem találtunk szignifikáns hatást ($z = -1.25$, $p = 0.21$).



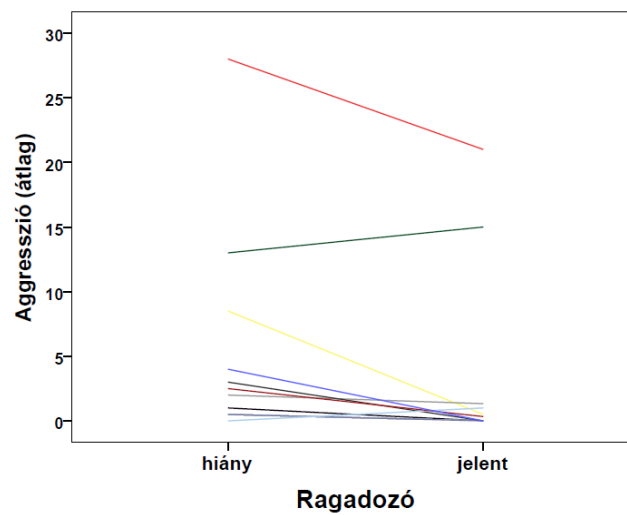
2. ábra: A kezelés és a predátor jelenléte vagy hiánya szerint kombinált csoportokban az agresszív viselkedés típus (átlaga) illetve az SE látható. (T: Tesztoszteronnal kezelt csoport, P: Placebo csoport, Pr: predátor kezelés, A: predátor hiánya kezelés)

A teljes mintában és a tesztoszteronnal/placebóval kezelt csoportokban egyaránt szignifikánsan különbözött az egyedek viselkedése (Egyed: teljes minta: $\chi^2 = 520.24$, $p < 0.001$; tesztoszteron kezelés: $\chi^2 = 433.81$, $p < 0.001$; placebo: $\chi^2 = 93.52$, $p < 0.001$) és viselkedési plaszticitása

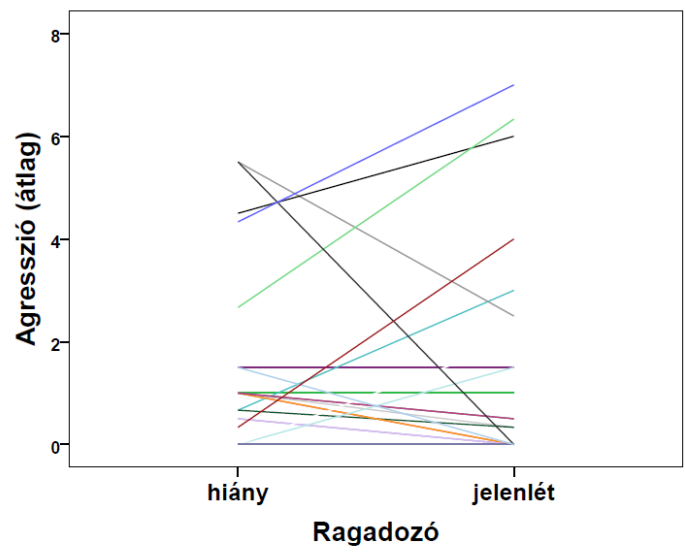
(Egyed \times Predátor: teljes minta: $\chi^2 = 23.69$, $p < 0.001$ (3. ábra); tesztoszteron kezelés: $\chi^2 = 13.482$, $p = 0.004$ (4. ábra); placebo: $\chi^2 = 12.19$, $p = 0.007$ (5. ábra);) is.



3. ábra: Az egyedi reakció normák a teljes populáció szintjén. Az egyedeket különböző színek jelzik.



4. ábra: Az egyedi reakció normák a tesztoszteronnal kezelt csoportban. Az egyedeket különböző színek jelzik.



5. ábra: Az egyedi reakció normák a placebo csoportban. Az egyedeket különböző színek jelzik.

Diszkusszió

A fajnál mi mutattunk ki először állati személyiséget agresszióban, ami fontos eredmény, mivel a hüllők alulreprezentáltak a viselkedési konzisztencia kutatásokban (Garamszegi et al., 2012; Smith & Blumstein, 2008). Ezen kívül hüllők között először mi találtunk egyeden belüli változatosságot a viselkedési plaszticitásban. A legtöbb várakozásunk ugyanakkor nem nyert megerősítést, sőt, gyakran ellentétes eredményt kaptunk. A tesztoszteron kezelés a várttal ellentétben erősítette a viselkedési konzisztenciát, az agresszió mértékét pedig csökkentette – legalábbis ragadozó jelenlétében. Az érzékelt predációs kockázat várt személyiséget erősítő hatásával is ellentétes mintázatot találtunk.

Agresszív személyiség

Az állati személyiség kutatásokban átlagos értéknek számító 0.37-es repetabilitás értékhez képest (Bell et al., 2009), mi a teljes populáció szintjén (0.54) és a csoportok szintjén (0.32 és 0.86 között, lásd *I. táblázat*) is magas értékeket kaptunk, ami nagyon erős viselkedési konzisztenciára utal. A fajnál már korábban kimutattak állati személyiséget a kockázatvállalásban és aktivitásban (Horváth et al., 2016, 2017), azonban ezek ismételtősége közel sem jelez olyan erős konzisztenciát, mint a mi eredményeink az agresszivitásról.

Mivel a környezeti változatosság és az egyedi állapot viselkedést befolyásoló hatása közismert, nagyobb egyedi különbségeket, és ezért magasabb repetabilitást vártunk a teljes mintán, mint a különböző kezelési csoportokban külön-külön. Azonban az adataink alapján vagy nincs szignifikáns különbség a teljes minta és a csoportok repetabilitás értékei között, vagy éppen a kezelési csoportokon belül találtunk magasabb viselkedési konzisztenciát jelző magasabb repetabilitást. Ez a megfigyelés megfelel a korábbi hüllőkkel végzett kísérletek eredményeinek (Bajer et al., 2015; Horváth et al., 2016, 2017, Horváth et al. *elbírálás alatt*). Úgy tűnik tehát, hogy a környezet változatossága önmagában nem növeli vagy csökkenti az állati személyiség „erősségét”.

A környezeti változatosság mértéke mellett a környezet tulajdonságainak is lehet hatása a konzisztencia erősségére. Azt vártuk, hogy a tesztoszteron kezelés kanalizálni fogja az agressziót a plafon hatás miatt és így az egyedi különbségek csökkennek majd (Koolhaas et al., 1999), és ezért a feltehetőleg nagyobb tesztoszteronszint-variációt mutató placebo csoportban

lesz erősebb az egyedi változatosság, azaz a konzisztencia. Eredményeink ezzel ellentétesek voltak, ugyanis a placebo csoportban kaptunk gyengébb agresszív személyiséget, annak ellenére, hogy az irodalom szerint a belső állapotban megfigyelhető különbségek potenciálisan képes konzisztenciát kialakítani (Horváth et al., 2016; Luttbeg & Sih, 2010; Andrew Sih et al., 2015; Wolf & Weissing, 2010). Ennek a jelenségnek több féle magyarázata lehet. Elképzelhető, hogy a tesztoszteron kezelésre egyedileg máshogy reagáltak a gyíkok, és így a kezelés kanalizáció helyett szélsőséges stratégiákat hívott életre, így növelvén az egyedek közötti különbségeket, és következésképp a konzisztenciát a kezelt csoportban. Elképzelhető az is, hogy a fiziológiás tesztoszteronszinthez képest túl sok hormon került az állatok szervezetébe, ezáltal a kezelés egyszerűen stresszorként működött, és a stressz egyedi válaszokat indukált, ismét csak az egyedi különbségeket növelve (Koolhaas et al., 1999; Øverli et al., 2007). Mivel még nem érkeztek meg a tesztoszteron kezelés hatékonyságának tesztelése céljából végzett laborkísérletek eredményei, ezért

Predikcióink szerint a predátor jelenlétének erősítenie kellett volna a viselkedési konzisztenciát, mivel a biotikus stresszorra adott egyéni válaszok növelik a viselkedési különbségeket (Bell & Sih, 2007; Brydges et al., 2008; Cote et al., 2013; Horváth et al., 2017; Kortet et al., 2010). Azonban azt kaptuk, hogy a predátor jelenléte csak a tesztoszteronnal kezelt csoportban volt szignifikáns hatással az agresszió mértékére, de a placebo csoportban nem. Más eredmények is mutatnak elmaradt predátorra adott választ a viselkedés mértékre. (Gábor Herczeg et al., 2008; Luttbeg & Sih, 2010). A predációra, mint stresszorra az egyedek óvatosabb viselkedéssel reagálnak az irodalom szerint (Koolhaas et al., 1999), ami magyarázat lehet a ragadozó jelenlét szignifikáns hatására a tesztoszteronos csoportban.

Viselkedési típus és a viselkedési plaszticitás

Az agresszív viselkedési típust befolyásolták a kezelések, tehát csoport-szinten megfigyelhető a viselkedési plaszticitás. Sok állatfajnál mutattak már ki viselkedési plaszticitást, azonban a hüllők alul reprezentáltak a témában (Dingemanse et al.), pl.: *Agama planiceps*-nél a viselkedésre nem volt hatása a környezetnek (Carter et al., 2012).

A placebo csoportban erős ragadozó hatást vártunk, azonban eredményeink szerint ilyen hatás nem volt. Mindazonáltal elképzelhető magyarázat lehet a ragadozó hatás elmaradására, hogy az agresszió egy feltűnő viselkedés forma, ezért veszélyhelyzetben minden egyed csökkenti a viselkedésének intenzitását (Koolhaas et al., 1999), ebből következően nem mutatható ki

szignifikáns különbség a predátor jelenlétére adott válaszban. Mindemellett annak a lehetősége is fennáll, hogy ez a módszer nem ad potenciális ingert a gyíkok számára. Ennek azonban ellentmond az, hogy az irodalomban már használták korábban sikeresen (Herczeg et al., 2008), illetve a jelen vizsgálatban is kimutattunk szignifikáns ragadozó hatást a viselkedési konzisztenciára. Ezen kívül a ragadozó szaganyag kortikoszteron szint változást indukál ennél a fajnál, ami élettani hatás lévén, még erősebb bizonyíték a módszer hatékonyságára (Horváth et al. feldolgozás alatt).

A tesztoszteronnal kezelt csoportban megnövekedett agressziót feltételeztünk, illetve azt, hogy a tesztoszteron kanalizálja a ragadozó indukálta a viselkedést, ezáltal csökkenti a plaszticitást. Ezzel szemben azt kaptuk, hogy a tesztoszteron kezelés nem növelte az agressziót, sőt predátor jelenlétében még csökkentette is. Ez ellentétes az eddig ismert irodalmakkal (Koolhaas et al., 1999; Weiss & Moore, 2004). Ezen kívül a tesztoszteron kezelésnek nem volt kanalizáló funkciója a ragadozó hatással szemben, hanem épp ellenkezőleg, a plaszticitás mértéke nagyobb, mint a placebo csoportban. Ez ellentmond annak, hogy a magasabb tesztoszteron szinttel rendelkező egyedek kevésbé reagálnak a környezeti változatosságra (Koolhaas et al., 1999).

Nehezen megválaszolható kérdés, hogy miért nincs ragadozó jelenlétnek hatása a placebo csoportban, ha a tesztoszteronnal kezelt csoportban van? Miért a tesztoszteron hozza ki a különbségeket, illetve a másik oldalról közelítve, a tesztoszteron miért nem hat ragadozó jelenléte nélkül? Sajnos a fentebbi kérdésekre egyelőre nincsen meggyőző magyarázat a tesztoszteron kezelés hatékonyságára vonatkozó teszt eredmények hiányában. Elképzelhető, hogy a tesztoszteronszint a fiziológiásnál magasabb volt az egyedekben, ezért a kezelés stresszorként működött, és csökkentette a viselkedés proaktivitását (Koolhaas et al., 1999).

Egyedi változatosság a viselkedési plaszticitásban

Erős egyedi szintű különbségeket találtunk a viselkedési plaszticitásban a teljes mintában, illetve a kezelési (al)csoportokban is. A fiziológiai hatások képesek az egyedi reakciónormákat befolyásolni. Elvárásaink szerint tesztoszteron kezelésnek csökkennie kellett volna a ragadozó indukálta plaszticitás egyedi változatosságát, vagyis az egyedi reakciónormák különbségét, (Dingemans & Wolf, 2013). Mindazonáltal elképzelhető, hogy azért nincs hatása a kezelésnek az egyedi varianciára a viselkedés plaszticitásban, mert hosszú távú hatások (pl: gének) határozzák meg a személyiséget és ehhez képest elhanyagolható a jelenlegi

környezeti változások hatása (Dingemans & Wolf, 2013; A. Sih et al., 2004). Ez a terület alul vizsgált a hüllők között, ezért mi bizonyítottuk be elsőként, hogy nem csak a viselkedési típus szempontjából különböznek az állatok, hanem viselkedésük plasztikusságában is (Dingemans et al., 2010).

Konklúziók

Hüllőknél elsőként találtunk egyedek közötti varianciát a viselkedési plaszticitásban, illetve a vizsgált fajnál, *I. cyreninél* mi mutattunk ki először agresszív állati személyiséget. Predátor jelenlétében csökken a viselkedési konzisztencia erőssége a placebo csoportban, illetve csökken az agresszió, de csak a tesztoszteronnal kezelt egyedeknél. A tesztoszteron kezelés erősíti a viselkedési konzisztenciát, és növeli predátor indukálta viselkedési plaszticitást. Ezek alapján feltételezhető, hogy a konzisztens egyedi viselkedési változatosság nem szükségszerűen állandó, és ökológiai vagy élettani stimulus szükséges lehet az állati személyiség kifejeződéséhez.

A későbbiekben, ha meg lesz határozva a vizsgált egyedek tesztoszteronszintje, akkor elbírálhatjuk a tesztoszteron-lezelésünk hatékonyságát, egyedi szinten kereshetünk kapcsolatot a tesztoszteronszint és az agresszió, valamint az agresszió plaszticitása között.

Összefoglalás

A viselkedésökológiai kutatásokban csak az utóbbi 15 évben ismerték fel, hogy az egyedek közötti konzisztens viselkedésbeli különbség (más szóval állati személyiség) biológiailag releváns és érvényes jelenség. Az állati személyiség léte nem magától értetődő, mivel számos módon csökkentheti a rátermettséget. Például az agresszív egyedek agresszívek maradnak olyan kontextusokban vagy szituációkban, amikor a viselkedés maladaptív, például a párjukkal és utódaikkal szemben, vagy ragadozó jelenlétében. Ezért az állati személyiség kialakulásában és evolúciójában szerepet játszó mechanizmusok azonosítása fontos célunk. Korábbi kutatásokból kiderült, hogy ökológiai és élettani faktorok képesek létrehozni hosszú távú egyedek közötti viselkedésbeli különbségeket, különösképpen az egyedfejlődés korai szakaszában. Ugyanakkor ezen faktorok szerepe felnőttkorban nem egyértelmű. A spanyol hegyi gyík, *Iberolacerta cyreni*, egy nappali nyakörvös gyík féle, ami Közép-Spanyolország magashegységeiben endemikus. A faj a legtöbbet vizsgált európai gyíkfajok egyike és a vizsgálatomban én is ezt a fajt használtam modellként. Céloom a tesztoszteron-kezelés (tesztoszteron vs. placebo) agresszióra gyakorolt hatásának vizsgálata volt vadbefogott felnőtt hímeknél a szaporodási időszakban, két ökológiai szituációban (ragadozó jelenlét vagy hiány). A viselkedési változatosság két komponensére fókuszáltam: az egyedi viselkedési típusra és a viselkedési konzisztencia (személyiség) erősségére. A kezeléseket csak a viselkedési konzisztenciára voltak hatással. A kontroll hímeknek (placebo kezelés × ragadozó hiány) nem volt agresszív személyiségük, más szóval az egyedek agressziójuk alapján nem voltak statisztikailag elkülöníthetőek, amíg a tesztoszteron kezelés és/vagy észlelhető ragadozó jelenlét erős állati személyiséget hozott létre. Az eredményeim alapján feltételezhető, hogy a konzisztens egyedi viselkedési változatosság nem szükségszerűen állandó, és ökológiai vagy élettani stimulus szükséges lehet az állati személyiség kifejeződéséhez.

Summary

The recognition that consistent between-individual behavioural differences (i.e. animal personality) are biologically relevant and valid phenomena arrived only in the last ca. 15 years to the field of behavioural ecology. The existence of animal personality is not intuitively expected, since it can decrease fitness in several ways. For instance, aggressive individuals stay aggressive in contexts or situations when this behaviour is highly maladaptive, like against their mate or offspring, or in the presence of predators. Thus, the identification of mechanisms playing role in the development and evolution of animal personality has an utmost importance. Ecological and physiological factors are known to have the potential to create long-term between-individual behavioural differences, especially during the early stages of ontogeny. However, the role of these factors during adulthood is rather controversial. Carpetane rock lizard (*Iberolacerta cyreni*) is a small diurnal lacertid, endemic to the high-mountainous regions of Central Spain, and one of the best studied lizards in Europe. Using this species as a model organism I aimed to study how testosterone treatment (testosterone vs. placebo) affects aggression of wild-caught reproductive adult male *I. cyreni* in two ecologically distinct situations (perceived predation risk present vs. absent). I focussed on two components of behavioural variation: individual mean behaviour and the strength of behavioural consistency. The applied treatments affected only behavioural consistency: control males (placebo treatment × predator absent) lacked aggressive personality, i.e. individuals were statistically indistinguishable, while testosterone treatment and/or the presence of perceived predation risk resulted in strong personalities. My results suggest that consistent individual behavioural variation is not necessary stable and relevant ecological or physiological stimuli are necessary for the emergence of animal personality.

Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Herczeg Gábornak, aki szakértelmével, lényegre törő hozzáállásával, illetve jó tanácsaival hozzájárult a szakdolgozatom elkészüléséhez. Továbbá szeretném megköszönni társtémavezetőmnek, Horváth Gergelynek, a rengeteg munkát és segítséget, amit a kísérletek lefolytatása, illetve a statisztikai elemzések során nyújtott. Nélkülük a dolgozatom nem jöhetett volna létre.

Köszönettel tartozom belső konzulensemnek, Dr. Kosztolányi Andrásnak, és tanáromnak, Dr. Kis Jánosnak, akik a statisztikai módszerek megértésében nyújtottak segítséget a számomra.

Továbbá szeretnék köszönetet mondani José Martín-nak, aki biztosította számunkra a Spanyolországban a kísérletek elvégzését.

Irodalomjegyzék

- Amo, L., López, P., & Martín, J. (2004). Prevalence and intensity of haemogregarinid blood parasites in a population of the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Parasitology Research*, 94(4), 290–293. <https://doi.org/10.1007/s00436-004-1212-7>
- Bajer, K., Horváth, G., Molnár, O., Török, J., Garamszegi, L. Z., & Herczeg, G. (2015). European green lizard (*Lacerta viridis*) personalities: Linking behavioural types to ecologically relevant traits at different ontogenetic stages. *Behavioural Processes*, 111, 67–74. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.11.020>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, (67(1)), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bell, A. M. (2007). Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611), 755–761. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0199>
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771–783. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>
- Bell, A. M., & Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10(9), 828–834. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x>
- Belliure, J., Smith, L. C., & Sorci, G. (2004). Effect of testosterone on T cell-mediated immunity in two species of mediterranean lacertid lizards. *Journal of Experimental Zoology*, 301A(5), 411–418. <https://doi.org/10.1002/jez.a.20068>
- Biro, P. a, Abrahams, M. V, Post, J. R., & Parkinson, E. a. (2004). Predators select against high growth rates and risk-taking behaviour in domestic trout populations. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1554), 2233–2237. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2861>
- Brydges, N. M., Colegrave, N., Robert, J. P., & Braithwaite, V. A. (2008). Habitat stability and predation pressure affect temperament behaviours in populations of three-spined sticklebacks, 229–235. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01343.x>
- Carter, A., Goldizen, A., & Heinsohn, R. (2012). Personality and plasticity: Temporal behavioural reaction norms in a lizard, the Namibian rock agama. *Animal Behaviour*, 84(2), 471–477. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.001>
- Cote, J., Fogarty, S., Tymen, B., Sih, A., Brodin, T., B, P. R. S., ... Brodin, T. (2013). Personality-dependent dispersal cancelled under predation risk Personality-dependent dispersal cancelled under predation risk, (November).
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology*

- Letters*, 7(8), 734–739. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x>
- Developmental Plasticity and Evolution*. (2003). West-Eberhard, M. J. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1541), 847–52. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2680>
- Dingemanse, N. J., & Dochtermann, N. A. (2013). Quantifying individual variation in behaviour: Mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology*, 82(1), 39–54. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12013>
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(2), 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>
- Dingemanse, N. J., & Wolf, M. (2013). Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: Causes and consequences. *Animal Behaviour*, 85(5), 1031–1039. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.032>
- Edwards, H. A., Winney, I. S., Schroeder, J., & Dugdale, H. L. (2013). Do rapid assays predict repeatability in labile (behavioural) traits ? A reply to Biro. *Animal Behaviour*, 85, e1–e3.
- Garamszegi, L. Z., Markó, G., & Herczeg, G. (2012). A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: Mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables. *Evolutionary Ecology*, 26(5), 1213–1235. <https://doi.org/10.1007/s10682-012-9589-8>
- Garamszegi, L. Z., Markó, G., & Herczeg, G. (2013). A meta-analysis of correlated behaviors with implications for behavioral syndromes: Relationships between particular behavioral traits. *Behavioral Ecology*, 24(5), 1068–1080. <https://doi.org/10.1093/beheco/art033>
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127(1), 45–86. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>
- Herczeg, G., Ab Ghani, N. I., & Merilä, J. (2013). Evolution of stickleback feeding behaviour: Genetics of population divergence at different ontogenetic stages. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(5), 955–962. <https://doi.org/10.1111/jeb.12103>
- Herczeg, G., & Garamszegi, L. Z. (2012). Individual deviation from behavioural correlations: A simple approach to study the evolution of behavioural syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(1), 161–169. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1291-2>
- Herczeg, G., Ghani, N. I. A., & Merilä, J. (2016). On plasticity of aggression: influence of past and present predation risk, social environment and sex. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(1), 179–187. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-2037-3>
- Herczeg, G., Herrero, A., Saarikivi, J., Gonda, A., Jäntti, M., & Merilä, J. (2008). Experimental support for the cost-benefit model of lizard thermoregulation: The effects

- of predation risk and food supply. *Oecologia*, 155(1), 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s00442-007-0886-9>
- Horváth, G., Martín, J., López, P., Garamszegi, L. Z., Bertók, P., & Herczeg, G. (2016). Blood Parasite Infection Intensity Covaries with Risk-Taking Personality in Male Carpetan Rock Lizards (*Iberolacerta cyreni*). *Ethology*, 122(5), 355–363.
<https://doi.org/10.1111/eth.12475>
- Horváth, G., Martín, J., López, P., Garamszegi, L. Z., & Herczeg, G. (2017). Food and vitamin D3 availability affects lizard personalities: an experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(1), 27. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2257-1>
- Jandt, J. M., Bengston, S., Pinter-Wollman, N., Pruitt, J. N., Raine, N. E., Dornhaus, A., & Sih, A. (2013). Behavioural syndromes and social insects: Personality at multiple levels. *Biological Reviews*, 000–000. <https://doi.org/10.1111/brv.12042>
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: Current status in behavior and stress- physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23(7), 925–935. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00026-3)
- Kortet, R., Hedrick, A. V., & Vainikka, A. (2010). Parasitism , predation and the evolution of animal personalities. *Ecology Letters*, 13, 1449–1458. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01536.x>
- López, P., Amo, L., & Martín, J. (2006). Reliable signaling by chemical cues of male traits and health state in male lizards, *Lacerta monticola*. *Journal of Chemical Ecology*, 32(2), 473–488. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-9012-9>
- López, P., Martín, J., & Cuadrado, M. (2004). The Role of Lateral Blue Spots in Intrasexual Relationships Between Male Iberian Rock-Lizards , *Lacerta monticola*. *Ethology*, 110, 543–561.
- Luttbegg, B., & Sih, A. (2010). Risk, resources and state- dependent adaptive behavioural syndromes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365(1560), 3977–3990. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0207>
- Martín, J., & López, P. (2006). Vitamin D supplementation increases the attractiveness of males' scent for female European green lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2619–2624. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019410>
- Martín, J., & López, P. (2007). Scent may signal fighting ability in male Iberian rock lizards. *Biology Letters*, 3(April), 125–127. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0589>
- Martín, J., & López, P. (2013). Responses of female rock lizards to multiple scent marks of males: Effects of male age, male density and scent over-marking. *Behavioural Processes*, 94, 109–114. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.01.002>
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*.
- Meylan, S., Dufty, A. ., & Clobert, J. (2003). The effect of transdermal corticosterone application on plasma corticosterone levels in pregnant *Lacerta vivipara*. *Comparative*

Biochemistry and Physiology Part A, 134(3), 497–503. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00343-4](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00343-4)

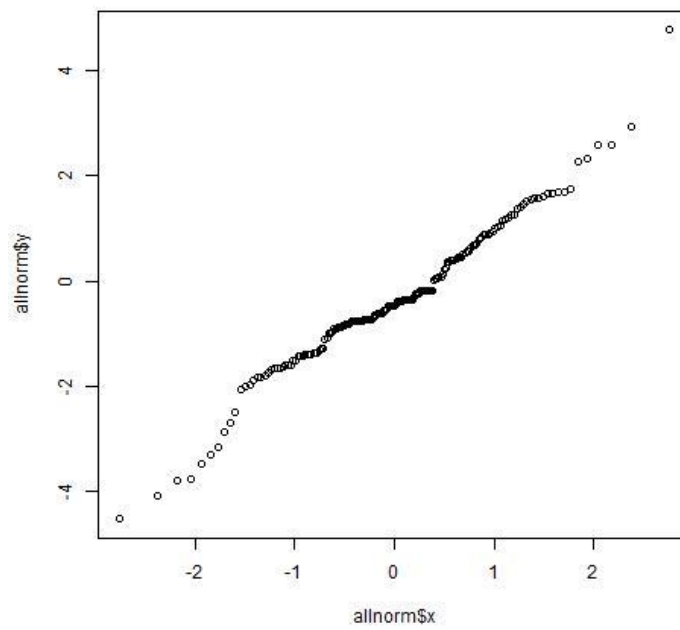
- Myers, L., & Sirois, M. J. (2008). Spearman correlation coefficients, differences between. *Encyclopedia of Statistical Sciences*, 8.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: A practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85(4), 935–956. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x>
- O'Connor, J. L., McBrayer, L. D., Higham, T. E., Husak, J. F., Moore, I. T., & Rostal, D. C. (2011). Effects of Training and Testosterone on Muscle Fiber Types and Locomotor Performance in Male Six-Lined Racerunners (*Aspidoscelis sexlineata*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(4), 394–405. <https://doi.org/10.1086/660850>
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Pulman, K. G. T., Pottinger, T. G., Korzan, W., Summers, C. H., & Nilsson, G. E. (2007). Evolutionary background for stress-coping styles: Relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 31(3), 396–412. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2006.10.006>
- R Development Core Team. (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365(1560), 4051–4063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemans, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Salvador, A., Díaz, J. A., Veiga, J. P., Bloor, P., & Brown, R. P. (2008). Correlates of reproductive success in male lizards of the alpine species *Iberolacerta cyreni*. *Behavioral Ecology*, 19(1), 169–176. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm118>
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(7), 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241–277. <https://doi.org/10.1086/422893>
- Sih, A., Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P. O., Wolf, M., & Dingemans, N. J. (2015). Animal personality and state-behaviour feedbacks: A review and guide for empiricists. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(1), 50–60. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.004>
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19(2), 448–455. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>

- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and “personality traits” in animals. *Ecology Letters*, 10(5), 355–363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x>
- Stamps, J. A., Briffa, M., & Biro, P. A. (2012). Unpredictable animals: Individual differences in intraindividual variability (IIV). *Animal Behaviour*, 83(6), 1325–1334. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.02.017>
- Urszán, T. J., Garamszegi, L. Z., Nagy, G., Hettyey, A., Török, J., & Herczeg, G. (2015). No personality without experience? A test on *Rana dalmatina* tadpoles. *Ecology and Evolution*, 5(24), 5847–5856. <https://doi.org/10.1002/ece3.1804>
- Weiss, S. L., & Moore, M. C. (2004). Activation of aggressive behavior by progesterone and testosterone in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *General and Comparative Endocrinology*, 136(2), 282–288. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.01.001>
- Wolf, M., & Weissing, F. J. (2010). An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365(1560), 3959–68. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0215>

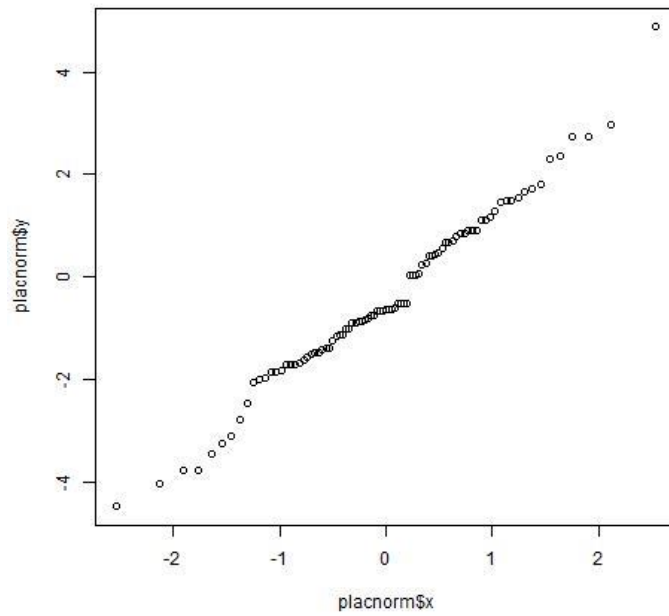
Függelék



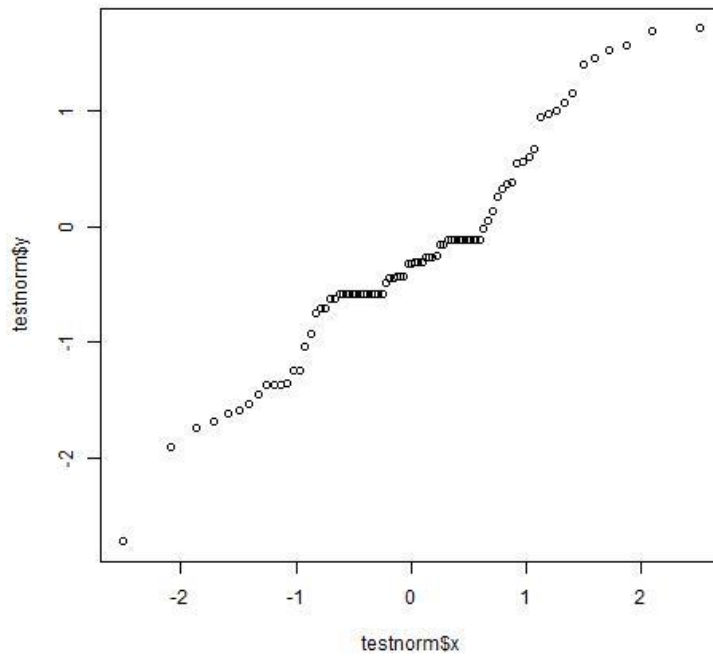
1. Kép (Horváth Gergely fotója)



1. ábra: A modell reziduális normalitása a teljes populáció szintjén.



2. ábra: A modell reziduális normalitása a tesztoszteron kezelést kapott csoportban.



3. ábra: A modell reziduális normalitása a placebo kezelést kapott csoportban.

1.